



СЕРИЯ "НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА"

Основана в 1959 году

**РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ
"НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА"
И ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ РАН
ПО РАЗРАБОТКЕ НАУЧНЫХ БИОГРАФИЙ
ДЕЯТЕЛЕЙ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ:**

*А.Т. Григорьян, В.И. Кузнецов, Б.В. Левшин,
З.К. Соколовская (ученый секретарь), В.Н. Сокольский,
Ю.И. Соловьев, А.С. Федоров (зам. председателя),
И.А. Федосеев (зам. председателя), А.П. Юшкевич,
А.Л. Яншин (председатель), М.Г. Ярошевский*

Н.М.Артемов Т.Е.Калинина

**Сергей Сергеевич
ЧЕТВЕРИКОВ
1880 - 1959**

**Ответственный редактор
академик
В.А. СТРУНИКОВ**



**Москва
"НАУКА"
1994**

ББК 28.04

А 86

УДК 57 Четвериков. 1880/1959

Рецензенты:

чл.-корр. РАН Ю.П. АЛТУХОВ,
доктор биологических наук И.А. ЗАХАРОВ

Артемов Н.М., Калинина Т.Е.

А 86 Сергей Сергеевич Четвериков. 1880–1959. – М.: Наука, 1994. – 160 с., ил. – (Серия "Научно-биографическая литература").
ISBN 5-02-005425-9

Книга является научной биографией выдающегося русского биолога Сергея Сергеевича Четверикова. Имя его занимает почетное место в истории благодаря теоретическому и экспериментальному обоснованию экспериментальной генетики популяций. При подготовке книги использовали наряду с опубликованными работами С.С. Четверикова рукописные материалы из государственных и личных архивов. Показана и педагогическая деятельность в Московском и Горьковском университетах, сыгравшая важную роль в подготовке отечественных генетиков и в создании отечественной генетической научной школы.

Для широкого круга читателей, интересующихся историей отечественной биологии.

ББК 28.04

А 1401020000–407 32-91 НП
054(02)–94

ISBN 5-02-005425-9

© Н.М. Артемов, Т.Е. Калинина, 1994

© Российская академия наук, 1994

Предисловие

Выдающийся русский биолог Сергей Сергеевич Четвериков – генетик-эволюционист, сделавший первые шаги в направлении синтеза менделевской генетики и эволюционной теории Ч. Дарвина. Он раньше других ученых организовал экспериментальное изучение наследственных свойств у естественных популяций животных. Эти исследования позволили ему стать основоположником современной эволюционной генетики. В этой области С.С. Четвериков выступает как подлинный новатор, смотревший далеко вперед и определивший на многие десятилетия пути развития мировой биологической науки. Только теперь, более чем через полстолетия, мы имеем возможность должным образом оценить его фундаментальный вклад в развитие биологии. Основные идеи, узловые положения учения Четверикова, изложенные им в 1920-х годах, ничуть не устарели и продолжают в наши дни оказывать плодотворное влияние на многие стороны биологической науки.

С.С. Четвериков принадлежит к тому поколению отечественных ученых, которые встретили Октябрьскую революцию, завершив период ученичества и находясь в расцвете сил. Именно в это время они приступили к самостоятельному научному творчеству. Судьба этого поколения наших ученых сложна и противоречива. Под натиском коренных социальных преобразований некоторая часть интеллигенции, не видя перспектив, покинула родину, завершив свой жизненный путь в эмиграции. Однако большая часть ученых осталась в России и вместе со всем народом участвовала в строительстве новой жизни. На плечи этой второй группы, особенно на тех, кто родился в 80-х годах прошлого столетия, и легла задача особой исторической важности – построение фундамента для здания отечественной науки.

Деятельность этого первого эшелона советских ученых характеризовалась большой напряженностью и сложностью. Вместе со всем народом они преодолевали трудности гражданской войны, послевоенной разрухи, голода, блокады и нехватки квалифицированных кадров. Энтузиазм, высокий интеллектуальный подъем, поддержка со стороны правительства нового государства позволили преодолеть эти трудности и заложить основы ряда плодотворных исследовательских направлений и научных школ.

Для первого послереволюционного периода развития русской науки характерно сочетание усилий ученых, направленных на создание мате-

риальной базы научных исследований, с большой организаторской работой и воспитанием нового поколения научных кадров. Из первого эшелона советских ученых вышли не только прекрасные преподаватели и научные работники, но и выдающиеся организаторы науки, как, например, Н.И. Вавилов, Л.А. Орбели, И.П. Разенков и др. Ученые этого поколения не только не чурались административной деятельности, но и работали сразу в нескольких учебных и научных учреждениях, помогая им встать на ноги, организовать учебную и научную работу. Наш народ всегда будет признателен этим первым ученым-энтузиастам, благодаря энергии которых наша биология в течение ряда лет стояла на передовых рубежах мировой науки.

Однако в силу определенных исторических причин жизненный путь для некоторой части ученых этого поколения оказался достаточно тернист. Их самоотверженная деятельность, имевшая огромное положительное значение, не всегда получала объективную оценку современников. К сожалению, среди этих ученых оказался и Сергей Сергеевич Четвериков.

С.С. Четвериков прожил сложную и трудную жизнь. Но он до конца своих дней не терял веру в торжество истины. Он был принципиальным человеком, непоколебимым в отстаивании своих убеждений и неспособным к компромиссам и любым сделкам, с совестью ученого и гражданина. К сожалению, признание его заслуг и жизненного подвига пришло, как это неоднократно бывало в истории науки, только после смерти.

Дважды за свою жизнь он лишался возможности нормально работать. И если первый раз (в 1929–1935 гг.) перерыв можно считать случайностью, несчастным стечением обстоятельств, то второй раз (с 1948 г. и до конца жизни) это было далеко не случайно. На его пути ученого-генетика непреодолимым препятствием встало прискорбное явление в развитии наших естественных наук, которое принято обозначать термином "лысенковщина". Четвериков был вынужден покинуть университет и прекратить научные исследования. Но самая тяжелая потеря заключалась в том, что были подвергнуты запрету и на десятилетие преданы забвению его замечательные работы 1920-х годов, на базе которых выросли две новые биологические дисциплины – популяционная и эволюционная генетика. Автор же этих выдающихся работ был объявлен фигурой одиозной. В результате российская наука лишилась важного приоритета и славы передовой и прогрессивной. Этот черный период отбросил всю нашу биологию на десятки лет назад и тяжелым грузом лег на плечи такого высокопринципиального и честного ученого, каким был С.С. Четвериков.

К нашему стыду, следует заметить, что даже после ликвидации лысенковщины истинная оценка трудов Четверикова была сделана не сразу и не полностью. Его учение, хотя и упоминается в школьных учебниках, не

стало достоянием широких кругов научной общественности. Даже в ряде официальных публикаций об этапах развития советской биологии (газетные статьи, телепередачи, популярная и художественная литература) имя С.С. Четверикова либо не упоминается, либо стоит в одном ряду с его известными учениками.

Начало преодоления этой несправедливости было положено только в 70–80-х годах, когда учениками Четверикова были опубликованы его труды [51, 66] и статьи о его жизни и деятельности, в которых была сделана попытка доказать, что великолепные труды и важнейшие достижения известных отечественных генетиков, селекционеров и эволюционистов представляют собой не что иное, как дальнейшее развитие и практическую разработку четвериковского научного наследия.

Мы надеемся, что наш труд, посвященный жизни и научному творчеству С.С. Четверикова, будет очередным шагом к восстановлению исторической справедливости.

Авторы получили бы особое удовлетворение, если бы читатели восприняли эту книгу не только как источник информации о С.С. Четверикове и его времени, но и как посильный вклад по восстановлению справедливой оценки места этого крупного ученого в развитии современной науки, как труд, преследующий не только научные цели, но и несущий нагрузку нравственного порядка. Для достижения этой цели прежде всего необходимы глубокие и полные знания жизненного пути и научного творчества ученого.

Важным источником для биографии С.С. Четверикова служат его воспоминания, опубликованные в 1980 г. [48, 49], но они охватывают только детские и юношеские годы Сергея Сергеевича. Очень интересные, но весьма краткие биографические статьи о Четверикове опубликовали Б.Л. Астуров [63, 67, 68], П.Ф. Рокицкий [137–139] и Н.В. Тимофеев-Ресовский [155, 156]; А. Шварц напечатал очерк [164, 165] почти в беллетристической форме; интересные факты из жизни Сергея Сергеевича приводит в своих мемуарах Н.П. Дубинин [95]; а из зарубежных авторов – Адамс [172, 173]. Несколько статей, посвященных жизни и научному творчеству С.С. Четверикова, опубликовали В.В. Бабков [71–73, 174] и мы [61, 62]. Однако первыми авторами, сообщившими в печати биографические сведения о Четверикове, были Ф.Г. Добржанский [177, 178] и А.Ф. Шереметьев [166]. В этой связи следует также отметить деятельность З.С. Никоро, благодаря которой было издано собрание трудов С.С. Четверикова [51, 56]. Остальные статьи и заметки, описывающие отдельные стороны его деятельности, не содержат материалов, позволяющих на их основе воссоздать биографию С.С. Четверикова.

Кроме того, мы обратились к первоисточникам, к документам, которые хранятся в государственных архивах и музеях разных городов и в личных архивах некоторых научных работников. Наиболее важные из

архивных собраний, которыми мы пользовались, следующие: 1) фонды отдела истории генетики при Институте общей генетики РАН, где имеется большое собрание документов о С.С. Четверикове и его ближайших родственниках; 2) материалы Музея истории Нижегородского государственного университета, хранящего ряд интересных документов, в частности воспоминания учеников и сотрудников Сергея Сергеевича; 3) Архив РАН, имеющий наиболее богатое собрание документов, рукописей и писем профессора С.С. Четверикова, представленное персональным фондом (№ 1650); 4) Государственный архив Горьковской (Нижегородской) области (ГАГО), включающий документы, относящиеся к горьковскому периоду его деятельности; 5) архив и библиотека Московского общества испытателей природы (МОИП), где содержатся весьма интересные, хотя и немногочисленные документы.

Интересными источниками материалов, характеризующих личность и стиль работы Сергея Сергеевича, послужили воспоминания, написанные по нашей просьбе товарищами, хорошо знавшими Сергея Сергеевича в разные периоды его жизни. Это — доктора биологических наук В.Д. Смирнова, П.А. Суворов и Ю.Г. Тринклер, кандидаты биологических наук И.Н. Грязнов, З.Д. Федоровская, М.М. Рудакова, Е.Ф. Бондаренко, О.К. Тринклер, а также Г.Т. Протасова, В.А. Крылова и Т.А. Мотрий¹. Всем им мы выражаем самую сердечную благодарность. Помимо этого, мы использовали ранее написанные воспоминания профессора И.И. Пузанова и старшего научного сотрудника З.С. Никоро, письмо И.В. Ждановой, написанное в ответ на просьбу З.Д. Федоровской, и письмо Е.М. Владимирской к Н.М. Артемову.

Структура нашей книги определяется направлениями научной деятельности С.С. Четверикова. В первой главе представлены биографические материалы, во второй главе излагаются его энтомологические работы, а третья глава посвящена историко-научному анализу учения Четверикова и его значения в развитии генетики и эволюционной теории. В заключении сделана попытка дать характеристику личности Сергея Сергеевича, его психологический портрет.

Книга завершается списком литературы, который являлся предметом особой заботы с нашей стороны, так как все опубликованные списки работ С.С. Четверикова оказались неполны и не всегда точны. В основу настоящего списка был положен Список трудов С.С. Четверикова, составленный академиком Б.Л. Астауровым и приложенный к статье П.Ф. Рокицкого [138]. Нам удалось дополнить и внести необходимые уточнения в эти списки. Кроме того, в наш список были включены все переиздания и переводы на другие языки трудов С.С. Четверикова. Порядок располо-

¹ Их воспоминания (в рукописях) хранятся в музее Нижегородского университета (список этих рукописей см. далее).

жения материала – хронологический. Во второй раздел библиографии включены работы о жизни и деятельности С.С. Четверикова, а также все остальные публикации, на которые есть ссылки в тексте.

Описания некоторых публикаций, указанных в обоих разделах библиографии, сопровождаются небольшими примечаниями. При описании повторных изданий мы руководствовались следующими правилами. В том случае, если повторное издание в точности воспроизводит первое, мы не присваивали ему самостоятельного номера и описывали сразу же вслед за описанием первого после слов "То же". В случае существенных различий в тексте последующего издания мы описывали его под самостоятельным номером и в примечаниях указывали, в чем заключается отличие данного издания от предыдущего. Все переводы на другие языки описывались под самостоятельными номерами.

Результаты некоторых работ Четверикова были опубликованы в статьях других авторов. В этих случаях они были лишены самостоятельного заголовка, а иногда имели подзаголовок как часть статьи, в которую они были включены. Таким публикациям Четверикова мы присваивали заголовок по смыслу работ, который заключали в квадратные скобки (см. [3, 7, 20, 43]).

В работе над библиографией нам помогли сотрудники библиографического отдела библиотеки Нижегородского университета во главе с заведующей этим отделом М.Н. Андреевой. Библиограф Ф.С. Эйдельман выполнила библиографическое редактирование, за что ей и всем остальным сотрудникам отдела выражаем сердечную благодарность.

Мы полагаем, что список литературы позволит с достаточной полнотой представить научную деятельность С.С. Четверикова. При этом все же надо иметь в виду, что многие работы, выполненные им, так и не были опубликованы и их рукописи до сих пор не найдены. Это объясняется его высокой требовательностью к публикуемым материалам, а также двумя вынужденными перерывами в его деятельности. Особо приходится сожалеть, что им не изданы курсы лекций по ряду предметов, которые он читал в вузах (курсы генетики, биометрии, энтомологии и др.). К счастью, некоторые материалы по этим курсам уцелели и хранятся в Архиве РАН (фонд Н.С. и С.С. Четвериковых № 1650). Однако многие рукописи безвозвратно утрачены. Мы будем весьма признательны за любые указания на материалы, не нашедшие отражения в списке трудов С.С. Четверикова, и любые другие замечания по этой работе.

Книга была написана во второй половине 1980-х годов, в период "перестройки". Но публикация ее задержалась на целых три года, до тех пор, пока Институт общей генетики РАН взял ее под свой контроль и финансирование.

За эти годы продолжалась работа над биографией и научным наследством С.С. Четверикова. Были найдены новые материалы, которые позво-

ляют уточнить и расширить наши знания в этой области. Кроме того, у нас и за рубежом были опубликованы за последние 3 года новые работы, в которых затрагиваются вопросы жизни и научного творчества С.С. Четверикова и даются оценки его трудам, а также изменились и наши подходы к оценке процессов исторического развития науки. Все это требует известной корректировки текста книги. Было решено ограничиться только самыми необходимыми дополнениями и уточнениями. В тех случаях, когда такие дополнения не влияли на остальные части книги, они были вставлены в текст без каких-либо оговорок. В тех же случаях, когда они влекли за собой необходимость изменения в структуре книги, например требовали изменения нумерации литературных источников или системы ссылок на них в тексте, — мы приводим необходимые материалы в виде дополнений к тексту в конце книги. При этом ссылки на эти дополнения даются в фигурных скобках и обозначены римскими цифрами, в отличие от ссылок на литературу.

В книге сохранены названия географических пунктов и учреждений, которые существовали в описываемые годы.

В заключение считаем своим приятным долгом выразить сердечную благодарность директору Института общей генетики РАН чл.-корр. РАН Ю.П. Алтухову и его заместителю по научной работе проф. И.А. Захарову, благодаря содействию которых наша книга вышла в свет. Также благодарим всех просмотревших по нашей просьбе рукопись или отдельные ее части. Среди них хотелось бы выделить опять же И.А. Захарова, а также ныне уже скончавшихся А.П. Сушкину и Д.В. Шаскольского. Особую признательность мы выражаем Н.Б. Астауровой, познакомившей нас с неизвестными рукописями С.С. Четверикова, сохранившимися в архиве ее отца — академика Б.Л. Астаурова, а также Е.В. Киселевой, передавшей нам очень интересную и обширную переписку С.С. Четверикова с ее покойным мужем профессором А.А. Бунделем. Наконец, благодарим всех, кто так или иначе помог нам в подготовке к изданию этой книги, в частности коллектив Музея истории Нижегородского университета во главе с Т.И. Ковалевой и коллектив университетской библиотеки (директор А.И. Савенков).

Жизненный путь

Детство. Годы учения

С.С. Четвериков родился 24 апреля (6 мая) 1880 г. в Москве в семье фабриканта – владельца сукновальной фабрики (близ деревни Городище на Клязьме под Москвой). Его отец – Сергей Иванович – был образованный, либерально настроенный человек. Мать – Мария Александровна – из семьи Алексеевых, знаменитой такими выдающимися личностями, как ее брат, бывший долгое время городским головой Москвы, Николай Александрович Алексеев, и двоюродный брат Константин Сергеевич Алексеев-Станиславский, основатель Художественного театра.

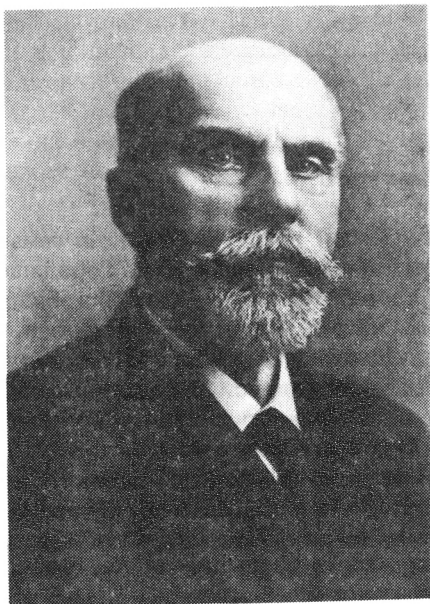
В конце XVIII в. предки Сергея Сергеевича – братья два Ивана (большой и меньшой) и Герасим Четвериковы – переселились в Москву из г. Перемышля Калужской губернии, где их мать содержала постоянный двор.

Иван Васильевич большой (прадед) в 1831 г. приобрел сукновальную фабрику в Городищах на р. Клязьме (Богородского уезда Московской губернии), а позднее дом и имение в Кашинцеве близ Городищ. Сукновальным производством занимался также и его брат Иван Васильевич меньшой на фабрике, расположенной в Щелокове [162].

У Ивана Васильевича большого было четверо сыновей, из которых Иван Иванович (1809–1871), женатый на Анне Дмитриевне Самгиной, стал дедом С.С. Четверикова. Это был очень предприимчивый человек, делец и карьерист, наживший большой капитал. Располагая весьма значительными свободными средствами, он не скупился частично использовать их для строительства многочисленных православных храмов в западных губерниях. Этим он обратил на себя внимание высших церковных и придворных кругов и даже самой императрицы. Его стали называть "ревнителем православия и храмосоздателем". Вскоре он получил потомственное дворянство, чин действительного статского советника и был награжден орденами и ценными подарками¹.

Сергей Иванович (1850–1929) – отец Сергея Сергеевича – был женат, как сказано выше, на Марии Александровне Алексеевой, родные которой владели канительным производством (ткани с золотой и серебряной нитью – канителью). Между сукновальщиками Четвериковыми и канительщиками Алексеевыми существовали тесные производственные связи типа синдиката. Председательствовали в этом объединении Алексеевы,

¹Русский биографический словарь. Том Чаадаев-Швитков. СПб.: 1905. С. 361.



Сергей Иванович Четвериков — отец Сергея Сергеевича

Мария Александровна Четверикова — мать Сергея Сергеевича

владевшие более солидным капиталом. Деловые связи скреплялись брачными узами между представителями этих двух фамилий.

Сергей Иванович Четвериков был человеком весьма незаурядным. Отец его умер рано, и сын, едва достигнув 18 лет, был вынужден взять на свои плечи управление всем многосложным промышленным хозяйством: наблюдение за сырьевой базой — несколько десятков тысяч голов мериносовых овец в солончаковых степях Северного Кавказа, прядильная, красильная и собственно сукновальные фабрики, забота о Городищенском поместье и приусадебном хозяйстве. Для изучения технологии производства и методов управления Сергей Иванович неоднократно выезжал на крупные европейские фабрики, где начинал освоение производства с должности рядового рабочего.

Мать Сергея Сергеевича получила лишь домашнее образование, но знала три европейских языка, музыку, много читала и вместе с мужем весьма рационально относилась к проблеме воспитания детей. Им прививались разнообразные трудовые навыки, уважение к любому труду, умение полностью обслужить себя без посторонней помощи. Дети помогали взрослым работать на сенокосе, пилили и кололи дрова, убирали поме-

щения, сами приводили в порядок одежду, владели иглой и т.п. Последнее, естественно, касалось прежде всего Муси, которая, как мать, получила домашнее образование. На уроки письма, на чтение произведений литературы, на уроки вязания, штопки и вышивания собирались по 15–20 ребятишек из ближайших деревень и, таким образом, осуществлялось групповое учение, при котором преодолевались сословные барьеры.

Ранние годы Сергея Сергеевича протекали в Москве и в имении Кашинцево, на р. Клязьма к северу от с. Анискино. У него было два брата: старший Иван, младший Николай, и сестра Мария. Дети воспитывались в постоянном общении с природой, чему немало способствовало влияние гувернера, страстного натуралиста, который приучал детей к наблюдательности и бережному отношению ко всему живому. Чуткость и любовь к природе Сергей Сергеевич и Николай Сергеевич пронесли через всю жизнь.

В семье Четвериковых частым гостем и большим другом был художник И.И. Левитан. На всю жизнь Сергей Сергеевич и Николай Сергеевич сохранили трогательное, нежное отношение к его произведениям, наполненным любовью к русской природе.

Среди всех детей родители, особенно отец, выделяли как наиболее одаренного и перспективного Сергея. Иван отличался легкомыслием и склонностью к авантюрам, а Коля – слишком скромен, тих, да и мал (на 5 лет моложе Сережи). Кроме того, во все делах он чаще всего следовал за Сергеем. Влияние старшего брата было безграничным; Сережа считался в семье личностью незаурядной, и остальные дети должны были делать все для того, чтобы Сергей не отвлекался по мелочам от своих занятий.

Для того времени взгляды на общественные отношения в семье Четвериковых были весьма либеральные. Сергей Иванович на своей фабрике стремился облегчить жизнь рабочих и их семей. В рабочем поселке функционировала школа для рабочих фабрики, была построена амбулатория для обслуживания населения. Кроме того, Сергей Иванович в начале второго десятилетия нашего века впервые в истории России добился в Государственной думе утверждения официального законодательства об ограничении в использовании детского труда в промышленности возрастом в 12 лет (ранее дети работали по 12 часов с семи-восьмилетнего возраста). Первым в России он стал практиковать продажу акций рабочим с целью повышения их заинтересованности в результатах труда. Не случайно у Сергея Сергеевича во времена студенчества (1900–1906 гг.) сформировалось четкое материалистическое мировоззрение. Этому предшествовало преодоление религиозных представлений [67. С. 62].

Отец рассматривал сына Сергея как своего восприемника в промышленно-сукновальном производстве. Он мыслил дать ему инженерно-экономическое образование и определил его в частное реальное училище

К.П. Воскресенского на Мясницкой. Это было первоклассное учебное заведение с высококвалифицированными преподавателями. "Среди наших школьных преподавателей, – писал Сергей Сергеевич в своих воспоминаниях, – было немало лиц с ученой степенью магистра, так, например, живую природу преподавал Иван Алексеевич Каблуков, будущий всемирно известный химик, и академик, доцент МГУ Владимир Павлович Зыков, преподававший нам физическую географию, и др." [46. С. 42–43]. Петру Михайловичу Иванову, математику, Сергей Сергеевич был обязан формированием своего умственного склада; он учил своих учеников "строгому последовательному логическому мышлению и такому же строгому логическому изложению своих взглядов" [46. С. 43].

Решающее влияние на формирование С.С. Четверикова как биолога оказал В.П. Зыков (1855–1913). Он был зоологом, учеником А.П. Богданова, и от него Сергей Сергеевич впервые услышал о Дарвине и его теории эволюции. По просьбе Сереежи родители приглашали Владимира Павловича в Кашинцево на летние каникулы. Со страстью учитель и ученик занимались здесь изучением живого мира.

Учился он хорошо. В свидетельствах об окончании реального училища по основному отделению (1892–1896 гг.) по всем предметам он имел оценку "5" и только по рисованию и гимнастике "4". В дополнительном классе (1896/97 г.) отметки по всем предметам, включая и рисование, были "5" и только по гимнастике осталась одна четверка.

После окончания реального училища (1897 г.) встал вопрос о дальнейшем продолжении образования. Отец настаивал на экономическом и техническом образовании, чтобы передать Сергею в дальнейшем руководство фабрикой. Но у Сергея Сергеевича, несмотря на преданность и любовь к отцу, хватило мужества остаться искренним и сознаться в своем решении посвятить себя изучению природы ("Мне хочется, папа, стать профессором зоологии"). Эта неожиданная твердость огорчила и раздосадовала отца, и он несколько раз пытался доказать сыну всю несостоятельность и неразумность, с его точки зрения, этого решения. Но Сергей Сергеевич оставался непоколебим. Разлад отца с сыном тревожил всю семью.

Все же осенью 1897 г. Сергей Иванович отцовской волей отослал сына в Германию для обучения в техникуме (в г. Миттвейде к западу от Дрездена), который представлял собой нечто промежуточное между средним и высшим техническим учебным заведением.

Чувство бессмысленности все этой затеи не оставляло Сергея Сергеевича. Он по-прежнему все свободные деньги и свободное от занятий время посвящал, как говорил отец, "зоологической дури". С наступлением весны он написал отцу горячее и убедительное письмо о неизменности и твердости своих намерений стать профессором зоологии. Письмо

произвело на отца такое сильное впечатление, что он отозвал сына из Германии и с величайшим огорчением разрешил ему поступать в университет при условии, чтобы это был не Московский университет, так как он опасался влияния Сергея Сергеевича на младшего брата Николая.

Сергей Сергеевич выбрал местом своей новой жизни и учебы Киев. Ему только что исполнилось 18 лет. Он был полон сил и решимости получить аттестат зрелости и поступить в университет. Занятия греческим и латынью, повторение гимназической программы прерывались лишь для изучения "внепрограммных" трудов Маркса и другой революционной литературы, которую Сергей Сергеевич добывал у букиниста Просяниченки, а также посещением лекций доцента В.Я. Железнова по политической экономии в Киевском университете.

Чтение биологической литературы вызвало повышенный интерес Сергея Сергеевича к вопросам наследственности. "Очевидно, уже тогда Судьба определила мне быть генетиком", — писал он в своих воспоминаниях [46. С. 56].

В Киеве в жизни Сергея Сергеевича произошло и еще одно весьма важное событие. Он познакомился с Еленой Яковлевной Пархоменко (1872–1973 гг.), которая пылко влюбилась в него и в тайне от своих родителей Сергей Сергеевич женился на ней. Вскоре у них родилась дочь. Однако этот ранний брак оказался непрочным, и молодые супруги вскоре разошлись. О своей дочери Елене Сергеевне (в замужестве Воздвиженской, 1899–1966 гг.) он сам и его отец продолжали заботиться, пока позволяли обстоятельства.

Прошло почти полтора года жизни Сергея Сергеевича в Киеве, когда весной 1899 г. он рискнул подать прошение о разрешении сдавать экзамены на аттестат зрелости и был допущен к экзаменам при 5-й киевской гимназии. Восемнадцать экзаменов надо было сдать чуть более чем в месячный срок. Русское сочинение было на тему: "Почему мы должны дорожить памятниками древности?". В основу сочинения Сергей Сергеевич положил тезис К. Маркса о том, что каждое явление может быть вполне понято нами только тогда, когда мы знаем его историю. Тема была развернута блестяще, и, начиная с этого сочинения, Сергей Сергеевич все экзамены сдал на пятерки. Осечка произошла лишь с древними языками, по каждому из которых следовало сдать по три экзамена: устный, письменный перевод с русского на древний и с древнего на русский. К концу сессии Сергей Сергеевич испытывал почти непереносимые головные боли. С ними утром шел на экзамены, с ними ложился спать, считая их причиной переутомления. И вот перевод с русского на греческий он провалил. Придя домой, он свалился в постель и около двух недель не приходил в сознание. Однако этот провал не лишил его аттестата зрелости. Благодаря прекрасным отзывам всех остальных преподавателей, особенно преподавателя русского языка, удалось

уговорить "грека" вместо двойки поставить тройку с минусом. Все это Сергей Сергеевич узнал много позднее. У него оказалась тяжелая форма брюшного тифа, осложнившаяся двусторонним тромбофлебитом обеих ног. На носилках едва живого мать увезла сына в Москву. Но до конца своих дней он вынужден был бинтовать ноги эластичными бинтами, иначе они быстро отекали и причиняли мучительную боль. А ведь экскурсии в природу, ловля бабочек для коллекции, работа на Опорном пункте при Горьковском университете требовали пеших прогулок от 10 до 30 км в день. Терпение, воля, целеустремленность С.С. Четверикова всегда будут вызывать удивление и уважение его учеников и последователей.

В 1900 г. С.С. Четвериков поступил учиться на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета. В то время здесь работали выдающиеся биологи-эволюционисты, страстные борцы за дарвинизм: К.А. Тимирязев (1843–1920) и М.А. Мензбир (1855–1935). Позднее Сергей Сергеевич был оставлен у последнего на кафедре сравнительной анатомии для подготовки к званию профессора.

Наряду с упорной учебной работой Сергей Сергеевич уже на первых курсах университета приступил к научной работе. Собственно говоря, свою научную деятельность он начал еще до поступления в университет, так как имел уже сложившийся интерес к живой природе, был страстным собирателем и знатоком бабочек. На первом курсе он стал посещать студенческий зоологический кружок под руководством профессора Н.Ю. Зографа (1854–1919) и сделал свой первый доклад о строении гидры (по трудам немецких авторов).

Кроме того, Сергей Сергеевич включился в работу комиссии по изучению фауны Московской губернии при Обществе любителей естествознания, антропологии и этнографии. Этой комиссией руководил известный зоолог Г.А. Кожевников (1866–1933). На одном из заседаний этой комиссии Сергей Сергеевич сообщил о своих дополнениях к фауне чешуекрылых Московской губернии. В 1902 г. эта работа была опубликована в трудах комиссии, которые издавались Обществом любителей естествознания, антропологии и этнографии [2]. Одновременно вышло в свет его руководство к коллекционированию насекомых, включенное в книгу "Руководство к зоологическим экскурсиям и собиранию зоологических коллекций" под редакцией Г.А. Кожевникова [1]. В том же году он совершил свою первую большую зоологическую экспедицию с зоологом П.П. Сушкиным (1868–1928), во время которой коллекционировал бабочек Минусинского края и Западных Саян.

В следующем, 1903, году Сергей Сергеевич публикует еще две свои лепидоптерологические статьи, причем в одной из них он описал новый ранее неизвестный вид шелкопряда из Сибири *Dendrolimus laricis* Tschltv. В 1904 г. он сообщает о новых бабочках Палеарктики, и вновь уезжает



Сергей Сергеевич — студент Московского университета

вместе с П.П. Сушкиным и его женой, Анной Ивановой, в экспедицию на озеро Зайсан и горный хребет Тарбагатай. В 1905 г. была опубликована статья о дальнейших дополнениях к фауне бабочек Московской губернии. В этом же году вышла очень интересная работа под названием "Волны жизни". В ней Сергей Сергеевич анализирует колебания численности популяций организмов, что имеет, как теперь известно, большое значение в генетическом дрейфе. Работа эта, как отмечает академик Б.А. Астауров, написана добротным русским языком, без формалистических и псевдонаучных оборотов; за каждой фразой в ней "бьется живая, наблюдательная мысль". Наконец, в 1906 г. С.С. Четвериков публикует "Список бабочек с берегов Аральского моря", плод кропотливой работы по определению видов бабочек из лепидоптерологических сборов Аральской экспедиции.

Таким образом, ко времени окончания университета Сергей Сергеевич становится известным исследователем бабочек, автором десяти статей,

представляющих большой интерес не только для специалистов-лепидоптерологов, но и для биологов широкого профиля.

В те же студенческие годы завершилось формирование мировоззрения С.С. Четверикова и его политических взглядов. Он усердно занимался в кружке по изучению революционной литературы и участвовал в общестуденческой забастовке в знак протеста против сдачи в солдаты 183 киевских студентов. Эта забастовка окончилась тем, что воинские части загнали бастующих студентов в Манеж, где продержали их трое суток. Затем студентов перевели в Бутырскую тюрьму, и там они находились еще около двух недель.

Во время революции 1905 г. Сергей Сергеевич еще более активно участвует в студенческом революционном движении. В разгар октябрьской политической стачки Комитет железных дорог был преобразован в Московский стачечный комитет, в состав которого включились представители многих предприятий и учреждений. От студентов Московского университета в этот Комитет был направлен С.С. Четвериков, тогда студент 4-го курса. Он участвовал в его заседаниях, где преобладали либерально настроенные интеллигенты, меньшевики и эсеры, но были и большевики. Собиралось человек 60–70, обсуждали ход забастовок, выделяли агитаторов и руководителей стачек. С.С. Четвериков получил от Комитета задание организовать забастовку на Московском стеариновом заводе (Лефортово). Он скоро завоевал доверие рабочих, и забастовка состоялась. Еще много лет спустя Сергей Сергеевич не терял дружеских отношений со многими из рабочих.

Следует также упомянуть об участии С.С. Четверикова в демонстрации 18 октября возле Бутырской тюрьмы с требованием освобождения политзаключенных.

Весной 1906 г. С.С. Четвериков окончил университет. Он отстал на один год от потока студентов приема 1900 г. В своей автобиографии по этому поводу он указывает, что "в связи с революционной деятельностью и научной работой (экспедиция с П.П. Сушкиным на Тарбагатай) окончил университет только в 1906 году"². Возможно также, что этому способствовали последствия заболевания, перенесенного незадолго до поступления в университет.

²ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 97. Л. 8.

Работа в Московском университете и на Высших женских курсах

Как упоминалось выше, после окончания университета С.С. Четвериков был оставлен на три года "для подготовки к профессорскому званию" при кафедре сравнительной анатомии профессора М.А. Мензбира. За это время ему необходимо было подготовиться к чтению самостоятельного университетского курса и к сдаче магистерских экзаменов перед защитой магистерской диссертации.

Под руководством М.А. Мензбира коллектив кафедры работал с 1886 г. По мнению Н.К. Кольцова, к концу столетия вряд ли "где-либо в Европе или Америке можно было найти другую сравнительно-анатомическую лабораторию, в которой наука и преподавание стояли бы на значительно более высоком уровне, чем в Москве" [110. С. 9]. Среди воспитанников кафедры были также выдающиеся ученые, как В.Н. Львов, Н.А. Иванцов, А.Н. Северцов, П.П. Сушкин (последние два потом стали академиками, как и сам Мензбир). Исследователи, специализировавшиеся на этой кафедре, получали очень широкое биологическое образование. Хотя все они выполняли диссертационные работы в области сравнительной анатомии, но многие из них впоследствии преподавали и работали в других областях биологии (гистологии, эмбриологии, физико-химической биологии и т.д.). Так было, например, с профессором Н.К. Кольцовым (1872–1940), который лет за десять до Четверикова специализировался на кафедре Мензбира, выполнил в качестве магистерской диссертации сравнительно-анатомическую работу "Развитие головы миноги. К вопросу о метамерии головы позвоночных", но его интересы лежали в области организации клетки и физико-химической биологии. Впоследствии судьбы Н.К. Кольцова и С.С. Четверикова тесно переплелись.

Работа на кафедре сравнительной анатомии протекала успешно. Сергей Сергеевич включился в жизнь кафедры и с большой энергией и настойчивостью работал над магистерской диссертацией и подготовкой магистерских экзаменов. Последнее отнимало много времени и сил. По словам Н.К. Кольцова, правда относящихся к более раннему периоду, "в то время эта подготовка, соответствовавшая нашей теперешней аспирантуре, носила почти исключительно литературный характер, по крайней мере, по кафедре сравнительной анатомии. Надлежало в три года изучить десятки толстых томов на иностранных языках и подготовиться к шести магистерским экзаменам: по сравнительной анатомии, зоологии позвоночных, зоологии беспозвоночных, палеонтологии, ботанике и физиологии" [110, С. 10].

Хорошее знание языков, особенно немецкого, облегчало подготовку к экзаменам и позволяло Сергею Сергеевичу продолжать свою работу в области лепидоптерологии. За время до защиты магистерской диссертации

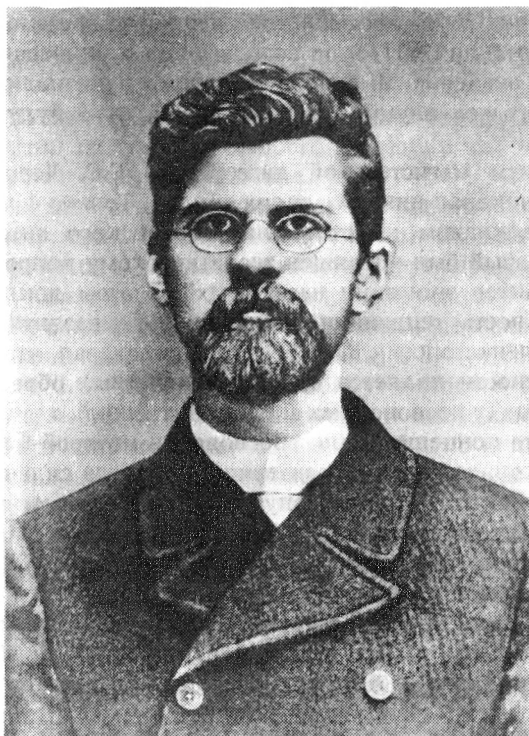
ции (1906–1911 гг.) он опубликовал еще пять лепидоптерологических работ [10–13, 15].

В 1909 г. истек срок пребывания Сергея Сергеевича на кафедре сравнительной анатомии, и он должен был искать себе постоянное место работы. Эту задачу ему помог решить Н.К. Кольцов, который с 1903 г. работал в качестве профессора на Московских высших женских курсах. Он читал там зоологию, цитологию и общую биологию и руководил организованной им же зоологической лабораторией. Четвериков поступил на Высшие женские курсы сначала на должность лаборанта, но вскоре он начал чтение самостоятельного курса энтомологии уже в качестве доцента³. На Высших женских курсах он преподавал вплоть до реорганизации этого учебного заведения в 1918 г.

По традиции, темы для магистерских диссертаций на кафедре М.А. Мензбира избирались из области сравнительной анатомии позвоночных животных. Но, учитывая интересы и опыт работы Сергея Сергеевича, ему было разрешено в качестве объекта исследования избрать беспозвоночное животное, а именно водяного ослика, широко распространенного пресноводного равноногого рачка *Asellus aquaticus* L. В итоге им была завершена фундаментальная работа, очень тщательно выполненная, в которой автор опирался на эволюционные принципы. По поводу этой работы академик Б.Л. Астауров писал: "Нет сомнения, что именно изучение строения этого рачка привело его к широким обобщениям относительно роли наружного скелета в эволюции членистоногих. Эта работа открыла ему дорогу к профессуре" [67. С. 62]. Это исследование было опубликовано на немецком языке в 1910 г. в "Бюллетене Московского общества испытателей природы" [14].

В следующем, 1911 г. Сергей Сергеевич представил эту работу в качестве магистерской диссертации, успешно защитил ее, и ему была присуждена ученая степень магистра зоологии. Этот год был очень тяжелым для Московского университета, который подвергся разгрому по инициативе министра народного просвещения Л.А. Кассо. Проводя свою черносотенно-погромную политику в учебных заведениях России, он в феврале-марте 1911 г. исключил из университетов тысячи студентов и уволил многих преподавателей. Претестуя против этой беспрецедентной акции, практически все прогрессивные профессора и преподаватели покинули университет. Среди них были такие выдающиеся ученые, как К.А. Тимирязев, Л.З. Мороховец, Н.Д. Зелинский, В.И. Вернадский, П.Н. Лебедев и др. Университет потерял почти треть всего профессорско-преподавательского состава. Профессор М.А. Мензбир, который был тогда проректором,

³Впоследствии курс энтомологии он читал в Московском и Горьковском университетах и во Владимирском Учкомбове, каждый раз существенно обновляя его и придавая ему новое направление. Конспекты лекций по этим курсам частично сохранились.



Сергей Сергеевич — преподаватель Высших женских курсов

был уволен, а другие сотрудники кафедры из солидарности покинули ее. Среди них был и Н.К. Кольцов. Учебный процесс был нарушен, некоторые кафедры закрыты. Научная жизнь лабораторий почти замерла, лекции и практические занятия со студентами проводились с перебоями.

Однако все эти события существенно не повлияли на деятельность Сергея Сергеевича, так как он работал в это время на Высших женских курсах, но зато окончательно разорвали его связь с кафедрой Мензбира.

К этому же времени относится второй брак Сергея Сергеевича. Он развелся со своей первой женой, Еленой Яковлевной, и женился на Анне Ивановне Сушкиной (урожденной Кулаковой, 1881–1947 гг.), которая также разошлась со своим первым мужем — академиком Петром Петровичем Сушкиным (1868–1928). У нее была дочь Ася (Анна Петровна Сушкина), которая стала падчерицей Сергея Сергеевича и с трехлетнего возраста воспитывалась в его семье.

Для С.С. Четверикова восьмилетний период со времени защиты магистерской диссертации (1911) и до возвращения в университет (1919) имел очень важное значение. Именно в это время происходило становление его как ученого и он задумывался над планом своих будущих исследований.

После защиты магистерской диссертации С.С. Червериков долгое время не публиковал никаких своих трудов. Только 1 марта 1914 г. он выступил с докладом на открытии Московского энтомологического общества, который был посвящен теоретическому вопросу и назывался "Основной фактор эволюции насекомых". В этом докладе он вскрыл противоположность тенденции эволюционного развития позвоночных животных и членистоногих. Он убедительно доказал, что причиной этой противоположности является строение скелетных образований у этих групп животных (у позвоночных скелет внутренний, а у членистоногих – наружный). Эта концепция, для обоснования которой Сергей Сергеевич использовал количественные критерии, произвела сильное впечатление на биологов. Доклад этот был опубликован в первом томе "Известий Московского энтомологического общества" в 1915 г. [17]. Позднее эта работа была переведена на английский язык и издана в США [23].

В трудное время предвоенной реакции, во время первой мировой войны и революции Сергей Сергеевич напряженно занимался самообразованием в области самых общих теоретических проблем биологии, эволюционного учения и в первую очередь в области генетики – новой бурно развивающейся главы биологической науки.

В автобиографии Сергей Сергеевич писал: "По мере углубления в вопросы зоогеографии и систематики я все более и более убеждался в том, что разрешение возникающих проблем возможно только на базе четкого и детального знания процесса видообразования. Конечно, основой этого знания должно быть эволюционное учение Чарльза Дарвина, но все же целый ряд конкретных вопросов мог быть разрешен только путем углубленного изучения законов изменчивости и наследственности. Эти законы разрабатывались и изучались двумя молодыми биологическими дисциплинами, возникшими уже после Дарвина, – Биометрией и Генетикой. Так, оставаясь энтомологом-систематиком, я стал генетиком и биометриком"⁴.

Таким образом, ко времени Великой Октябрьской революции научные интересы Четверикова существенно изменились. Появилось желание работать в новой отрасли биологии.

Тем не менее Сергей Сергеевич не оставляет своей работы по изучению бабочек. В летнее время (в предреволюционные годы) он продолжал осуществлять экскурсии в различные области России, накапливая мате-

⁴ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. № 97. Л. 9.

риал для своей уникальной коллекции. Особенно пристально он занимается бабочками восточного Крыма.

Кроме этого, в те годы Четвериков провел большую организационную работу по созданию Московского энтомологического общества. Этот эпизод в его жизни заслуживает особого внимания, так как показывает его с новой стороны – как организатора.

В Москве в начале века не существовало какого-либо объединения энтомологов, хотя число их было значительным. Их можно было разделить на три группы: 1) зоологи-фаунисты, группировавшиеся вокруг профессора Г.А. Кожевникова; 2) энтомологи, изучавшие насекомых-вредителей, во главе с профессором Н.М. Кулагиным (сельскохозяйственные учреждения и некоторые учебные заведения) и 3) кружок лепидоптерологов во главе с С.С. Четвериковым, вокруг которого группировались лепидоптерологи-любители (коллекционеры и исследователи бабочек). Это последний кружок, возникший осенью 1909 г. по инициативе Сергея Сергеевича, и стал центром, объединившим московских энтомологов в научное общество.

Вначале занятия кружка заключались лишь во взаимном ознакомлении с собранными материалами и обмене впечатлениями о летних сборах и наблюдениях. В этой группе участвовали И.А. Фабри, В.Э. Миллер, С.Г. Кузин, Г.А. Пашин и др. Но в конце 1912 г. был составлен план организации общества, а в 1913 г. начались совместные заседания кружка с другими энтомологами Москвы. Вскоре был разработан устав Общества, отредактированный Четвериковым. Учредительное собрание состоялось 1 марта 1914 г. На нем присутствовало 32 человека. Четвериков выступил с докладом "Основной фактор эволюции насекомых", о котором уже говорилось выше. Н.М. Кулагин был избран председателем Общества, товарищем председателя – С.С. Четвериков и секретарем – В.Ф. Болдырев. Общее число действительных членов Общества – 56 и членов-сотрудников – 29. Интересно отметить, что среди членов Общества были выдающиеся исследователи, которые работали в областях биологии, далеких от энтомологии. Например, Н.К. Кольцов, его жена М.П. Садовникова, П.И. Живаго, А.С. Серебровский и др.

В дальнейшем было решено издавать труды Общества под названием "Известия Московского энтомологического общества", и С.С. Четвериков стал их редактором. К сожалению, трудности, связанные с империалистической, а потом гражданской войнами, не позволили систематически издавать этот орган. Вышло всего три книжки. Однако и те немногие материалы, которые были здесь опубликованы, очень ценны для биографов Четверикова и свидетельствуют о его весьма активной работе в Обществе. Помимо двух докладов, опубликованных в "Известиях" [17, 18], Четвериков выступил на заседаниях Общества со следующими докладами: "Энтомологические наблюдения на торфяном болоте", "Два

года лепидоптерологических экскурсий под Москвою”, ”Памяти С.Г. Кузина”, ”К фауне Agrionidae Московской губернии. Опыт применения метода Heincke к систематике близких видов”. К сожалению, никакой аннотации этих докладов в протоколах не дается. Не излагается также содержание многочисленных выступлений Четверикова по докладам других авторов.

Октябрьская революция 1917 г. резко изменила жизнь и деятельность С.С. Четверикова. Совершенно очевидно, что революционные перемены не могли пройти мимо семьи фабрикантов Четвериковых. Весь уклад их жизни существенно изменился. Однако члены семьи реагировали на революционные преобразования совершенно по-разному. Наиболее тяжело переживали события 1917 г. старшие члены семьи, владельцы капиталистического предприятия. Так, еще в начале 1917 г. старший брат Сергея Сергеевича, Иван, который заведовал строительной и хозяйственной частью Городищенской фабрики, вышел из правления и уехал в Сибирь. Там Четвериковы имели большое животноводческое хозяйство на целинных землях, арендованных у царского правительства, в приенисейских степях к югу от Ачинска в 25 км от с. Ужур Красноярского края. Это хозяйство прежде всего было овцеводческим. Десятки тысяч голов выведенной в Сибири тонкорунной ”четвериковской” породы овец поставляли шерсть для сукновальной фабрики отца Сергея Сергеевича. По настоянию царского правительства, здесь на ”четвериковской фактории” был построен конный завод для поставки тяжелых и верховых лошадей в армию. Для нужд обслуживающего персонала было разведено стадо крупного молочного скота на базе местной выносливой породы, улучшенной быками-швицами. В настоящее время конный завод продолжает функционировать, а стада четвериковских овец и крупного рогатого скота за послереволюционный период мигрировали на территорию Казахстана, в предгорья Алатау; Иван Сергеевич уехал управлять всем этим хозяйством отца, но вскоре оставил его и эмигрировал в Европу.

28 июня 1918 г. Городищенская фабрика была национализирована. Сергей Иванович, бывший владелец, пытался сохранить связь с управлением фабрикой, но состояние здоровья и ряд недоразумений вынудили его вместе с женой Марией Александровной с разрешения Советского правительства выехать в конце 1922 г. за границу (в Швейцарию). Сопровождать родителей вызвалась их дочь Мария Сергеевна (1890–1977), которая еще в 1923 г. за границей вышла замуж за Александра Ивановича Майкова (1900–1978). Все они на родину больше не вернулись, но потомки во втором и третьем поколении и сейчас проживают в Швейцарии и Франции.

Совсем иначе встретили Октябрьскую революцию младшие члены семьи Четвериковых: Сергей и Николай (1885–1973). Последний, окончив в 1914 г. экономическое отделение Петроградского политехнического

института, стал видным математиком, специалистом в области математической статистики и теории вероятностей. Революцию он встретил, находясь в рядах армий⁵.

Оба брата стали научными работниками. Их материальное положение не зависело от доходов фабрики. Они давно отказались от какого-либо участия в работе отцовских предприятий.

Сергею Сергеевичу революция открыла новые перспективы для научной и общественной деятельности. Советское правительство тогда стремилось расширить сеть учебных заведений и научных учреждений и оказывало всяческое содействие и помощь научным работникам. Так, уже в 1918 г. Московские Высшие женские курсы были реорганизованы. На их базе был открыт 2-й Московский университет. При этом, однако, некоторые кафедры и лаборатории биологического профиля позднее были переданы 1-му Московскому университету. В частности, это относилось к кафедре и лаборатории профессора Н.К. Кольцова. Он вместе со своими сотрудниками и материальной базой вновь возвратился в 1-й Московский университет. Здесь он организовал и возглавил кафедру экспериментальной зоологии и биологическую лабораторию экспериментальной зоологии при этой кафедре.

Вместе с ним С.С. Четвериков вновь поступил в Московский университет (с 1 ноября 1919 г.), где получил место доцента на кафедре Н.К. Кольцова. Обосновавшись здесь, он смог реализовать свои замыслы о работе в области самых общих проблем биологии и в особенности над вопросом о привлечении данных генетики для решения ряда проблем эволюционной теории. Однако, по традиции, он и в 1-м Московском университете стал читать расширенный курс энтомологии и вел по нему практические занятия.

Первым шагом к осуществлению широких замыслов была организация чтения нового, совершенно оригинального курса, который назывался "Введением в теоретическую систематику". Этот курс был подготовлен Четвериковым сразу же, как только он вернулся в университет. К чтению его он приступил уже в 1919 г. В своей автобиографии Сергей Сергеевич писал: "Этот период совпал с Великой Октябрьской революцией, и последующий период моей жизни является самым плодотворным, самым интересным периодом моей творческой деятельности. В эти годы я создал свой лучший курс: — "Введение в теоретическую систематику"⁶. Н.П. Дубинин по поводу этого курса замечает, что он "по сути дела, был курсом генетики и биометрии" [95. С. 73].

Второй очень важной и новой для Четверикова работой было участие в руководстве большим практикумом по экспериментальной зоологии,

⁵ О Н.С. Четверикове см. [161], а также: Природа. 1974. № 2. С. 75—80.

⁶ ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. № 97. Л. 9.

организованным проф. Кольцовым для студентов биологического отделения физико-математического факультета. Этот практикум проводился в течение двух лет и сыграл очень важную роль в подготовке Московским университетом биологов разных специальностей. Для руководства различными разделами этого практикума Кольцов привлёк прекрасных, очень энергичных исследователей. Так, занятия по протистологии вел Г.И. Роскин, по цитологии и кариологии – П.И. Живаго или С.Л. Фролова, по физико-химической биологии – С.Н. Скадовский. С.С. Четверикову Кольцов поручил проведение генетического и биометрического практикума.

“Н.В. Тимофеев-Ресовский (бывший студент этого практикума), в свое время побывавший почти во всех европейских странах и интересовавшийся постановкой учебного процесса по биологии, свидетельствовал, что “кольцовский” был лучшим биологическим практикумом в Европе. Практикум пользовался у студентов таким успехом, что число желающих принять в нем участие всегда превышало число мест... Необычной была общая атмосфера практикума. Преподаватели называли студентов по имени и отчеству и относились к ним, как к равным. Обоюдная доброжелательность и внимание создавали теплые и в то же время по-деловому серьезные отношения” [102. С. 25]. Параллельно с занятиями на этом большом практикуме стали читать спецкурсы. Например, Д.П. Филатов читал механику развития, а Четвериков наряду с курсом биометрии впервые в Московском университете стал читать курс генетики.

Таким был путь, которым С.С. Четвериков пришел к генетике и приобрел основательную теоретическую подготовку в этой области. Однако в стенах университета он еще не имел возможности развернуть научно-исследовательскую работу по проблемам генетики. Это произошло немного позднее в стенах Института экспериментальной биологии (ИЭБ). Если первый период научной работы С.С. Четверикова мы можем назвать лепидоптерологическим, то в начале 1920-х годов наступил еще более важный этап его научного творчества – генетический.

В Институте экспериментальной биологии

История возникновения и развития Института экспериментальной биологии (ИЭБ) связана с именем Николая Константиновича Кольцова (см. [69, 109, 90]). Еще в 1916 г. в Москве возникло так называемое “Общество научного института”, которое организовало сбор общественных средств для открытия научно-исследовательских институтов. Одной из важнейших целей этого Общества было предоставление возможности научной работы многим выдающимся ученым, которые лишились ее вследствие погрома университета и других научных и учебных заведе-

ний министром Кассо. Обществу удалось открыть несколько научных институтов, причем они предназначались для определенных ученых, зарекомендовавших себя активной и новаторской работой в предшествующие годы. Так, Тропический институт предназначался для Е.И. Марциновского, а Физический – для П.П. Лазарева; оба они еще в 1911 г. покинули Московский университет. Для работы Н.К. Кольцова предполагалось организовать Институт экспериментальной биологии. Этот институт был открыт в середине 1917 г. Он занимал три большие комнаты на Сивцевом Вражке и имел всего трех штатных научных сотрудников, но к ним всегда присоединялись несколько внештатных, "добровольцев". С скромные масштабы этого института не охладили энтузиазма Николая Константиновича, который разрабатывал весьма широкие планы его дальнейшего развития. Особое значение он придавал организации генетических исследований. Впоследствии он писал: "Я решил избрать генетику как общую, так и прикладную боевой проблемой молодого Института экспериментальной биологии" [110. С. 28].

Однако реализовать эти широкие замыслы Кольцов смог только при Советской власти. С 1 января 1920 г. институт был включен в систему Государственных институтов Наркомата здравоохранения (ГИНЗ). В результате были расширены штаты и финансирование института, а затем ему было предоставлено прекрасное большое здание на Воронцовом поле (ныне ул. Обуха). В составе института были созданы отделы генетики, цитологии, эндокринологии, физико-химической биологии, гидробиологии, механики развития и зоопсихологии. Особое внимание было обращено на генетические исследования. В окрестностях Москвы (Звенигород) была создана Гидробиологическая станция с генетической лабораторией, работа которой увязывалась с отделом животноводства Наркомзема РСФСР через организованную здесь же Центральную станцию по генетике сельскохозяйственных животных и с Комиссией Академии наук. Естественно, встал вопрос о руководителе Генетической лаборатории и всех генетических исследований. Этот вопрос был разрешен быстро. Наблюдая за работой С.С. Четверикова и хорошо зная его эрудицию и творческую активность, Кольцов решил, что он будет самым подходящим руководителем лаборатории и генетических исследований.

С 1921 г. Сергей Сергеевич вступил в должность заведующего и научного руководителя отдела генетики Института экспериментальной биологии. Здесь он проработал около 9 лет (1921–1929). Это были наиболее продуктивные в творческом отношении годы его научной деятельности. Здесь он выполнил основную свою работу, которая выдвинула его в лидеры советской генетики и обессмертила его имя. Более того, исследования С.С. Четверикова и его учеников поставили генетическую школу в число передовых в мировой науке, а их генетико-эволюционные

взгляды намного опередили развитие научной мысли зарубежных исследователей.

Приняв на себя должность заведующего отделом генетики ИЭБ, Четвериков энергично занялся организацией лаборатории и в первую очередь подбором сотрудников и сплочением молодого коллектива вокруг важных и актуальных генетических проблем. Это ему удалось в полной мере. Вскоре штат лаборатории был заполнен молодыми исследователями, окончившими Московский университет, или еще студентами, которые были связаны там с С.С. Четвериковым (Б.Л. Астауров, Е.И. Балкашина, Н.К. Беляев, С.М. Гершензон, А.Н. Промптов, П.Ф. Рокицкий, Д.Д. Ромашов, Е.А. Тимофеева-Ресовская, Н.В. Тимофеев-Ресовский, С.Р. Царапкин). Поступив в ИЭБ, Четвериков не порвал связи с университетом и продолжал там преподавательскую работу – читал курс генетики и руководил генетическим практикумом, участвуя таким образом в подготовке новых кадров советских генетиков (Н.П. Дубинин, Г.Г. Фризен, Б.Н. Сидоров, В.П. Эфроимсон, Л.В. Ферри, Д.В. Шаскольский и др.).

Тематика генетической лаборатории института с самого начала приобрела оригинальное направление. Свою основную задачу коллектив лаборатории видел в преодолении противоречий между эволюционной теорией и антиэволюционными концепциями некоторых биологов, которые якобы вытекают из основных постулатов генетики. Известно, что эти противоречия тогда были очень острыми. С.С. Четвериков как дарвинист не мог принять эти антиэволюционные умозаключения. В условиях еще не окончившегося конфликта между дарвинизмом и менделизмом в лаборатории Четверикова тезис о совместимости этих двух направлений понимался как не подлежащий обсуждению.

За короткий срок работы Сергея Сергеевича и руководимого им коллектива увенчались выдающимся успехом. В 1926 г. Четвериков опубликовал полученные результаты исследований и размышлений в большой статье "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики". В этой работе было показано, что между данными генетики и эволюционной теорией нет никакого противоречия. Напротив, данные генетики должны быть положены в основу учения об изменчивости и стать ключом к пониманию процесса эволюции. Четвериков, пользуясь несложными математическими методами, доказал, что мутации (геновариации) в природных популяциях животных не исчезают могут накапливаться в скрытом (гетерозиготном) состоянии и давать материал для изменчивости и естественного отбора. Таким образом, Четверикову удалось связать эволюционное учение Дарвина и законы наследственности, установленные генетикой (см. гл. 3).

Эта статья С.С. Четверикова (1926) в настоящее время рассматривается как основополагающая работа для развития новой отрасли науки –

эволюционной (и популяционной) генетики. Она поставила имя Сергея Сергеевича Четверикова в один ряд с именами корифеев биологии и считается важнейшей вехой в развитии эволюционной теории.

Несколько позднее к сходным выводам пришли и другие ученые: Рональд Фишер и Джон Б.С. Холдейн в Англии, а также Сьюэл Райт в США. Часто этих исследователей наряду с Четвериковым называют создателями популяционной генетики и считают, что основы этой науки были разработаны независимо друг от друга всеми четырьмя учеными. Так думает, в частности, Ф.Г. Добржанский [178].

В последнее время вопросы истории возникновения и развития популяционной генетики стали привлекать внимание специалистов, историков биологии, работающих в разных странах, в том числе в США. В результате небольшие исторические очерки стали включаться в сводки и руководства по генетике. В качестве примера можно привести книги Райта [215], Левонтина [111], Айала и Кайгер [60] и др. Из специальных историко-научных исследований следует указать на интересные работы Адамса [173], Майра [193] и Проувена [196]. Однако мнения авторов на истоки популяционной генетики весьма противоречивы. К сожалению, их критическое рассмотрение в рамках предлагаемой книги невозможно. Этому следует посвятить специальное детальное исследование. Но мы решительно не согласны с игнорированием или недооценкой роли работ С.С. Четверикова как основополагающих для этой новой главы генетики. Такая недооценка ясно просматривается во многих из указанных источников. Мы не можем согласиться и с мнением Ф.Г. Добржанского, признающего основателями популяционной и эволюционной генетики на равных правах всех четырех исследователей – Четверикова, Холдейна, Фишера и Райта – и считаем это мнение ошибочным. Более подробно этот вопрос будет проанализирован в главе 3.

После этого необходимого отступления возвратимся к рассмотрению деятельности С.С. Четверикова в ИЭБ.

Коллектив генетической лаборатории энергично занялся экспериментальной разработкой вопросов популяционной генетики. Чтобы доказать правильность теоретической эволюционной концепции, сформулированной руководителем лаборатории, необходимо было провести генетический анализ естественных популяций животных. В качестве объекта исследования были избраны природные популяции плодовых мушек дрозофил. Еще в 1925 г. на Звенигородской гидрофизиологической станции ИЭБ Е.И. Балкашиной, Н.К. Беляевым, Б.Л. Астауровым и С.М. Гершензоном, тогда еще совсем молодыми людьми, были начаты работы по генетическому анализу местных популяций четырех видов дрозофил, которые питаются грибами. Было показано, что при внешней фенотипической однородности и целостности вида генетически эти мушки далеко не однородны и "заражены" скрытыми геновариациями.

Боле того, стало очевидным, что виды дрозофил в природном состоянии являются сплошь генетозиготными по самым разнообразным признакам. Позднее это было обнаружено и на классическом объекте генетики — *Drusophila melanogaster*, отловленной в природной популяции Геленджика (1926).

Результаты этих исследований послужили материалом для двух обобщающих выступлений С.С. Четверикова в 1927 г. На V Международном генетическом конгрессе в Берлине он выступил с докладом "К генетической характеристике популяций в природных условиях". Этот доклад вызвал сенсацию и был встречен с большим интересом. Тезисы доклада Четвериков заключил следующими словами: "Все эти факты приводят к выводу, что обычные "естественные" популяции в весьма сильной степени гетерозиготны в самых разнообразных направлениях и представляют собой подчас богатый материал для наследственных вариаций, которые в случае изменения среды могут оказаться полезными и тем получить решающее значение в процессе эволюции" [51. С. 239].

Историческое значение этого выступления С.С. Четверикова будет рассмотрено в главе 3. Здесь же нам хотелось, немного уклонившись в сторону, сказать о советской делегации на V Международном генетическом конгрессе. Делегацию возглавлял Н.И. Вавилов (1887–1943), уже тогда прославленный исследователь, работы которого охватывали очень широкий круг вопросов биологической теории и сельскохозяйственной практики. Членами делегации, кроме С.С. Четверикова, были Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.С. Серебровский, Г.Д. Карпеченко, В.Е. Писарев и др. На конгресс из Советского Союза прибыло также много гостей. Доклады советских делегатов были посвящены важным вопросам генетики и селекции, в той или иной степени освещены эволюционными идеями и вызвали большой интерес участников конгресса. Советские генетики выступали как новаторы и занимали лидирующее положение на этом международном форуме.

Позднее на Третьем съезде зоологов, анатомов и гистологов СССР, который состоялся в Ленинграде 14–20 декабря 1927 г., Четвериков выступил на одном из пленарных заседаний с докладом "Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы". На этом съезде присутствовал И.И. Пузанов, который в своих воспоминаниях ярко описал острую дискуссию между Четвериковым и антидарвинистом Л.С. Бергом, доклад которого "О закономерностях в образовании форм у миног" был сделан на секции систематики, экологии и зоогеографии. "За давностью лет я не помню точно, — пишет И.И. Пузанов, — после какого именно доклада — Четверикова или Берга — между обоими учеными вспыхнула горячая стычка, которая по проявленной обеими сторонами страстности далеко выходила за рамки "парламентарной" дискуссии. Нападки Четверикова

были так резки, что всегда сдержанный Берг только хрипел и яростно стучал по пюпитру кулаком”⁷.

В январе 1929 г. в Ленинграде состоялся Всесоюзный съезд по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Четвериков присутствовал на этом съезде и выступил на пленарном заседании с докладом “Мутационная изменчивость”, в котором разрабатывались актуальные вопросы эволюционной генетики. К сожалению, его доклад оказался не включенным в труды съезда, изданные в 1930 г. в Ленинграде. Однако вскоре после возвращения со съезда Четвериков выступил на заседании Московского общества испытателей природы (МОИП) с новым, столь же важным в теоретическом отношении докладом на тему “Происхождение и сущность мутационной изменчивости” (21 марта 1929 г.). Тезисы этого доклада сохранились, тематически эти два доклада близки между собой. На съезде выступали многие ученики Сергея Сергеевича, сотрудники лаборатории ИЭБ: Б.Л. Астауров, Е.И. Балкашина, Н.К. Беляев, А.Н. Промптов, П.Ф. Рокицкой и Н.В. Тимофеев-Ресовский, сделавший два доклада. Кроме того, выступил Н.П. Дубинин, представлявший лабораторию А.С. Серебровского. Таким образом, в первую половину 1929 г. Четвериков с сотрудниками активно разрабатывал важнейшие вопросы эволюционной генетики.

Работая в ИЭБ, Сергей Сергеевич проявил себя не только выдающимся ученым-генетиком, но и прекрасным организатором и руководителем научного коллектива. Ему удалось объединить сотрудников в дружный коллектив единомышленников, что можно рассматривать как основу возникновения оригинальной научной школы. При этом им были найдены своеобразные методы научного общения сотрудников, так называемые СООРы (“современные орангия”), проходившие в товарищеской, непринужденной обстановке. В своих воспоминаниях эту форму общения научного коллектива Сергей Сергеевич описал очень ярко и эмоционально [48. С. 72].

С 1923 г. ИЭБ стал регулярно получать основные иностранные биологические журналы. Встала задача критического изучения зарубежных работ по эволюции, цитологии, генетике. Поэтому на СООРах проводилось живое, творческое обсуждение не только тематических докладов, но и реферативных сообщений, которые вызывали обмен мнений, доходящий “до ора”. Главной темой СООРов была генетика дрозофилы, но обсуждались и работы по цитологии, общей генетике, по проблемам эволюции.

По словам Е.И. Балкашиной, биологические диспуты происходили и

⁷Сохранился листок, на котором Четвериков наспех карандашом записал выступление по своему докладу (Берг, Серебровский, Беклемишев, Смирнов). Содержание выступления Л.С. Берга записано так: “С.С. метафизик... Метафизик — оскорбит. [ельный] терм.[ия]. Как произошли гены?” Отсюда легко заключить, что спор произошел после доклада Четверикова (Архив РАН. Ф. 1650).

в "досооровскую эпоху" на Звенигородской биостанции. Так, летом 1921 г. там обсуждалась полученная Н.К. Кольцовым книга Моргана, Стёртеванта, Мёллера и Бриджеса "Механизмы менделевской наследственности" (1915).

Сергей Сергеевич приехал в Звенигород в 1922 г. В том же году на Аниковскую генетическую станцию (недалеко от Звенигородского филиала ИЭБ) приехал американский генетик Г. Мёллер и привез около 20 культур дрозофил с набором мутаций, полученных в лаборатории Т. Моргана. Доклад Мёллера о работах школы генетика Моргана, вспоминает Е.И. Балкашина, произвел огромное впечатление. В этих "предсоорах" участвовали ученики и последователи Четверикова, будущие "сооровцы": Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.К. Беляев, Е.И. Балкашина, Д.Д. Ромашов, Б.Л. Астауров и, конечно, сам С.С. Четвериков.

В состав СООРа входили также Н.К. Кольцов, С.Л. Фролова, П.И. Живаго, А.С. Серебровский и В.В. Сахаров, все 10 сотрудников и ученики Четверикова и его жена Анна Ивановна (заведующая библиотекой ЖЭБ). Прием в члены СООРа был строго ограничен и требовал единогласия всех членов семинара. Этим достигалось как ограничение числа участников дискуссии (чем обеспечивалась высокая активность каждого), так и сохранение монолитности коллектива без внутренних раздоров и формирования мелких обособленных группировок. Вопросы и замечания слушателей допускались в любой момент доклада. От докладчика требовалось четкое изложение и умение выделить главную нить реферируемой работы, ее основную мысль и смысл. Каждый сооровец должен был читать на трех основных европейских языках. Споры по различным генетическим проблемам порою бывали очень горячими и темпераментными; на дружеских отношениях внутри коллектива это не отражалось.

Все это привело к тому, что коллектив генетической лаборатории ИЭБ отличался высокой продуктивностью, и во второй половине 1920-х годов его члены опубликовали много оригинальных генетических работ, выполненных преимущественно на дрозофиле. Эти работы публиковались главным образом в "Журнале экспериментальной биологии" в 1925–1930 гг. (и частично за рубежом, в Германии). Однако не все работы по генетическому анализу природных популяций оказались опубликованными, а некоторые увидели свет значительно позднее.

К сожалению, этот самый плодотворный и успешный период в жизни С.С. Четверикова был омрачен отвратительной кляузой, жертвой которой он стал в том же 1926 г., когда вышла из печати его работа, заложившая основы эволюционной генетики. Это было связано с самоубийством известного биолога Пауля Каммерера (1880–1926). Последний разделял мнение о наследовании благоприобретенных признаков и пытался это доказать экспериментально. Вместе с тем он стоял на прогрессивных позициях в политике, вследствие чего подвергался преследованиям со

стороны реакционеров. В 1923 г. он был вынужден уйти в отставку, а в 1926 г. был приглашен на работу в Биологический институт Коммунистической академии и переехал в Москву. В том же году, во время поездки в Вену для устройства своих дел, он был обвинен в научном подлоге и покончил жизнь самоубийством.

7 октября 1926 г. в газете "Известия" была опубликована статья памяти Каммерера от имени президиума Коммунистической академии. В этой статье сообщалось, что в адрес академии поступила открытка, подписанная проф. Четвериковым, в которой он "поздравляет с самоубийством Каммерера". Естественно, по этому поводу высказывается возмущение, и поступок этот квалифицируется как постыдный.

Кто был автором этой фальшивки, неизвестно; прямых и неопровержимых доказательств авторства подозреваемых лиц не имеется. Но автор или авторы фальшивки достигли своей цели: надолго отравили жизнь Сергея Сергеевича, испортили ему настроение и бросили тень на его доброе имя. Он был вынужден написать письмо в "Известия", в котором заявлял о своей непричастности к этому делу [34]. Одновременно в "Известия" направил письмо и профессор Н.К. Кольцов, в котором писал: "Я ни на минуту не допускал мысли, что "проф. Четвериков", приславший поздравления с самоубийством Каммерера, и преподаватель физмата 1-го МГУ Сергей Сергеевич Четвериков – превосходный ученый и честнейший человек, – могут оказаться одним и тем же лицом" [34].

Несмотря на эти опровержения, инцидент не был исчерпан и его использовали против С.С. Четверикова недоброжелатели. Так, например, ее повторил Б.А. Келлер (впоследствии академик) в своей книге "Генетика" [102а]. Правда, позднее он принес Сергею Сергеевичу свои извинения (в форме письма)⁸.

В это время Сергей Сергеевич не оставлял занятия бабочками и в летние месяцы совершал дальние экскурсии, во время которых пополнял свои коллекции. В этом ему помогал брат Николай. Так, например, в июне-июле 1924 г. Николай Сергеевич совершил поездку в Восточный Казахстан. Проехав через Семипалатинск и Усть-Каменогорск, он обследовал горный район к северу от оз. Зайсан, включая Нарымский хребет, предгорья Катунского хребта и долины рек Иртыша, Бухтармы и Курчума. Летом 1926 и 1928 гг. Четвериков вместе с Б.Л. Астауровым, Н.К. Беляевым и своей падчерицей А.П. Сушкиной побывали на Кольском полуострове, в районе Хибинских гор. Кроме того, с 1920 г. Четвериков по совместительству работал заведующим и хранителем энтомологической части зоологического отдела Политехнического музея.

В жизни Сергея Сергеевича 1920-е годы были заполнены крайне напряженным, но зато и весьма успешным трудом. Так было до 1929 г., кото-

⁸ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 97. Л. 75–76.

рый оказался роковым. Начался этот год большими успехами, блестящими докладами на пленарном заседании I Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству (январь, 1929) и на заседании МОИП (21 марта 1929), в которых был закреплён фундамент популяционной генетики и открыта возможность синтеза генетики и эволюционной теории. В это же время были подготовлены к печати очень важные работы, в частности второе дополненное издание его основополагающего труда 1926 г., а также статьи для журнала "Научное слово" и другие публикации.

Но все эти достижения, по-видимому, послужили толчком для его недругов осуществить кампанию против него лично, против коллектива, которым он руководил, и против его научного направления. Весной 1929 г. началась организованная травля Четверикова в печати и на собраниях как в ИЭБ, так и в университете. Конечно, ему припомнили в первую очередь его происхождение, а также некоторые его высказывания, которые позволяли превратно их истолковывать.

В письме М. Горькому от 28 июля 1929 г. Н.К. Кольцов так описывает этапы этого преследования С.С. Четверикова: "В начале этого года во время моего пребывания в Париже, в моем институте среди аспирантской молодежи произошел глупый инцидент... Страсти кипели, и часть молодежи обрушилась на С.С. Четверикова. В университете составили против него грозное обвинение из 10 пунктов... Постановление было опубликовано, и через несколько дней С.С. Четвериков был арестован и вот уже два месяца сидит в Бутырках"⁹.

К травле Четверикова оказалась подключенной и центральная печать. Там, в сатирическом журнале "Чудак" 24 апреля 1929 г. помещены заметки, осуждающие Четверикова, а 31 июля 1929 г. в "Комсомольской правде" помещена подборка под общим заголовком "Классовый враг в научных институтах", в которой повторялись нападки "Чудака", а кроме того, брались под подозрение СООРы, которые газета называла "Союз орущих". В заключение высказывалось недвусмысленное требование к Наркомздраву об изгнании Четверикова из Института.

Вся эта кампания завершилась арестом Сергея Сергеевича, его содержанием почти два месяца в Бутырской тюрьме и административной ссылкой в г. Свердловск на 3 года. Есть предположения, что основанием для этой репрессии был донос, поступивший в органы госбезопасности. Автор этого доноса пока точно не известен.

Параллельно с этим велась кампания и против некоторых учеников и сотрудников С.С. Четверикова. Особенно сильно досталось Н.К. Беляеву, который в то время был аспирантом. В результате ареста и ссылки руководителя и травли некоторых сотрудников коллектив лаборатории

⁹ Архив РАН. Ф. 450.

распался. При этом многие из начатых исследований и подготавливаемых к печати рукописей остались незавершенными и частично утраченными. В частности, не был опубликован фундаментальный труд Четверикова, который представлял собой расширенный вариант его основополагающей работы "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики" (1926), дополненной результатами экспериментальной работы генетической лаборатории за 1926–1929 гг. Этот труд был переведен на английский язык, так как предполагалась его публикация за границей. Последнее было очень важно для утверждения приоритета советской науки в создании эволюционной генетики. Английский текст этого труда сохранился, и небольшой фрагмент его, дополняющий издание 1926 г., был опубликован в 1980-х годах [50]. Оказались неосуществленными и некоторые другие публикации. Кроме того, в конце 1920-х годов Четвериков совместно со своим сотрудником С.М. Гершензоном готовили издание перевода учебника по генетике Синнота и Денна. Эта книга вышла из печати в 1930 г., но без указания на участие в ее переводе и редактировании С.С. Четверикова.

Вслед за своим руководителем генетическую лабораторию покинули и другие ее сотрудники. Она возродилась только через три года (в 1932 г.) под руководством Н.П. Дубинина.

После ареста и ссылки Четверикова (1929 г.) нарушилось преподавание генетики в Московском университете. Позднее для руководства подготовкой специалистов по генетике был приглашен А.С. Серебровский, который организовал самостоятельную кафедру генетики.

В Свердловске и во Владимире (Учкомбов)

В 1929–1932 гг. С.С. Четвериков жил и трудился в г. Свердловске. Сохранилось мало сведений об этом периоде его жизни.

Источником информации об этом периоде жизни С.С. Четверикова служил его переписка с женой и близкими друзьями, а также переписка между лицами, заинтересованными в его судьбе. Так, в письме Н.К. Кольцова А.М. Горькому от 28 июля 1929 г. сообщается о тех шагах, которые предприняли друзья Сергея Сергеевича после его ареста. Н.К. Кольцов был твердо убежден в том, что этот арест был произведен по недоразумению. Он пишет, что "представил доклад об этом деле Н.А. Семашко, который охотно вызвался похлопотать..." и далее: "Я написал заявление, прося ускорить разбор дела С.С.-ча... Если бы Вы смогли поддержать мою просьбу, прибавив несколько слов, это очень помогло бы..."¹⁰.

¹⁰ Архив РАН. Ф. 450.

К сожалению, эти хлопоты остались безрезультатными, и Сергей Сергеевич подвергся административной высылке в г. Свердловск сроком на три года. В своих служебных автобиографиях он писал, что допросу после ареста не подвергался и никаких обвинений ему предъявлено не было. При этом он обычно добавляет, что не знает, за что он был арестован и выслан.

В конце лета Сергей Сергеевич уже был в Свердловске. Вскоре к нему приехала Анна Ивановна. О том, как проходили первые недели его пребывания там, можно судить по письму Анны Ивановны к родителям Сергея Сергеевича в Швейцарию от 7 ноября 1929 г. Она сообщает, что для него нашли маленькую комнату, купили кое-что из мебели. Хозяева комнаты понравились, в доме тишина и порядок. Однако с работой дело обстоит неладно. Анна Ивановна пишет, что Сергей Сергеевич "работает в местном музее Уральского края в биологическом отделении пока еще бесплатно, но возможно, что через некоторое время получит платную должность. Последнее время устраивал биологическую часть выставки Ямальской экспедиции 1928 г. к Октябрьским торжествам. В музее отношение к нему хорошее. Познакомился с несколькими профессорами политехникума..."¹¹.

В переписке часто упоминается о написании Сергеем Сергеевичем какой-то работы, выполненной на дрозофиле. Он просит присылать ему для этого материалы и литературу. За время пребывания Сергея Сергеевича в Свердловске неоднократно предпринимались попытки добиться его перевода в другое место, чтобы обеспечить его работой по специальности. Так, в письме от 6 декабря 1929 г. Анна Ивановна сообщает о приглашении его в Ташкент от профессора Л.Н. Кашкарова. В письме от 8 января 1930 г. она пишет: "Быть может, Пермскому университету удастся тебя перевести в Пермь, т.к. там нужен генетик". (Этот перевод предполагали осуществить через Главпрофобр, возглавлявшийся А.Я. Вышинским.) Но, увы! Эти планы также не осуществились.

В летнее время Сергей Сергеевич серьезно занялся бабочками Урала. Он не имел права выезжать за пределы Свердловска, но несмотря на это, ему удалось организовать несколько экскурсий в окрестности города и собрать за два сезона (1930 и 1931 гг.) богатую коллекцию уральских бабочек. При этом он нашел свыше 60 новых (для Свердловска и его окрестностей) видов бабочек.

Кроме этого, он приступил к чисто теоретической (биометрической) работе, которая впоследствии легла в основу его исследования "Опыт построения объективной систематики организмов (на примере Lepidoptera Tortricidae)".

¹¹ Архив РАН. Ф. 1650. Оп. 1. Ед. хр. 235.

Постоянную работу он получил лишь в 1930 г., когда был зачислен ученым консультантом при Горкомхозе по планированию и организации в Свердловске зоопарка. В своих воспоминаниях З.С. Никоро указывает, что источником существования С.С. Четверикову тогда служило репетиторство школьников по математике, причем в этих занятиях он проявил себя талантливым педагогом. Она пишет: "Один папаша – сам преподаватель географии, доведенный до отчаяния неспособностью сына к математике, его тупостью, обратился к Сергею Сергеевичу... Обнаружилось, что начинать надо не с 5-го класса, где учился мальчик, а со 2-го ($1+1=2$). Тупости не было, была запущенность. Мальчик догнал сверстников, а затем поступил в один из технических вузов Москвы, стал инженером. Таков был Сергей Сергеевич как педагог".

По истечении трехлетнего срока ссылки летом 1932 г. С.С. Четвериков получил возможность выехать из Свердловска, но пока не получил права вернуться в Москву. Его свобода ограничивалась еще на три года. Он лишился права проживания в Москве, Ленинграде и их областях, УССР, БССР, Закавказских и некоторых Среднеазиатских республиках, Северном крае, Дагестане и даже в Уральской области. Последнее означало, что он не может остаться в Свердловске и должен немедленно его покинуть.

В связи с этим он перебрался в г. Владимир, где в то время работало очень своеобразное сельскохозяйственное учебное заведение, так называемый Учкомбов, т.е. учебный комбинат (вуз–техникум–рабфак) по борьбе с вредителями сельского хозяйства, выпускавший специалистов для сельского хозяйства с очень узкой специализацией. Согласно воспоминаниям З.Д. Федоровской, этот комбинат был организован в 1931 г. Акционерным обществом по борьбе с вредителями сельского хозяйства при Наркомземе СССР на базе Отделения защиты растений Московского сельскохозяйственного института и Ленинградских техникума и рабфака. Он имел большой штат преподавателей и лаборантов. Многие известные профессора проезжали для чтения лекций из Москвы и Ленинграда. В его состав входило несколько отделений: плодоовощное, полеводческое и др.

Во Владимире комбинату было выделено несколько зданий, а также квартиры для преподавателей и общежитие для студентов. Довольно быстро были организованы хорошо оборудованные лаборатории и создана научная библиотека. Однако Учкомбов просуществовал недолго. С 1 октября 1934 г. он был расформирован, и отдельные его подразделения были переданы в другие сельскохозяйственные вузы, а во Владимире остался Сельскохозяйственный техникум.

О преподавательской деятельности Сергея Сергеевича мы можем судить, опираясь на воспоминания двух его слушательниц – З.Д. Федоровской и И.В. Ждановой. Первая из них училась на плодоовощном отделении. Для студентов этого отделения на 2-м и 3-м курсах в 1932/33 и

1933/34 учебных годах Сергей Сергеевич читал лекции и проводил практические занятия по энтомологии. Интересно отметить, что записи лекций и тетради для практических занятий по курсу энтомологии у З.Л. Федоровской сохранились и она передала их в музей Горьковского университета. После каждого занятия Сергей Сергеевич вписывал свои замечания в тетради студентов и всегда указывал на неточности или ошибки в зарисовках. З.Л. Федоровская отмечает, что "читал лекции Сергей Сергеевич увлекательно, интересно, на высоком уровне. Мы тогда не знали, что Сергей Сергеевич крупный генетик, и воспринимали его только как энтомолога". Далее она сообщает, что на полеводческом отделении он читал биометрию и экологию насекомых. Конспекты лекций по биометрии сохранились и по ним можно судить о содержании этого курса¹².

Интересные мысли о Сергее Сергеевиче как преподавателе высказывает И.В. Жданова. Она пишет: "На нашем курсе он читал (в 1932 г.) предмет, который назывался биометрией (приложение вариационной статистики к биологическим явлениям). Читал он и вел практические занятия живо и увлеченно, так что нам казалось, что это и есть его основная специальность. Сколько я помню, он тогда даже готовил какую-то работу в этом направлении, что-то вроде учебника. Как преподавателя его отличали какой-то особенный интерес к студенческой массе, желание разделить ее на индивидуальности, изучить каждого".

Очень точную характеристику С.С. Четверикова как преподавателя дала бывшая его слушательница почти через полвека после общения со своим руководителем. Она также совершенно права, когда сообщает о работе Сергея Сергеевича над какой-то книгой биометрического содержания. Это книга не была учебником, а представляла собой оригинальное научное исследование "Опыт построения объективной системы организмов".

Это очень важное указание для биографов Четверикова. Оказывается и во Владимире, будучи оторванным от лаборатории, библиотек и сотрудников, он продолжал теоретическую научную работу по программе, разработанной еще в первые годы его пребывания в Московском университете. Свою научную деятельность он не прерывал. К сожалению, это произведение так и не было опубликовано.

В бытовом отношении во Владимире Сергей Сергеевич устроился не лучшим образом, но он с увлечением возобновил работу преподавателя вуза и вошел в довольно сильный и квалифицированный профессорско-преподавательский коллектив. Так, например, одновременно с ним на кафедре фитопатологии работал И.Г. Бейлин (1883–1965), который считается одним из основоположников новой научной дисциплины – эпифитиологии. Интересно, что Сергей Сергеевич был одним из рецензентов

¹² Архив РАН. Ф. 1650. Оп. 1. Ед. хр. 10.



С.С. Четвериков со студентами Учкомбова. Владимир, 1933–1934 гг.

монографии Бейлина "Эпифитотиология". "Он высказал Бейлину ряд соображений, связанных с его специальностью. Бейлин ценил мнения Четверикова и принял его советы" [129. С. 112].

Кафедрой энтомологии заведовал доцент В.В. Карпов из Тимирязевской сельскохозяйственной академии, он делил чтение энтомологических курсов с С.С. Четвериковым. По-видимому, учебная нагрузка у Сергея Сергеевича была неполная, и его положение в Учкомбове было довольно шатким, как об этом вспоминал А.Л. Шмелев (директор Сельскохозяйственного техникума) в беседе с З.Л. Федоровской.

После расформирования Учкомбова в конце 1934 г. Четвериков должен был вновь искать работу. Он быстро устроился на место преподавателя математики в Образцовом сельскохозяйственном техникуме во Владимире, где проработал целый 1934/35 учебный год.

Летом 1935 г. истек срок ограничения для Сергея Сергеевича права свободного выбора местожительства. В связи с этим он получил несколько приглашений на работу. Возвращение в Москву (в ИЭБ) ему предлагал директор ИЭБ Н.К. Кольцов. В письме от 28 апреля 1935 г. он приглашал Четверикова на работу в институт. При этом, однако, он вынужден был предупредить, что не может предложить Сергею Сергеевичу заведование генетической лабораторией (эта должность была занята Н.П. Дубининым), а только место консультанта с окладом 400 руб. и возможность приработка чтением курса энтомологии¹³.

¹³ Архив РАН. Ф. 1650. Оп. 1. Ед. хр. 205.

В это же время открылась возможность пригласить его в Горьковский государственный университет, на биологическом факультете которого в 1932 г. была организована кафедра генетики. Эту кафедру временно возглавляла доцент З.С. Никоро, которая при поддержке профессора И.И. Пузанова (тогда декана факультета) и обратилась к С.С. Четверикову с предложением возглавить кафедру генетики.

Переговоры с С.С. Четвериковым начались годом раньше. И.И. Пузанов в письме от 17 мая 1934 г. приглашает Сергея Сергеевича читать на биофаке ГГУ курсы энтомологии и генетики, приезжая для этого ежемесячно в Горький. А уже в письме от 5 июня передает предложение от руководства университета занять кафедру генетики. При этом университет обещает предоставить хорошую квартиру и возбудить ходатайство о сокращении срока поражения в правах. По-видимому, такое ходатайство было возбуждено, но не имело успеха. В письме С.С. Четверикова И.И. Пузанову от 18 февраля 1935 г. он пишет: "Подходит конец моему сроку... Через 2 месяца я уже смогу увидеть Вас. Из наших попыток добиться этого раньше, очевидно, ничего не вышло". В письме от 23 апреля он добавляет, что ему предложено пожить во Владимире до начала июня.

Наконец, этот "срок" истек. К этому времени Сергей Сергеевич имел два наиболее заманчивых предложения: в Москву в ИЭБ на должность консультанта и в Горьковский университет в качестве заведующего кафедрой генетики. Он предпочел последнее. Со всеми условиями, предложенными университетом, он охотно согласился, приехал в Горький и с 1935/36 учебного года приступил к работе. Начался новый и последний период его научной и преподавательской деятельности.

На кафедре генетики Горьковского университета

Организация кафедры генетики и селекции на биологическом факультете была намечена уже в первый год (1931) восстановления университета после временного расформирования его в 1929 г. Руководство факультета (А.Д. Некрасов) и университета (ректор Л.А. Маньковский) занималось подбором кандидатуры заведующего этой кафедрой. Первым таким кандидатом оказался совсем молодой генетик, ученик Сергея Сергеевича, недавно окончивший Московский университет – Генрих Генрихович Фризен, о чем сообщает приказ по университету от 26 декабря 1931 г.¹⁴ Однако его поступление в университет не осуществилось. И тогда была приглашена Зоя Сафроновна Никоро (1904–1985), зоотехник по образованию, недавно окончившая аспирантуру по генетике под

¹⁴ГАГО, Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 57.



Студенты и преподаватели биофака ГГУ. 1938 г.
Сидят профессора (слева направо): А.Д. Некрасов, С.С. Станков, ректор ГГУ
Л.А. Маньковский, С.С. Четвериков, И.И. Пузанов

руководством Н.П. Дубинина. Она была зачислена доцентом кафедры генетики и селекции. Приказ ректора от 8 декабря 1932 г. предлагает считать доцента З.С. Никоро исполняющей обязанности профессора, руководителем специальности по генетике и генетической лаборатории¹⁵.

Первые годы работы кафедры генетики хорошо освещены в воспоминаниях И.Н. Грязнова. Он сообщает, что с 1 октября 1932 г. на кафедру были зачислены три аспиранта — Е. Павлов, С.Н. Гусев, И.Н. Грязнов и добавляет: "Кроме того, предполагалось, что на кафедре будет работать Костылев В., который заканчивал аспирантуру у Некрасова А.Д. на кафедре зоологии беспозвоночных. Он окончил университет раньше нас (в 1929 г.). Это был, несомненно, талантливый молодой человек. Он был первым из горьковчан, который начал работать с *Drosophila melanogaster*". Но осенью 1932 г. Костылев умер. "Осенью 1932 г. кафедра начала работать в составе трех аспирантов и руководителя З.С. Никоро. В 1933 г. на кафедру был зачислен Флёсс В.Э." (муж З.С. Никоро, зоотехник).

¹⁵ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 57. Л. 5—6.

Кафедра в то время обеспечивала только общий курс генетики (З.С. Никоро) с практикумом, который вели аспиранты. Из Москвы приезжал Д.Д. Ромашов, руководивший семинаром по проблеме "Эволюция и генетико-автоматические процессы". Сотрудники кафедры приступили к развертыванию научно-исследовательской работы в области экспериментального анализа генетико-автоматических процессов и значения половой изоляции (на дрозофиле) [121–124].

В 1935 г. срок аспирантуры у аспирантов кафедры закончился. С.Н. Гусев был назначен в Балашовский пединститут, Е. Павлов – в Чебоксарский пединститут, а И.Н. Грязнов был зачислен ассистентом на кафедру генетики ГГУ.

Таким образом, первыми сотрудниками Четверикова по кафедре генетики и селекции Горьковского университета были доцент З.С. Никоро и ассистенты В.Э. Флёсс и И.Н. Грязнов. Сергей Сергеевич был зачислен на должность профессора, заведующего кафедрой с 1 августа 1935 г.¹⁶ Его первой заботой была организация специализации по генетике. Для этого прежде всего необходимо было наладить работу большого генетического практикума и чтение специальных курсов. Эти задачи были разрешены весьма успешно. Особенно хорошо была налажена работа большого практикума. Время для работы студентов на этом практикуме не было строго фиксированным, лаборатория была открыта весь день, преподаватели дежурили до 10 часов вечера. Студенты, проходившие этот практикум, вспоминают о нем с большой теплотой. «Очень любили мы свою кафедру, – пишет Е.Ф. Бондаренко, – помещение для практических занятий – "голубую комнату". У каждого из нас было рабочее место, шкафчик с набором материала и инструментов. И нередко, бывало, вечерами приходили туда работать, и не только отрабатывать практические занятия... По вечерам на кафедре дежурили преподаватели. И мы могли к ним обращаться с вопросами не только по генетике».

Для чтения специальных курсов приглашались крупные специалисты и прекрасные лекторы. Одним из первых для чтения курса цитологии был привлечен Петр Иванович Живаго (1883–1948), товарищ Сергея Сергеевича по работе в ИЗБ. Он читал этот курс до 1938 г., приезжая для этого из Москвы. И.Н. Грязнов прошел специальную подготовку в лаборатории П.И. Живаго для того, чтобы потом ассистировать ему¹⁷. На кафедре позднее была организована небольшая лаборатория по цитологии. В 1936 г. Сергей Сергеевич опубликовал популярную брошюру "Цитология наследственности за последние десять лет" [38]. Возможно, это было связано с разногласиями между Четвериковым и Живаго по вопросу о кариотипе, т.е. структуре клеточного ядра, числа и формы

¹⁶Приказ ректора ГГУ (ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 97. Л. 28).

¹⁷Воспоминания И.Н. Грязнова (рукопись в музее ГГУ); см. также [145. С. 35].



С.С. Четвериков в своем рабочем кабинете на кафедре генетики ГГУ. 1938 г.

хромосом. Четвериков, как и большинство генетиков, считал кариотип постоянным видовым признаком, в то время как Живаго, исследуя кариотип различных соматических клеток, пришел к противоположному выводу. Он наблюдал, что число хромосом подвержено значительным колебаниям. И.Н. Грязнов вспоминает о весьма эмоциональном конфликте между Четвериковым и Живаго по этому вопросу.

Сергей Сергеевич читал общий курс генетики для всех студентов биофака, а кроме того, специальные курсы для студентов, специализирующихся на кафедре генетики: курс биометрии и курс, называвшийся "Теоретические основы селекции".

В 1948 г. незадолго до ухода из ГГУ он читал спецкурс "Новейшие задачи и последние достижения генетики". По этому поводу он писал Д.В. Шаскольскому (8 декабря 1948): "Вы представляете себе, какую адскую работу приходилось мне проделывать, рыться в журналах русских и иностранных, все это прочитывать, перерабатывать и излагать так, чтобы это было понятно и интересно". Кроме того, в некоторые годы он читал для студентов-зоологов энтомологию. Генетику и селекцию животных читала З.С. Никоро, а частную селекцию растений – приглашенные преподаватели из сельскохозяйственных вузов, в частности профессор С.И. Королев. Позднее, с 1938 г. для чтения растениеводческих курсов в штат кафедры был зачислен доцент Ю.П. Мирюта, агроном по образованию, ученик Н.И. Вавилова. Он читал растениеводство и цитологию.

Лектором Сергей Сергеевич был очень оригинальным. Свободное изложение материала лекции без использования конспектов (лишь небольшие листочки, по-видимому, с планами), строгая логика, общая "подобранность" лектора и точность формулировок увлекали и завораживали студентов. На первой же лекции Сергей Сергеевич предложил слушателям, не стесняясь, прерывать его вопросами по ходу изложения материала, так как считал, что нельзя двигаться дальше, если что-то не усвоено или не понятно в уже пройденном. Он часто производил различные математические вычисления и решение генетических задач на доске и искренне радовался, если кто-то из студентов замечал опisku или пропущенный знак, и всегда благодарил за замечание. Ведь это было свидетельством активной работы аудитории и напряженного внимания слушателей.

Лекции Сергея Сергеевича всегда отражали современный уровень развития генетики. Он сообщал о новейших ее достижениях. Но он не забывал и об истории науки, особенно тогда, когда речь шла о приоритете отечественных ученых. Так, М.М. Рудакова вспоминает, что, говоря о мутагенном эффекте рентгенизации, он указывал, что приоритет в этой области принадлежит нашим ученым Г.А. Надсону и Г.С. Филиппову.

Кроме лекций в университете, в некоторые годы Четвериков читал курс генетики в Горьковском педагогическом институте, а также циклы лекций по этому предмету для учителей средней школы.

Но лекционная деятельность Сергея Сергеевича не ограничивалась учебными лекциями в вузах. Он также читал много популярных лекций для населения в порядке общественной работы. В архиве РАН хранятся конспекты или планы некоторых из этих лекций. Вот краткий перечень тем популярных лекций Четверикова: "От чего зависит пол человека и животных", "Зарождение и развитие жизни на Земле", "Возможно ли искусственное получение новых видов", "Творцы новых растений", "О насекомых" и др. Популярные лекции Четверикова, как и учебные, проходили с успехом, вызывая большой интерес у слушателей.

На кафедре генетики под руководством С.С. Четверикова осуществлялась подготовка научных кадров через аспирантуру. Правда, очень ограниченные материальные ресурсы кафедры не позволяли придать этой работе должный размах. Уже в 1936 г. на кафедру был зачислен аспирант Петр Федорович Белов (1914–1980). Он стал первым аспирантом С.С. Четверикова в Горьковском университете, а впоследствии известным ученым-шелководом. Еще до поступления Сергея Сергеевича в университет П.Ф. Белов специализировался на кафедре генетики и селекции и в 1934/35 учебном году свою производственную практику проходил в Закавказском институте шелководства у Н.К. Беляева. Принятый в аспирантуру П.Ф. Белов изъявил желание работать по "стадийному анализу развития дубового шелкопряда". Верный своим принципам



Преподаватели кафедры генетики со студентами биофака ускоренного выпуска
(август 1941 г.)

Сидят (справа налево): доцент З.С. Никоро, студентка Т. Медведева, профессор
С.С. Четвериков, доцент Ю.И. Мирюта, ассистент И.Н. Грязнов

представления сотрудникам полной свободы выбора тематики, Сергей Сергеевич одобрил эту систему.

Вообще Сергей Сергеевич считал, что "дело не в названии темы, а в том, чтобы тот или другой вопрос, та или иная проблема захватила Вас целиком от волос на голове до кончиков больших ногтей на ногах, и если это случится, то всякая тема великолепна!" (Из переписки с профессором А.А. Бунделем¹⁸).

За три года аспирантуры П.Ф. Белов накопил богатый и разнообразный материал, но не смог в срок защитить диссертацию. Покинув кафедру, он стал работать на Пятигорской шелководческой станции в секторе дубового шелкопряда. Начавшаяся война, мобилизация и фронт заставили его отложить защиту. Он защитил кандидатскую диссертацию только в 1950 г. Она называлась "Изучение стадийного развития китайского дубового шелкопряда с целью управления вольтичностью".

В 1937 г. на кафедру генетики был зачислен новый аспирант – Анато-

¹⁸ Архив РАН. Ф. 1650.

лий Дроздов. Тема его диссертации была связана с выведением моновольтинной породы китайского дубового шелкопряда. К сожалению, он не закончил аспирантуру и покинул кафедру. Последними аспирантами С.С. Четверикова были В.Д. Смирнова и Е.М. Владимирская.

Вера Дмитриевна Смирнова (ныне профессор, доктор биологических наук) поступила в аспирантуру в 1940 г.; как всегда, Сергей Сергеевич не рекомендовал ей какой-либо темы. Она сама, ознакомившись с работами, проводимыми на кафедре и в опорном пункте, решила заниматься селекцией китайского дубового шелкопряда на иммунитет к желтухе – болезни, представляющей большую опасность для шелководства. Однако трудности военного времени заставили В.Д. Смирнову отклониться от намеченной темы и работать также над выведением моновольтинной породы. После окончания срока аспирантуры В.Д. Смирнова работала в Горьковском сельскохозяйственном институте. Кандидатскую диссертацию на тему "Роль факторов скорости развития в определении вольтинизма у китайского дубового шелкопряда" она защитила лишь в 1947 г. Защита происходила в Харьковском университете, оппонентами были С.М. Гершензон, З.С. Никоро и В.П. Эфроимсон.

Последним аспирантом Сергея Сергеевича была Елена Михайловна Владимирская. Она была зачислена в аспирантуру в октябре 1944 г. Как всегда, она должна была сама выбрать тему для своей диссертации. Ее не заинтересовала работа по селекции китайского дубового шелкопряда. Ей хотелось вести работу в области генетической теории, в особенности в области эволюционной генетики. Она пишет нам, что обсуждала этот вопрос с Сергеем Сергеевичем, и в результате они остановились на следующей теме – "Влияние сублетальных температур на мутагенез у *Drosophila melanogaster*". Работа по этой теме проходила успешно, но защитить ее не удалось. Срок окончания аспирантуры Е.М. Владимирской (1948 г.) совпал со скандально знаменитой августовской сессией ВАСХНИЛ. По счастью, еще до сессии, 1 апреля 1948 г., она была зачислена по конкурсу на кафедру генетики Киевского университета к профессору С.М. Гершензону, где и проработала сначала ассистентом, а затем доцентом всю свою трудовую жизнь.

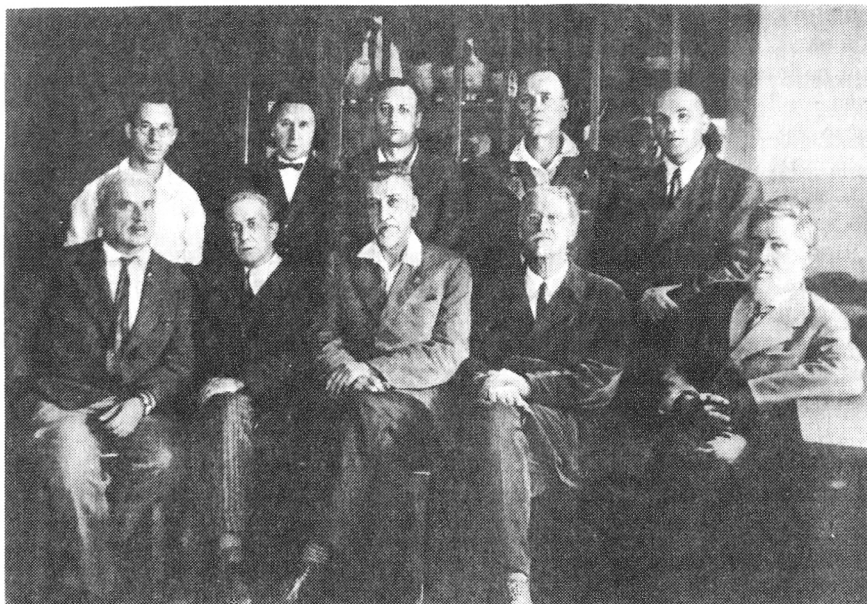
Аспирантуру формировали только из числа студентов, специализировавшихся на кафедре генетики. Притока кандидатов со стороны не было. Старые связи Четверикова были нарушены и восстанавливались медленно. Правда, после приезда в Горький Сергей Сергеевич, наконец, получил возможность принять участие в научной жизни не только этого города, но и страны, поскольку мог теперь беспрепятственно посещать любые города Союза. Это позволило ему восстановить личные контакты со многими учеными и присутствовать на некоторых научных съездах и конференциях. Так, И.И. Пузанов вспоминает, что уже в 1936 г. Сергей Сергеевич ездил вместе с ним на фаунистическую конференцию, органи-

зованную в Москве Академией наук СССР. В 1938 г. в октябре Четвериков ездил в Ленинград в Зоологический институт АН СССР для оформления работы по фауне бабочек Горьковской области, а в ноябре того же года – в Пятигорск на совещание по дубовому шелкопряду. Но наиболее часто он посещал Москву (Наркомзем, Главшелк). Так, в 1940 г. по вопросам селекции китайского дубового шелкопряда он был в Москве в январе и октябре. С 5 по 8 декабря 1940 г. он был командирован в Москву на похороны Н.К. Кольцова.

При кафедре существовал активно работавший студенческий научный семинар (кружок), на котором студенты докладывали рефераты работ советских и иностранных авторов и результаты личных исследований. Семинар вел сам профессор, не перепоручая этой работы младшим коллегам по кафедре. Студенты очень охотно посещали свой семинар, зараженные азартом и интересом уважаемого руководителя. С.С. Четвериков не уклонялся от обсуждения со студентами самых острых и дискуссионных проблем генетики и селекции. В своих воспоминаниях М.М. Рудакова сообщает, что на кружке ставились и вопросы "мичуринской биологии". Так, учитывая ее интерес к вопросам онтогенеза и изменчивости растений, Сергей Сергеевич поручил ей сделать доклад по статье И.В. Мичурина о методе ментора. Доклад прошел хорошо и вызвал живое обсуждение и споры.

В университете Сергея Сергеевича встретил уже сложившийся квалифицированный коллектив ведущих преподавателей биофака, большая часть которых окончила, как и он, Московский университет. Он очень хорошо "вписался" в это объединение людей широко образованных, с глубокими знаниями, высокой культурой и не менее высокими представлениями о долге, порядочности и чести.

Кафедру зоологии беспозвоночных с курсами общей биологии и дарвинизма возглавлял профессор А.Д. Некрасов (1874–1960), впоследствии перешедшей на кафедру дарвинизма в МГУ. Это был мягкий, деликатный, гуманный человек, эрудированный ученый и блестящий лектор. Кафедру зоологии позвоночных и зоогеографии возглавлял такой солидный ученый, натуралист широкого профиля и всесторонне одаренный человек, как профессор И.И. Пузанов (1885–1971). Он получил образование на кафедре М.А. Мензбира и был знаком с С.С. Четвериковым со студенческой скамьи. Кафедрой морфологии, систематики и географии растений заведовал профессор С.С. Станков (1892–1962), позднее также профессор Московского университета. Физиологию и биохимию растений читал профессор Н.П. Красинский (1896–1959), физиологию животных – доцент А.Н. Черневский (1893–1942) – ученик академика П.К. Анохина; а с 1943 г. – Н.М. Артемов. Курсы гистологии и эмбриологии – В.В. Попов. Анатомию человека вели профессора Медицинского института, в частности Д.А. Жданов.



Преподаватели биофака ГГУ (октябрь 1941 г.)

Сидят (слева направо): И.И. Пузанов, С.С. Станков, Л.А. Курсанов, С.С. Четвериков, Д.А. Некрасов. Стоят: М.Н. Малиновский, Н.П. Красинский, В.В. Попов, А.Н. Черневский, П.А. Суворов

Коллектив профессоров и преподавателей биофака в то время был очень дружный и сплоченный, все были знакомы семьями и часто встречались вне стен университета. Кроме того, в сплочении коллектива и обмене научной информацией играли большую роль заседания Горьковского отделения МОИП. Заседания его происходили регулярно, в работе участвовали не только все преподаватели, но и студенты факультета. Сергей Сергеевич принимал деятельное участие в работе этого научного общества. Он часто сам выступал с докладами и активно включался в обсуждение докладов других членов общества. И.И. Пузанов вспоминает о двух докладах Сергея Сергеевича: «Из прочтенных Сергеем Сергеевичем докладов мне особенно запомнился доклад о его работах в Лапландии, в районе Хибин... Другой доклад Сергей Сергеевич прочел о новейших достижениях генетики, по его словам, специально для того, чтобы "прочистить студентам, да и большинству преподавателей мозги"».

Протоколы заседаний Горьковского отделения МОИП, которые хранятся в архиве этого общества (Москва), позволяют довольно полно представить деятельность С.С. Четверикова на его заседаниях. За период



С.С. Четвериков (весна 1941 г.)

с 1936 по 1946 г. он сделал по крайней мере 10 докладов. Первый доклад 17 апреля 1936 г. был посвящен его биометрическому исследованию – ”Опыт построения объективной системы организмов”. Позднее (21 октября 1938 г.) этот доклад был повторен в Москве на 68-м заседании Эволюционной бригады, созданной в ИЭБ, 14 апреля 1945 г. он выступил с докладом ”Новое в определении пола у растений”, а 20 октября 1945 г. – с личными воспоминаниями о М.А. Мензбуре. Семь докладов были посвящены его работе над селекцией китайского дубового шелкопряда (см. главу 2). Интересны также протокольные записи, свидетельствующие об активности Сергея Сергеевича на заседаниях общества. Он часто выступал в прениях по докладом на самые различные темы. Эти выступ-

ления свидетельствуют о широте его научных интересов и большой эрудиции. Так, он участвовал в обсуждении докладов, посвященных вопросам не только генетики и селекции, но и общим проблемам зоологии, особенно энтомологии, эволюционного учения и филогенеза отдельных групп, вопросам зоогеографии и акклиматизации животных, истории биологии и даже ботаники, метеорологии и микроскопической техники. Особо следует отметить его выступления по докладам, имеющим географическую направленность, в которых описывались путешествия в различные районы нашей страны.

Работая в очень дружном и благожелательном коллективе биофака, Сергей Сергеевич отдыхал душой, постепенно преодолевая последствия пережитых им тяжелых лет. Бытовые проблемы были решены вполне удовлетворительно. Университет предоставил ему просторную квартиру в студенческом общежитии на ул. Ульянова. Прежде всего он перевез в нее всю свою огромную коллекцию бабочек, а в 1936 г. к нему приехала из Москвы жена Анна Ивановна.

Но в его характере появилась новая черта. Он очень резко, а порой и неадекватно реагировал в тех случаях, когда мог заподозрить неискренность или недобрые намерения своих коллег. Это иногда портило его отношения с сотрудниками.

Работа на кафедре Горьковского университета позволила Сергею Сергеевичу проявить свои замечательные способности педагога и организатора учебного процесса. Руководство университета высоко оценило его личные качества: бескомпромиссность, строгость, высокую требовательность к себе и сотрудникам, способность завоевывать доверие и уважение; он был избран деканом и руководил работой факультета до 1947 г. В 1940 г., выступая на выпускном вечере, ректор университета М.А. Шеронин говорил, что Сергей Сергеевич не только лучший декан университета, но и лучший из деканов, каких он встречал в своей жизни. Высокую оценку деятельности С.С. Четверикова как декана дают и сотрудники биофака. Так, П.А. Суворов в своих воспоминаниях пишет: "За много лет работы на биофаке (я проработал 38 лет без перерыва) деканы факультета менялись, но лучшим деканом был, по моему мнению, С.С. Четвериков, который много времени уделял факультету и любил эту работу, как он сам однажды признался в этом".

В руководстве научной работой кафедры генетики было много своеобразия. Сергей Сергеевич прежде всего в своих молодых сотрудниках и аспирантах ценил творческую активность и самостоятельность. Как правило, он не давал темы для работы сотрудникам, а, напротив, включал в планы научной работы кафедры темы, предлагаемые ими самими (конечно, если эти темы представляли научный интерес). Такой подход наряду с положительными моментами таил в себе и отрицательные стороны, приводя к пестроте в тематике кафедры.

Только в конце 1930-х годов возникла тема, вокруг которой началось объединение усилий всего коллектива кафедры. По предложению Наркомзема, сделанному зимой 1937 г., начались работы по селекции и акклиматизации китайского дубового шелкопряда. Шелк, получаемый от этой бабочки, необыкновенно прочен и может быть использован для приготовления парашютов и аэростатов, поэтому работа имела оборонное значение. Задача заключалась в том, чтобы вывести новую породу этой бабочки, приспособленную к существованию в условиях средней полосы России, где растут дубы.

Китайский дубовый шелкопряд, живущий у себя на родине в условиях более продолжительного и теплого лета, дает за летний период два поколения ("бивольтинный" вид). Причем второе поколение зимует в стадии куколки. Такой цикл развития является наследственным. В условиях же короткого среднерусского лета второе поколение не успевает окукливаться и погибает. Необходимо было вывести такую породу бабочки, у которой наследственность была бы изменена и весь цикл ее развития удлинен, чтобы она давала бы только одно поколение за лето, т.е. стала бы "моновольтинной". Другой путь решения задачи мог бы заключаться в ускорении развития бабочки с тем, чтобы и второе поколение успевало бы окукливаться. Работу по первому направлению взял на себя С.С. Четвериков, а по второму – З.С. Никоро. К сожалению, исследования по второму пути не были завершены. Четвериков же получил обнадеживающие результаты (см. главу 2).

Для проведения этих работ с китайским дубовым шелкопрядом был организован специальный опорный пункт на Щелоковском хуторе (в Кузнечихинском лесу на окраине Нижнего Новгорода). Научным руководителем его стал С.С. Четвериков, а административно-хозяйственные функции выполнял В.Э. Флэсс. Почти все сотрудники кафедры принимали участие в работе по китайскому дубовому шелкопряду, в том числе и аспиранты А.П. Дроздов и П.Ф. Белов, а потом и В.Д. Смирнова.

Несмотря на значительные трудности, требуемая порода была выведена и названа "Горьковская моновольтинная I". В 1944 г. Сергей Сергеевич за этот труд был награжден орденом "Знак Почета". К сожалению, результаты работы по выведению новой породы китайского шелкопряда в полном объеме не были опубликованы. В печати появилось только предварительное сообщение об этом в 1940 г. [40], да небольшая газетная заметка [39].

Судьба работ по выведению породы шелкопряда с укороченным циклом развития (опыты З.С. Никоро) оказалась неудачной. В своих воспоминаниях З.С. Никоро по этому поводу сообщает, что в 1940 г. продолжительность гусеничного периода сократилась с 42 до 39–38 дней. В 1941 г. впервые несколько десятков гусениц успели окуклиться на открытом воздухе до наступления холодов. Поместив в 1941 г. материал на

зимовку, З.С. Никоро уехала из Горького навсегда. Причины сложные, в том числе и трудности военного времени. Материал был передан в Кинель-Черкассы Кубышевской области на Станцию по шелководству, где тоже интересовались скороспелостью китайского дубового шелкопряда. Но летом вспыхнула эпидемия желтухи и весь материал погиб.

Работа сотрудников над другими "своими" темами все же продолжалась. Некоторые авторы, писавшие о Четверикове (например, А.Л. Шварц), размышляют, почему Четвериков в Горьковском университете не объединил усилия коллектива вокруг одной темы из области эволюционной генетики, как он сделал это, работая в ИЭБ. Однако они не находят ответа. Мы думаем, что для ответа на этот вопрос необходимо учитывать два момента. Первое: работая в вузе, Четвериков видел основную задачу в воспитании кадров молодых исследователей, поощряя их инициативу, самостоятельное творчество и независимость суждений. И второе: возникшая на базе основополагающей работы Четверикова эволюционная генетика успешно развивалась и обогащалась новыми фактами и идеями; свое лидерство в результате длительного вынужденного перерыва в работе он утратил, и необходимы были время и поиски в различных направлениях, чтобы найти свое место в этой новой отрасли генетики, достойное ее основоположника. Наше предположение гармонирует с некоторыми фактами, уже приводившимися В.В. Бабковым во введении к книге С.С. Четверикова "Проблемы общей биологии и генетики" [51. С. 12].

Работая в Горьком, Четвериков завершил несколько оригинальных работ по биометрии. Однако при обсуждении одной из них – "Опыт построения объективной систематики организмов (на примере *Lepidoptera-Tortricidae*)" – на 68-м заседании (21 октября 1938 г.) Эволюционной бригады ИЭБ один из участников, ленинградский энтомолог А.С. Данилевский (как сообщила З.С. Никоро), возразил, что подобный результат как будто получил Рональд Фишер (о чем Четвериков, не имея в Горьком возможности следить за новой литературой по биометрии, узнать не мог). Насколько справедливо было это возражение, судить мы не можем, так как рукописи работы найти не удалось. Четвериков же, разочаровавшись, доклад не опубликовал и работу эту прекратил. Все это позволяет понять, почему основное направление научных работ кафедры генетики ГГУ получило не теоретическое, а скорее прикладное (селекционное) направление (работы по дубовому шелкопряду, по селекции зеркального карпа, которые вел И.Н. Грязнов, по селекции тутового шелкопряда на устойчивость к желтухе, проводившиеся В.Д. Смирновой и др.).

Несмотря на высказанные выше соображения, все же имеются основания утверждать, что С.С. Четвериков в послевоенное время задумывал вновь возобновить широкие исследования в области решения теоретических вопросов эволюционной генетики. Психологической предпосыл-

кой для этого послужило преодоление тяжелых последствий катастрофы 1929 г. и последующих малопродуктивных лет. В военное и послевоенное время Сергей Сергеевич своей работой завоевал всеобщее уважение и поддержку. Он был избран деканом факультета и утвержден в этой должности министерством. В 1944 г. он получил правительственную награду (орден "Знак Почета"), а позднее медаль "За доблестный труд в Великой Отечественной войне". В 1945 г. он был утвержден в ученой степени доктора биологических наук без защиты диссертации. Благоприятно складывались и его домашние дела и материальные условия жизни. Работа кафедры также протекала успешно и находила и материальную и моральную поддержку.

В результате он почувствовал способность заняться крупными теоретическими вопросами и принять участие в борьбе против ненаучных спекуляций, которые, с легкой руки Т.Д. Лысенко, стали расцветать на поле биологической науки. Важным свидетельством в пользу высказанного утверждения служит письмо Е.М. Владимирской к Н.М. Артемову, которая в 1940-х годах проходила аспирантуру на кафедре генетики ГГУ под руководством С.С. Четверикова. В этом письме она сообщает: «Моя тема была задана в плане классической работы С.С. Четверикова "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики". Одним из основных вопросов в свете этой работы было выявление резервов наследственной изменчивости, в связи с чем было важно разграничить возникновение мутаций (в процессе индуцированного мутагенеза) от их выщепления на основе гомозиготности. Методическим объектом тогда (вторая половина 40-х годов) могла быть только дрозофила, наследственная конституция которой была досконально изучена, и даже было возможно воспользоваться линиями, в которых переход скрытых мутаций в гомозиготное состояние предотвращен. Это открывало возможности с высокой степенью достоверности оценивать вклад индуцированного мутагенеза в наследственную изменчивость популяций».

К сожалению, уже в самом начале работы Е.М. Владимирской против такой темы выступили некоторые профессора биофака, подпавшие под влияние лысенковской пропаганды, а после сессии ВАСХНИЛ 1948 г. о работе по этой теме не могло быть и речи.

Далее она вспоминает, и это очень важно, что "разрабатывать идеи о генетической сущности явлений видообразования он мог только урывками, сверхпланово, изыскивая время после лекторской, организационной (деканат) и плановой научной работы (селекции дубового шелкопряда)". К этому она добавляет: "Я помню, с какой страстью, энергией и убедительностью он делал доклады о своих разработках на заседаниях Горьковского общества любителей природы"¹⁹. *С мыслями о генетическом*

¹⁹ Неточность в названии общества, надо: Горьковское отделение Московского общества испытателей природы (МОИП).

содержании всех рычагов эволюции, он, по-моему, не расставался. И на заседаниях студенческого кружка пытался поколебать банальные школярские представления о дарвинизме; при экскурсии за город (на Опорный пункт) обращал наше студенческое внимание на любой штрих, дающий повод к генетическому переосмысливанию видообразования” (курсив Е.М. Владимирской).

Таким образом, в послевоенное время творческое воображение С.С. Четверикова было захвачено по-прежнему проблемами эволюционной генетики, и не его вина, что этим замыслам не суждено было осуществиться.

В первые годы работы в Горьком, как сообщает И.И. Пузанов, Сергей Сергеевич совершал экскурсии в природу за бабочками, иногда и со студентами. Но к началу войны здоровье его сильно пошатнулось, образовалась паховая грыжа, и длительные прогулки пришлось прекратить.

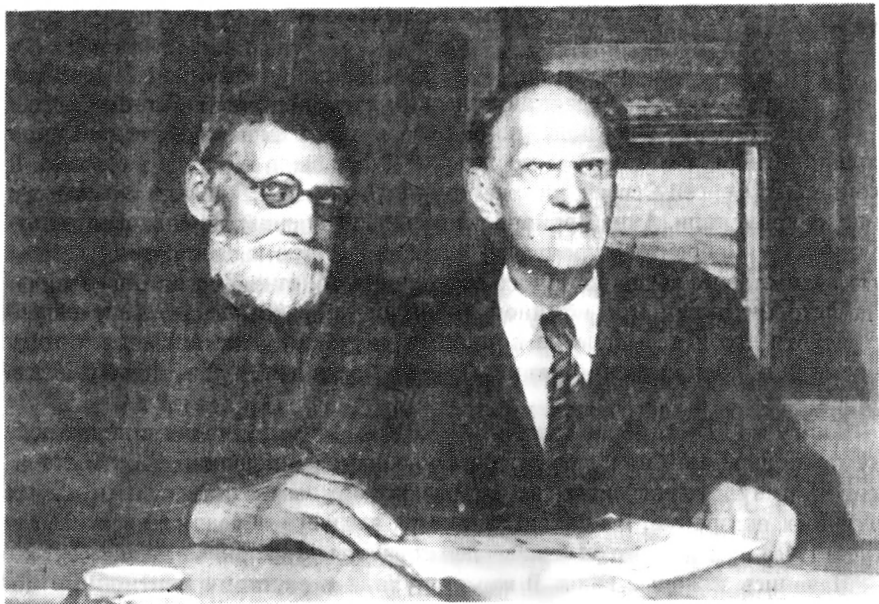
Во время Великой Отечественной войны работа кафедры значительно сузилась, студентов стало меньше, многие студенты, аспиранты и сотрудники были мобилизованы в армию. Покинули кафедру также З.С. Никоро и В.Э. Флёсс. Однако подготовка кадров генетиков не прекращалась и продолжались работы по селекции китайского дубового шелкопряда.

В тяжелые годы войны проявились черты характера Сергея Сергеевича, которые раньше многими не замечались, а именно его доброта и желание помочь людям, попавшим в тяжелое положение. Как декан С.С. Четвериков одним из первых узнавал о таких несчастьях у студентов, как утрата хлебных и продовольственных карточек. В таких случаях он вызывал профорга биофака аспирантку Л. Привалову и просил ее передать его личные карточки на хлеб и продукты пострадавшему студенту, якобы в порядке оказания помощи от профсоюза. Он категорически запрещал открывать истинный источник этого спасительного акта. Сам Сергей Сергеевич уверял, что им с женой, людям пожилым, вполне хватит и одной карточки.

З.С. Никоро рассказывала, что Сергей Сергеевич всегда стремился облегчить голодную жизнь студентов в военные годы. Для обсуждения доклада, курсовой или дипломной работы он приглашал студентов к себе домой и под разговор угощал их чаем с пирогами. Он был добр, но не был добреньким. Когда речь шла о принципиальных вопросах, Сергей Сергеевич становился беспощадным.

Профессор Ю.Г. Тринклер в своих воспоминаниях указывает на помощь, оказанную ему Сергеем Сергеевичем в военное время. Незадолго до начала войны Ю.Г. Тринклер лишился обеих ног, ”и Сергей Сергеевич, очевидно видя мое физическое напряжение при хождении, организовал для меня карточку на дополнительное питание”.

Особо надо отметить его отношение к детям. Часто Сергей Сергеевич собирал и приводил в Опорный пункт детвору, живущую рядом с обще-



С.С. Четвериков с братом Николаем (Горький, 1957 г.)

житием № 2, где квартировал он сам. Это особенно важно было для тех, детство которых проходило на фоне горестных и голодных первых лет войны. Впоследствии одна из этих девочек (Маргарита Ногтева [125]) стала поэтессой и отразила свои детские впечатления от таких экскурсий в стихотворении "Психея".

После войны всю свою энергию Сергей Сергеевич употребил на восстановление и расширение работы факультета. В частности, была организована новая кафедра экологии животных, которую возглавил профессор Е.М. Воронцов, ученик известного советского зоолога-эколога профессора В.В. Станчинского. Руководимая самим Четвериковым кафедра генетики и селекции вновь набирала силы. Из армии возвратился И.Н. Грязнов, в качестве доцента был зачислен квалифицированный генетик А.Ф. Шереметьев. На кафедре вновь появились аспиранты и студенты-энтузиасты. Продолжались работы по селекции китайского дубового шелкопряда. Была поставлена новая задача — вывести такую породу этого шелкопряда, которую можно было бы выкармливать листьями других деревьев, например берез. В этом направлении были получены первые положительные результаты. Жизнь страны и факультета входила в нормальное русло. Впереди открывались перспективы плодотворной работы. Но Сергея Сергеевича ожидали новые испытания.

Последние годы жизни

В 1947 г. С.С. Четвериков внезапно заболел одновременно со своей женой, которую мучили жестокие приступы стенокардии. У Сергея Сергеевича был инфаркт миокарда, но от него диагноз скрыли, и он до конца жизни не знал, что у него за последние 10 лет было не 3, а 4 инфаркта. В конце мая Сергей Сергеевич уже поднялся на ноги, хотя до работы его еще не допускали. Анна Ивановна скончалась в первых числах июня. Сотрудники университета проявили большое участие и сделали все, чтобы это несчастье не вызвало нового обострения болезни Сергея Сергеевича. За лето он окреп и с обычной энергией проработал 1947/48 учебный год, хотя его и не могла не волновать ситуация, сложившаяся к тому времени в биологической науке. От должности декана он, однако, отказался.

В августе 1948 г. после сессии ВАСХНИЛ и постановления о перестройке преподавания биологических наук в духе ее решений С.С. Четвериков покинул университет, не считая возможным отказаться от своих научных воззрений. В приказе министра высшего образования от 23 августа 1948 г. сказано, что он освобожден от работы по состоянию здоровья.

Начались тяжелые годы. В момент ухода в отставку пенсионные документы Сергея Сергеевича не были оформлены, а он вскоре слег с новым инфарктом. Необходимо было содержать домработницу (она же – сиделка). Кроме того, в его помощи нуждалась двоюродная сестра, Мария Алексеева, лежащая больная, жившая в Крыму. Пенсию ему выплачивали с 1 мая 1949 г. в размере 300 рублей. Профессорскую пенсию 1600 рублей он стал получать лишь с 1 января 1950 г. Были пережиты болезнь и нужда.

Оставив учебную и научную работу в университете, он решил вновь заняться лепидоптерологическими исследованиями на дому. Материал для этого у него имелся в виде богатейшей коллекции бабочек. Уже в 1948 г. Сергей Сергеевич начал разбор, ремонт и систематизацию своих коллекций. Он наметил также ряд научных работ на основании изучения своих сборов. В 1950-х годах вышли из печати две статьи Сергея Сергеевича, посвященные бабочкам. Это – второе издание его статьи "Бабочки", помещенной в "Большой Советской Энциклопедии" (2-е изд. 1950. Т. 4), и статья в "Энтомологическом обозрении" (1956. Т. 38. С. 927–928), в которой описан новый вид совки из южного Приуралья (*Cucullia tieti* Tschtv.). Описанию вклада С.С. Четверикова в лепидоптерологию посвящена вторая глава этой книги. Там же сообщается о судьбе его уникальной коллекции, которую он собирал всю жизнь и в конце концов подарил Зоологическому музею Академии наук СССР.

Однако эту увлекательную для Сергея Сергеевича работу ему через год-два пришлось сначала ограничить, а затем и оставить: зрение прог-

рессивно ухудшалось. Вскоре к этому присоединилось и ослабление слуха. Разговаривать с Сергеем Сергеевичем можно было, только форсируя голос и четко произнося фонемы. Однако музыкальные передачи по радио он воспринимал довольно отчетливо и был счастлив, когда передавали знакомые с детства классические произведения.

Связь с внешним миром была весьма ограничена. С некоторыми сотрудниками и учениками отношения были прерваны. Друзья по работе – профессора А.Д. Некрасов, С.С. Станков, И.И. Пузанов покинули Горький. Газеты и книги стали недоступны. Очень небольшой круг бывших учеников и коллег приносили изредка вести из большого мира прикованному к постели Сергею Сергеевичу. Переписка с коллекционерами была затруднена из-за прогрессирующей слепоты. На помощь пришел верный и любимый друг – брат Николай Сергеевич, который, переехав в Горький в 1954 г., стал секретарем, ушами и глазами старшего брата. А когда домработница уезжала в отпуск, он брал на себя и все заботы по дому.

У обоих братьев сохранялось горячее желание быть полезными для людей, с которыми им удавалось общаться. Некоторые дети знакомых годами приходили к ним учить уроки, особенно по математике. Братья охотно помогали взрослым знакомым делать переводы научных статей: Сергей Сергеевич с немецкого, а Николай Сергеевич с английского. Поскольку Сергей Сергеевич мог переводить только со слуха, а Николай Сергеевич читая тексты, то последний иногда потихоньку переводил и с немецкого. Ох, как обижался на него Сергей Сергеевич, если догадывался о подобном вторжении в его сферу деятельности!

Сергей Сергеевич очень тосковал по хорошей музыке. И вот, весной 1958 г. группа молодежи и старых учеников Сергея Сергеевича (в том числе московских) вскладчину купила к его дню рождения проигрыватель и два десятка дисков с записями классической музыки. Когда включили "Грезы любви" Листа в исполнении Вана Клиберна, из закрытых глаз Сергея Сергеевича, лежащего в постели, показались слезы.

Большое удовлетворение принесла Сергею Сергеевичу опубликованная 26 марта 1954 г. в "Правде" статья профессора С.С. Станкова "Об одной порочной диссертации" с примечаниями редакции. Поводом для нее послужили ненаучные утверждения сторонников "творческого дарвинизма" о возможности видообразования путем скачкообразного "порождения видов". Статья профессора Станкова была первым ударом по этим лженаучным концепциям. С.С. Четвериков ответил на эту публикацию профессору Станкову радостным и благодарным письмом.

А еще через полтора-два года в квартире Сергея Сергеевича появился новый посетитель – В.Н. Сойфер, горьковчанин, тогда студент Тимирязевской сельскохозяйственной академии, который вместе с другими студентами академии стремился разобраться в сложных проблемах со-

временной генетики²⁰. Несколько раз в каникулярное время он приезжал в Горький и навещал Сергея Сергеевича, ведя с ним долгие беседы по теоретическим проблемам генетики и селекции. Иногда он приводил своих товарищей-однокурсников. Именно им сделаны фотографии Сергея Сергеевича в последний год его жизни, незадолго до смерти. Летом 1956 и 1957 гг. Сергей Сергеевич продиктовал В.Н. Сойферу свои воспоминания. Первое чтение этих воспоминаний состоялось в январе 1958 г. на квартире у Четвериковых. Текст читал по сделанной им записи В.Н. Сойфер (эта рукопись хранится в его личном архиве). Во время чтения присутствовали: братья Четвериковы, П.А. Суворов, Т.Е. Калинина, Н.Н. Солин и четыре студента горьковских вузов. По окончании чтения было устроено чаепитие, за которым Сергей Сергеевич, разволновавшись, даже всплакнул. Впоследствии эти воспоминания были опубликованы в журнале "Природа" [49]. Они представляют собой ценнейший материал для биографов Четверикова, подробно рассказывая о его детских и юношеских годах, его семье, учителях.

Несколько позднее В.Н. Сойфер записал со слов Сергея Сергеевича примечания к его знаменитой статье 1926 г. "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики". Предполагалось, что в недалеком будущем эту классическую работу станет возможным переиздать. В.Н. Сойфер активно участвовал в подготовке этого переиздания. К сожалению, оно было выполнено только после смерти Сергея Сергеевича: в 1961 г. на английском языке [44] и в 1965 г. — на русском [45].

Последние годы жизни братья Четвериковы прожили одиноко. В университете нашлись деятели, которые сами не навещали опального профессора и другим не рекомендовали это делать. Систематически бывала у Сергея Сергеевича Т.Е. Калинина, один из авторов этой книги, которая в 1948–1949 гг. работала в университете, а позднее в Медицинском институте, а также Т.С. Станкова — дочь профессора С.С. Станкова. Из сотрудников университета заходили к нему только П.А. Суворов и Н.М. Артемов, а из учеников-генетиков — доцент М.М. Рудакова. Н.М. Артемов пользовался лепидоптерологическими консультациями Сергея Сергеевича, так как в те годы увлекался коллекционированием бабочек. Время от времени к Сергею Сергеевичу приезжала его падчерица с маленькой

²⁰В настоящее время Валерий Николаевич Сойфер живет в США и работает в одном из американских университетов. Он опубликовал несколько работ, в которых касается вопросов истории генетики в СССР, работ С.С. Четверикова и его судьбы. Его перу принадлежит фундаментальный обзор "Власть и наука", изданный в США в 1989 г. на русском языке. "Это очень ценный, богато документированный труд, который несомненно явится основой историографии лысенковского периода советской биологии" (Александров В.Я. Трудные годы советской биологии. СПб, 1992. С. 6.).

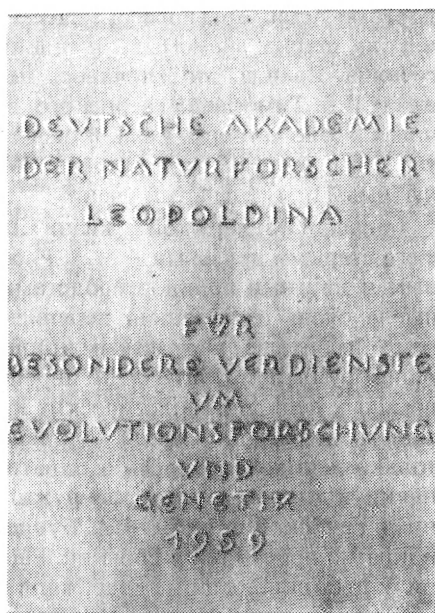
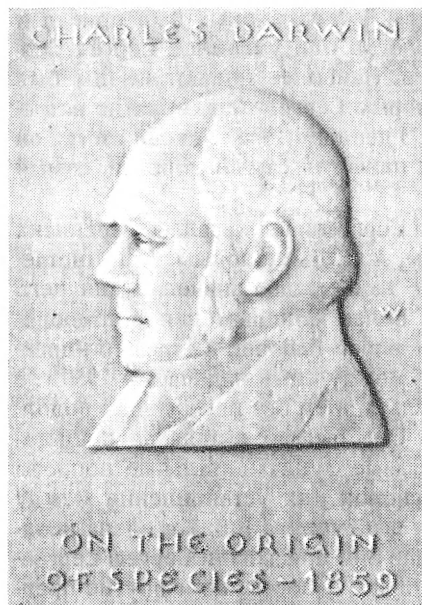
дочерью Асей. Большим праздником для Четвериковых был приезд к ним их старых знакомых, лепидоптерологов или учеников Сергея Сергеевича. Правда, это случалось нечасто. Наиболее впечатляющим был визит Н.В. Тимофеева-Ресовского, с которым Сергей Сергеевич не встречался около четверти века. В письме от 3 декабря 1956 г. своей сестре он так отзывается об этой встрече: "Меня навестил самый дорогой, самый любимый и талантливый ученик"²¹.

Большой поддержкой в жизни Сергея Сергеевича оказалась переписка с его старыми друзьями – М.А. Рябовым, А.М. Дьяконовым, А.В. Цветаевым и другими лепидоптерологами. Но наибольшее значение для него имела очень оживленная переписка с более молодым лепидоптерологом – любителем и страстным коллекционером бабочек Андреем Андреевичем Бунделем (1904–1976). Переписка между ними началась в 1950 г. с обычных лепидоптерологических консультаций и без перерывов продолжалась до смерти Сергея Сергеевича. Она быстро вышла за пределы только лепидоптерологии и охватила самые фундаментальные вопросы науки и жизни, а потом послужила основой для установления между ними глубокой дружбы. А.А. Бундель и его супруга Е.В. Киселева неоднократно приезжали в Горький. Еще чаще они присылали Сергею Сергеевичу посылки, которые содержали не только бабочек, но и другие предметы, получение которых, как они полагали, будет ему приятно.

А.А. Бундель окончил Московский университет по специальности физическая химия и работал над изучением люминесцирующих веществ. В 1956 г. он стал доктором химических наук, а с 1959 г. – заведующим кафедрой в Московском химико-технологическом институте им. Менделеева. Другой стороной его жизни было увлечение бабочками. Он специализировался по бабочкам Памира и Алая, где проводил сборы ежегодно в течение 20 лет (1948–1968). Собранный им коллекция (около 100 тыс. экземпляров) сейчас находится в Зоологическом музее РАН. Она содержит несколько десятков не известных ранее видов.

Насколько интенсивно велась переписка между С.С. Четвериковым и А.А. Бунделем, можно судить по тому, что в личном архиве Е.В. Киселевой сохранилось свыше 300 их писем, которые она передала Архиву РАН. Сергей Сергеевич с нетерпением ждал очередного письма и радовался, получив его. Ответ на письмо занимал у братьев Четвериковых целый день, а то и больше. Многие письма представляют несомненный научный интерес. Они содержат результаты собственных исследований и наблюдений и тем дополняют и расширяют опубликованные данные, которых, к сожалению, слишком мало. Эта переписка, кроме того, расширяет наши знания биографий обоих ученых. Но, конечно, наибольшее значение она имела для самого Сергея Сергеевича – поддерживала его в самый тяже-

²¹ Архив РАН. Ф. 1650.

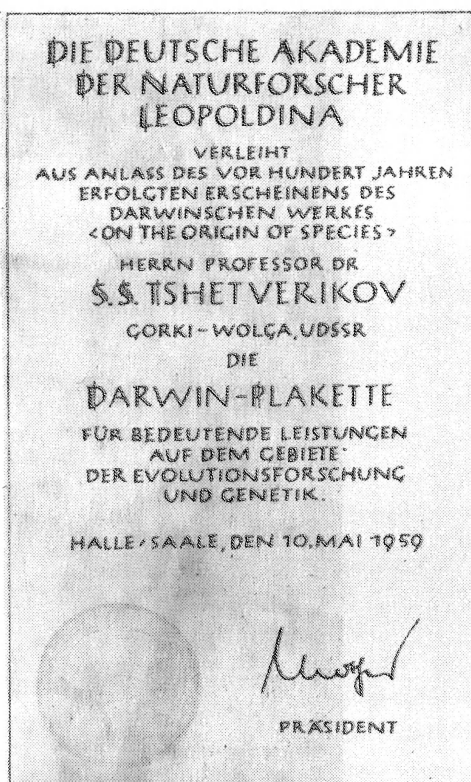


Дарвиновская плакетта

а — лицевая сторона; б — обратная сторона: "Немецкая академия естествоиспытателей Леопольдина. За особые заслуги в эволюционных исследованиях и генетике, 1959"

лый последний период жизни. Сам Сергей Сергеевич часто говорил и писал в своих письмах, что он счастлив был повстречать такого друга, как Андрей Андреевич.

Сергей Сергеевич много размышлял о прошлом, снова и снова анализировал свою жизнь и свои поступки. И однажды он решил изложить своим друзьям в небольшой лекции, каковы могут быть причины необъективных и ложных выводов из, казалось бы, объективных экспериментальных фактов. На лекции присутствовало 6–7 слушателей. Лекция была иллюстрирована таблицей, которую нарисовал Николай Сергеевич по указаниям Сергея Сергеевича. Сам лектор лежал в постели, а Николай Сергеевич с указкой стоял у таблицы. Большое впечатление на слушателей произвели строгая продуманность и железная логика излагаемого материала. Сущность же сводилась к тому, что если результат (даже единственный) противоречит ожидаемому эффекту, то он должен не отбрасываться в сторону (от рассмотрения, анализа, статистической обработки), а тщательно заново изучаться, ибо может оказаться свидетельством ошибочности основной концепции. Лекция не была продолжительной,



Диплом к Дарвиновской плакетке

а — медальон с эмблемой академии; б — обратная сторона: "Немецкая академия Леопольдина награждает по поводу столетия, исполнившегося с момента издания дарвиновской книги "Происхождение видов" господина С.С. Четверикова, Горький на Волге, СССР, Дарвиновской плакеткой за выдающиеся успехи в области эволюционных исследований и генетики. 10 мая 1959 года".

Подпись президента

но произвела на присутствующих неизгладимое впечатление. Сходная по тематике и оформлению лекция Сергея Сергеевича на дому была повторена.

Во второй половине 1950-х годов к Четвериковым все чаще стали поступать известия о начавшемся крушении лысенковщины и возрождении советской биологической науки. Конечно, это радовало Сергея Сергеевича, поддерживало его дух и вселяло надежду на лучшее будущее. Менялось отношение научной общественности и к нему самому. Так, в



Проф. Андрей Андреевич Бундель. 50-е годы

начале 1957 г. Всесоюзное энтомологическое общество избрало его своим почетным членом.

В конце зимы 1959 г. С.С. Четвериков получил письмо из Германии, в котором он извещался о том, что Академия естественных наук "Леопольдина" приглашает его на торжественное заседание, посвященное 100-летию издания Дарвином исторического труда "Происхождение видов". Но Сергей Сергеевич был уже настолько слаб, что воспользоваться предложением не мог. Было отправлено в Германию благодарственное письмо. В апреле состоялся юбилейный конгресс, на котором 18 биологов мира были награждены почетной медалью "Планкетта Дарвина" за развитие и укрепление эволюционного учения и генетики. В числе награжденных



Могила С.С. и Н.С. Четвериковых. Горький, 1988 г.

были Сергей Сергеевич и его ученики Н.П. Дубинин и Н.В. Тимофеев-Ресовский, а также академик И.И. Шмальгаузен [1].

В середине июня 1959 г. днем разразилась гроза. Сергей Сергеевич отдыхал, кажется, спал. Во сне произошло кровоизлияние в мозг, он проснулся, но не мог ничего сказать. Правая половина тела была парализована. Борьба за жизнь длилась более двух недель. Однако последовал второй инсульт, и 2 июля 1959 г. С.С. Четвериков ушел из жизни.

За несколько дней до кончины Сергея Сергеевича на его имя было получено письмо из ГДР, в котором извещалось о его награждении "Плакеттой". Весь период после первого удара Сергея Сергеевича периодически впадал в бредовое состояние. Речь его восстановилась на 2–3-й день, и он

с усмешкой рассказывал о своих галлюцинациях, критически их анализируя. Иногда по ходу рассказа он снова впадал в забытие и бред, но через несколько минут "возвращался" и продолжал прерванный разговор. В один из таких моментов полного сознания Николай Сергеевич прочитал ему письмо о награде. Однако Сергей Сергеевич не выразил ни особой радости, ни особого удовлетворения и гордости. Лицо его осталось спокойным, потом веки слегка опустились, и он утвердительно покачал головой, словно ожидал этого события и с грустью констатировал, что признание опоздало. По его желанию сама медаль была передана в МОИП, членом которого С.С. Четвериков состоял с 1913 г., лишь после его смерти, 25 июля 1959 г. Получение ее является предметом гордости советской биологии.

Сергей Сергеевич был похоронен в Горьком, на кладбище, территория которого находится в черте города, в 5–6 минутах ходьбы от университета. Похороны были очень скромными, провожающих было совсем немного, речей над гробом не произносили, оркестра не было. Могила была расположена в дальнем левом углу кладбища. Но в 1969 г. по инициативе группы сотрудников ГГУ было решено перенести останки Четверикова на центральную аллею кладбища, что и было выполнено. На новом месте его могила оказалась рядом с могилой академика А.А. Андропова. На могиле Четверикова установлен памятник, она окружена чугунной оградой. В ту же могилу 14 лет спустя был опущен прах самого близкого его друга и брата – Николая Сергеевича Четверикова.

Лепидоптерологические труды

С.С. Четвериков – коллекционер бабочек, его коллекция

Собираанию и изучению бабочек С.С. Четвериков отдал больше времени и сил, чем любому другому виду своей деятельности. Еще в детстве, будучи школьником, он начал коллекционировать и наблюдать бабочек, сначала под руководством своего гувернера, а потом учителя реально-го училища Владимира Павловича Зыкова (1855–1913). Но вскоре он настолько хорошо овладел техникой коллекционирования бабочек и глубоко изучил соответствующую литературу, что уже не нуждался в руководителях и мог заниматься этим самостоятельно.

Красота и изящество бабочек, азарт их ловли и постоянное общение с природой покорили сердце юного коллекционера. Это юношеское увлечение сохранилось на всю жизнь. Где бы в дальнейшем ни работал Сергей Сергеевич, чем бы он ни занимался, страсть к коллекционированию бабочек не ослабевала. Это увлечение определило весь его дальнейший жизненный путь. Он отказался от получения технического образования, на чем настаивал его отец, заявив, что хочет стать профессором зоологии, и получил биологическое образование в стенах Московского университета. Будучи студентом, он продолжал изучение бабочек, участвовал в экспедициях для их сбора и опубликовал 10 лепидоптерологических статей. Большинство этих публикаций до настоящего времени не утратили своего значения, а по крайней мере две признаются классическими [9, 16]. Далее, работая на Высших женских курсах, в Московском университете и в ИЭБ став известным генетиком, он не оставил работу над бабочками и в летнее время выезжал в различные районы Советского Союза для ловли бабочек. Даже находясь в ссылке в Свердловске, а потом во Владимире, он продолжал пополнять свою коллекцию и изучать местную фауну бабочек. То же можно сказать и о времени его работы в Горьковском университете. Летом он выходил в окрестности г. Горького с сачком и морилкой на ловлю бабочек до тех пор, пока это позволяло состояние его здоровья. Кроме того, он отлавливал бабочек на юге Горьковской области. Собранный им коллекция хранится в Зоологическом музее Горьковского университета. В первые годы пребывания в г. Горьком он предполагал написать большую сводку по бабочкам Горьковского края. Об этом мы знаем из приказа ректора Горьковского университета № 245 от 3 октября 1938 г., в котором сказано: "Командировать Четверикова С.С. в Ленинград для оформления работы по фауне чешуекрылых Горьков-

ской области с 7.X по 28.X 1938"¹, но по еще невыясненным причинам этот замысел оказался нереализованным. После того как С.С. Четвериков был уволен из Горьковского университета в 1948 г., он предполагал, что свою дальнейшую жизнь посвятит лепидоптерологии. И действительно, он приступил к разбору и ремонту своей грандиозной коллекции, опубликовал две статьи о бабочках [41, 42] и задумал на основе материалов своей коллекции написать важные в теоретическом отношении работы по некоторым вопросам эволюции чешуекрылых, а также монографию по бабочкам Крыма. К сожалению, резкое ухудшение зрения не позволило ему осуществить и этот план. Тогда он решил свою уникальную коллекцию, содержащую свыше 100 тыс. экземпляров бабочек, безвозмездно передать в Зоологический музей Академии наук СССР.

Что же представляла собой коллекция бабочек С.С. Четверикова? Прежде чем дать ответ на этот вопрос, следует отметить, что, помимо самой коллекции, С.С. Четвериков обладал прекрасной технической базой, обеспечивающей добычу и надежную обработку коллекционных материалов. Она состояла из множества предметов. В нее входили складные сачки, морилки, расправилки различной конструкции и размеров, садки для выращивания гусениц, лупы, рисовальный аппарат и другая оптика и различный мелкий инвентарь (пинцеты, особые щипцы, иглы и т.п.). Кроме того, он располагал экспедиционным оборудованием, в том числе удобными деревянными коробками для упаковки сборов, и даже небольшой типографией, включавшей латинские и русские литеры для печатания этикеток.

Надо сказать, что технику коллекционирования бабочек Сергей Сергеевич довел до совершенства и был признанным авторитетом в этой области. Им написаны и опубликованы три работы по технике коллекционирования [1, 22, 26].

Органической составной частью коллекции была огромная лепидоптерологическая библиотека, включавшая такие фундаментальные издания, как атлас Зейца² и уникальное собрание оттисков статей по чешуекрылым.

Коллекция Четверикова была смонтирована в нескольких сотнях картонных коробок (без стекла) и деревянных ящиках со стеклянными крышками. Она включала бабочек Палеарктики. Сергей Сергеевич не коллекционировал экзотические виды из других зоогеографических областей. Наиболее полно были представлены в его коллекции только "крупные бабочки" (Macrolepidoptera). Семейства бабочек, условно относимых к мелким (Microlepidoptera), не были объектом его специального внимания и коллекционирования. Хотя некоторое количество Microlepi-

¹ ГАГО. Ф. 377. Оп. 8а. Ед. хр. 97. Л. 46.

² Seitz A. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Stuttgart, 1909. S. 26.

doptera все же были им накоплены и размещены в коллекции. Среди них, пожалуй, на первое место надо поставить листоверток (Tortricidae). На это семейство он опирался в своей специальной биометрической работе "Опыт построения объективной систематики организмов". В его коллекции подавляющее большинство бабочек было добыто в разных областях Советского Союза. Условно их можно разделить на две части: 1) бабочки, добытые самим Сергеем Сергеевичем и его помощниками во время его экспедиций и экскурсий, и 2) бабочки, полученные им от других лиц для определения и пополнения его коллекции, а также обмененные у коллекционеров-лепидоптерологов или купленные у поставщиков энтомологических материалов.

В настоящее время довольно трудно восстановить все районы, которые посетил Четвериков для ловли бабочек. О ряде его экспедиций кратко уже сообщалось в главе 1. Здесь подведем итоги сказанному и укажем некоторые подробности его экспедиционной работы. По имеющимся у нас документальным данным, Четвериков организовал и участвовал в лепидоптерологическом исследовании следующих районов СССР: I. *Центральная часть европейской России*: 1) Подмоскowie и Московская область (1895–1929 гг.); 2) окрестности г. Владимира (1932–1935 гг.) и западная часть Владимирской области; 3) окрестности г. Горького и юг Горьковской области (1935–1942). II. *Кольский полуостров*, в частности Хибинские горы (1921, 1926 и 1928 гг.). III. *Крымский полуостров*: 1) Южный берег Крыма (по крайней мере семь сезонов); 2) восточная часть полуострова (1913, 1915 гг.). IV. *Северный Кавказ* – район Теберды (1912 г.). V. *Урал* – окрестности г. Свердловска (1930–1932 гг.). VI. *Сибирь*: 1) район г. Минусинска; 2) Западные Саяны; 3) Западная часть Тувы (1902, 1904 гг.). VII. *Восточный Казахстан*: 1) районы Усть-Каменогорска и оз. Зайсан; 2) хребет Тарбагатай (1904, 1924 гг.).

Помимо бабочек, добытых самим Сергеем Сергеевичем, он располагал огромным материалом, полученным от других лиц. Среди них были зоологи-профессионалы (например, П.П. Сушкин, М.А. Рябов, Л.А. Шелюшко и др.), а также серьезные и опытные лепидоптерологи-любители (А.В. Цветаев, С.М. Чугунов, А.А. Бундель и др.), с которыми он обменивался бабочками. Наконец, много коллекционного материала, особенно до революции, он покупал у сборщиков. Его переписка свидетельствует, что он имел дело со многими такими сборщиками в разных районах нашей страны. Так, из Средней Азии ему присылали материал П.М. Квочкин (Верный), Г.С. Акулин и И.Е. Неживов (Нарын), В.Ю. Герхнер и В.К. Медынский (Коканд); из Якутии – А.Т. Наумов; из Забайкалья – Н.И. Кузнецов; с Северного Кавказа – Т. и Н.И. Родненские (Грозный) и др. Материал собственных сборов и приобретенный путем обмена и покупки в совокупности охватывал практически все зоогеографические районы нашей страны. Это позволяло С.С. Четверикову консультировать обращав-

шихся к нему лепидоптерологов практически также из любых областей Советского Союза.

Особенно внимательно и детально были им изучены бабочки Крыма, Лапландии и центра европейской России. По всеобщему мнению, С.С. Четвериков считался ведущим специалистом по чешуекрылым этих областей. Его авторитет здесь был непререкаемым. Бабочек Крыма он изучал особенно пристально. В течение нескольких сезонов он проводил отлов и наблюдения за бабочками из различных районов Крыма. В начале нашего столетия большую помощь ему оказывал Петр Петрович Сушкин, который имел дачу на Южном берегу Крыма (Олеиз) и мог вести круглогодичные наблюдения. Значительно позднее, в 1940-х годах Сергей Сергеевич, уже покинув Горьковский университет, решил подготовить монографию по чешуекрылым Крыма и в связи с этим связался с зоологами Крымского филиала Академии наук СССР и систематически получал от них посылки с позднейшими уловами бабочек, которых он определял. Однако прогрессирующее ослабление зрения не позволило ему закончить эту работу.

Точно так же Сергей Сергеевич признается ведущим знатоком бабочек Заполярья. Интерес к ним возник у него еще в студенческие годы, когда Б.М. Житков доверил ему разобраться и определить бабочек, пойманных в нижнем течении р. Кулоя (Канин полуостров) в 1902 г. [7]. Как ни малы были эти сборы, они поставили перед молодым исследователем трудные зоогеографические вопросы. Несколько позднее тот же Б.М. Житков поручил Сергею Сергеевичу определение бабочек, добытых на п-ове Ямал в 1908 г. Это поручение было выполнено весьма успешно. Результаты этой работы были опубликованы в виде статьи [15], которая будет рассмотрена ниже.

Заинтересовавшись бабочками, живущими за Полярным кругом, С.С. Четвериков совершил три экспедиции на Кольский полуостров для добычи и исследования арктических видов бабочек. Первая экспедиция была совершена им в 1921 г. и носила разведочный характер. Сергею Сергеевичу удалось примкнуть к Кольской почвенно-ботанической экспедиции проф. Н.И. Прохорова и вместе с ней выехать в специальном поезде на Кольский полуостров (Имандра).

В экспедиции участвовал его сотрудник Мацкевич. Вторая экспедиция была проведена им самостоятельно. Она продолжалась два летних месяца 1926 г., и в ней участвовали ученики Сергея Сергеевича Б.Л. Астауров и Н.К. Беляев, а также его падчерица А.П. Сушкина, которая описала по нашей просьбе маршрут этой экспедиции. Началась она от станции Имандра Мурманской железной дороги и продолжалась в Хибинских горах, по долинам рек Гольцовки и Меридиональной. Была обследована фауна тайболы (северная чахлая тайга), березовое редколесье и горная тундра (см. в приложении воспоминания А.П. Сушкиной). Третья экспе-

диция, более короткая (меньше месяца) была осуществлена севернее, в районе станции Шонгуй Мурманской железной дороги. В ней участвовали Б.Л. Астауров и А.П. Сушкина. Эти экспедиции позволили с достаточной полнотой исследовать фауну бабочек различных стаций центра Кольского полуострова. При этом важно отметить, что эти районы были изучены в лепидоптерологическом отношении впервые. К сожалению, и в данном случае работа Сергея Сергеевича не была опубликована.

Что касается бабочек центральной полосы России, то еще со времени студенчества С.С. Четвериков считался наиболее эрудированным специалистом в этой области. В 1902–1907 гг. он опубликовал пять сообщений по фауне бабочек Подмосковья и Московской области [2, 3, 8, 9, 12]. Но не только эти публикации заставили лепидоптерологов признать его высокий авторитет, но также его многочисленные доклады, консультации и переписка со многими корреспондентами. Причем, консультируя и отвечая на письма, он, как правило, опирался на собственный лепидоптерологический материал. Он изучил не только состав московской фауны, но и ее изменения (движение) в зависимости от различных внешних и внутренних факторов. Последнее позволило ему выступить с замечательной статьей "Волны жизни" [9], где рассматриваются причины изменений численности видов в биоценозах. Эта работа подробно рассмотрена ниже.

В заключение несколько слов о дальнейшей судьбе уникальной коллекции бабочек С.С. Четверикова. Окончательное решение передать ее в Зоологический музей Академии наук СССР было принято Сергеем Сергеевичем в 1955 г., когда он убедился в полной невозможности вследствие потери зрения продолжать ее дальнейшую обработку. Однако переговоры о передаче коллекции начались раньше, еще в 1951 г. Передача коллекции была осуществлена в конце октября 1955 г. Для ее приема и отправки в музей в Горький прибыли два сотрудника Зоологического института Академии наук СССР – А.С. Данилевский и А.К. Загуляев. В течение недели они с помощью Н.С. Четверикова тщательно подготовили коллекцию, загрузили ее в два железнодорожных контейнера и отправили в Ленинград. В письме от 3 ноября 1955 г. А.С. Данилевский сообщил Сергею Сергеевичу о благополучном прибытии коллекции в Зоологический институт. Транспортировка ее прошла успешно, и она прибыла практически без повреждений.

Свою замечательную лепидоптерологическую библиотеку Сергей Сергеевич передал своему другу А.А. Бунделю с обязательством хранить ее не разгружая и разрешать пользоваться ею, только не вынося ни одной книги за пределы квартиры. В заключение А.А. Бундель обязался передать эту библиотеку по завещанию такому же лепидоптерологу-любителю, как он сам. А.А. Бундель в точности выполнил все эти условия.

Мелкий коллекционный инвентарь Сергей Сергеевич подарил по частям некоторым лепидоптерологам-любителям, в том числе и пишущему эти строки.

Вклад С.С. Четверикова в систематику бабочек

Вопросами систематики бабочек Четвериков занимался лишь попутно. Они не стояли в центре его внимания. Его более интересовали проблемы биологии бабочек, их морфология, экология и зоогеография. Все те вопросы, исследование которых могло пролить свет на процесс эволюции животного мира. Бабочки, как известно, в этом отношении представляют очень благодарный материал.

Почти все опубликованные Четвериковым лепидоптерологические работы посвящены вопросам фаунистики и зоогеографии, а также общим биологическим проблемам. Тем не менее, работая над своей огромной коллекцией и просматривая большое количество сборов других исследователей, Четвериков не мог игнорировать и вопросы систематики. И здесь его вклад представляет большой интерес и не утратил своего значения до настоящего времени. Этот вклад можно свести, во-первых, к открытию новых, ранее неизвестных в науке видов бабочек, а также более мелких систематических внутривидовых подразделений (подвигов, вариаций и т.п.) и, во-вторых, ревизии некоторых родов с выяснением отношений между собой входящих в них видов.

Общее число новых видов и подвигов бабочек, открытых Четвериковым, указать довольно трудно, так как не все эти открытия были опубликованы. Некоторые из них в виде типовых форм были сданы в Зоологический музей АН СССР вместе со всей коллекцией Четверикова. Они еще ждут внимательного систематика, который решил бы их судьбу.

Первый новый вид, описанный Четвериковым, был коконопряд *Dendrolimus sibiricus* (= *laricis*) Tshtv. (сем. *Lasiocampidae*). Он был описан в 1903 г. [4], когда автор был еще студентом 2-го курса Московского университета. Первоначально этому виду было присвоено название *D. laricis*, но потом выяснилось, что это название уже было использовано, и тогда Четвериков изменил название на *D. sibiricus* [13]. Этот вид распространен в Сибири и на Урале и является вредителем леса.

В следующем, 1904 г. Четвериков опубликовал статью "Новые палеарктические виды чешуекрылых" [6], в которой дал описание четырех новых видов и двух подвигов бабочек. Он обнаружил и исследовал эти виды и подвиды, разбирая богатейшие сборы экспедиции П.П. Сушкина в районы Минусинска и Западных Саян. Все четыре новых вида – это совки (сем. *Noctuidae*): 1) *Dasychira angelus* Tshtv. из предгорий Саян; 2) *Agrotis sajana* Tshtv. (Саяны); 3) *Ammoconia parvispina* Tshtv. (Саяны); 4) *Eratria marjtjanovi* Tshtv. (Минусинск).

Кроме этих видов, Четвериков описал две вариации (разновидности). Это пяденица (сем. *Geometridae*) – *Gonodontis bidentata* Cl., var. *excul* Tshtv. и медведица (сем. *Arctiidae*) – *Arctia maculoca* Gern. var. *sojota* Tshtv (обе вариации из Саян). В настоящее время указанная форма пяденицы возведе-

на в ранг подвида (*G. b. exul* Tshtv). Что же касается медведицы, то Г.С. Золотаренко о ней пишет, что "этот и близкие к нему виды следует относить к роду *Cletis* Rbr. Далее описанная вариация *sojota* Tshtv, несомненно, принадлежит к близкому виду *C. mannerheimii* Dup, который ранее в качестве подвига объединялся в европейским *C. maculosa* Gern." [56, с. 72].

В 1911 г. Сергей Сергеевич, определяя сборы, произведенные зоологом Б.М. Житковым в 1908 г. на п-ове Ямал, полагал, что обнаружил еще один новый вид совки: *Scheyenia simplicissima* Tshtv. Но впоследствии это название было сведено в синоним к виду *Xestia liquidris* Ev.

В 1925 г. Четвериков публикует статью "Заметки по систематике ночниц (*Lepidoptera*, *Noctuidae*) Минусинского края" [27], в которой описывает еще три подвига совок: 1) *Agrotis ripae albovenosa* Tshtv.; 2) *Cucullia cinerascia infuscata* Tshtv. и 3) *Cucullia xeranthemi atrocaerulea* Tshtv. Все три подвиги добыты в июле в районе г. Минусинска.

В своей последней опубликованной работе [42] Сергей Сергеевич открыл и описал еще один новый вид совки из Южного Приуралья – *Cucullia tiefi* Tshtv.

Следует также упомянуть о том, что в кратком реферате своего доклада "Энтомологические экскурсии в окрестностях Старого Крыма летом 1913 г." [18] Четвериков сообщает, что среди своих сборов два новых вида (*Euxoa* и *Acidalia*) и одну форму из сем. *Psychidae* (мешочницы), которая потребовала описания нового рода. К этому он присовокупляет, что нашел в своих сборах несколько новых разновидностей.

В своих сборах, произведенных в 1912 г. в районе Теберды, Сергей Сергеевич обнаружил два новых вида дневных бабочек: голубянку – *Lysaena teberdiana* Tshtv. и сатира – *Erebia prometheus* Tshtv. Но он так и не опубликовал их описания. По этому вопросу имеется интересная переписка Сергея Сергеевича и киевского энтомолога Л.А. Шелюжко³.

В качестве примера ревизии систематической группы, проведенной Четвериковым, можно сослаться на его работу, посвященную видам рода *Pyrrhia* (сем. *Noctuidae*) [5]. Эта работа была выполнена, когда ее автор был студентом 2-го курса университета. Она написана очень сжато и лаконично, но весьма убедительно, а выводы, к которым пришел автор, свидетельствуют о его больших познаниях и широте мышления. Суть этой работы заключается в том, что виды *Pyrrhia acontii* Hölztermann из Перми (1902) и *Chariclea vexilliger* Christoph из Красноярска (1893), описанные как новые, ничем не отличаются от *Pyrrhia exprimens* Walker (*angulata* Grote) из Северной Америки. Таким образом, последнее название должно быть закреплено за этим видом, а два первых отнесены к разряду синонимов. Особенно важно, что вид *P. exprimens* Wal. надо рассматривать как голаркти-

³Архив. РАН. Ф. 1650. Оп. 1. Ед. хр. 201.

ческий, распространенный как в Неарктике, так и в Палеарктике. В дальнейшем выводы Четверикова были подтверждены в работах как советских, так и американских лепидоптерологов. Четвериков не ограничивается этими результатами, представляющими интерес для систематики, но делает важные зоогеографические выводы. Он обращает внимание на факт распространения как в Новом, так и в Старом Свете близкого вида *Pyrghia umbra* и замечает, что надо "рассматривать весь род *Pyrghia* как арктический, возникший и расселившийся еще задолго до наших дней, в то время, когда связь между Неарктикой и Палеарктикой была несравненно теснее, чем теперь. В то же время это указывает на то, что виды рода *Pyrghia* обладает значительной устойчивостью, так что два вида его сохранились в обеих областях, не разойдясь в своих признаках настолько, чтобы образовать местные разновидности" [56, С. 6].

В заключение необходимо отметить, что некоторые интересные для систематиков вопросы Четвериков затрагивал также в своих фаунистических работах, которые будут рассматриваться ниже. Так, например, в статье "Список бабочек с берегов Аральского моря" [10] он обсуждал вопрос о различиях подвига луговой желтушки *Colias hyale sareptensis* Strg и гибридов *Colias hyale* × *Colias erate* Eps. Различать эти две формы необходимо, поскольку они имеют различное таксономическое значение.

В этой же работе Четвериков описывает один экземпляр самца голубянки (*Lysaena* sp?) сильно попорченный, который он затрудняется отнести к какому-либо известному виду и подозревает, что это новый для науки вид. Однако он не решился его описать в качестве нового вида, поскольку этот единственный экземпляр был поврежден.

Вклад С.С. Четверикова в фаунистику и зоогеографию

Среди лепидоптерологических работ Четверикова несомненно преобладают фаунистические, в которых приводятся списки чешуекрылых различных районов нашей страны. Эти списки он составлял на основании тщательного определения собственных сборов или коллекций других ученых.

Первая работа такого типа была опубликована Четвериковым в 1902 г. [2]. В ней указаны 49 видов *Macrolepidoptera*, которые раньше не были известны на территории Московской губернии. Такое пополнение достаточно неожиданно, так как к началу XX в. территория Московской губернии была изучена в лепидоптерологическом отношении лучше, чем какая-либо другая. По-видимому, это объясняется гигантской и весьма тщательной работой Сергея Сергеевича, который, помимо своей собственной коллекции, просмотрел и переопределил бабочек из коллекций А. Бродерзена, Р.Р. Вальха, М.М. Золотарева, В.Г. Дурова (заслуженный

дрессировщик) и А.Л. Линде. Вслед за этим Четвериков опубликовал еще три работы о бабочках Московской губернии [3, 8, 12]. Последняя из этих работ посвящена бабочкам из района оз. Глубокого.

Интересно отметить, что Четверикову, тогда еще студенту, было поручено определение бабочек, собранных экспедицией Русского Географического общества под руководством Б.М. Житкова на п-ове Канин в 1902 г. Правда, эти сборы были очень невелики, но все же этот факт свидетельствует о доверии к Сергею Сергеевичу со стороны его старших товарищей и о том, что уже в студенческие годы о нем сложилось мнение как о дельном и знающем лепидоптерологе. Это было первое знакомство Четверикова с фауной бабочек Заполярья.

Следующей работой Сергея Сергеевича была обработка и определение бабочек в сборах Аральской экспедиции с берегов Аральского моря [10]. Этот материал был доставлен Л.С. Бергом в 1900–1902 гг. В результате был составлен список из 22 видов. С зоогеографической точки зрения интерес представляет находка данаиды – *Danais chrysippus* L. Этот вид впервые был найден далеко продвинувшимся на север. В Средней Азии он широко распространен южнее, в Туркменистане, а также в Иране. Заслуживает также внимание факт одновременного присутствия *Colias hyale* и *Colias erate*, которые скрещиваются между собой и дают гибридные формы.

Следует несколько слов сказать о статье П.П. Сушкина и С.С. Четверикова "Lepidoptera Минусинского уезда, Западного Саяна и западной части Урянхайской степи" [11]. Эта статья сообщает о результатах обработки материала, собранного авторами в указанных районах еще в 1902 г. Материал этот довольно значительный (около 1500 экземпляров бабочек). Во введении к статье говорится, что булавоусые (дневные) бабочки обработаны и определены П.П. Сушкиным, а разноусые (ночные) – С.С. Четвериковым. Однако в статье далее сообщаются результаты обработки только первой части этого материала о булавоусых (*Rhopaloscega*) бабочках, которыми занимался П.П. Сушкин. Вторая, большая половина материала о разноусых (*Heteroscega*), не включена в статью, и о ней лишь сказано, что "Heteroscega, в том числе и типы новых форм, переданы Зоологическому музею Академии наук". В дальнейшем этот материал не печатался. Однако напомним, что еще в 1904 г. Четвериков опубликовал описания новых видов и разновидностей из этих сборов [6], о чем было сказано выше. Что же касается общего фаунистического списка разноусых бабочек этого района, то он так и остался неопубликованным. Об этом можно только сожалеть, так как этот район обследовался Четвериковым неоднократно и он был прекрасным знатоком местной фауны бабочек. Возможно, что это произошло вследствие серьезных осложнений отношений между П.П. Сушкиным и С.С. Четвериковым на личной почве.

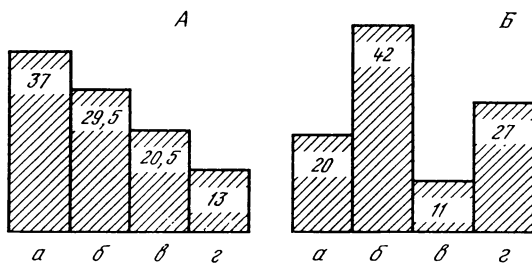
Большой интерес представляла и представляет сейчас статья Четверикова о бабочках с п-ова Ямал [15]. Этот материал был добыт экспедицией Б.М. Житко-

ва в 1908 г. Количественно он невелик, но важен благодаря полной неизученности этого приполярного района. Список бабочек п-ова Ямал, составленный Четвериковым, был первым. В нем оказались 16 видов, из них 7 булавоусых, 3 совки, 5 пядениц и 1 тонкопряд.

В этой работе Сергей Сергеевич обращает внимание на некоторые на первый взгляд парадоксальные явления. Так, он указывает на нахождение в одном месте двух подвидов перламутровки *Argynnis (Boloria) frigga frigga Thnbg* и *Argynnis (Boloria) frigga improba Butl.* (Кстати, последний подвид связывает фауну Ямала с фауной Новой Земли). Он объясняет это "влиянием различного свойства почв (холодных заболоченных и более теплых сухих) на развивающиеся на них организмы, что под высокими широтами выражается чрезвычайно резко". Представляет также интерес обнаружения на Ямале сатира *Erebia rossii ero Brem* и тонкопряда *Nepialus uralensis Cr.-Crz.*, которых, следовательно, можно причислить к числу арктических форм.

Не опубликованы результаты трех экспедиций Четверикова на Кольский полуостров, о чем мы говорили выше. Вследствие этого энтомологи, работавшие здесь после него, совершенно не упоминают о его работе (например, В.Ю. Фридолин, 1936 г.). Однако на основании переписки Сергея Сергеевича с лепидоптерологами мы имеем возможность судить о размахе его работы в районе Хибинских гор. Подавляющее большинство видов *Macrolepidoptera*, населяющих этот район, было им обнаружено и зарегистрировано. Это позволило ему провести сравнение фауны Хибин и Подмосковья и сделать из этого сравнения интересные выводы. Так, в письме А.А. Бунделю от 3 мая 1954 г. он проводит такое сравнение и даже иллюстрирует его диаграммой, которую мы здесь воспроизводим. Напомнив о том, что летом в Хибинах солнце светит все 24 часа, он пишет: "Поэтому вообще состав Лапландской фауны очень своеобразен. Если сравнивать его, ну, скажем, с Московской фауной, то получится такая поучительная картина: [далее идет чертежик диаграммы]. Сразу бросается в глаза резкое падение гелиофобных групп (*Heterocera*, excl. *Geometridae*). И особенно резко увеличивается удельный вес летающих при низком стоянии солнца *Geometridae*" (пядениц).

Вообще, изучение переписки Сергея Сергеевича с лепидоптерологами, особенно с А.А. Бунделем, позволяет хотя бы частично осветить результаты его работы на Кольском полуострове, включая описания новых видов и разновидностей. В частности, например, в письме от 11 апреля 1954 г. он сообщает о новом виде медведицы *Orodemnias hibina nov. sp.* Часто при этом он очень живо рассказывает о том, как и при каких условиях были пойманы те или иные экземпляры бабочек. В качестве примера приведу описанные добычи указанной медведицы. "Был пасмурный, очень ветреный день, с почти штормовыми порывами ветра. О сборе бабочек нечего было и думать (разве только на или под камнями). Я ходил осматривать



Сравнение численности различных групп бабочек в Московской (А) и Лапландской (Б) фауне, в % от общего числа "крупных бабочек"

а — Noctuidae; б — Geometridae; в — Heterocera div.; г — Rhopalocera

места и возвращался домой по вершине (плато) горы Часночор. Морилки были пусты, было жаль, что пропадает день. Я нес сачок (который теперь у Вас), повернув отверстие против ветра, так что мешок сачка раздувался, как парус. Вдруг, при сильном порыве ветра, в воздухе мелькнуло что-то беловатое и исчезло в отверстии сачка. Я моментально заглянул в него — на стенке мешка сидела *Arctiid*-ка! Эта поимка вознаградила меня за весь пустой день..."

Столь же интересный материал собрал С.С. Четвериков по бабочкам востока России и Урала (Нижегородская и Екатеринбургская области). Эту работу он выполнил в 1930-х и в начале 1940-х годов [II].

В заключение остановимся на работах Четверикова над бабочками Крыма. Материал, собранный им, очень велик, но опубликована только малая его часть в двух статьях [18, 21]. Поскольку эти статьи не вошли в сборник работ Четверикова, посвященный чешуекрылым [56], а их первая публикация была сделана в очень редких изданиях, следует эти работы изложить более подробно.

Первая представляет собой автореферат доклада, сделанного на заседании Московского энтомологического общества 18 апреля 1914 г. В ней приведены результаты отлова и определения бабочек летом 1913 г. на востоке Крымского полуострова, в районе Старого Крыма. Исследуемый район лежит на границе между степной (равнинной) и горной (лесистой) частями Крыма; в нем почти не находят для себя подходящих условий ни чистые степняки, ни лесные формы. Это переходная стация с переходной же фауной бабочек.

В результате в этом районе было обнаружено около 300 видов крупных бабочек (Macrolepidoptera), "среди которых оказался один представитель совсем нового рода (из сем. Psychidae), два новых вида (родов *Euxoa* и *Acidalia*) и несколько новых разновидностей". Об этом уже было сказано выше. Зоогеографический анализ этой фауны показал, что она складывается

из двух компонентов: более древнего средиземноморского и более нового южнорусского. Интересные результаты дает сравнение ее с фаунами сопредельных стран: южной России (Украины), северных склонов Западного Кавказа, Западного Закавказья, севера Малой Азии, а также Греции и Болгарии. Оказалось, что фауна Старого Крыма имеет наименьшее сродство с фаунами несредиземноморских стран (Украина, Северо-Западный Кавказ, а также Греция); наибольшее сходство обнаружено с фауной Закавказья и Малой Азии; в несколько меньшей степени – с фауной Болгарии. Особенно интересно нахождение в Крыму бабочки *Testor callimachus* Ev., вида, встречающегося только в Закавказье и далее к востоку (в Малой Азии его уже нет). «Этот вид, – пишет Четвериков, – накладывает определенный “закавказский” отпечаток на фауну восточной части Крыма».

Вторая опубликованная работа С.С. Четверикова касается бабочек, добытых в районе Карадага, т.е. также в восточной части Крыма, но ближе к побережью Черного моря. Эта работа оказалась включенной в статью В. Вучетича “Заметки об энтомологических работах на Карадагской научной станции летом 1915 года”. В ней Сергеем Сергеевичем были определены “ночные” бабочки (*Heterocera*), в то время как Г.А. Пашин определял древних (*Rhopalocera*). В списке ночных указаны 52 вида (*Drepanidae* – 1, *Noctuidae* – 21; *Geometridae* – 26, *Nolidae* – 1, *Syntomidae* – 1, *Cossidae* – 1, *Nyctoeidae* – 1). Общие выводы, сделанные в работе, подтверждают заключение, к которому пришел С.С. Четвериков в своей первой работе, посвященной крымским бабочкам.

О дальнейших весьма обширных исследованиях Четверикова бабочек Крыма мы знаем лишь на основании его переписки [III].

Биологические наблюдения. Волны жизни

Для С.С. Четверикова, как исследователя бабочек, характерен комплексный, всесторонний подход к этим насекомым. Он интересуется не только их морфологией и систематикой, что, как правило, доминирует у коллекционеров, но и вопросами жизни бабочек, их биологией в широком смысле слова. Прежде всего его внимание привлекают различные формы их изменчивости и приспособления, обеспечивающие выживание в борьбе за существование. Он обращает внимание на способы их защиты от врагов, которые основаны как на морфологических, так и на физиологических явлениях и процессах. Его интересуют различные формы поведения бабочек, их инстинкты и реакции на внешние воздействия. Большое значение он придает исследованию вопросов экологии бабочек, а также их эволюции, ставит вопросы, связанные с наследственностью. Все это требует наблюдения в природе, и он постоянно стремится сделать соответствующие наблюдения во время своих экспедиций и экскурсий.

Этот интерес к биологии бабочек нашел выражение в большой обзорной статье С.С. Четверикова "Бабочки", опубликованной в 1916 г. в "Календаре русской природы" [20].

Это популярная работа, рассчитанная на широкий круг читателей, но она содержит богатый материал по биологии ряда видов бабочек, широко распространенных в нашей стране. Для нас особенно интересен подбор материала для кратких характеристик этих бабочек. Эти характеристики основаны как на литературных данных, так и на собственных наблюдениях автора. Они написаны очень сжато, но весьма содержательно и многое говорят о биологическом, эволюционном подходе Четверикова к исследованию наших бабочек.

Такой подход и постоянные наблюдения бабочек в природе дали Четверикову основание для важного теоретического вывода о "волнах жизни". Эта новая научная категория в настоящее время широко используется во многих биологических дисциплинах, и в первую очередь в систематике, эволюционном учении и даже в генетике. Сам термин является общепринятым, часто встречается в биологической литературе и вошел в энциклопедические издания⁴.

Четвериков дает следующее определение понятию "волны жизни". Он пишет: "как всякие волны [они] состоят из подъема и падения; те случаи, когда происходит *внезапное массовое появление*" какого-либо вида, продолжающееся некоторое время и кончающееся уменьшением численности его снова до прежней нормы, будем называть "приливами жизни". И обратно, — в тех случаях, когда численность какого-нибудь вида внезапно опускается ниже его обычной нормы, происходят "отливы жизни". Вот вся совокупность этих явлений, этих приливов и отливов *видовой* жизни, и образует "волны жизни" [51. С. 77. Курсив С.С. Четверикова].

Эти волны происходят непрерывно и приводят не только к изменениям численности вида, но и к постоянным колебаниям границ его ареала, который никогда не является постоянным и неизменным. К такому представлению об ареале, который всегда рассматривался как один из важнейших атрибутов вида, Четвериков пришел благодаря диалектич-

⁴Так, в 3-м издании Большой советской энциклопедии помещена статья Н.В. Тимофеева-Ресовского (ученика Четверикова) — "Волны жизни" (1971. Т. 5. С. 318). К сожалению, в ней допущена существенная ошибка, неправильно указан год введения Четвериковым этого понятия в науку — 1915. На самом деле это произошло на 10 лет раньше — в 1905 г., когда была опубликована статья Четверикова "Волны жизни (из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.)" [9]. Кроме того, трудно согласиться с автором, что волны жизни представляют колебания численности особей в *популяции* и что термин "волны жизни" заменен понятием *популяционные волны*. По своему первоначальному смыслу под "волнами жизни" понимались колебания численности особей, образующих вид. Популяционные волны — это частный случай "волн жизни"; понятие используется в генетике.

ности своего мышления и тонкой наблюдательности. Он подчеркивает, что колебания численности и ареала распространения вида происходят постоянно, но мы их не замечаем, и только тогда, когда эти явления приобретают грандиозные, часто опустошительные размеры, все начинают о них говорить. При этом он ссылается на широко известные случаи массового появления вредителей, например непарного шелкопряда в 1897 г. и др.

Производят глубокое впечатление слова Четверикова о живой природе в целом. Он пишет: «"Но все ли в ней спокойно, является ли она чем-либо постоянным, уравновешенным? Безусловно, нет! Можно без всякого преувеличения сказать, что фауна ни минуты не бывает постоянна. С каждым днем, с каждым почти мгновением ее равновесие нарушается. одни виды переживают "приливы" жизни, другие "отливы", и в то же время с полным правом можно утверждать, что нет такого вида, который бы время от времени не испытывал этих приливов и отливов">> [51. С. 77–78]. Другими словами, волны жизни представляют собой закономерное явление. Это фундаментальный биологический закон.

Далее он рассматривает волны жизни на примере фауны бабочек Московской губернии в 1903 г. В этом году была ранняя, дружная и теплая весна, которая сменилась теплым и солнечным летом. Это сказалось на фауне бабочек. Были обнаружены многие новые виды, ранее не находимые в Подмосковье, а некоторые редкие виды стали встречаться более часто. Простыми арифметическими расчетами автор доказывает, что эти явления нельзя объяснить случайными "залетами", а что в данном случае имел место "прилив жизни". При этом в Подмосковье появились южные виды, для которых считалось, что северная граница ареала их распространения проходит южнее Москвы.

Чем вызываются приливы жизни, от чего они происходят? Прежде всего в их возникновении играют важную роль климатические колебания. Более теплые весна и лето оказываются благоприятными для южных форм. Меньшее число их погибает от холода, и это лежит в основе их большей встречаемости в более северных районах. Интересно учесть и следующую возможность, лежащую в основе "волны жизни". У многих видов бабочек самцы начинают летать раньше самок и к концу лета остаются одни самки. "При этом, — добавляет Четвериков, — самые ранние самцы частью не доживают до появления самок и самые поздние самки появляются тогда, когда все самцы уже пропали, и остаются, таким образом, неоплодотворенными" [51. С. 81]. В этом случае любая причина, вызвавшая отсрочку вылета самцов или ускорившая появление самок, приведет к увеличению числа оплодотворенных самок и, следовательно, прилив жизни. И наоборот, если интервал времени между вылетом самцов и самок возрастет, получится отлив жизни. Это может быть результатом прохождения циклонов, вызывающих временное, в течение нескольких дней похолодание.

В заключение Сергей Сергеевич приводит пример, в котором климатические колебания не прямо влияют на численность вида, а через участие биотических факторов. Известно, что кукушки являются истребителями "мохнатых" гусениц. Именно такие гусеницы у бабочки *Macrothylacia rubi* L. Они появляются в начале июня и держатся очень скрытно, прячась под листьями и в траве. В конце лета (август) они линяют и выползают из укрытия. В это время кукушки вместе с другими певчими птицами уже улетают, и гусеницы находятся вне опасности. Однако вследствие очень теплого лета 1903 г. кукушки задержались дольше обыкновенного и напали на этих гусениц, истребляя их в огромном количестве. Ясно, что в результате этого в следующем году рассматриваемый вид бабочек будет испытывать "отлив жизни".

На этом С.С. Четвериков оканчивает свою статью "Волны жизни" (1905). Однако в дальнейшем он продолжал развивать высказанные здесь идеи. Очень интересен его доклад, представляющий собой дальнейшее развитие учения о "волнах жизни", который он готовил зимой 1923/24 г. Мы пока не знаем, выступал ли Четвериков с этим докладом в каком-либо научном обществе, но, к сожалению, доклад этот так и остался неопубликованным. Набросок его хранится в Архиве Академии наук⁵. Он имеет заголовок "О трансгрессиях и регрессиях видов".

Теоретические выводы, сделанные в этом докладе, основаны на наблюдениях над жизнью различных видов бабочек. В нем Сергей Сергеевич разбирает вопрос о длительности периодов "волн жизни" и приходит к выводу, что эти волны бывают разной продолжительности, в том числе и такие, которые измеряются десятками и сотнями лет. Он проводит аналогию между видовой жизнью и морем. Как волны моря заливают берег через короткие интервалы времени, так и волны жизни проявляются в течение 1–2 сезонов. Более продолжительны периоды суточных морских приливов и отливов, связанных с притяжением Луны, и, наконец, существуют приливы и отливы моря, которые продолжаются в течение миллионов лет и связаны с геологическими причинами. Их называют трансгрессиями и регрессиями моря. Точно так же существуют трансгрессии и регрессии в жизни различных видов.

Хорошо известно трансгрессивное и регрессивное движения видов, связанные с ледниковыми периодами. Когда в центре европейской части нашей страны происходила последовательная смена трех различных фаун: арктической, пришедшей с севера вместе с ледником, пустынно-степной, пришедшей с юга и юго-востока, и, наконец, таежной, надвинувшейся из Сибири. Но кроме этих, так сказать, "геологических" процессов, в наши дни можно заметить трансгрессии и регрессии видов, происходящих в течение более коротких интервалов времени. Их выявление

⁵Архив РАН. Ф. 1650. Оп. 1, Ед. хр. 21.

представляет большие трудности и вместе с тем очень большой интерес. Далее С.С. Четвериков иллюстрирует сказанное рядом примеров. Упомянем только один из них. Всем известная красивая бабочка – дневной павлиний глаз – обычная у нас в XIX в., в начале нашего столетия стала встречаться все реже и реже, превратилась в редкий вид. Однако к середине века она опять стала встречаться очень часто. Причины такой регрессии и трансгрессии вида могут быть разными. В частности, С.С. Четвериков полагает, что в ареале вида имеются зоны жестокой борьбы за существование, в которых возможно полное вымирание вида, что и влечет за собой его регрессию. Но вслед за этим наступает постепенное заселение таких зон, т.е. трансгрессия вида. Он считает, что такое состояние границ ареала видов вполне нормальное явление. Состав фауны какой-либо местности постоянно колеблется не только по относительной численности отдельных видов, но и по составу фауны. Виды, для которых "зона жестокой борьбы" проходит как раз через рассматриваемую область, то заселяют ее в процессе трансгрессии, то покидают ее при "регрессивном" движении.

Приходится сожалеть, что публикация этих интересных мыслей не была осуществлена в полном объеме. В результате этого сходные мысли и даже аналогичные термины стали высказываться другими исследователями (за рубежом), часто без ссылок на их автора. В этом отношении очень интересно письмо Б. Уварова от 11 июня 1929 г., которое хранится в архиве РАН⁶. В нем Уваров, крупный энтомолог, работавший в Британском музее, отстаивает приоритет Четверикова и называет ученых, которые пишут о законе волн, не ссылаясь при этом на Четверикова.

Понятие о волнах жизни широко используется в популяционной генетике. Но этот аспект проблемы будет подробно рассмотрен в следующей главе.

Следует особо подчеркнуть, что уже в ранних лепидоптерологических работах, выполненных в студенческие годы, С.С. Четвериков в центре своего внимания держал не только отдельную особь, но и популяцию. Так, в частности, было и в работе "Волны жизни", опубликованной в 1905 г. Уже тогда он обращает внимание на условия, при которых может наступить изоляция популяции или отдельной ее части.

В дальнейшем в процессе коллекционирования бабочек он стремился показать внутреннюю структуру вида, подобрать его различные популяции из разных географических мест обитания. Мне припоминаются отдельные ящики его коллекции, в которых были смонтированы десятки экземпляров бабочек одного вида, но происходящих из различных мест и принадлежащих разным популяциям. Отсюда становится понятным, почему именно Четверикову удалось стать основоположником популя-

⁶Архив РАН. Ф. 1650. Оп. 1. Ед. хр. 205. Л. 1.

ционной генетики и заложить первые камни в фундамент современной (синтетической) эволюционной теории. Наблюдения над популяциями бабочек, которые он вел в течение всей своей жизни, привели его к важнейшему выводу о том, что единицей эволюционного процесса является не отдельная особь, а популяция. Вся его предшествующая работа в области лепидоптерологии с логической неизбежностью привела его к идеям, легшим в основу популяционной генетики. Он стал ее отцом не случайно, а в результате всего опыта своей многолетней работы по изучению бабочек. Без Четверикова-лепидоптеролога не было бы и Четверикова-генетика.

Основной фактор эволюции насекомых

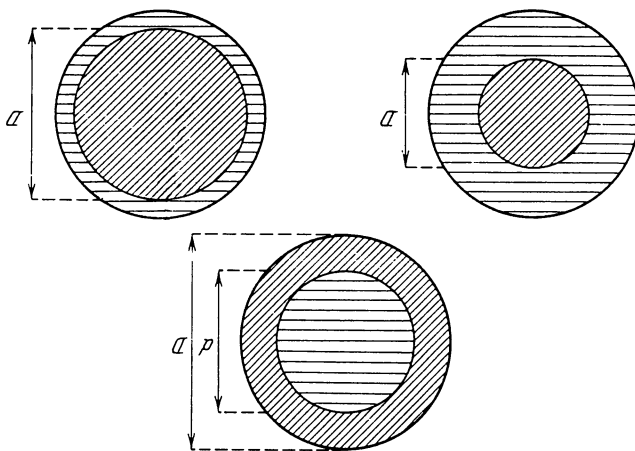
Как уже было сказано выше, 1 марта 1914 г. С.С. Четвериков на первом заседании Московского энтомологического общества выступил с докладом "Основной фактор эволюции насекомых". В этом докладе он, опираясь на свой опыт энтомолога, попытался ответить на вопрос о том, как шла эволюция насекомых, какие факторы способствовали тому, что насекомые оказались самым многочисленным классом животных как по количеству видов (до 10 млн), так и по числу особей и достигли высокого совершенства в своей организации.

Для большей убедительности он провел параллель между классом насекомых и классами наземных позвоночных, которые завоевали и заселили сушу. Причем в эволюции насекомых и наземных позвоночных имеется поразительный контраст. Сергей Сергеевич, формулируя это положение, замечает: "Мы имеем перед собой один из тех характерных, полных глубокого значения случаев, когда природа, стремясь к одной и той же цели, идет и достигает ее двумя противоположными путями [51. С. 228].

В самом деле, в процессе развития позвоночных наблюдается тенденция к переходу от мелких форм к более крупным, которые достигали гигантских размеров, после чего вымирали. Вспомним историю развития рептилий в мезозое и тенденцию укрупнения форм млекопитающих в кайнозое. Все эти гигантские животные никогда не были предками современных видов. Дальнейшее развитие шло на основе мелких, мало специализированных форм. Специализация шла параллельно с увеличением массы тела. Путь эволюции позвоночных – "это путь постепенного совершенствования, идущего параллельно с накоплением силы. Это путь открытого прямого насилия... условия существования менялись, а массивные специализированные животные не могли вернуть себе нужной пластичности и приспособляемости и вымирали, заканчивая собой цепь развития отдельных групп" [51. С. 230].

Иным, прямо противоположным путем шла эволюция насекомых. Они возникли в карбоне, и, хотя большинство отрядов этих примитивных насекомых вымерли еще в палеозое, все они дали начало развитию новых ветвей. В мезозое они революционировали к более совершенным формам, занявшим их место. Интересно, что все палеозойские насекомые были довольно крупными, но достаточно неуклюжими и плохими летунами. В дальнейшем появились более совершенные формы, но они одновременно были и более мелкими. Это позволило им, не вступая в борьбу с более крупными и сильными позвоночными, занять на суше такие места, куда тяжеловесные позвоночные не могли проникнуть. "Как гравий, затем песок и пыль все плотнее и плотнее забивают свободные промежутки между грудями крупных камней, – пишет Четвериков, – так и полчища бесчисленных, как песок, мелких, как пыль, насекомых все полнее заполняют оставшиеся от позвоночных уголки" [51. С. 230]. Интересно отметить, что самые богатые видами из современных отрядов насекомых: жуки, бабочки, перепончатокрылые и двукрылые, бурно развивавшиеся в ближайшую геологическую эпоху, особенно богаты мелкими формами.

Какова же причина, вызвавшая эволюцию позвоночных и насекомых по диаметрально противоположным направлениям? Какая особенность строения организма позвоночных воспрепятствовала их развитию по пути измельчания, как у насекомых, и, напротив, способствовала увеличению массивности их тела? С.С. Четвериков смог дать красивый ответ на этот, казалось бы весьма трудный вопрос. Он видит эту причину в строении скелета: у позвоночных – внутренний, у насекомых – наружный. Четвериков рассматривает механические особенности этих скелетных образований на примере конечностей с внутренним и наружным скелетом, используя при этом теорию сопротивления материалов и опираясь на соответствующие формулы из этой теории. Он приходит к следующим интересным выводам: "1) Если предположить, что конечность с центральным скелетом (см. левую нижнюю схему) обладает одинаковым поперечным сечением с конечностью, имеющей наружный скелет (см. верхнюю схему), причем площади поперечного сечения скелета и мускулов в обеих схемах одинаковы, то такая конечность с центральным скелетом оказывается почти в 3 раза слабее, чем имеющая периферический скелет. 2) Если вычислить, какого же диаметра в поперечном сечении должен быть центральный скелет, чтобы при равных наружных диаметрах конечности прочность ее в обоих случаях была одинакова, то мы придем к третьей схеме (см. правую нижнюю схему). Оказывается, скелет должен быть колоссальным, его диаметр должен занимать 84% диаметра всего сечения, так что на долю мускулатуры остается лишь ничтожный периферический слой, что, конечно, особенно невыгодно при массивности костного скелета" [51. С. 234].



Схема, показывающая преимущества наружного скелета насекомых над внутренним (костным) скелетом позвоночных (объяснения в тексте)

Итак, преимущество наружного скелета насекомых не вызывает сомнения. Благодаря этому преимуществу у насекомых могли возникнуть мелкие изящные формы. К тому же сам материал скелета насекомых (хитин) имеет много преимуществ перед костью позвоночных: он легче, более упругий и пластичный. Это позволяет эволюции лепить самые разнообразные и многочисленные внешние формы насекомых.

Таким образом, причина различия в направлении эволюции насекомых и позвоночных заключается в существовании у насекомых наружного хитинового скелета. Благодаря этому могли возникнуть все более мелкие формы и занять место на Земле, недоступное другим животным. С.С. Четвериков заключает свою статью афоризмом: "Ничтожество насекомых стало их силой".

Эта теоретическая работа произвела сильное впечатление на энтомологов. Она была переведена на английский язык и издана в США [23]. В некоторых работах, посвященных Четверикову, сообщается, что почти через четверть века, в 1938 г., на VII Международном энтомологическом конгрессе президент этого конгресса вместо своей вступительной речи зачитал данную работу С.С. Четверикова. Сергею Сергеевичу об этом рассказал участник конгресса Н.В. Тимофеев-Ресовский, который навестил его в Горьком в октябре 1956 г. С явным удовлетворением Сергей Сергеевич сообщил об этом своему другу А.А. Бунделю в письме от 31 октября 1956 г. Однако в опубликованных трудах конгресса мы не смогли найти подтверждение этой версии.

В заключение отметим, что безусловно прав Б.Л. Астауров, который

считает, что к блестящей гипотезе об основном факторе эволюции насекомых С.С. Четвериков подошел, опираясь на материалы своей работы над анатомией пресноводного равноногого рачка – водяного ослика [14]. По этому поводу он пишет: "Нет сомнения, что именно изучение строения этого рачка привело его к широким обобщениям относительно роли наружного скелета в эволюции членистоногих и особенно насекомых" [56. С. 88].

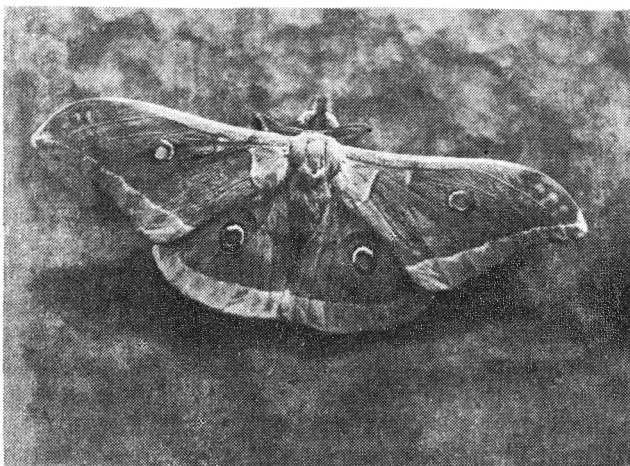
Китайский дубовый шелкопряд

Последняя тема, над которой работал С.С. Четвериков, как бы объединила весь опыт его предыдущей научной деятельности. Объектом исследования была бабочка – китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* Guér. Mén.) из семейства сатурний (*Saturnidae*), или глазчатых шелкопрядов. Но цель работы – выведение новой породы этой бабочки – была селекционно-генетическая, так же как и методика работы. Лепидоптерология и генетика объединились между собой, что в результате помогло решить практически важную задачу – разведение этого шелкопряда в пределах европейской части нашей страны для получения шелка.

О целях и конкретных задачах этой работы уже говорилось в главе 1. Здесь мы остановимся на ее результатах и на вопросе о судьбе выведенной Четвериковым породы. К сожалению, задача представляется довольно трудной, С.С. Четвериков вместе с небольшим коллективом сотрудников Опорного пункта по селекции этого шелкопряда работал над выведением моновольтинной породы около 10 лет, но за это время самим Четвериковым опубликовано только одно сообщение – в 1940 г. Сообщение представляет собой его доклад, сделанный в январе на совещании Комиссии по дубовому шелкопряду в г. Горьком [40]. Кроме того, он выступил в том же году с небольшой газетной статьей [39].

В этих статьях рассматриваются результаты селекции шелкопряда только за первые два года (1938, 1939). О результатах дальнейшей работы, вплоть до лета 1948 г., никаких сообщений опубликовано не было, но сохранились черновые документальные данные, позволяющие получить представление о результатах работы. Кроме того, важные материалы содержатся в воспоминаниях сотрудников и в переписке Сергея Сергеевича.

По счастью, в личном архиве академика Б.Л. Астаурова сохранились многие неопубликованные и до сих пор неизвестные рукописные материалы С.С. Четверикова, относящиеся к его работе по выведению новых пород китайского дубового шелкопряда. Эти материалы были переданы Б.Л. Астаурову Николаем Сергеевичем Четвериковым в 1965 г. Среди них особый интерес представляют рукописи отчетных докладов Сергея Сергеевича, написанные его рукой: 1) "Итоги трех лет селекции китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* Guér.-Mén.) на моновольтинность",



Китайский дубовый шелкопряд

июль 1942 г; 2) "Селекция дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Gér.-Mén. в 1942 году", 1943 и 3) конспект доклада Четверикова на заседании Горьковского отделения МОИП 21 мая 1943 г. Однако наибольшее значение имеют так называемые "Журналы выкормки" за 1943–1947 гг., которые содержат весь исходный (первичный) фактический материал селекции, сведенный в таблицы и графики и обработанный статистически. Эти материалы позволяют воссоздать весь путь, проделанный Четвериковым в его селекционной работе с китайским дубовым шелкопрядом, и с достоверностью представить конечные результаты селекции. Сделать это безусловно необходимо, для того чтобы восстановить истину и противопоставить факты злонамеренным слухам и недобросовестным мнениям, которые распространялись его недругами и научными противниками, о якобы неудаче селекционной работы Четверикова.

Кроме того, имеется возможность проследить за судьбой созданных Четвериковым пород после того, как сам он был отстранен от работы с шелкопрядом. Тут можно опереться на воспоминания В.Д. Смирновой⁷ и В.А. Крыловой, а также на переписку братьев Четвериковых между собой и с другими лицами.

Исходный материал для селекции китайского дубового шелкопряда был доставлен в 1938 г. из крымского племенного пункта по дубовому шелкопряду, куда он в свою очередь поступил из Башкирии в 1937 г. в качестве обычного бивольтинного материала. Однако в Крыму были об-

⁷Воспоминания В.Д. Смирновой частично опубликованы в: Памятные записки общества старых нижегородцев-горьковчан. Горький, 1988. Т. 18. С. 106–120.

наружены отдельные семьи, дававшие в потомстве некоторый процент моновольтинных особей. Именно поэтому в начале селекционной работы были использованы крымские бабочки.

Задачей первой выкормки, проведенной в 1938 г., было получение возможно большого и разнообразного материала для последующей селекции. Садки для гусениц были перегружены почти в 2 раза против нормы, что способствовало развитию эпизоотий. Всего от 106 семей было получено 4500 коконов. Летом начался вылет бабочек первого поколения (бивольтинных), но 104 кокона перешли на зимовку, т.е. проявили моновольтинность. Они происходили от 39 семей. Однако среди этих семей процент моновольтинности был очень низким и только в одной семье достиг 20%. В среднем процент моновольтинности в указанных 39 семьях составлял 5,3%. Остальные 4395 коконов (почти 98%) оказались обычными бивольтинными.

Здесь следует сказать несколько слов о терминологии, которую употреблял Четвериков, описывая результаты селекции, и о характерных особенностях этой работы. По этому поводу Сергей Сергеевич пишет следующее: «Особенностью селекции на моновольтинность является то, что величина признака "моновольтинности" определяется не индивидуально, а посемейно или полинейно. Наша задача – получить 100% моновольтинности коконов, а это значит, что все коконы семьи или линии должны остаться зимовать как моновольтинные. Следовательно, качество производителя определяется не его индивидуальными свойствами, а процентом моновольтинности, который обнаружится в его потомстве. Точно так же выбор производителя определяется не его индивидуальным качеством (моновольтинностью), а процентом моновольтинности той семьи, к которой он принадлежит».

Отсюда Сергей Сергеевич называет моновольтинной семью, давшую хотя бы один моновольтинный кокон, но при этом он обязательно указывает "процент моновольтинности", т.е. число моновольтинных коконов в процентах от общего количества коконов, полученных от этой семьи.

Основной целью селекции было получение *моновольтинной породы* китайского дубового шелкопряда. Но в процессе селекционной работы учитывались и некоторые другие производственные показатели. Например, вес кокона, его шелковистость и др. К сожалению, селекция не велась на устойчивость шелкопряда к заболеваниям.

С весны 1939 г. собственно и началась селекционная работа (1-й год селекции). При этом применялся как инбридинг (скрещивание бабочек из одной и той же семьи), так и аутбридинг (межсемейное скрещивание), для чего из Воронежа в этом году была получена новая партия коконов. Бабочки, вылетевшие из них, были использованы для аутбредного скрещивания. Оба эти метода дали положительные результаты.

Уже после первого года селекционной работы был получен заметный сдвиг процента моновольтинности в использованных семьях. В связи с

этим С.С. Четвериков замечает: "Я, конечно, очень далек от того, чтобы приписывать наследственным факторам (генам) исключительную роль при определении вольтинности. Совершенно очевидно, что чисто физиологические и внешние (паратипические) воздействия имеют чрезвычайно важное значение при решении каждого конкретного случая, окажется ли данный кокон бивольтинным или моновольтинным. Но так же совершенно очевидно и нашими данными неопровержимо доказано, что способность давать моновольтинные коконы поддается действию отбора, а это значит, что эта способность является наследственной. *На основе определенных наследственных факторов (генов)*, при наличии определенных физиологических и экологических условий данный кокон остается моновольтинным. Без наследственной базы те же внешние факторы моновольтинизма вызвать не могут" (Там же. Подчеркнуто Четвериковым).

Далее в той же работе он дает четкое определение понятия "моновольтинной породы". Он пишет: "Таким образом под моновольтинной породой мы понимаем такую породу, которая обладает наследственной способностью при обычных лабораторных условиях наших весенних выкопок (в средней полосе европейской части СССР) давать всего лишь одно поколение в год, переходя в состояние зимней диапаузы в конце июля или в августе" (Там же).

Привести эти выдержки из текста отчетного доклада С.С. Четверикова (1942 г.) очень важно, так как имеются высказывания о том, что Четвериков отрицал значение паратипических факторов проявления моновольтинности. При этом критики ссылаются на случаи, когда при некоторых измененных условиях моновольтинная порода давала известный процент бивольтинных коконов. На этом основании они стремятся убедить всех в том, что Четвериков не создал устойчивой моновольтинной породы китайского шелкопряда (Там же).

Дальнейшая селекция на моновольтинность давала из года в год повышение процента моновольтинных коконов в селекционных семьях. Это четко видно на диаграмме, составленной нами на основании сохранившихся документов, дневниковых записей цифровых таблиц и диаграмм, написанных и составленных самим Четвериковым.

К сожалению, работа Четверикова протекала далеко не гладко. Многие события того времени (1939–1947 гг.) тормозили его работу. Среди них на первое место надо поставить атмосферу враждебности и недоброжелательства, создаваемую вокруг имени Четверикова и его работы лысенковцами. Последние нашлись не только за стенами четвериковской лаборатории, но, к сожалению, и внутри нее.

Одним из очень активных критиков Четверикова был сотрудник лаборатории энтомологии Института зоологии МГУ Е.Х. Золотарев, который явно под влиянием лысенковских домыслов хотел "управлять" куколочной диапаузой, не изменяя наследственных признаков организ-

ма. Он часто выступал на совещаниях по шелководству с отрицанием методов работы Четверикова. Но нашлись "критики" и внутри лаборатории. Они не выступали с открытым забралом, но некоторые аспиранты, студенты и даже сотрудники своими кулуарными разговорами создавали почву недоверия к работе С.С. Четверикова.

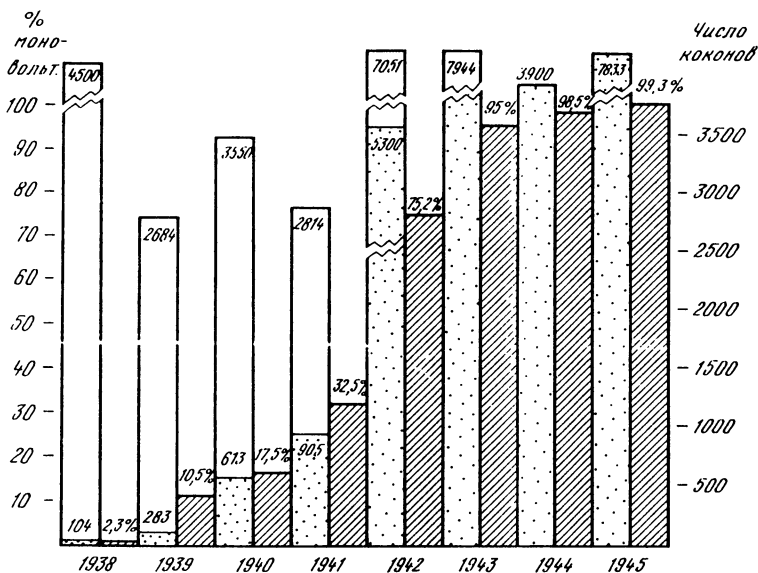
Вторым условием, осложнявшим его работу, были эпизоотии (желтуха и др.), борьба с которыми в конкретных условиях Горьковского опорного пункта по дубовому шелкопряду была сильно затруднена. Многие селекционные семьи погибли от желтухи, фиашерии и других болезней.

Наконец, спокойной и успешной работе мешали различные организационные неурядицы и бестолковое "руководство" со стороны Наркомзема и Главшелка, в ведении которых находился Опорный пункт. Вначале это было нежелание утвердить Сергея Сергеевича в должности директора Опорного пункта. Он значился научным руководителем или научным консультантом, а должность директора занимал кто-либо из сотрудников (В.Э. Флесс). Известное давление со стороны министерского руководства Сергей Сергеевич испытывал и при подборе и расстановке кадров.

После начала войны, уже в 1941 г. Опорный пункт был ликвидирован, и дальнейшая работа по шелкопряду проводилась кафедрой генетики ГГУ на основе договора с Главшелком. При этом, естественно, возникли большие затруднения с кадрами. Опорный пункт в прежнем положении был восстановлен лишь в 1944 г. Независимо от этого селекционная работа с дубовым шелкопрядом продолжалась непрерывно.

Переломный момент в селекции шелкопряда наступил в 1943 г. Процент моновольтинности в большинстве семей достиг 100. В конспекте доклада, сделанного 21 мая 1943 г. на заседании МОИП, С.С. писал: "Если в прошлом году я мог говорить о том, что выведение мною моновольтинной породы *очень вероятно* и в недалеком будущем, то сейчас я могу уже сообщить вам, что такая порода *есть!* Правда, еще не оформленная, не консолидированная, но факт налицо: если в прошлом году была всего одна семья с 84% моновольтинности (№ 10), то в нынешнем году уже имеется 9 семей со 100% моновольтинности, давших в общей сложности 831 100%-моновольтинный кокон (только от 100%-семей)!" (Музей ГГУ. Курсив С.С. Четверикова). Далее Четвериков указывает на основные показатели селекции на моновольтинность (за 5 лет работы): 1) процент моновольтинных семей возрос с 37 до 100; 2) 9 семей дали 100% моновольтинности (831 кокон); 3) общий процент моновольтинных коконов возрос с 2,3 до 75,2; 4) абсолютное число таких коконов возросло со 104 до 5300.

Было решено сообщить о выполнении задания по выведению новой породы китайского дубового шелкопряда, которая получила название "Горьковская моновольтинная 1", и приступить к ее закреплению, консолидации и производственному испытанию.



Диаграмма, иллюстрирующая процесс выведения моновольтинной расы китайского дубового шелкопряда по годам

Эта задача была выполнена в течение последующих четырех лет, 1944–1948 гг. В частности, селекция проводилась не только на моновольтинность, но и на вес коконов и его шелковой оболочки.

Кроме того, началось выведение новой породы "Горьковская моновольтинная № 2", которая выкармливалась листьями березы. Материалы по этим двум породам рассылались многим селекционерам, шелководам для проверки и размножения породы в новых условиях. В частности, некоторое количество коконов (племенной материал) оказался на шелкостанции в Мерефе (под Харьковом), куда в 1944 г. переехала З.С. Никоро. Другая часть была отправлена на станцию в Пятигорск, где работал аспирант С.С. Четверикова П.Ф. Белов. Началось также испытание выведенной породы в производственных условиях, в колхозах.

Результаты селекции на моновольтинность, полученные в течение 1944 и 1945 гг., можно видеть на рис. 19. Практически почти все коконы, полученные в это время, оказались моновольтинными (в 1944 г. – 98,5%, в 1945 г. – 99,3%). Выкормки в следующих, 1946 и 1947 гг. очень сильно пострадали от эпизоотии желтухи. В своей рабочей тетради Четвериков записал: "Началась эпидемия желтухи, которая расстроила всю выкормку. Осталось лишь около 2000 коконов". Тем не менее из этих коконов вылетели только единичные бабочки (основная масса коконов пошла на зи-

мовку). Общая моновольтинность оказалась близка к достигнутому ранее уровню. То же можно сказать и о выкормке 1947 г., которая также сильно пострадала от желтухи. Особенно сильно была поражена "березовая" порода (почти нацело погибла).

Материалы по селекции шелкопряда в 1948 г. уже не внесены в сохранившиеся рабочие тетради С.С. Четверикова, и о них мы ничего не знаем.

Что касается веса кокона и его шелковой оболочки, то на основании цифровых данных в тетрадях Четверикова нам трудно сделать какой-либо четкий вывод. Пожалуй, несомненным является только факт более тяжелого веса кокона и его шелковой оболочки в семьях, выкормленных березовым листом, по сравнению с семьями, получавшими их естественный корм – дубовый лист. Так, например, в 1945 г. при 100% моновольтинности обычная выкормка дубовым листом дала коконы со средним весом 7,3 г и шелковой оболочки 0,99 г, а "березовая" выкормка – 8,31 и 0,94 г соответственно.

Подводя итог сказанному, следует еще раз подчеркнуть, что моновольтинная порода китайского дубового шелкопряда была успешно выведена Четвериковым и правительственная награда орден "Знак Почета", полученная им за эту работу, была вполне заслуженна. Единственным недостатком выведенной породы была неустойчивость ее к инфекционным заболеваниям, в частности к желтухе. Этот недостаток мог быть устранен дальнейшей селекцией на иммунитет к желтухе, что, как известно на примере тутового шелкопряда, вполне возможно.

К сожалению, в 1948 г. после августовской сессии ВАСХНИЛ С.С. Четвериков был уволен, а Горьковский опорный пункт был передан Кашкирской шелководной станции (Уфа). Директор этой станции А.М. Ишмиев приезжал в Горький для оформления этой передачи. После отставки Четверикова во главе Горьковского опорного пункта была поставлена В.А. Крылова. О дальнейшей судьбе породы "Горьковская моновольтинная № 1", выведенной Четвериковым, мы можем судить на основании воспоминаний В.Д. Смирновой. Она сообщает, что в 1949 г. В.А. Крылова вместе с доцентом кафедры генетики А.Ф. Шереметьевым решила провести промышленную выкормку. Для этого они избрали колхоз "Искра" Богородского р-на, где провели выкормку на ветках в корытах под открытым небом (с защитой от птиц). В следующие годы промышленные выкормки проводили в Чувашии в месте впадения в Суру реки Огневки под руководством К.В. Мелешинной. В 1953 г. Горьковский опорный пункт был ликвидирован, и все дела и материалы К.В. Мелешина передала Башкирской шелкостанции, в ведении которой Опорный пункт находился 5 лет.

После отстранения от работы С.С. Четверикова планомерной селекционной работы с породой шелкопряда не проводилось. Были сделаны попытки воздействовать на нее "условиями среды", что, кроме вреда,

ничего не дало. Промышленные выкормки проходили без достаточного контроля со стороны сотрудников Опорного пункта и часто приводили к гибели выкармливаемых гусениц.

В результате была погублена очень интересная и единственная в своем роде порода китайского дубового шелкопряда, при этом некоторые участники этого дела и даже посторонние наблюдатели часто, чтобы неудачи выкормки отнести не за счет неумелого и необоснованного ухода за гусеницами, а за счет неустойчивости и отрицательных свойств самой породы, в ход пускали различные демагогические утверждения. Говорили, например, что Четвериков, опиравшийся в своей работе на идеи и методы "формальной генетики", принципиально не мог справиться с выводением новой породы, для чего якобы надо было руководствоваться измышлениями Лысенко. Отзвуки подобных утверждений нам приходилось слышать до недавнего времени. Можно сослаться, например, на выступление проф. А.Н. Мельниченко на торжественном заседании, посвященном столетию со дня рождения С.С. Четверикова.

К сожалению, спасти, точнее, восстановить заново эту породу нельзя. Культура китайского дубового шелкопряда снята с плана ввиду ее нерентабельности, точнее, вследствие отсутствия потребности в чесуче, как говорится в решении министерства.

Вклад С.С. Четверикова в развитие генетики и теории эволюции

В настоящее время во всем мире С.С. Четверикова признают выдающимся ученым-генетиком, одним из создателей популяционной генетики. Это справедливо лишь отчасти, так как такое мнение основано на односторонней оценке его трудов. В действительности вклад Четверикова в развитие науки значительно шире. Его генетические работы, выполненные в 20-х годах текущего столетия в течение всего восьми лет, имеют большое значение не только для развития генетики, но и для модернизации и нового подъема эволюционной теории. Работы Четверикова положили начало преодолению кризиса в этих двух важнейших отраслях биологической науки, указали путь выхода из тупика, куда их завели кажущиеся противоречия и взаимное непонимание. Эти противоречия рассматривались многими биологами в начале нашего столетия как неразрешимые, и это сильно тормозило развитие генетики, но особенно эволюционной теории. Труды Четверикова сняли эти противоречия, и, следовательно, научное творчество Четверикова и его последователей имеет общебиологическое значение.

Долгое время такая оценка работ Четверикова не находила всеобщего признания. Это происходило из-за неблагоприятного стечения обстоятельств, которые частично вообще не имели отношения к науке. Только в последние годы биологи во многих странах мира пришли к правильному пониманию исторического значения работ С.С. Четверикова и других исследователей в области популяционной генетики – Фишера, Холдейна, Райта, несколько позже пришедших к тем же результатам, что и С.С. Четвериков. Это новое понимание значения популяционной генетики нашло отражение в выступлениях историков биологии на XIII Международном конгрессе по истории науки 18–24 августа 1971 г. Так, на одном из пленарных заседаний конгресса в докладе “К истории наук о жизни после Дарвина” Ж. Кангилем сказал: “Подобно тому как ньютоновская космология некогда узаконила некоторые смелые утверждения Галилея, так и решающие достижения формальной и каузальной генетики, приложенные к изучению мутаций в популяциях живых существ, послужили подтверждением дарвиновскому объяснению фактов эволюции в масштабах, которые нельзя было предвидеть даже в конце XIX века” [105. С. 3].

К сожалению, историко-научный анализ творчества Четверикова еще далеко не завершен, он только начинается. Известный вклад в изучение научного наследства Четверикова был сделан отечественными исследователями только за последнюю четверть века. До этого политиче-

ская ситуация была такова, что ни о какой серьезной работе в области истории генетики и анализа вклада Четверикова в развитие этой науки не могло быть и речи. Только в 1970-х годах и позднее были опубликованы статьи, посвященные жизни и научному творчеству С.С. Четверикова. Большинство публикаций было сделано его учениками. Среди них следует отметить работы Б.Л. Астаурова [63–68], П.Ф. Рокицкого [137–139], Н.В. Тимофеева-Ресовского [155, 156]. Из зарубежных авторов важно указать на работы Ф. Добржанского [176, 178], Канеко и Ота [190] и Адамса [172, 173]. Позднее изучением научного творчества Четверикова занимался В.В. Бабков [70, 73]. В частности, в его книге "Московская школа эволюционной генетики" (1985) дан историко-научный анализ значения работ Четверикова на фоне истории биологической мысли XIX и XX вв. В дальнейшем изложении мы будем опираться на результаты, полученные этими авторами.

Чтобы понять все значение работ С.С. Четверикова, необходимо сначала ознакомиться с положением в биологических науках, которое сложилось в начале XX в. Другими словами, следует рассмотреть исторические условия, которые оказали решающее влияние на научное творчество С.С. Четверикова.

Исторические корни популяционной генетики

Как известно, важнейшим событием в истории биологических наук в XIX в. было опубликование Ч. Дарвином в 1859 г. его фундаментального труда "Происхождение видов", в котором излагалась теория эволюции жизни. Последующее развитие всех биологических наук в XIX и XX вв. происходило под воздействием эволюционных идей Дарвина, которые стали выражать смену научного мировоззрения естествоиспытателей. Живая природа перестала казаться исследователям постоянной и неизменной. Наоборот, их внимание стали привлекать ее изменчивость и постоянное развитие форм жизни. Теория развития стала руководящей в исследованиях натуралистов и философов. Теория эволюции Ч. Дарвина – дарвинизм – несомненно сыграла в этом процессе ведущую роль.

Однако вскоре в учении Дарвина наметились слабые места, чем воспользовались противники дарвинизма. Это касалось прежде всего изменчивости и наследственности – двух важнейших основ, определяющих процесс эволюции, теория которых еще не была разработана к тому времени. Именно поэтому возникло первое серьезное возражение против теории Дарвина, которое доставило ему много мучительных сомнений и волнений.

В 1867 г. английский инженер Дженкин простым арифметическим расчетом показал, что всякое случайно возникшее изменение организма

должно очень скоро раствориться среди нормальных свободно скрещивающихся особей. Дженкин считал, что носители наследственности растворены в крови и что каждый потомок в первом поколении от одного из родителей получит лишь их половину, в следующем поколении — $1/4$ и т.д. "Таким образом скрещивание оказывает растворяющее, засасывающее (swamping) действие на всякое вновь появляющееся единичное, хотя бы и резкое отклонение" [51. С. 182]. Значит, новый признак не сможет оказывать влияние на эволюцию вида. Это заключение Дженкина смущало Дарвина больше, чем возражения всех остальных теоретиков-биологов. Поэтому Дарвин, разрабатывая свою теорию, все больше отходил от признания значения единичных отклонений (геновариаций) для эволюционного развития органического мира.

Строго научная разработка теории наследственности и изменчивости, основанная на эксперименте и на математическом выражении количественных закономерностей, началась позднее. Хотя еще в 1865 г. Г. Мендель сформулировал свои законы наследственности, положившие начало современной генетике, ни Дарвин, ни большинство биологов тогда не знали о работе Менделя или не придали ей должного значения. Только в 1900 г. законы Менделя были вновь "открыты" благодаря усилиям Чермака, Корренса и Де Фриза. С тех пор генетика получила твердую основу в виде количественных законов наследственности Менделя и "менделизм" стал такой же незыблемой основой этой науки, как дарвинизм в общей биологии, точнее, в теории эволюции. Однако это еще не привело к ликвидации противоречий с эволюционной теорией. Более того, менделизм стали рассматривать как цитадель антидарвинизма. Противоречия эти перешли в другую плоскость и вылились в конфликт между менделистами и биометриками, как полагают историки генетики, в том числе В.В. Бабков.

Поэтому, когда Четвериков приступил к своей работе, перед ним стоял вопрос: как разрешить этот конфликт? Он следующим образом сформулировал свою задачу: "Как связать эволюцию с генетикой, как ввести наши современные генетические представления и понятия в круг тех идей, которые охватывают эту основную биологическую проблему? Можно ли подойти к вопросам изменчивости, борьбы за существование, отбора — словом, дарвинизма, исходя не из тех совершенно бесформенных, расплывчатых, неопределенных воззрений на наследственность, которые только и существовали во время Дарвина и его непосредственных приемников, а из твердых законов генетики?" [51. С. 171]¹.

Возглавив отдел генетики в Институте Кольцова в 1921 г., Четвериков приступил к решению поставленной им задачи. Первые итоги работы

¹ В дальнейшем цитирование работы С.С. Четверикова 1926 г. везде производится по изданию 1983 г. [51].

Получено в печать
своими учениками
Михаилом Александровичем
Мензбиру
и
представлено учениками

17.11.1926.

О некоторых моментах эволюцион- ного процесса с точки зрения совре- менной генетики.

С. С. Четвериков

(Из Института Экспериментальной Биологии. Директор Н. К. Колосов.)

Едва ли какая-либо другая область биологического знания может с таким удовольствием оглянуться на пройденный за последние 25 лет путь, как это выпало на долю одной из самых молодых его ветвей — генетики. Если крупнейший американский палеонтолог проф. Генри Осборн (Henry Osborn, 1912) еще в начале 1912 года писал про генетику: „Genetics is the most positive permanent and triumphant branch of modern biology. Its contributions to heredity are epoch-making“ (p. 201), то в этих знаменательных словах чувствуется не только признание тех громадных достижений, которые были сделаны генетикой в начале настоящего столетия, но и предчувствие того колоссального развития, которое она получила в следующее за тем десятилетие, особенно благодаря работам американских же генетиков, во главе которых мы, без сомнения, должны поставить имя проф. Т. Х. Моргана.

И если еще 10—15 лет тому назад громадному большинству биологов казалось, что менделевские законы наследственности, лежащие в основе современной генетики, являются лишь частной формой, особым, специальным случаем передачи наследственных свойств, то в настоящее время едва ли найдется несколько человек, которые не признают справедливости слов Иста и Джонса (East and Jones, 1919), высказанных ими еще в 1919 году: „Mendelian heredity has proved to be the heredity of sexual reproduction: the heredity of sexual reproduction is Mendelian“ (p. 50).

Но ведь половое размножение, в той или иной форме, является основным типом размножения как в растительном, так и в животном царстве, и поэтому ставилось сразу

Журнал Доклад. Почет. Сер. А. Т. II. Вып. 1.

Фотокопия 1-й страницы работы С.С. Четверикова 1926 г. с посвящением М.А. Мензбиру (автограф)

были изложены в большой статье, опубликованной в 1926 г., которая впоследствии была признана классическим произведением биологической науки, прочно став в один ряд с трудами Менделя, Моргана или Де Фриза. Следует в первую очередь детально рассмотреть материалы и выводы этой работы и оценить ее значение в истории биологии.

Содержание основного труда С.С. Четверикова

В 1926 г. в "Журнале экспериментальной биологии" С.С. Четвериков опубликовал главную работу своей жизни – "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики" [33], где он говорил о том, что «основные положения генетики – этой "самой позитивной, победоносной отрасли биологии" должны проникать вглубь разных отделов нашей науки» [51. С. 170]. По мере ее развития в начале XX столетия некоторые ученые стали относиться к генетике крайне сдержанно и недоверчиво. Успехи генетики слишком жестко ломали привычные, ставшие рутинными представления биологов о процессе эволюции. Теоретики биологии трудно воспринимали соответствующие последним достижениям науки новые знания и построения. Поэтому менделизм враждебно был встречен эволюционистами, последователями Дарвина. Эволюционисты-дарвинисты считали, что признание существования практически неделимого материального носителя наследственных качеств – гена – является утверждением, отрицающим возможность биологической эволюции. Генетики же (менделисты-морганисты) обвиняли "истинных дарвинистов" в том, что они очень часто в своих убеждениях скатывались к ламаркизму или ортогенезу, игнорируя новейшие достижения биологии, оставаясь на уровне знаний конца XIX в., полагая, что все разнообразие признаков, по которым происходит эволюция видов, изначально заложено в наследственном веществе организма.

Позицию дарвинистов в этих спорах можно показать на примере К.А. Тимирязева. Он, как и многие ортодоксальные дарвинисты, не избежал колебаний и ошибочных заключений при рассмотрении вопроса о значении открытий Менделя для общей теории эволюции. Он не смог преодолеть кажущееся противоречие между дарвинизмом и менделизмом, несмотря на свою блестящую эрудицию, глубину и тонкость мышления. Вначале он приветствовал воззрения Менделя на природу наследственности как устраняющее пресловутое возражение Дженкина. В статье "Чарльз Дарвин и полувековые итоги дарвинизма" (1909) он писал: "Самым важным результатом в этом смысле является, конечно, тот факт, что признаки не сливаются, не складываются и не делятся, не стремятся стусеваться, а сохраняются неизменными, распределяясь между различными потомками. Кошмар Дженкинса, испортивший столько крови Дарвину, рассеивается без следа" [151. С. 234].

Однако позднее, в 1913 г. в статье "Отбой мендельянцев" он говорит о менделизме уже совсем в другой тональности. Он ссылается на факты, когда у потомства резкие различия в аналогичных признаках родителей сглаживаются, становятся средними, промежуточными. Эти факты заставили его заключить, что законы, установленные Менделем, не имеют всеобщего, универсального значения и приложимы лишь к некоторым осо-

бым случаям наследования признаков. Факты эти в то время еще не могли быть удовлетворительно объяснены. Так думали весьма многие дарвинисты. Время для решения этих противоречий еще не пришло. Окончательно антагонизм между дарвинизмом и учением Менделя будет преодолен позднее, и решающее слово в этом вопросе будет сказано С.С. Четвериковым в рассматриваемой нами работе 1926 г.

Основные моменты в этом исследовании автор определил следующим образом: "1) возникновение мутаций (или, как я буду их в дальнейшем называть, геновариаций) в природе, 2) роль свободного скрещивания при менделевской наследственности и 3) значение при этих условиях отбора" [51. С. 172].

1. **Возникновение геновариаций в природе.** Употребление термина "геновариации" вместо ставшего уже привычным словом "мутации" С.С. Четвериков объясняет несколькими причинами. Во-первых, слово "мутации" еще в 1862 г. палеонтологи стали употреблять для обозначения изменений организмов во времени при смене геологических напластований. Во-вторых, сами генетики часто по-разному осмысливают этот термин: одни подразумевают изменение признака, другие – изменение (вариации) генотипа. Четвериков понимает под термином "геновариации" любое, "вновь возникающее наследственное изменение", "всякое новообразование" в виде "вариации генотипа", включая изменения в самом хромосомном комплексе, изменения целых участков хромосом или отдельных их пунктов – генов, которые проявляются ввиду изменений соответствующих им признаков. Из понятия "геновариации" автор исключал те перекомбинации генов, которые возникают при скрещивании, когда "никаких новообразований не получается" [Там же].

Когда писалась эта статья (конец 1925 г.), Четверикову еще не были известны опыты по искусственному получению мутаций с помощью облучения рентгеновскими лучами. Это стало достоянием генетики лишь после доклада Г. Мёллера на 5-м Международном генетическом конгрессе (1927 г.). Поэтому в своей работе Четвериков предполагал невозможность доказать естественное возникновение новых геновариаций в природе, тем более возможность целенаправленного изменения генотипа.

В примечаниях, написанных позднее, Четвериков уже утверждает возможность влиять на частоту геновариаций, которые, однако, и в естественных, и в экспериментальных условиях носят неадекватный, ненаправленный характер. Адекватная, наследственная изменчивость возникает лишь под влиянием длительного отбора, весьма сложного эволюционного процесса, который сам по себе по существу ничего общего не имеет с геновариационной изменчивостью.

Одним из первых искусственных приемов получения некоторых геновариаций автор указывает на появление полиплоидных форм, которые часто наблюдаются и в природе у растений после нанесенных им повреждений.

Огромное число геновариаций встречается среди лабораторных и домашних животных и культурных растений. Наши знания о насыщенности диких рас естественными вариациями генотипов, напротив, ничтожны. Так, у плодовых мушек дрозофил, содержащихся в пробирках в лаборатории ИЭБ, найдено к 1926 г. свыше 400 геновариаций [Там же. С. 175], как нейтральных для жизни организма, так и летальных (смертельных), которые возникают более часто. В естественных условиях жизни геновариации последнего типа должны были исчезнуть под влиянием естественного отбора. "Безразличные", не имеющие биологического значения геновариации отбору не подлежат, хотя и могут стать основой признаков, по которым различаются соседние виды, а также роды и семейства. Такие индифферентные на первый взгляд признаки в сочетании с другими могут оказаться жизненно важными (например, потемнение или посветление тела у некоторых видов дрозофил).

Исследования всего разнообразия геновариаций у дрозофил позволяют выделить понятие размаха изменчивости, или амплитуды отклонения. "Генотипической изменчивости подвергаются *все решительно части организма*". Однако "амплитуда отклонения ограничена, и эта граница определяется строением самих генов. Резкие и глубокие изменения организма возможны лишь путем длительного накопления геновариационных изменений продолжительного напластования одних отклонений на другие" [Там же. С. 178]. Отсюда Четвериков делает заключение, что геновариационная изменчивость является основным, извечным путем эволюции. При этом он отмечает, что "геновариационная изменчивость не может превратить один организм в другой сразу, одним скачком, а лишь постепенно, путем накопления отдельных геновариаций" [Там же. С. 179].

В природе свободное скрещивание сильно затрудняет нахождение геновариаций, как бы растворяя их среди особей с нормальным генотипом. Ведь в большинстве случаев изменения генотипа оказываются рецессивными и в гетерозиготном состоянии морфологически не проявляются.

Лабораторные исследования выявляют у *Drosophila melanogaster* примерно одну геновариацию на 10 тыс. мушек. Можно ожидать, говорит Четвериков, что в природе геновариации будут встречаться еще реже, чем в лабораторных условиях, так как геновариации не только накапливаются, но и в большом числе случаев устраняются естественным путем (например, вымиранием особей с неблагоприятными изменениями наследственного вещества). "Нет пока никаких оснований видеть в процессе возникновения геновариаций результат искусственного воздействия человека" [Там же. С. 180].

2. Геновариации в условиях свободного скрещивания. С.С. Четвериков определяет понятие вида как совокупность свободно скрещивающихся

между собою особей, что соответствует и генетическим и систематическим представлениям биологов. "Потенциально все индивиды одного вида могут свободно между собой скрещиваться" [Там же. С. 181], давая плодовитое потомство. Если же две формы, казалось бы, одного вида начинают проявлять некоторое половое разобщение (инстинкты, физиология оплодотворения) либо дают нежизнеспособное или неплодовитое потомство, значит, начался процесс формирования из двух разновидностей двух самостоятельных видов, для чего свободное скрещивание весьма существенно.

Дарвин, опубликовав свою книгу о происхождении видов, до конца жизни полагал, что свободное скрещивание, характерное для естественных видов, является наиболее существенным препятствием для признания его эволюционной теории. И позднее дарвинистов мучил "кошмар Дженкина". Требовалось понять и объяснить, почему измененные признаки не исчезают, не нивелируются при свободном скрещивании. Поэтому уже в начале века исследователи заинтересовались законами, управляющими наследованием признаков при свободном скрещивании, выраженными в новых понятиях генетики. Они приступили к исследованию генетической структуры популяций. Было показано возникновение определенного генетического равновесия в популяции. На основе менделевских законов наследственности такое равновесие было описано в работе Г. Харди [189] в виде закона равновесия при свободном скрещивании. Четвериков так кратко формулирует этот закон: "Относительная численность гомозиготных (как доминантных, так и рецессивных) и гетерозиготных индивидов в условиях свободного скрещивания и при отсутствии какого бы то ни было вида отбора остается постоянной при условии, если произведение числа гомозиготных индивидов (доминантных на рецессивные) равно квадрату половины гетерозиготных форм" [Там же. С. 184].

Генетическая формула, приводимая Четвериковым для обозначения строения сообщества, имеет такое выражение: $pAA + 2qAa + raa$, где p , $2q$ и r — численности групп гомозиготных и гетерозиготных особей. В таком случае их равновесное соотношение выражается формулой $pr = q^2$.

Из этого равенства следует, что "свободно скрещивающееся сообщество может находиться в состоянии равновесия при любом отношении численности гомозиготных доминантных и рецессивных форм" [Там же. С. 184].

В непосредственной связи с законом Харди стоит закон стабилизирующего скрещивания К. Пирсона [194, 195]. Установленный еще в 1904 г., он долго оставался незамеченным из-за сложной формулировки, недоступной большинству биологов. По существу Г. Харди в 1908 г. переткрыл этот закон, а затем рядом других последователей он устанавливался математически.

С.С. Четвериков так формулирует закон Пирсона: "В условиях свободного скрещивания при любом соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм в результате первого же скрещивания внутри сообщества устанавливается состояние равновесия" [Там же. С. 185].

Таким образом, при любых нарушениях равновесия в сообществе первое же свободное скрещивание становится стабилизирующим, устанавливая новое состояние равновесия. Если в сообществе $xAA + 2yAa + zaa$, то нарушение равновесия выразится: $xz = y^2$, а стабилизирующее скрещивание приведет к выражению: $x_1^2AA + 2x_1z_1Aa + z_1^2aa$, так что $x_1^2z_1^2 = (x_1z_1)^2$ и сообщество окажется в состоянии устойчивого равновесия по закону Харди. "Итак, — говорит Четвериков, — в самом механизме свободного скрещивания заложен аппарат, стабилизирующий численности компонентов данного сообщества. Всякое изменение соотношений этих численностей возможно только извне и возможно только до тех пор, пока действует та внешняя сила, которая это равновесие нарушает" [Там же. С. 185].

Затем Четвериков приходит к анализу действия отбора и возникновения новых генотипических изменений. Поскольку нет оснований отрицать существование в природе непрерывно идущего процесса появления новых геновариаций, то можно считать, что количество последних постоянно и бесконечно возрастает. Геновариации часто должны появляться повторно. Новые геновариации обычно возникают в гетерозиготном состоянии и чаще всего являются рецессивными. Некоторые из геновариантов, перешедших в гомозиготное состояние, уничтожаются отбором из-за их отрицательного влияния на жизнеспособности особи. По законам Пирсона и Харди в составе популяции появится значительное число фенотипически нормальных, но гетерозиготных по генному составу особей. Это состояние всегда будет равновесным из поколения в поколение, но в N -м поколении — встреча двух гетерозиготных особей и появление гомозиготного рецессива с ничтожной вероятностью $1/N$. Однако в следующем поколении рецессивная геновариация вновь перейдет в гетерозиготное состояние и снова восстановится хардиево равновесие. Но геновариация не исчезнет, а сохранится в генофонде внешне нормальных особей.

Главное, о чем говорит С.С. Четвериков в своей работе 1926 г., заключается в том, что "вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным" [Там же. С. 189].

Исследование генотипического строения диких видов рода дрозофил в генетической лаборатории ИЭБ подтвердили эти теоретические положения Четверикова. Хотя выявление рецессивов при встрече одноименных гетерозиготов в крупной популяции вида реально ничтожно мало, одна-

ко при возникновении все новых геновариаций (независимых друг от друга) вероятность их появления в гомозиготном состоянии будет определяться законом суммирования вероятностей независимых, равно-возможных и совместимых различных типов геновариаций, включенных в генотип вида. Так, при двух скрытых геновариациях вероятность вторичного проявления какой-либо из них будет уже почти в 2 раза больше: $p = 2/N - 1/N^2$; при трех геновариациях $p = 3/N - (2/N^2 - 1/N^3)$ и т.д. Для какой-либо геновариации при их числе m , $p = 1 - \left[\frac{(N-1)}{N} \right]^m$, причем m ,

равное числу возможных геновариаций, поглощенных видом, может возрастать беспредельно. Чем больше m , тем вероятнее обнаружение в данном виде той или иной геновариации. Вид становится генотипически весьма изменчивым, в то время как фенотипическая флуктуация признаков, зависящая от некоторой "реактивной чувствительности" к факторам внешних условий, не является наследственной и у потомков может отсутствовать.

Чем более "стар" вид, тем больше содержит он в своей наследственной структуре различных геновариаций. "Генотипическая изменчивость растет пропорционально его возрасту" [Там же. С. 190]. Этот вывод Четвериков противопоставляет широко известному утверждению, что наследственность молодых видов обладает большой неустойчивостью и изменчивостью, а стабилизация ее, мономорфность вида являются результатом "старения".

Весьма важным фактором, связанным с величиной шансов накопления и проявления геновариаций в сообществе, С.С. Четвериков считает численность последнего. Чем многочисленнее популяция, тем больше вероятность появления и меньше шансов проявления новых геновариаций. И наоборот, чем малочисленнее сообщество (чем меньше величина N), тем больше вероятность проявления в нем геновариаций в гомозиготном виде. Таким образом, "частота проявления геновариаций обратно пропорциональна численности сообщества" [Там же. С. 190], а между частотой появления и частотой проявления благодаря свободному скрещиванию в сообществе существует определенное равновесие.

Такое равновесие нарушается, когда ограничивается свобода скрещивания в пределах вида, что случается, когда численность N одного вида разбивается на ряд изолированных колоний (популяций). В пределах вида процесс возникновения различных новых геновариаций в целом не пострадает, но проявление их в разных колониях будет находиться в зависимости от малой численности (n) той из них, в которой возникла данная геновариация.

Изоляция части населения вида создает изолированной малой группе благоприятные условия для проявления различных наследственных изменений благодаря повышению вероятности встречи одинаковых

гетерозиготов, дающих гомозиготное потомство, отличное от основной массы данного вида.

Таким образом, любая изоляция (пространственная, географическая, временная или экологическая) популяций вида приводит к появлению внутривидовой дифференциации. "Итак, – пишет Четвериков, – изоляция в условиях процесса непрерывного накопления геновариаций становится сама по себе причиной внутривидовой (а следовательно, в дальнейшем и межвидовой) дифференциации" [Там же. С. 191].

Взаимодействие всех внешних и внутренних факторов определяет состояние равновесия, а также степень свободы скрещивания. "Чем сильнее действуют факторы изолирующие, разъединяющие, тем сильнее выступает внутривидовая изменчивость, тем чаще в отдельных колониях должна проявляться скрытая внутри вида генотипическая дифференциация. Таким образом, можно установить, что при прочих равных условиях степень дифференциации внутри вида прямо пропорциональна степени изоляции отдельных его частей" [Там же. С. 193].

Все умозаключения Четверикова в равной степени относятся как к рецессивным, так и к доминантным геновариациям, которые тоже, как показали исследования коллектива С.С. Четверикова, всегда возникают в гетерозиготном состоянии. Но благодаря первому же стабилизирующему скрещиванию доминантные изменения будут существовать в популяции в выраженном, а не в скрытом состоянии. Естественный отбор приведет либо к вымиранию таких особей, либо ко все большему распространению выраженных доминантных геновариаций в сообществе. В отличие от доминантных рецессивные изменения генотипа "в результате первого же стабилизирующего скрещивания переходят в скрытое, невыраженное состояние и тем самым сразу выходят из-под власти отбора" [Там же. С. 195].

3. Естественный отбор. Свободное скрещивание, стабилизируя данное сообщество, является, как говорит С.С. Четвериков, фактором консервативным, сохраняющим структуру вида в неизменном состоянии. Естественный отбор действует как антагонист, выводя вид или популяцию из состояния равновесия, а потому является эволюторным фактором, ведет к постоянному изменению вида.

Таким образом, состояние сообщества является функцией двух противоположно действующих факторов: отбора и стабилизирующего скрещивания, а сообщество постоянно переходит из одного равновесного состояния в другое, пока существует действие отбора, и переход этот пропорционален интенсивности или силе отбора.

При этом отбор может быть либо искусственным (целенаправленным, личным), либо естественным – автоматическим. Интенсивность естественного отбора, говорит Четвериков, определяется в конечном итоге значением отбираемого признака для выживания и приспособления. При

искусственном отборе интенсивность его может быть доведена до 100% особей, обладающих отбираемым признаком. При естественном отборе выживают особи с разными признаками, и доля полезного признака может составлять всего 1/5 или 1/10 совокупности особей, которые составляют сообщество. Во всех случаях Четвериков вслед за математиком Нортон вводит понятие "интенсивность отбора" данного признака, имея в виду вероятность выживания в борьбе за существование особи, не обладающей благоприятным признаком по сравнению с особью, таким признаком обладающей. Интенсивность отбора выражается процентом числа выживающих особей от общего числа особей, обладающих отбираемым признаком [Там же. С. 196–197].

Г. Нортон в 1915 г. рассчитал такую таблицу [Там же. С. 200], опубликованную Пённеттом в книге "Мимикрия у дневных бабочек", согласно которой возникает заключение, что во всех случаях отбор признака (и доминантного и рецессивного), имеющего приспособительное значение, идет до конца и обеспечивает рано или поздно трансформацию вида, т.е. замену менее приспособленной формы новой, более приспособленной (даже при самой слабой интенсивности отбора, скажем в 1%). Всего быстрее этот процесс протекает при среднем состоянии равновесия. При 10% отбора и рецессивной геновариации потребуется 27 поколений, при доминантном изменении – 30 поколений для нового состояния равновесия сообщества; для практически полной замены менее приспособленной формы сообщества более приспособленной при доминантности признака потребуется 305 поколений, а при интенсивности отбора в 1% – около 3000 поколений. Этот процесс получил название трансмутации. Трансмутация с появлением полезного рецессивного признака при 10% интенсивности отбора потребует 18 тыс. поколений. При этом все же будут уничтожены не все гетерозиготные формы. Для 100%-ного замещения потребуются сотни тысяч поколений.

Четвериков в своей работе приводит таблицу Нортон [197], из которой следует, что "даже самое слабое улучшение в организме имеет определенный шанс распространиться на всю массу индивидов, составляющих свободно скрещивающееся сообщество (вид)" [51. С. 200]. И вот на этом-то положении дарвинизм и получает "в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника" [Там же].

Имея самое ничтожное преимущество для выживания, организм подвергается бесчисленным опасностям уничтожения со стороны самых разнообразных факторов внешней среды (от рождения до смерти). Нужно исключительно благоприятное стечение обстоятельств, чтобы организм выжил и передал свое положительное свойство следующему поколению. *"Ничего не теряется из приобретенного видом"* [Там же. Курсив С.С. Четверикова] и со временем последнее пробьется "наружу и постепенно сообщится всем особям вида" [Там же. С. 201].

Второй вывод из таблицы Нортон: "Трансмутационное изменение свободно скрещивающегося сообщества-вида, замена менее приспособленной формы более приспособленной – словом, процесс адаптивной эволюции вида всегда идет до конца" [Там же. С. 201], пока не изменяются все особи вида или пока не прекратится действие отбора.

Для доказательства Четвериков приводит примеры из работ других авторов и из собственных наблюдений. В конечном счете случайное, сугубо индивидуальное изменение приводит к появлению формы, обладающей определенным ареалом обитания, а коренная первоначальная форма из данного ареала вытесняется подобно тому, что наблюдается для геологических смен различных форм аммонитов.

Третье заключение, которое можно сделать из анализа таблицы Нортон: "Естественный отбор, подобно свободному скрещиванию, способствует накоплению в населении рецессивных генов" [Там же. С. 205].

Далее Четвериков подчеркивает, что не всякое неблагоприятное изменение организма является для него неизбежно гибельным. Полностью уничтожаются отбором только очень вредные уклонения. Иногда требуются десятки и сотни поколений, чтобы более слабые отрицательные геновариации были устранены отбором. Причем доминантные неблагоприятные признаки удаляются сравнительно быстро, в то время как рецессивные отрицательные гены могут накапливаться в недрах вида в гетерозиготном состоянии, выйдя из-под контроля естественного отбора.

"Таким образом, – подчеркивает Четвериков, – как свободное скрещивание, так и естественный отбор ведут к одному и тому же окончательному результату, именно к накоплению в населении в гетерозиготном состоянии рецессивных генов, из которых очень значительная доля может быть связана с неблагоприятными для организма признаками" [Там же. С. 206]. А отсюда парадоксальный вывод о том, что число рецессивных геновариаций во много раз превосходит число доминантных. Так, в своей работе Четвериков ссылается на данные Моргана и его сотрудников, показывающие, что у дрозофил число рецессивных генов в 6 раз превышает число доминантных. В лаборатории это легко выявляется методом инбридинга. Заключение Четверикова имеет огромное значение для практики как в селекционной работе, так и в области медицинской деятельности.

Наряду с этим необходимо дополнить выводы, признав, что "свободное скрещивание, вбирая и сохраняя внутри вида все вновь возникшие геновариации, тем самым постепенно расшатывает его признаки, делает его менее устойчивым, вызывает внутривидовую дифференциацию, естественный отбор, напротив, охраняет устойчивость вида, его моноформность" [Там же. С. 207], уничтожая все вредные геновариации, очищает его, а в случае полезных изменений способствует их распространению на всех особей, придавая виду вновь однообразие. Генотипическая структу-

ра вида определяется исходом борьбы и взаимодействием двух этих процессов.

В заключение этой главы С.С. Четвериков приводит результаты собственных исследований, которые заканчивает выводами, что внутривидовая дифференциация выражается не только в новых адаптивных признаках, но и в появлении признаков безразличных в биологическом смысле. Эволюция идет не только в направлении совершенствования адаптационных способностей.

Отсюда следует вывод о том, что "никогда адаптивное изменение, связанное с влиянием отбора в борьбе за существование, но не связанное с изоляцией, не может стать началом дифференциации вида. Истинным источником видообразования, истинной причиной происхождения видов является не отбор, а изоляция" [Там же. С. 208].

Таким образом, изоляция сообществ ведет к дифференциации, распадению вида, адаптивный же характер прогрессивной эволюции организмов жизни определяется борьбой за существование и естественным отбором.

4. Генетическая среда. После сказанного выше возникает еще ряд вопросов о роли отбора в эволюционном процессе. Является ли отбор фактором пассивным, устраняющим негативные и сохраняя полезные гены, имеющие преимущества в борьбе за существование, или он способен направлять изменчивость по определенному руслу, активно вмешиваясь в эволюционный процесс?

Вокруг этих вопросов в начале XX в. велись оживленные споры. В.Л. Иогансен, Т.Г. Морган и их ученики считали ген неизменным и не зависящим от внешних условий и от отбора (впоследствии эти взгляды существенно изменились). Другие ученые, например Кэстл, склонялись к признанию активного участия отбора в созидании материала для своего приложения. Они считали гены способными к изменчивости и взаимодействию. Однако в генетически однородной среде чистых линий оказалось невозможно обнаружить изменения генотипа путем отбора. Уже сам Морган создал учение о множественном действии генов или их проявлении ("плейотропии"). В работах генетической лаборатории ИЭБ плейотропию генов обнаружили еще в 1925 г. Тимофеевы-Ресовские [201]. В данном случае речь идет не о возникновении наследственной геновариации, а о чрезвычайном непостоянстве и лабильности проявления гена, его способности изменять свое действие (количественно и даже качественно) в зависимости от условий развития и жизни организма и через это – его связи с отбором.

Иначе говоря, плейотропные действия гена проявляются в его способности воздействовать не только на соответствующий признак, но и на ряд других, включая всю соматическую клетку; учитывая, что каждая клетка получает полный набор хромосом, следует признать, что все гены оказывают

влияние на силу и форму проявления того или иного специфического гена. Это утверждение ничего общего не имеет с взглядами Кэстла.

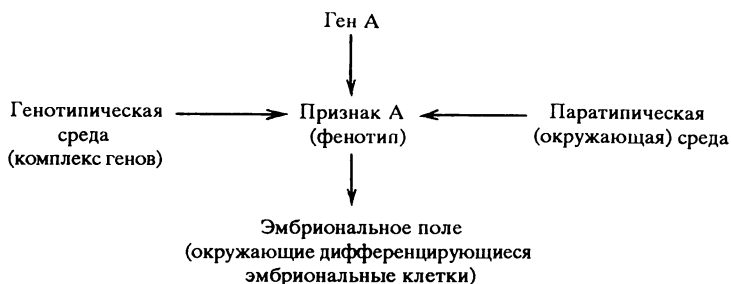
Прежние представления о мозаичности строения организма, обусловленной суммой независимых генов, отпали. Оставаясь качественно независимыми, гены определяют признаки, в своем проявлении связанные с взаимодействием совокупности генов всего генотипа организма.

"Один и тот же ген будет проявлять себя различно в зависимости от того комплекса других генов, которым он окружен" [Там же. С. 211]. Этот комплекс генов Четвериков назвал генотипической средой.

Следовательно, каждый признак в своем выражении фенотипически зависит от окружающей среды, внешней среды развития организма и генотипически – от строения всего генотипа, от определенных внутренних условий. Один и тот же ген в разных "генотипических средах" будет проявляться по-разному. Таким образом, внешнее проявление его будет наследственно "флуктуировать", колебаться. Признак может ослабляться, усиливаться и модифицироваться.

Если качественные признаки определяются обычно одним или немногими генами, то количественные (мерные) обнаруживают существенную амплитуду наследственных колебаний в своем выражении благодаря генотипической среде.

В примечаниях 1958 г. С.С. Четвериков приводит наглядную схему следующих влияний на проявление того или иного признака [Там же. С. 212].



Поэтому при изучении развития признака необходимо отчетливо представлять себе всю сложную картину взаимодействия сил, участвующих в его формировании.

Учитывая понятие "генотипической среды", необходимо принять, что для естественного отбора открывается новое поле деятельности. Согласно общепринятым представлениям отбор в популяции (населении вида) действует до тех пор, пока все особи по отбираемому признаку не перейдут в гомозиготное состояние и не превратят ее в чистую (или чистокров-

ную) линию. После этого действие отбора прекращается независимо от положительных или отрицательных флуктуаций признака. В дальнейшем действие искусственного отбора с признака переносится на весь генотип. "Отбирая один признак, один ген, отбор косвенно отбирает и определенную, наиболее благоприятную для проявления данного признака генотипическую среду – генотип". Таким образом, "отбор ведет к усилению признака и в этом смысле он активно участвует в эволюционном процессе" [Там же. С. 214].

В заключение этой главы Четвериков вводит понятие "соотносительной изменчивости". Если два признака плеiotропно обусловлены одним геном и всегда сосуществуют в генотипической корреляции, тогда вместе с этим признаком косвенно отбирается генотип, усиливающий его проявление. Главное – следует учитывать, что в понимании основ закономерного процесса эволюции громадное значение имеет правильное представление о плеiotропном действии генов.

На этом заканчивается текст работы 1926 г., которая завершилась 21 выводом и "Заключением". Но позднее при подготовке ее к переизданию в 1929 г. сложилась еще пятая глава, добавившая 4 вывода. К сожалению, новая, пятая глава не была своевременно опубликована. Этому помешал арест автора летом 1929 г. Таким образом, она осталась неизвестной большинству советских и иностранных авторов, а следовательно, и не могла оказать существенное влияние на разработку ими вопросов эволюционной генетики. Эта глава стала достоянием гласности только через полвека после ее написания, когда она была опубликована В.В. Бабковым по сохранившемуся в архиве экземпляру [50]. Однако ближайшие ученики и сотрудники С.С. Четверикова, конечно, знали об этой работе, и на их мышление она, без сомнения, могла воздействовать. Ниже кратко излагается содержание последней, дополнительной главы, а также выводы и заключение по всей работе.

5. Экспериментальное исследование геновариаций, скрытых в популяциях. В главе пятой анализируются серии экспериментов, поставленных на естественных популяциях насекомых. В основу анализа положены закономерности, описанные в предшествующих главах.

Первое же обследование диких подмосковных видов плодовых мушек подтвердило, что в природных популяциях встречается большое количество геновариаций в гетерозиготном состоянии. Но подмосковные расы обладают низкой жизнеспособностью, и результаты получались несколько отрывочными и неполными. Это побудило перенести исследования на классический вид *Drosophila melanogaster* из-под Геленджика. В экспериментах исследовали 239 оплодотворенных самок, имевших в гетерозиготном состоянии 632 геновариации (2–3, но часто 5–6 измененных генов в среднем на каждую муху). Их потомство составило в первом поколении 26 916 (F_1) и 124 554 – во втором (F_2). За два месяца их всех изучили в

отношении любых отклонений от нормального строения под бинокуляром. Теоретически можно допустить общее число геновариаций у этих 239 самок до 1200–1500 (для которых была известна их наследственная природа и наличие морфологических проявлений).

По Мёллеру, рецессивные летали у этих мушек в 20 раз превышают группу обычно регистрируемых генов; это заставляет предположить, что количество геновариаций у *D. melanogaster* "поистине внушительно" [51. С. 222].

Из 632 гетерозиготных рецессивных генов большое количество было однотипных для многих мух. Разных генов было обнаружено всего 33. Таким образом, в естественных условиях существует довольно высокая вероятность образования пар, каждый из партнеров в которой обладает идентичными изменениями генного аппарата.

Далее С.С. Четвериков суммирует частоту проявления найденных им 33 геновариаций, затрагивающих признаки всех без исключения частей тела мух. Чаще всего геновариации влияют на форму и жилкование крыльев. Большинство их безразличны в биологическом отношении.

Результаты анализа полностью подтвердили теоретические заключения, изложенные в первых четырех главах. В природе действительно существует процесс накопления гетерозиготных рецессивных геновариаций, образующих богатый фонд изменений наследственных возможностей. Процесс накопления геновариаций носит массовый характер. Никаких признаков направленной приспособительной изменчивости не было обнаружено, что решительно противоречит утверждениям ламаркизма, а также ортогенеза, номогенеза и других подобных теорий и снимает необходимость таких понятий, как "внутренняя сила прогрессивного развития", "присущая целенаправленность реакций живой материи" и т.п. [Там же. С. 225].

Исследования сотрудников Четверикова, суммированные в пятой главе, доказали возможность построения сложного, закономерного процесса эволюционного развития на случайных явлениях, возникающих произвольно и не имеющих целенаправленного значения, хотя их предшественники, например Л. Плате, говорили о невозможности случайными явлениями объяснить длительные процессы. Однако в физике огромное число явлений зависят от случайных, но часто повторяющихся процессов (теплота, давление жидкостей и газов и т.д.). То же касается и дарвиновского прогрессивного процесса эволюции, который основан на случайностях, имеющих массовый характер.

6. Краткое изложение итогов работы. Свою работу, включая пятую главу, Четвериков завершает формулировкой выводов, которые составляют 25 пунктов. Приведем содержание главнейших из них.

1. Внутри природных сообществ (популяций) происходит непрерывное самопроизвольное изменение генофонда, появление геновариаций, как

правило, в гетерозиготном состоянии, которые в своем большинстве являются менее жизнеспособными и даже летальными.

2. Свободное скрещивание поддерживает видовое сообщество в равновесном состоянии стабилизации численных соотношений составляющих его аллеломорфных пар (гомо- и гетерозиготных).

3. При отсутствии отбора новые геновариации сохраняются в гетерозиготном состоянии и в таком виде накапливаются в неограниченном количестве, распространяются и комбинируются по законам случайности, расширяя все более и более генофонд видового сообщества, "заражая" геновариациями все большее количество особей.

4. По закону вероятностей со "старением" вида появляется все большее количество гомозиготных особей с измененными наследственными признаками. Вероятность встречи и проявления в гомозиготном состоянии при скрещивании носителей двух однотипных мутаций тем больше, чем меньше численности популяций и чем изолированнее от других видовых групп ее ареал.

5. Генотипическая изменчивость вместе с изоляцией являются основными факторами внутривидовой изменчивости. На стадии проявления измененных признаков включается естественный отбор, подавляющий распространение и даже уничтожающий маложизнеспособные геновариации и сохраняющий, закрепляющий и усиливающий полезные изменения, даже самые слабые, очищая вид от избытка неблагоприятных геновариаций, и усиливает моноформность вида.

6. Если такой отбор происходит до полной замены более приспособленными особями менее приспособленных (как по доминантным, так и по рецессивным признакам), то же и ведет либо к трансформации всего вида, либо к появлению его разновидностей и вычислению нового вида (в условиях изоляции популяции). При отсутствии действия отбора вид сохраняется полиморфным.

7. Отбор, как и свободное скрещивание, способствует накоплению в населении вида рецессивных генов в гетерозиготном состоянии; число таких генов может превосходить число доминантных геновариаций.

8. Специфический характер адаптивных признаков путем отбора способствует развитию адаптивной эволюции. Но наряду с ней существует и неадаптивная эволюция, когда отбор безразличных нейтральных для вида признаков усиливает появившееся расхождение между изолированными сообществами (видов или популяций одного вида).

9. Для понимания действия отбора важно не забывать о плейотропии (множественности действия генов). Она связана с понятием генотипической среды как совокупности генов, внутренне и наследственно воздействующей на проявление каждого гена в его признаке. "Каждый индивид есть целостное и неделимое не только в смысле своей сомы, но и в смысле проявления каждого своего гена" [Там же. С. 217].

10. Плейотропное действие генов объясняется наличием усилителей, ослабителей, модификаторов и постоянной полимерии количественных признаков. Наряду с отбираемым признаком подвергается отбору весь генотип (генотипическая среда). Отбор ведет к усилению отбираемого признака и поэтому может считаться активным участником эволюционного процесса. Понятие о плейотропии позволяет обосновать явление соотносительной изменчивости и генотипической корреляции признаков.

11. Экспериментальные исследования диких популяций плодовых мушек обнаружили в них высокое содержание рецессивных генов в гетерозиготном состоянии. Некоторые из геновариаций обнаруживались у 50% всех самок. Другие встречались единично.

12. Накопление скрытых гетерозиготных геновариаций является массовым процессом, и органическая жизнь на Земле содержит огромный резерв наследственной изменчивости, "сортировкой" которого и занимается естественный отбор; следствием этого является эволюция видов и видообразование.

"Заклучение" С.С. Четвериков посвящает определению закономерного сложного и единого в своем многообразии эволюционного процесса и логической правомочности строить наши представления о нем на основе случайного появления геновариаций. Он доказывает необходимость расчленения сложного явления эволюционного процесса и наиболее глубокого изучения каждой его части прежде, чем мы получим возможность построения всеохватывающей теории эволюции органического мира. Представление о значении свободного скрещивания и естественного отбора и является таким элементарным анализом значения этих факторов для эволюции с генетической точки зрения.

Роль работы С.С. Четверикова в развитии генетики и теории эволюции

Каково же значение идей С.С. Четверикова, изложенных в его работе 1926 г. и последующих выступлениях?

Во-первых, Четверикову удалось разрешить конфликт, который не затухал два-три десятилетия между последователями Дарвина, с одной стороны, отрицавшими корпускулярную природу наследственности, якобы исключаящую возможность изменчивости и эволюции видов, и генетиками – с другой, последних обвиняли не только в антидарвинизме, но и в антиэволюционизме.

Во-вторых, С.С. Четвериков и его сотрудники получили объективные доказательства существования в природных популяциях достаточного для эволюции вида количества наследственных изменений (геновариаций), которые постоянно поставляют для естественного отбора обшир-

ный материал, включающий как доминантные, так и рецессивные изменения генотипа разнонаправленного значения для организма. Летальные мутации генов самоуничтожаются, биологически отрицательные уничтожаются отбором, а нейтральные и полезные для вида сохраняются и даже усиливаются. Отбор превращается в активный фактор эволюции видов.

Наконец, в-третьих, значение работы Четверикова заключается в том, что он убедительно показал невозможность возникновения нового вида от единичной мутировавшей особи. Дифференциация популяций и видов происходит всегда на массовой основе, причем отбор осуществляется не только по одной полезной геновариации, но и по генотипу в целом, включая всю генотипическую среду, благоприятную для развития вида. Эволюирует не особь, а популяция, или сообщество, в условиях относительной или полной изоляции от свободного скрещивания. Без такой изоляции (любого типа) новообразование видов невозможно из-за стабилизирующего скрещивания (закон Харди).

В своей монографии В.В. Бабков [73] подчеркивает, что С.С. Четвериков определяет три основных постоянно действующих фактора эволюции: мутационный процесс (новообразование геновариаций), географическую изменчивость (изменчивость более высокого ранга, чем индивидуальная, мутационная) и образование генофонда популяций путем взаимодействия двух противоположных процессов: прогрессивного накопления геновариаций и их уменьшения вследствие нивелирующего скрещивания и естественного отбора.

Все эти факторы Четвериковым с самого начала рассматривались в процессе их взаимодействия. Эволюция вида по Четверикову, пишет В.В. Бабков, состоит как бы из двух фаз: процесса распада вида на более или менее изолированные друг от друга популяции и процесса адаптации и прогрессивной эволюции под влиянием борьбы за существование и естественного отбора.

Таким образом, сущность вклада С.С. Четверикова в развитие биологии XX в. заключается в убедительном доказательстве, что единицей эволюционного процесса является не отдельный организм, а популяция. Он показал, что популяция, как губка, впитывает возникающие мутации (геновариации) и служит резервуаром, накапливающим и хранящим эти мутации в гетерозиготном состоянии, образуя резерв наследственной изменчивости. Отсюда возникла потребность экспериментального изучения мутаций, скрытно хранящихся в генофонде популяций. А это в свою очередь привело к возникновению новой главы генетики – *популяционной генетики*, которая служит важнейшей основой эволюционной генетики. С.С. Четверикова мы можем назвать по праву основоположником этих новых отраслей биологии, а датой их рождения надо считать 1926 г.

Помимо этого, вслед за Ф.Г. Добржанским [178. С. 2] необходимо признать, что Четвериков был первым, кто с полной убедительностью опро-

верг возражения Дженкина против теории Дарвина. Важная заслуга С.С. Четверикова и в том, что он развеял без следа "кошмар Дженкина".

В результате этого вклада Четверикова эволюционное учение получило мощный стимул для дальнейшего развития. Теория эволюции перешла на новый, более высокий уровень. Она стала "современной эволюционной теорией", или "синтетической теорией эволюции". Однако последний термин нам кажется неудачным, так как эволюционная теория с самого начала, уже в трудах ее основателя Ч. Дарвина, по своему существу была "синтетической". Другое дело, что в то время такие биологические дисциплины, как генетика, экология и т.п., находились еще в неразвитом состоянии и могли служить только очень слабой опорой для теории эволюции.

Вклад Четверикова в биологию оказался столь весомым, что значение его работ соизмеримо с такими эпохальными открытиями, как установление законов Менделя или создание хромосомной теории наследственности. Поэтому нам не кажется преувеличением смелое сравнение Ж. Кангилема, значения популяционной генетики для теории эволюции, с ролью космологии Ньютона в утверждении идей Галилея.

Теперь перейдем к обзору экспериментальных работ учеников и последователей С.С. Четверикова, которые развивали дальше идеи своего учителя и наполняли содержанием зарождавшуюся популяционную генетику.

Развитие идей С.С. Четверикова в трудах его учеников и сотруddников

До сих пор наиболее полной сводкой работ учеников и последователей С.С. Четверикова – московской школы эволюционной генетики – является монография В.В. Бабкова [73].

В главе 1 уже сообщалось, что в 1920-х годах, работая заведующим отделом генетики ИЭБ, С.С. Четвериков подобрал себе небольшой коллектив сотруddников (10 человек) из числа молодых людей, только что окончивших университет или даже еще продолжавших учиться на биологическом отделении физико-математического факультета. Это были энтузиасты, увлеченные новейшими успехами экспериментальной биологии и особенно генетики, которые впоследствии выросли в крупных и оригинальных исследователей. Из них один стал академиком Академии наук СССР (Б.Л. Астауров), два – академиками республиканских академий (С.М. Гершензон и П.Ф. Рокицкий), остальные – докторами и профессорами. При этом Н.В. Тимофеев-Ресовский хотя официально и не имел звания академика в СССР, но был членом иностранных академий и пользовался мировой известностью. Вместе со своим учителем в 1959 г. был

удостоен такой уникальной награды, как "плакетта Дарвина". С этим коллективом Четвериков и приступил к разработке вопросов популяционной генетики. Но уже в 1925 г. коллектив лишился трех членов: Н.В. Тимофеев-Ресовский с женой и С.Р. Парапкин были командированы в Германию для работы в Генетическом отделе, созданном профессором О. Фогтом в Институте мозга в Берлине. Они так и не вернулись в лабораторию, а судьба их сложилась очень трудно.

После ареста и ссылки С.С. Четверикова летом 1929 г. лабораторию покинуло большинство сотрудников. Но все-таки она не распалась полностью. Жизнь ее поддержал Д.Д. Ромашов, а с 1932 г. она возродилась под руководством Н.П. Дубинина, которого Н.К. Кольцов пригласил на должность заведующего, не взирая на его юный возраст (25 лет, р. в 1907 г.).

Н.П. Дубинин несомненно должен быть причислен к ученикам и последователям С.С. Четверикова, как он сам об этом пишет в своей автобиографической книге "Вечное движение" [95]. К этому имеются и объективные основания. Он начал изучать генетику под руководством С.С. Четверикова, слушал его лекции по генетике и работал на генетическом практикуме. Наконец, свою первую студенческую научную работу он выполнил также у Четверикова. Но после ареста Четверикова ему, естественно, пришлось сменить научного руководителя. Аспирантуру он кончил у А.С. Серебровского, который поддерживал первые его шаги как самостоятельного исследователя в области генетики. Это, однако, не значило, что Н.П. Дубинин навсегда отошел от четвериковской тематики². Напротив, его вклад в развитие популяционной и эволюционной генетики весьма значителен, и он много сделал для укрепления позиций этих разделов генетики [91–101, 180–182].

Большое значение для развития идей Четверикова имели труды Д.Д. Ромашова, который начал работать в лаборатории Четверикова, еще будучи студентом (1921 г.). Впоследствии он и Е.И. Балкашина работали в генетической лаборатории, которой стал заведовать Н.П. Дубинин. Вместе с А.Н. Промптовым им удалось сохранить основные четвериковские традиции, его дух экспериментальных исследований. Попутно заметим, что Д.Д. Ромашов обладал выраженной склонностью к математике, которая еще более укрепилась после прохождения курса биометрии, читавшегося Четвериковым. Кроме того, Ромашов был натуралистом и коллекционером (он собирал жуков.). Это также сближало его с Четвериковым. В 1932 г. по примеру четвериковского СООРа он организовал

²В последние годы Н.П. Дубинин много сделал для реабилитации русской генетики и ее выдающихся деятелей. В книгах: "Генетика: Страницы истории (Кишинев, 1988) и "История и трагедия советской генетики (Москва: Наука, 1992) он рассказал о работах С.С. Четверикова и его нелегкой судьбе.

генетический семинар, на котором за 3 года было заслушано 33 доклада, в том числе доклад профессора А.Д. Некрасова по истории эволюционного учения и доклад Н.К. Кольцова на тему "Проблема прогресса в эволюции". На генетическом семинаре выступали С.А. Северцов, А.А. Малиновский, В.С. Кирпичников и др.

Главной задачей эволюционного кружка была борьба с проявлениями рутины и косности в развитии биологических идей, признание правомочности разных путей в исследовании одних и тех же проблем; вторая задача — сопоставление различных теорий и их синтез, свободный обмен мнениями в традициях четвериковского СООРа [73. С. 154].

В 1934 г. Д.Д. Ромашов организовал эволюционную бригаду, которая впоследствии превратилась в Эволюционную лабораторию. Сначала в эволюционной бригаде работали Д.Д. Ромашов, А.А. Малиновский и В.С. Кирпичников. Затем к ним присоединились Е.И. Балкашина, Н.П. Дубинин, Е.Д. Ильина, Б.Ф. Кожевников, А.Н. Промптов, Г.Г. Фризен и др. Исследователи, кроме дрозофил, использовали шелкопрядов, листовороток и других бабочек, креветок, рыб, птиц и млекопитающих (домашних и диких), а также различные растения. Сам Ромашов сосредоточил внимание на стохастических (вероятностных) процессах при видообразовании.

В общем основной задачей лаборатории стало изучение различных вопросов эволюционной генетики и объединение исследований сотрудников разных подразделений института вокруг проблем эволюционной теории и дарвинизма.

Работа велась в трех направлениях: 1) исследование популяций разных видов дрозофил; 2) изучение экологической и генетической структуры низших таксономических единиц сазана; 3) математический анализ поведения хромосом в популяциях диких и домашних видов и анализ форм основных эволюционных процессов (мутации, генетико-автоматические процессы, отбор), определяющих структуру вида.

В 1929–1931 гг. вместе с Е.И. Балкашиной Д.Д. Ромашов провел генетический анализ нескольких популяций дрозофил из различных географических зон страны [76, 141, 199]. Они сосредоточили внимание не на возникновении мутаций, а на случайных процессах. Как и Четвериков, Ромашов считал, что при единичных мутациях вид внешне может сохранять постоянство.

В то же время в лаборатории возникло представление, что в популяции существуют "чисто автоматические процессы", которые в случаях колебания численности популяции (или "волны жизни"!) могут резко изменить концентрации отдельных генов в генофонде популяций и поэтому являются одним из существенных факторов, влияющих на генетическое строение вида [140. С. 444]. Термин "автоматический" означает лишь, что этот фактор непосредственно не связан с отбором. Н.П. Дуби-

нин и Д.Д. Ромашов назвали их генетико автоматическими процессами (ГАП) [91, 99]. Правда, более приемлемым для обозначения этого фактора эволюции был бы термин "вероятностные" или "стохастические", а не "автоматические" процессы, как это и было предложено впоследствии Четвериковым в его оставшейся недописанной работе "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Часть вторая: генетико-стохастические процессы в популяции" (1948).

В.В. Бабков [73] подробно анализирует учение о ГАПах; к этой книге мы и отсылаем читателя. Здесь же только отметим вслед за Бабковым, что, развивая теорию ГАПов, Н.Д. Дубинин приходит к заключению, что «вид складывается из множества локальных популяций – "экогенотипов", каждый из которых обладает собственной (изменчивой) генетической структурой».

Представляется, что концепция ГАПов указывает механизм поддержания внутрипопуляционной и межпопуляционной генетической изменчивости, которая осуществляет связь между возникновением мутаций и естественным отбором. Она предсказала существование неадаптивного полиморфизма и леталей, что легло в основу представлений о "мутационном грузе". Концепция ГАПов нашла широкое применение в популяционной генетике и даже в животноводческой практике. Так, например, в 1942–1943 гг. Д.Д. Ромашовым совместно с Е.Л. Ильиной [143, 144] было проведено изучение полиморфизма у различных групп пушных зверей. Разработка учения о ГАПах – важный приоритет лаборатории Четверикова–Дубинина. Это учение было разработано независимо от сходной концепции Райта о "дрейфе генов" и опубликовано несколько раньше.

Дубинин при анализе генетического поведения добавочного жилкования крыльев дрозофил пришел к выводу, во-первых, что этот наследственный признак имеет очень широкое распространение и, во-вторых, что за проявление и выраженность этого признака отвечает не одиночный ген, а целая их совокупность ("блок" генов). Кроме того, существуют модификаторы, управляющие проявлением признаков добавочного жилкования, которые связаны со второй хромосомой дрозофил.

Дубинин вслед за Четвериковым утверждал, что истинной причиной видообразования является не отбор, а изоляция. Однако в противовес Четверикову он считал, что единичные мутации не могут сохраняться в населении вида, так как выбывают из популяции под влиянием нивелирующего скрещивания. "Эволюционная трансформация вида начинается не с медленного и более или менее равномерного ответа всего вида в целом, а с относительно быстрой трансформации отдельного экогенотипа" (или локальной популяции) [91. С. 474]. Это заключение было одобри-тельно принято Ромашовым. Однако утверждения Дубинина, что для видообразования важны только те процессы, которые связаны с увеличением концентрации генов, вызвали возражения Ромашова, который

считал, что ГАПы и отбор в принципе не направлены ("дрейф генов") и в разных зонах концентрации гена будут играть различную роль. Дубинин сформулировал четыре специфические зоны в механизме эволюционного процесса: мутации, ГАПы, популяции, эволюционная смена форм при участии отбора.

Концепция ГАПов, основываясь на эволюционной схеме Четверикова, вскрыла механизм поддержания внутривидовой и межвидовой генетической изменчивости, который служит связующим звеном между возникновением мутаций и естественным отбором. Исходя из концепции ГАПов, было предсказано, а затем фактически обнаружено наличие в природных популяциях неадаптивного полиморфизма, о котором говорил Четвериков, и груза летальных генов.

В работе, опубликованной в 1932 г., Дубинин и Ромашов [99], основываясь на анализе генофонда популяций в периоде резкого колебания ее численности, пришли к выводу, что изменения генного многообразия популяций прежде всего зависят от того генного материала, который сохранился в популяции в период резкого сокращения ее численности и размножился в период ее увеличения. Таким образом, авторы в своих исследованиях и теоретических построениях развивали и конкретизировали общую эволюционную теорию Четверикова с позиций выявления и уточнения конкретных факторов генетической эволюции.

Исходя из общей концепции С.С. Четверикова, А.А. Малиновский сформулировал принципы существования оптимума частичной изоляции для отбора рецессивных генов. Он многое сделал для развития эволюционной генетики [113–118].

В работах Н.П. Дубинина и Г.Г. Тинякова [101, 180–182] полиморфные виды дрозофил оказались прекрасной моделью для изучения процессов генетической эволюции. В.В. Бабков [73. С. 145] заключает, что этим циклом исследований сделан шаг "от взгляда на популяцию как механический набор аллелей к представлению о популяции как системе, где выделяются разные уровни организации... которые обеспечивают быстрые приспособительные реакции популяции как целого".

Все эти исследования явились дальнейшей разработкой четвериковской проблемы о происхождении и эволюции изменчивости в природных популяциях и наличии неадаптивных изменений видов; они добавили к мутациям и отбору дополнительный механизм поддержания изменчивости в виде ГАПов, а также уточнения значения и категории природной изменчивости.

Вскоре исследование ГАПов вышло за стены лаборатории Четверикова–Дубинина. Эта проблематика стала разрабатываться и в других лабораториях в разных городах нашей страны и за рубежом. Интересно отметить, что в начале 1930-х годов изучение ГАПов стало основной темой кафедры генетики Горьковского (Нижегородского) университета, еще до

того, как на эту кафедру был приглашен С.С. Четвериков после своей ссылки. Руководила этими работами З.С. Никоро, незадолго до этого окончившая аспирантуру под руководством Н.П. Дубинина [122–124]. С.С. Четвериков высоко оценил эти исследования З.С. Никоро и ее сотрудников, в которых были очень наглядно показаны генетико-автоматические процессы.

В Москве работы, связанные ГАПами, продолжали успешно развиваться (Д.Д. Ромашов, Е.И. Балкашина, В.Н. Беляева и др.). При этом была найдена исключительно удачная модель. Имеется в виду наследование жилкования крыльев у насекомых [80, 81, 142]. К сожалению, были опубликованы далеко не все выполненные работы.

Б.Л. Астауров начал свои исследования в Генетической лаборатории С.С. Четверикова еще студентом. Он работал на дрозофилах и других животных, позднее занимался даже генетикой человека. Заинтересовавшись стабильностью генной структуры вида, он увлекся изучением проблемы эволюционного возникновения стабильного онтогенеза, которая впоследствии стала ядром теории стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена [167].

Астауров установил, что в процессе онтогенеза признаки, не имеющие жизненно важного значения, нейтральные в биологическом отношении, подвергаются случайным флуктуациям (отклонениям) по степени выраженности и симметрии (например, неполное проявление кожных пятен, асимметрия пятен и кожных узоров, направление оси волосяных сумок или нарушение проявления сериально повторяющихся признаков). Это явление соответствует "массовым популяционным изменениям" подобных признаков. Биологически значимые признаки, напротив, проявляются более постоянно, не подвержены подобным флуктуациям. Строгая симметрия морфогенеза, постоянство в проявлении той или иной структуры могут быть свидетельством чрезвычайной полезности данного типа организации [64–66].

П.Ф. Рокицкий [134–136, 198] сконцентрировал свое внимание на организации того пространства, в котором проявляется специфическое действие гена. Работа была начата по инициативе Н.К. Кольцова и исходила из его концепции "силового поля". Понятие "силовое поле" вытекает из представления о процессах развития яйцеклетки как единой организованной системы, включающей в себя систему пространственно организованных точек, в которой осуществляется реализация гена в процессе морфогенеза.

В.В. Бабков так характеризует результаты исследований Рокицкого [72, 73]: данные Рокицкого указывают на то, что "мы всегда по отношению к любому гену можем говорить о неполном проявлении. Поле действия гена заключается в себе ряд точек с разными процентами проявления. Иными словами, поле обладает переменным проявлением" [72. С. 191].

Метод анализа полей действия генов на дрозофиле и других объектах позволил количественно подойти к оценке степени доминирования гена. В результате Рокицкий делает заключение о том, что доминантность является функцией, с одной стороны, отношений гена с генетической средой, и с другой – места его осуществления [73. С. 177]. Аналогичный вывод был сделан и Тимофеевым-Ресовским, отмечавшим, что именно "наследственная конституция" делает тот или иной ген рецессивным или доминантным. Это системный подход Кольцова созвучен системной ориентации группы Четверикова.

Таким образом, прослеживается тесная связь между отправными мировоззренческими позициями Кольцова, Четверикова и их учеников.

Е.И. Балкашина еще в 1928 г. [74] посвятила свои исследования изучению эмбрионального развития так называемых гомеозисных мутантов, т.е. таких форм организмов (дрозофил), у которых вместо усика у потомства развивалась лапка-орган, из которого в процессе эволюционного развития формировался усик. Слово "гомеозис" было введено Бэтсоном в 1894 г. для таких органов или сегментов, которые утрачивают в процессе эмбрионального развития присущие им черты и приобретают признаки другого органа.

Балкашина пришла к выводу, что "взаимодействующие силы в организме, определяющие развитие органа, действуют одинаково как при внешнем воздействии (экстирпация органа), так и при внутреннем (генотипическая изменчивость)". [74]. Было сделано заключение о том, что гены могут проявлять свой специфический эффект на соответствующих структурах независимо от того, за счет каких других генов образовались эти структуры. Исходя из наблюдений Балкашиной, Уоддингтон пришел к представлению о "системе разветвляющихся путей" в развитии [210].

Интересным фактором в проявлении гомеозиса является глубокий атавизм мутантных фенотипов, что делает это явление, по мнению Балкашиной, чрезвычайно интересным не только в биологическом, но и в систематическом отношении [74].

Н.К. Беляев принимал участие в первых исследованиях генофонда диких популяций дрозофил. Именно он описал первый случай сцепленной с полом мутации, которую особо отметил Четвериков в отчете 1929 г. [51. С. 219].

Далее Н.К. Беляев в генетической лаборатории ИЭБ занимался проблемой механизма взаимосвязи гена и признака, процессов онтогенеза, отвечающих за изменчивость того или иного признака в природных популяциях.

В работах Н.К. Беляева оформился новый аспект проблемы эволюционной генетики – становление адаптивных расовых различий, которому В.В. Бабков посвящает последнюю, 12-ю главу "Коррелированная изменчивость конституционных признаков" своей книги [73].

Беляев занимался бабочками (которых собирал с детства), что сблизило его с Четвериковым еще в Московском университете. Уже в первых своих исследованиях онтогенетической изменчивости некоторых бабочек Беляев установил чрезвычайную однородность хромосом у большого числа их видов, а содержание ДНК у разных дневных видов оказалось почти одинаковым [78]. Он открыл, что общая интенсивность окраски и распределение пигмента в рисунке обусловлены двумя независимыми группами полимерных генов.

Работал он на гусеницах бабочек-медведиц рода *Spilosoma*, изучая зависимость их окраски от степени освещенности и питания. Эти опыты 1923 г. были отчетливо отрицательными [77].

Тогда, в 1924 г. он повторил эксперименты, используя в качестве внешнего фактора изменение температуры в процессе развития гусениц разного возрастного периода и более четко обозначив критерии определения окраски. К этому времени Беляев, превосходный натуралист, уже выяснил, что существуют два типа окраски гусениц: 1) наследуемая по законам Менделя и 2) меняющаяся от условий жизни и развития.

Он установил, что при более высокой внешней температуре (27,5 и 31,5°) у гусениц наблюдалось ускорение линьки и общее ослабление окраски. Степень меланизации как бы отставала от общего темпа развития гусениц и оставалась недоразвитой. При пониженной температуре темпы линьки снижались, а окраска становилась более темной.

Каждый возраст гусениц по-своему реагировал на температурные воздействия, и накопленные изменения не передавались следующему поколению, если температура среды обитания его оказывалась иной. Происходящее нарушение синхронности процессов общего развития и пигментообразования объясняло различие интенсивности окрасок гусениц одних и тех же видов бабочек в природных условиях: более темные в горах и в холодных климатических зонах [78].

Судьба Н.К. Беляева оказалась трагичной. Почти одновременно с Четвериковым он был арестован и сослан. После освобождения он работал по генетике и селекции тутового шелкопряда в Средней Азии, выполнил там докторскую диссертацию [79], но снова был арестован и погиб.

С.Р. Царапкин [160] также посвятил свои работы изучению становления и изменчивости окраски, но не на бабочках, а на божьих коровках. Он исследовал тысячи особей шести видов и пришел к выводу, что изменчивость окраски надкрылий жуков имеет определенную направленность.

Было выявлено, что, во-первых, процесс пигментации носит упорядоченный характер и, во-вторых, эта упорядоченность (направленность) проявляется не в определенной строгой последовательности возникновения пигментных пятен, а в наибольшей вероятности появления определенных пятен. Процесс пигментации у божьих коровок зависит не только от сильно варьирующего количества пигмента, но и от неодинаковых

порогов раздражения одной и той же ткани в различных местах. Имеется, по-видимому, и третий фактор, влияющий на пигментацию накрылий и рисунок пигментных пятен, это – наличие стимулятора процесса пигментообразования. Сохранение корреляции между ростом количества пигмента и силой действия этого гипотетического стимулятора должно обеспечивать статистически нормальную последовательность возникновения пигментных пятен, их число и величину. Чаще наблюдаются случаи неполной корреляции, когда количество пигмента отстает от роста специфического стимулятора, либо когда недостаточное число пятен будет получать чрезмерное количество пигмента (при стимуляции пятен с самым низким порогом).

Здесь исследования Парাপкина смыкаются с концепциями "полей действия генов" и общей схемой "фенотипической реализации гена" Астаурова, Тимофеева-Ресовского, Беляева.

А.Н. Промптов начал свою научную деятельность как орнитолог на Звенигородской гидробиологической станции, но потом включился в работу лаборатории Четверикова и занимался генетическим анализом наследственных изменений у звенигородской популяции дрозофил [130, 131]. Он установил, что существуют сложные "поля действия" генов, которые обуславливают формирование не одного, а сразу нескольких признаков. В частности, один ген обеспечивал сразу три признака: строение крыльев, глаз и ножек. В то же время реализация гена в виде изменений в крыльях часто оказывается более легкой, чем реализация изменений в глазах и ножках. Из внешних условий основным фактором, влияющим на проявление этого гена, оказалась температура. Понижение температуры при выкормке снижает процент проявления этого гена, и наоборот. В природных условиях развитие дрозофил происходит при относительно низкой температуре, поэтому процент проявления гена падает, что чрезвычайно благоприятно для сохранения геновариации в дикой популяции. Так же влияет и "скудное" питание. После разгрома лаборатории Четверикова Промптов снова возвратился к исследованию птиц и выполнил первоклассные работы по физиологии поведения птиц, работая в Институте эволюционной физиологии в Ленинграде.

Весьма важный вклад в развитие популяционной генетики и утверждение новаторских идей Четверикова внес Н.В. Тимофеев-Ресовский и его сотрудники, в том числе его жена Е.А. Тимофеева-Ресовская. Сам Четвериков считал его самым талантливым и любимым из своих учеников. К сожалению, жизненный путь этого выдающегося ученого оказался очень сложным и трудным.

Тимофеев-Ресовский входил в число первых сотрудников лаборатории Четверикова. Он принимал участие в накоплении экспериментального материала, который лег в основу главного труда Четверикова, опубликованного в 1926 г. В частности, им проводился генетический анализ ес-

тественных популяций дрозофил, обнаруживший их "зараженность" скрытыми геновариациями.

После отъезда с женой в Германию в 1925 г. Тимофеев-Ресовский не прекратил работы по четвериковской тематике. Они проверили основные положения учения Четверикова на берлинской популяции дрозофил. Было подтверждено, что дикие популяции содержат значительное количество геновариаций в гетерозиготном состоянии, которые в потомстве могут выщепляться в виде мутантных признаков.

В ряде статей (1925–1935), излагающих результаты этих исследований [152, 201–208]. Тимофеевы-Ресовские приходят к заключению, что доминантность или рецессивность гена не являются его специфическим свойством, а зависит от того, на какую генотипическую почву попадает этот ген. То или иное сочетание наследственных задатков делает данный ген или рецессивным, или доминантным. Таким образом, определяемый мутантным геном признак не является изолированным в своем проявлении и подвергается постоянному влиянию со стороны других генов.

В процессе анализа процесса фенотипической реализации генов Тимофеев-Ресовский пришел к формулировке понятия "наследственной конституции", которая включает в себя представление о зависимости генов друг от друга при их проявлении. "Наследственная конституция" это наследственная предрасположенность к определенной форме проявления признака в процессе индивидуального развития, а также к определенным формам реакции на внешние воздействия. Кроме того, наследственная конституция предусматривает возможность чисто фенотипического влияния определенных наследственных признаков на проявление у индивидуума как наследуемых, так и ненаследуемых качеств.

Понятие наследственной конституции явилось конкретизацией понятия генотипической среды Четверикова. Такой же конкретизацией служили принципы автономной изменчивости Б.Л. Астаурова и концепция полей действия генов П.Ф. Рокицкого. "Генотипическая среда" Четверикова охватила, таким образом, модификаторы проявления генов.

После десятилетних наблюдений над божьими коровками рода *Adalia* Тимофеев-Ресовский [207] показал, что зимние и летние поколения этих жуков имеют различные типы окраски: рецессивные "красные" и доминантные "черные". Весной преобладали красные жуки, осенью – черные. Это изменение окраски совпадало с повышенной жизнеспособностью красных форм, которые легче, чем черные, переживали холодные зимы. Таким образом, по Тимофееву-Ресовскому, адаптивный полиморфизм у данного вида жуков послужил основой их обширного географического распространения.

Сходный тип распределения мутаций Тимофеев-Ресовский нашел и у хомяка (*Cricetus cricetus*), который обнаруживает в более прохлад-

ных влажных зонах своего распространения появление меланистического типа окраски (мутация по доминантному гену).

Более подробно появление "меланистов" у хомяков изучал С.М. Гершензон [87, 185]. Он установил, что число "меланистов" в популяции возрастает в годы ее многочисленности. Фактически в своих теоретических построениях Гершензон [86] принял точку зрения Ромашова на значение ГАПов. Кроме того, он подчеркнул необходимость учета гетерогенности внешней среды при построении моделей эволюции популяций.

Работая экспериментально, Тимофеев-Ресовский также стремился определить систему понятий, которые вытекали из основной эволюционной концепции Четверикова. Следуя за представлением своего учителя об иерархическом построении биологических систем, он ввел понятие "микроразволюции" с ее внутренними (собственными) факторами эволюции³. Работу эту [186а] он посвятил "Дорогому учителю и другу Сергею Сергеевичу Четверикову". "Макроразволюцию", или видообразование, Тимофеев-Ресовский рассматривал как конечное звено в цепи эволюционных процессов, изучаемых школой Четверикова. К стартовым же процессам (механизмам) эволюции он предложил относить элементарные явления в хромосомном строении индивида (и вида) и факторы, их определяющие. Их он и обозначил как процессы "микроразволюции". В общем же виде факторы эволюции, по определению Тимофеева-Ресовского, включают мутационный процесс, популяционные волны (или "волны жизни" Четверикова) и естественный отбор, т.е. те же факторы, что и в статье Четверикова 1926 г. Тимофеев-Ресовский лишь старался привести представления Четверикова в более строгую систему, канонизировать основные понятия его учения.

В заключение следует остановиться на дальнейшей судьбе научного наследия С.С. Четверикова. Представленный выше краткий обзор развития его вклада в науку в трудах его учеников и сотрудников, конечно, весьма неполный и не систематизированный, все же достаточно убедительно показывает, что последователи подхватили его идеи и с большим энтузиазмом приступили к их дальнейшей разработке. В конце 1920–1930-х годов они трудились над накоплением новых материалов, углубляющих и расширяющих основу новой, зарождающейся биологической дисциплины – популяционной генетики. Эта наука лежит на стыке генетики и эволюционного учения и является связующим звеном между этими классическими биологическими дисциплинами. Основная заслуга Четверикова и его учеников, как мы уже неоднократно отмечали, как раз и заключается в установлении такой связи. Отсюда следует, что популяционная генетика и развивавшаяся на ее основе более общая

³Понятия "микроразволюция" и "макроразволюция" впервые введены Ю.А. Филипченко.

дисциплина — эволюционная генетика — в равной степени необходимы и для генетики, и для эволюционного учения.

Последователи Четверикова все это прекрасно понимали и стремились к укреплению связи между генетикой и теорией эволюции. В этом отношении можно указать на работы Р.Л. Берг [82, 84], Ю.М. Оленова [126, 127], Л.М. Орлова [128], М.М. Камшилова [103, 104], В.П. Эфроимсона [168–171] и многих других. Однако работы продолжателей дела Четверикова вскоре встретили непреодолимые препятствия, которые воздвигали на их пути сторонники Т.Д. Лысенко или, как они себя именовали, адепты “советского творческого дарвинизма”. Эти препятствия преодолеть было невозможно, поскольку Лысенко и его окружение пользовались неограниченным доверием и поддержкой государственных и партийных органов, осуществлявших управление развитием науки в нашей стране.

Весь предвоенный период, с 1926 по 1941 г., проходил под знаком борьбы между научной биологией и лысенковским мракобесием. Но условия этой борьбы были неравны. В результате материальная база и кадры, подготовленные для работы по популяционной генетике, быстро таяли. Репрессиям подвергались многие генетики, а их лаборатории закрывались или перепрофилировались. Сам Четвериков, находясь в ссылке, был полностью лишен возможности работать в области генетики. Генетическая лаборатория в ИЭБ была разгромлена. Особенно тяжелое положение сложилось с публикацией уже выполненных работ. Лысенковцы добились контроля над деятельностью редакций основных биологических периодических изданий и всячески тормозили публикацию генетических работ. Именно этим следует объяснить тот факт, что работы Четверикова и его последователей оказались неизвестны биологам других стран и его приоритет в создании популяционной генетики никто не отстаивал. В связи с этим перед историками биологии возникла довольно деликатная проблема об отношениях между Четвериковым и его сотрудниками и теми исследователями в Англии и США, которые также, но позднее занялись вопросами популяционной генетики.

Послевоенный период характеризовался дальнейшим усилением террора лысенковцев. Своей кульминации он достиг в 1948 г., когда была организована августовская сессия ВАСХНИЛ, на которой научная генетика была предана анафеме. После нее, вплоть до 1960-х годов, происходила не борьба двух направлений науки, а одностороннее преследование генетиков и выкорчевывание научных основ биологии путем подмены их “творческим дарвинизмом”⁴.

⁴В нашей литературе по истории генетики в СССР вплоть до 90-х годов о судьбах репрессированных генетиков говорилось очень неясно. Авторы были вынуждены прибегать к эзоповскому языку. Так, например, в очень интересной книге А.Е. Гайсиновича “Зарождение и развитие генетики” (Москва, 1988) об аресте и ссылке С.С. Четверикова сказано так: “В 1929 г. С.С. Четвериков был вынужден уехать из Москвы и руководимая им лаборатория распалась” (с. 158).

И все же запретить и уничтожить науку оказалось невозможным. Ее ростки продолжали развиваться и в это время, но в скрытом, замаскированном виде. В этом процессе сыграли решающую роль такие выдающиеся исследователи и борцы за науку, как Б.Л. Астауров, В.А. Струнников, Н.П. Дубинин, В.С. Кирпичников, И.А. Рапопорт, С.М. Гершензон, В.П. Эфроимсон, Д.В. Шаскольский и многие другие. В самый тяжелый период их поддерживали выдающиеся советские физики, среди которых надо отметить академика И.Е. Тамма и др. В конце концов наука восторжествовала и лысенкизм был отброшен с ее пути.

Теперь следует хотя бы кратко остановиться на вкладе в генетику популяций зарубежных ученых.

Развитие популяционной генетики за рубежом

Логика развития науки с неизбежностью должна привести к возникновению популяционной и эволюционной генетики. Но недостаточность информации о работе С.С. Четверикова послужила основанием к тому, что сходные открытия были сделаны зарубежными исследователями, возможно самостоятельно, без опоры на достижения Четверикова. При этом путь, которым продвигались эти исследователи, существенно отличался от пути, по которому шел Четвериков. Об этих исследователях мы кратко упоминали в первой главе. Это были два англичанина – Р. Фишер и Д. Холдейн и американец С. Райт.

Рональд Фишер (1890–1962) – английский ученый, специалист по математической статистике, глава научной школы в этой области. В 1930 г., т.е. через четыре года после выхода работы Четверикова, он опубликовал большую книгу [183], в которой так же, как и Четвериков, заключил, что эволюция совершается на основе процессов, развертывающихся в популяциях. Но к этому заключению он пришел чисто теоретическим путем, применяя методы математической статистики⁵.

На этом основании большинство зарубежных исследователей считают Фишера основоположником популяционной генетики и не упоминают при этом о работе Четверикова. Даже в наши дни, когда информация о работе Четверикова стала распространяться среди зарубежных ученых, они по-прежнему отдают первенство Фишеру и замалчивают работу Четверикова. Так, например, в трехтомном руководстве Ф. Айала и Дж. Кайгер "Современная генетика" (1988), переведенном на русский язык, имя Четверикова не упоминается совсем. В главе "Генетическая структура популяций" (т. III) сообщается о работе Фишера и указывается, что "пря-

⁵Попутно заметим, что книга Фишера написана в расчете на математиков, почему она с трудом понимается и усваивается широкими кругами биологов, которые не сильны в математике.

мая взаимосвязь между степенью генетической изменчивости популяции и скоростью эволюции под действием естественного отбора была доказана математическим путем Рональдом Фишером (Fisher, 1930) в его фундаментальной теореме естественного отбора” (60. С. 74].

Следующим шагом на пути становления популяционной генетики были работы Джона Бэрдона Сандерсона Холдейна (1892–1964). Этот английский исследователь – ученый весьма широкого профиля. Он работал в области философии и математики, биохимии и физиологии, генетики и социологии. С. 1911 г. и до конца жизни наряду с работами в других областях науки он занимался изучением актуальных вопросов генетики. При этом он широко использовал методы математической статистики, так как обладал хорошей математической подготовкой и математическим складом мышления.

Еще задолго до опубликования книги Р. Фишера Холдейн поставил перед собой задачу разработать математическую теорию естественного отбора. Он с большой энергией занимался этой чисто теоретической работой и за десятилетие, с 1924 по 1934 г., опубликовал в изданиях Кембриджского философского общества десять отдельных сообщений под общим заголовком ”Математическая теория естественного и искусственного отбора” [187a]. В этой фундаментальной работе он, как и Фишер, обратил внимание на значение для эволюции процессов, происходящих в популяциях. С помощью математического моделирования он стремился охарактеризовать темпы эволюционных изменений под влиянием отбора и мутаций.

Однако результаты работы Холдейна, приведенные в первых пяти сообщениях (1924–1927 г.), т.е. появившиеся до опубликования трудов Четверикова и Фишера, еще не позволяют считать его единоличным основоположником популяционной генетики. Современные генетики отдают пальму первенства в этом отношении Р. Фишеру, как это сделали Айала и Кайгер в своем упомянутом выше фундаментальном руководстве [60].

Несколько позднее Холдейн (в 1932 г.) свои мысли о генетических основах эволюции изложил в монографии ”Причины эволюции” [138], которая сыграла большую роль в развитии популяционной генетики.

Наконец, к основателям популяционной генетики причисляют еще и американца С. Райта (р. 1889), который выступил в печати в 1931 и 1932 гг., т.е. позднее Четверикова, Холдейна и Фишера и должен бы знать о работах своих предшественников [213–215]. Имя этого генетика обычно связывают с тем, что он, исследуя эволюцию популяций, обратил внимание на случайные, стохастические процессы, что привело его к учению о ”дрейфе генов”. Этот вопрос уже рассматривался выше, когда обсуждались так называемые генетико-автоматические процессы (ГАП), открытые Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым.

Таким образом, в начале 1930-х годов в Англии и США возникла

группа генетиков, которые, как и Четвериков, поставила перед собой задачу разработки генетической основы теории эволюции. Поскольку все они исходили из положения о том, что единицей эволюционного процесса является не отдельный организм, а популяция, всем этим исследователям можно приписать приоритет в создании популяционной (эволюционной) генетики. Так и поступил Ф. Добржанский, который в 1967 г. в статье, посвященной С.С. Четверикову [178], утверждает, что популяционная генетика была создана всеми четырьмя исследователями (Четвериков, Холден, Фишер, Райт) почти одновременно и независимо друг от друга. Но для историка науки такое заключение неприемлемо. С исторической точки зрения важно определить, где и при каких обстоятельствах родилась та или иная новая идея или возникла новая отрасль знания и какими путями это новое достижение науки распространялось в мире и завоевывало умы исследователей.

Факты, которыми мы располагаем в настоящее время, убедительно свидетельствуют о том, что отцом популяционной генетики был несомненно С.С. Четвериков. Прежде всего необходимо учесть фактор времени. Четвериков опубликовал свою работу в 1926 г., в то время как Фишер – в 1930 г., а Райт – в 1931–1932 гг. Что касается работы Холдена "Математическая теория естественного и искусственного отбора", то хотя первые два сообщения были опубликованы еще в 1924 г., но эти сообщения лежат в несколько другой плоскости, вследствие чего ни сам Холдейн и никто из историков генетики не приписывают ему приоритета в создании популяционной генетики. Таким образом, Четвериков был первым и не мог испытать влияния со стороны, закладывая фундамент популяционной генетики.

Кроме того, очень важно отметить принципиальные различия в подходах и методах работы названных авторов. Все трое англо-американских исследователей свою работу рассматривали как чисто теоретическую и вели ее с помощью математических методов, применяя статистические расчеты и математическое моделирование. Напротив, Четвериков исходил из наблюдений над популяциями живых организмов в природе и стремился представить экспериментальные доказательства своих идей путем генетического анализа генофонда исследуемых популяций (см. ниже). Наконец, нельзя умолчать еще и о том, что англо-американцы свою работу вели практически в одиночку, в то время как работа Четверикова осуществлялась коллективом его учеников и сотрудников. Поэтому мы полностью согласны с В.В. Бабковым [72, 73], который четвериковскую традицию называет "натуралистической", в то время как англо-американскую версию генетики популяций он рассматривает в свете разрешения конфликта английских менделистов и биометриков.

Вопрос о влиянии работы Четверикова на англо-американских генетиков очень сложный и трудный. Ни один из них в своих первых публи-

кациях не цитирует основной работы Четверикова 1926 г., хотя времени для ознакомления с ней было вполне достаточно. Конечно, мешает языковой барьер, ведь работа Сергея Сергеевича была опубликована только на русском языке. Правда, она сопровождалась резюме на английском языке и реферировалась в иностранных журналах. Тем не менее она не упоминается ни одним из первых исследователей в области популяционной генетики.

Невольно приходит на ум, что они не цитировали работу Четверикова не потому, что не знали о ней, а по каким-то другим соображениям. Они не могли не знать о работах Четверикова хотя бы потому, что присутствовали на V Международном генетическом конгрессе в Берлине летом 1927 г., где Четвериков выступил с докладом о генетическом анализе генофонда популяций [36]. Во всяком случае, имеется свидетельство о встрече Четверикова и Холдейна на этом конгрессе. Так, советский историк биологии Г.Э. Фельдман в своей книге о Дж.Б.С. Холдейне приводит следующий интересный эпизод. "По окончании сообщения, сделанного С.С. Четвериковым, к трибуне бросился Холдейн, заключил докладчика в объятия и горячо расцеловал" [158, С. 118]. Это свидетельство интересно не только тем, что подтверждает встречу Четверикова и Холдейна на V Международном генетическом конгрессе в 1927 г., но и указывает, с каким энтузиазмом был встречен доклад Четверикова. К сожалению, и в своей монографии "Причины эволюции" [188], которая была написана в 1930 г. и издана в Лондоне в 1931 г., Холдейн не ссылается на статью Четверикова 1926 г., хотя и упоминает его имя (правда, всего один раз), ссылаясь на аннотацию доклада Четверикова, опубликованную на немецком языке в трудах конгресса [36, 51]. При этом он указывает лишь на то, что Четвериков обнаружил в генофонде популяций плодовых мушек большое число геновариаций, скрытых в гетерозиготном состоянии. Он писал в приложении к основному тексту книги: "Но отдельных генов так много, что большая часть особей популяции без родственного размножения гетерозиготна, по крайней мере по одному из них, как нашли экспериментальным путем Четвериков (1927), Дженкин (Jenkin, 1928) и др." [188, С. 106]. И это все.

Ни Фишер, ни Райт в своих работах, которые обычно рассматриваются как основополагающие для популяционной генетики [183, 213], совсем не ссылаются на работу Четверикова и даже не упоминают его имени. Поэтому немудрено, что авторы сводок, руководств и учебников вплоть до последнего времени также не указывают на Четверикова как на истинного основоположника популяционной генетики. Вскоре это стало традицией. Но с исторической точки зрения это несправедливо. К сожалению, борьба за восстановление истины, за утверждение приоритета Четверикова в создании популяционной и эволюционной генетики только что началась. Особо следует отметить работы советских [73] и иностранных

историков генетики, в частности Адамса [172, 173], Канеко и Ота [190] и др. Мы надеемся, что наша книга также внесет посильный вклад в этот процесс.

Таким образом, в начале 1930-х годов в мире возникло два центра развития популяционной генетики: у нас и за рубежом. Первый – в Москве, который положил начало этой новой ветви науки. Здесь работа осуществлялась под руководством С.С. Четверикова и была продолжена его учениками и сотрудниками, о чем уже говорилось в предыдущем разделе. К сожалению, успешно начатая работа была заторможена обстоятельствами, не имеющими отношения к науке (арест С.С. Четверикова в 1929 г. и распад коллектива его лаборатории). Но дело, начатое Четвериковым, было подхвачено и развивалось дальше его учениками как в СССР, так и за границей, в первую очередь Н.В. и Н.А. Тимофеевыми-Ресовскими и С.Р. Царапкиным, которые еще в 1925 г. были командированы в Германию и работали в Берлине. Позднее в этом же направлении стал работать и Ф.Г. Добржанский в США. Этот ученый вырос в ленинградской генетической школе, был учеником Ю.А. Филипченко. В 1927 г. он эмигрировал за границу, где много сделал для пропаганды идей С.С. Четверикова.

Второй центр развития популяционной генетики, англо-американской, сложился на основе использования математико-статистических методов исследования. Созданный Фишером, Холдейном и Райтом, он получил широкое развитие во многих странах мира.

Таким образом, рассматривая вопрос о развитии популяционной генетики за рубежом, удобнее весь материал разделить на две части: 1) работы учеников Четверикова и 2) работы англо-американской школы. Эти две группы исследований сначала шли параллельно друг другу, но в конце концов наметилась тенденция к их объединению.

Среди учеников С.С. Четверикова особенно выдающуюся роль в разработке проблем популяционной генетики сыграл Н.В. Тимофеев-Ресовский. Работая в Берлине, он за период с 1926 по 1941 г. опубликовал главным образом в немецких журналах длинную серию работ в этой области науки [175, 201–208]. Тимофеевы-Ресовские в своей статье 1927 г. впервые в иностранной литературе цитировали основополагающую работу Четверикова 1926 г. и излагали ее содержание [202].

Н.В. и Н.А. Тимофеевы-Ресовские провели проверку основных положений учения Четверикова на берлинской популяции дрозофил. Было подтверждено, что дикие популяции содержат значительное количество геновариаций в гетерозиготном состоянии, которые в потомстве могут выщепляться в виде мутантных признаков.

Еще более важное значение имеют экспериментальные работы Тимофеева-Ресовского с сотрудниками, в которых они пошли дальше своего учителя.

В ряде статей (1925–1935 гг.), излагающих результаты этих исследований [175, 201–208], Тимофеевы-Ресовские приходят к заключению, что доминантность или рецессивность гена не является его специфическим свойством, а зависит от того, на какую генотипическую почву попадает этот ген. То или иное сочетание наследственных задатков делает данный ген или рецессивным, или доминантным. Таким образом, признак, определяемый мутантным геном, не является изолированным в своем проявлении и подвергается постоянному влиянию со стороны других генов.

В процессе анализа процесса фенотипической реализации генов Тимофеев-Ресовский пришел к формулировке понятия "наследственной конституции", которая включает в себя представление о зависимости генов друг от друга при их проявлении. "Наследственная конституция" – это наследственная предрасположенность к определенной форме проявления признака в процессе индивидуального развития, а также к определенным формам реакции на внешние воздействия. Кроме того, наследственная конституция предусматривает возможность чисто фенотипического влияния определенных наследственных признаков на проявление у индивидуума как наследуемых, так и ненаследуемых качеств.

Понятие наследственной конституции явилось конкретизацией понятия генотипической среды Четверикова. Такой же конкретизацией служили принципы автономной изменчивости Б.Л. Астаурова и концепция полей действия генов П.Ф. Рокицкого. "Генотипическая среда" Четверикова охватила, таким образом, модификаторы проявления генов как внутренней, так и внешней среды организма.

После десятилетних наблюдений над божьими коровками рода *Adalia* Тимофеев-Ресовский [153, 154, 207] показал, что зимние и летние поколения этих жуков имеют различные типы окраски: рецессивные "красные" и доминантные "черные". Весной преобладали красные жуки, осенью – черные. Эти изменения соотношения форм в популяциях согласовались с повышенной жизнеспособностью красных форм, которые легче, чем черные, переживали холодные зимы. Таким образом, по Тимофееву-Ресовскому, адаптивный полиморфизм у данного вида жуков послужил основой их обширного географического распространения.

Сходный тип распределения мутаций Тимофеев-Ресовский нашел и у хомяка (*Cricetus cricetus*), который обнаруживает в более прохладных и влажных зонах своего распространения появление меланистического типа окраски (мутация по доминантному гену).

Более подробно появление "меланистов" у хомяков изучал С.М. Гершензон [185] в СССР. Он установил, что число "меланистов" в популяции возрастает в годы ее многочисленности. Фактически в своих теоретических построениях Гершензон [87] принял точку зрения Ромашева на значение ГАПов. Кроме того, он подчеркнул необходимость учета гетерогенности внешней среды при построении моделей эволюции популяций.

Работая экспериментально, Тимофеев-Ресовский также стремился определить систему понятий, которые вытекали из основной эволюционной концепции Четверикова. Следуя за представлением своего учителя об иерархическом построении биологических систем, он принял и развил понятие "микроразвития" с ее внутренними (собственными) факторами эволюции. Работу эту [204] он посвятил "дорогому учителю и другу Сергею Сергеевичу Четверикову". "Микроразвитие", или видообразование, Тимофеев-Ресовский рассматривал как конечное звено в цепи эволюционных процессов, изучаемых школой Четверикова. К стартовым же процессам (механизмам) эволюции он предложил относить элементарные явления в хромосомном строении индивида (и вида) и факторы, их определяющие. Их он и обозначил как процессы "микроразвития". В общем же виде факторы эволюции, по определению Тимофеева-Ресовского, включают мутационный процесс, популяционные волны (или "волны жизни" Четверикова) и естественный отбор, т.е. те же факторы, что и в статье Четверикова 1926 г. Тимофеев-Ресовский лишь старался привести представления Четверикова в более строгую систему, канонизировать основные понятия его учения.

Говоря о работах Н.В. Тимофеева-Ресовского, нельзя умолчать и об исследованиях С.Р. Царапкина, который одновременно был командирован в Германию и работал в одном институте с ним в Берлине. С.Р. Царапкин также внес свой вклад в пропаганду идей С.С. Четверикова за границей. Там он продолжил экспериментальную работу, начатую еще в Москве, и опубликовал несколько статей, имеющих определенное значение для развития популяционной генетики. Так же как и Тимофеев-Ресовский, он экспериментировал с божьими коровками *Coccinellidae*. Первое сообщение он опубликовал еще в 1930 г. на русском языке [160], а второе – на немецком в 1937 г. [216]. Он исследовал тысячи особей шести видов и пришел к выводу о том, что изменчивость надкрылий жуков имеет определенную направленность. Оказалось, что процесс пигментации носит упорядоченный характер и что эта упорядоченность (направленность) проявляется не в определенной строгой последовательности возникновения пигментных пятен, а в наибольшей вероятности появления определенных пятен.

Процесс пигментации у божьих коровок зависит не только от сильно варьирующего количества пигмента, но и от неодинаковых порогов раздражения одной и той же ткани в различных местах. Наконец, имеется, по-видимому, и третий фактор, влияющий на пигментацию надкрылий и рисунок пигментных пятен, – это наличие стимулятора процесса пигментообразования. Сохранение корреляции между ростом количества пигмента и силой действия этого гипотетического стимулятора должно обеспечивать статистически нормальную последовательность возникновения пигментных пятен, их число и величину. Чаще наблюдаются

случаи неполной корреляции, когда количество пигмента отстает от роста специфического стимулятора, либо когда недостаточное число пятен будет получать чрезмерное количество пигмента (при стимуляции пятен с самым низким порогом).

Здесь исследования Парапкина смыкаются с концепциями "полей действия генов" и общей схемой "фенотипической реализации гена" Астаурова, Тимофеева-Ресовского, Беляева.

Интересно отметить, что даже директор института, куда были приглашены Тимофеев-Ресовский и Парапкин, профессор О. Фогт внес свой вклад в развитие концепции Четверикова, хотя его специальность медика (нейроморфолога) была далека от генетики. Исследуя фенотипическое проявление генов у людей, страдающих некоторыми заболеваниями с запутанной симптоматикой, он опирался на данные, полученные Четвериковым и его сотрудниками. При этом работа 1929 г. была написана им в соавторстве с С.Р. Парапкиным [209].

Вторым местом, где хорошо знали и высоко ценили труды С.С. Четверикова, была лаборатория Ф.Г. Добржанского в США. Эмигрант из СССР, он с 1928 по 1940 г. работал в Калифорнийском Технологическом институте в г. Пасадена (пригород Лос-Анджелеса), а с 1940 по 1972 г. – в Колумбийском университете в Нью-Йорке.

Добржанского считают одним из виднейших исследователей в области популяционной генетики. Среди его многочисленных работ обращает на себя внимание большая серия статей (16 сообщений), помещенных в журнале "Genetics" под общим названием "Генетика естественных популяций", а также несколько монографий, среди которых фундаментальная сводка "Генетика и происхождение видов" [176].

В своих работах Добржанский цитирует труды С.С. Четверикова и признает их исключительно важное значение для развития современной генетики и эволюционной теории. Он впервые в 1959 г. опубликовал сокращенный перевод на английский язык основного труда С.С. Четверикова "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики" (1926). Кроме того, в 1967 г. он поместил в журнале "Genetics" биографическую статью о С.С. Четверикове [179].

Личный вклад Добржанского и его сотрудников в развитие популяционной генетики и эволюционной теории исключительно велик и признан во всем мире. Вполне заслуженно в 1959 г. он был награжден "плакеттой Дарвина" одновременно с основоположниками популяционной генетики С.С. Четвериковым и Р. Фишером.

Как сам Добржанский, так и его многочисленные сотрудники и последователи всегда отмечали, что основные теоретические посылки и методические приемы (обогащенные цитологическими подходами) восприняты им и его коллегами из школы Четверикова. Среди исследователей, группировавшихся вокруг Добржанского, следует упомянуть Бриджса,

А. Стёртеванта [197], И.М. Лернера [191, 192], Э. Майра, Б. Уоллеса, Р. Левонтина [111], Б. Спасского и др. Таким образом, лаборатория Добржанского стала центром пропаганды идей Четверикова в США.

С рассмотренной выше точки зрения имеет большое значение также книга Уоддингтона "Введение в современную генетику", в которой автор сообщает об основополагающих трудах С.С. Четверикова и его коллег [211. С. 286]. Он указывает, что еще в 1936 г. основные данные школы Четверикова повторили Гордон [186], а в следующем году Стёртевант.

В 1939 г. Добржанский, а в 1947 г. Спенсер дали обзоры ранних работ по популяционной генетике с акцентом на исследования Четвериковской школы. Многие иностранные авторы занялись анализом вклада С.С. Четверикова и его последователей в развитие популяционной и эволюционной генетики. В 1950-х годах в эту работу включился Лернер [191, 192], в 1960-х — Адамс [172, 173], затем японские исследователи Канеко и Ота [190] и др.

Следует также иметь в виду, что некоторые сотрудники лаборатории Четверикова публиковали свои работы в иностранных журналах. Так, например, еще в 1928, 1929 гг. Е.И. Балкашина [74] опубликовала свои статьи в Германии, которые оказали определенное влияние на Уоддингтона, Брауна и других генетиков, продолживших начатые Балкашиной исследования. То же относится и к другим сотрудникам Четверикова (Астауров, Рокицкий и др.). Это, несомненно, способствовало информации зарубежных генетиков и эволюционистов о работах школы Четверикова. Тем не менее основная работа Четверикова 1926 г. по-прежнему оставалась недостаточно хорошо известной за рубежом. Поэтому вся широта и глубина концепции Четверикова, его стремление к синтезу новейших достижений генетики и эволюционной теории оставались не воспринятыми за рубежом, и отдельные публикации сотрудников Четверикова рассматривались как исследования, имеющие лишь частное значение.

В то время как информация о работе Четверикова тоненькими ручейками начала просачиваться в мировую науку, в Англии выступили два корифея популяционной генетики — Холдейн и Фишер, которые быстро завоевали умы исследователей и этим, возможно против своего желания, подавили интерес к работам Четверикова и его школы. Несколько позднее к ним присоединился американец С. Райт. Эти три исследователя опубликовали фундаментальные монографии и сводки [188, 183, 215], которые, несомненно, оказали большое влияние на мышление генетиков и эволюционистов всего мира. Они дали могучий стимул для развития популяционной и эволюционной генетики. Эти новые ветви биологической науки стали успешно развиваться в трудах исследователей многих стран мира, в результате чего истинный основоположник этих ветвей — Четвериков оказался в тени, и часто авторы учебников, сводок и монографий не упоминают его имени. Это, конечно, большая историческая несправедливость. Особенно прискорбно, что такой крупный исследователь, как С. Райт, в своем многотомном руководстве по эволюционной

генетике, изданном в 1968–1978 гг., лишь вскользь упоминает Четверикова.

В результате некоторое время развитие популяционной генетики шло параллельно в двух руслах: в СССР (в трудах последователей Четверикова) и в англоязычных странах. При этом открытия одних и тех же явлений и закономерностей часто делались почти одновременно и независимо друг от друга. Сошлемся на один пример, о котором уже упоминалось выше. С. Райт известен как автор, исследовавший значение стохастических (случайных) процессов в изменении генофонда популяций. Эти процессы он назвал "дрейфом генов". Но совершенно то же самое и несколько раньше сформулировано Н.П. Дубининым и Д.Д. Романовым в их учении о генетико-автоматических процессах [91, 99].

Процесс параллельного развития основных положений популяционной генетики продолжался в течение 1930–1940-х годов. Это хорошо подметил выдающийся английский биолог Дж. Хаксли, который в начале 1940-х годов писал о синтезе генетики и дарвинизма и предложил термин "синтетическая теория эволюций". В 1945 г. на юбилейной сессии Академии наук СССР маститый ученый отмечал, что "изучение проблемы эволюционной теории в Советском Союзе в основном развивалось параллельно с изучением тех же проблем в Соединенных Штатах Америки и Великобритании... В генетике с огромной сосредоточенностью проводится изучение мутаций, изменчивости, влияние отбора в природных популяциях... работы в этой области основываются на строго выдержанной неодарвиновской теории естественного отбора" (цит. по Бабкову [173.С.154]).

В настоящее время указанные различные направления развития популяционной генетики объединились. Но при этом для историка науки важно, чтобы отдельные этапы развития и имена исследователей, внесших свой вклад в развитие популяционной и эволюционной генетики, не предавались забвению.

Тщательное и объективное историческое исследование позволяет утверждать, что Четвериков и его ученики еще в 20–30-х годах текущего столетия наметили основные пути для последующих разработок популяционно-генетических проблем не только в нашей стране, но и в Европе и США. При этом большинство отечественных и зарубежных авторов подтвердили основной вывод С.С. Четверикова о том, что элементарным эволюционным материалом является только популяция со своим мутующим генофондом. При этом каждая популяция испытывает постоянное давление четырех элементарных эволюционных факторов, первично вызывающих изменения ее генотипического состава. Это: 1) мутационный процесс; 2) популяционные волны ("волны жизни"); 3) изоляция и 4) естественный отбор. Первые три фактора стохастически меняют генотипический состав популяции, а четвертый является фактором формирования адаптации и приспособительной изменчивости популяции.

Заключение

Отечественная наука вправе гордиться С.С. Четвериковым, поскольку его имя навсегда связано с возникновением нового раздела биологической науки – популяционной и эволюционной генетики. На основе данных этой отрасли генетики были преодолены противоречия между экспериментальной генетикой начала XX в. и эволюционной теорией. Последнее позволяет некоторым авторам говорить о создании "современной синтетической теории эволюции", у истоков которой стоял С.С. Четвериков. Весьма важной заслугой этого ученого является также подготовка кадров советских генетиков: среди его учеников были такие видные ученые, как академики Б.Л. Астауров и Н.П. Лубинин, а также Н.В. Тимофеев-Ресовский, П.Ф. Рокицкий, В.П. Эфроимсон, С.М. Гершензон и др. Ученики Четверикова составили основное ядро советской генетики и внесли существенный вклад в развитие эволюционной теории.

Однако этим не ограничивается вклад Четверикова в развитие советской науки. Первый период его деятельности, когда он занимался изучением бабочек, также оставил заметный след в лепидоптерологии. Он описал несколько новых видов бабочек; на основе тщательного определения видов, собранных им самим или сотрудниками, он составил и изучил фаунистические списки бабочек ряда районов нашей страны. Представляют также большую ценность его наблюдения над биологией многих видов чешуекрылых. На основании этих наблюдений он сделал важные теоретические заключения; в частности, таким путем он пришел к установлению закономерностей периодического массового размножения насекомых ("волны жизни"). Наконец, им собрана и смонтирована огромная и во многих отношениях уникальная коллекция бабочек, которая в настоящее время находится в Зоологическом музее РАН. Научное значение этой коллекции далеко не исчерпано.

Нельзя обойти молчанием работу Сергея Сергеевича и в области биометрии. Эту дисциплину он рассматривал с новых оригинальных позиций. Он преподавал этот предмет в Московском и Горьковском университетах и в Учкомбове, прививая биологам навыки количественной оценки разнообразных биологических явлений и процессов; и тогда и в наши дни такой подход весьма ценен. П.В. Терентьев в историческом очерке "Истоки биометрии"¹ прямо говорит, что "основателем Московской школы биометристов был С.С. Четвериков", а далее добавляет, что

¹Из истории биологии. М.: Наука, 1971. Вып. 3. С. 124.

”С.С. Четвериков оставил учеников, к которым принадлежит и автор данной статьи”.

В заключение остановимся на общих чертах личности С.С. Четверикова, его характере и особенностях его психологического облика, а также на его характеристике человека, гражданина и ученого.

С.С. Четверикова, несомненно, надо отнести к сильному типу, но несколько неуравновешенного ”взрывного” склада. В спокойной обстановке он всегда был сдержанным, внимательным и любезным. С близкими ему людьми он был приветлив и даже ласков, с малознакомыми – сдержанным, вежливым, но несколько суховатым. Но когда его ”задевали за живое”, когда он попадал в обстановку недоброжелательности, хамства или склоки – другими словами, в конфликтную ситуацию, у него могли быть срывы, он мог стать очень резок, беспощаден и даже груб. Поэтому мнения о нем различных людей неодинаковы. Все зависит от того, в какой обстановке они контактировали с Сергеем Сергеевичем и насколько длительным было их знакомство.

Одной из доминирующих черт характера С.С. Четверикова были строгая принципиальность и неукоснительное выполнение своего долга. Эта черта определяла его поведение на работе и в быту. Больше того, он может быть охарактеризован как бескомпромиссный человек. Вся жизнь Четверикова доказывает его принципиальность. Эта его черта проявлялась как в главном, так и по менее значительным поводам. Понятия ”по знакомству” для Сергея Сергеевича не существовало. Это его качество отмечает в своих воспоминаниях З.С. Никоро. Для иллюстрации она приводит следующий случай. Одна студентка должна была пройти собеседование с Сергеем Сергеевичем при отборе кандидатов в генетический семинар. За несколько дней до встречи она виделась с С.С. у общих знакомых, где он вел себя по отношению к ней очень любезно. Когда она пришла к С.С. на собеседование, то обратилась к нему как к хорошему знакомому: ”Здравствуйте, Сергей Сергеевич!” – и приготовилась с радостной улыбкой протянуть ему руку. Он посмотрел на нее ледяным взглядом, рука заморозилась; официальным тоном он заговорил о том, что она знает по генетике. Беседа прошла благополучно, Галю записали в семинар.

При решении любого делового вопроса он одинаково объективно, по-деловому и официально относился к любому человеку. По этому поводу интересно привести свидетельство профессора И.И. Пузанова, который в своих воспоминаниях пишет: ”Одно время между мною и С.С. произошло некоторое охлаждение на почве того, что я по командировке ректора уехал 14 июня 1945 г. на торжественную сессию Академии наук, посвященную 225-летию ее юбилею, правильнее сказать, победе над фашистами! Сессия эта, состоявшаяся в Москве с выездом в Ленинград, затянулась на целых две недели, и когда я к началу июня вернулся в

Горький, то узнал, что С.С. Четвериков страшно кипятился по поводу того, что я уехал на столь долгий срок, не согласовав с ним дел по факультету и кафедре. Конечно, охлаждение по такому пустяковому поводу, правда свидетельствовавшее о том, насколько С.С. принимал близко к сердцу служебные дела, не могло продолжаться долго”.

Нелицеприятность Сергея Сергеевича, его строгое отношение к своему служебному долгу и дисциплинированность ярко просматриваются в эпизоде, о котором вспоминает З.С. Никоро. Дело касается доцента Аксенова, которого пригласил для чтения лекций проф. А.А. Андронов. Ректорат не смог обеспечить его квартирой, и он прекратил чтение лекций до получения квартиры. Вопрос об этом инциденте был вынесен на заседание Ученого совета университета, но все члены его молчали. Только Сергей Сергеевич выступил с резким осуждением поступка доцента Аксенова. Он сказал: ”Преподаватель высшей школы не имеет права ни при каких обстоятельствах манкировать своими обязанностями. Всякий его неправильный поступок, даже простое 5-минутное опоздание на лекцию, вызывает ответную реакцию со стороны студента и послужит для студента оправданием, если он будет нарушать дисциплину. Преподаватель высшей школы обязан всегда быть на высоте, в противном случае он не достоин этой работы”.

Особенно непримирим Сергей Сергеевич был в отстаивании своих научных взглядов. В случае, если кто-либо оспаривал их, его возражения были не только логически безупречны и убедительны, но и делались в очень резкой и эмоциональной форме. О споре между С.С. Четвериковым и Л.С. Бергом уже говорилось в главе 1. Второй пример такого же резкого спора также относится к московскому периоду его жизни. Это спор с профессором Тимирязевской сельскохозяйственной академии зоотехником Е.А. Богдановым, ламаркистом, который пытался доказать наследование благоприобретенных признаков, опираясь на свои опыты с мясной мухой. Сергей Сергеевич обнаружил методические погрешности в опытах Богданова и разгромил его доклад, сделанный в большой аудитории, где присутствовали студенты. Его обвиняли в нетактичности, но Сергей Сергеевич не раскаялся в резкости тона и говорил, что нельзя допускать, чтобы студентам с кафедры проповедовались ненаучные и низкопробные утверждения.

И еще об одном противоречии в характере Сергея Сергеевича. Многим, особенно тем, кто встречался с ним в домашней обстановке, он казался мягким и податливым. Но в условиях напряженной деятельности или в конфликтных ситуациях он проявлял исключительную твердость, жесткость и смелость. При этом ему удавалось подчинить своей воле, казалось бы, трудноуправляемые личности. Можно сослаться хотя бы на случай укрощения пьяного хулигана, о котором вспоминает И.И. Пузанов.

Во взаимоотношениях Сергея Сергеевича со своими сотрудниками и

товарицами по работе доминировали доброжелательность и уважительное отношение; они всегда были демократичны. Но иногда из-за своей вспыльчивости он не удерживался, и возникал конфликт, при котором он мог допустить излишнюю резкость. Обычно это кончалось тем, что Сергей Сергеевич приносил свои извинения.

В самом конце жизни, когда Сергей Сергеевич оказался прикованным к постели, лишился нормального зрения и слуха и находился в зависимости от ухаживающего за ним брата, а иногда и других лиц, раздражительность его усилилась, и угодить ему было трудно. Николай Сергеевич понимал причину этого, стремился всячески предупредить или погасить эти вспышки раздражительности.

В деловой рабочей обстановке на кафедре или на Опорном пункте отношения Четверикова с сотрудниками были всегда спокойными и корректными. Вместе с тем все работавшие с ним говорят о его высокой требовательности. Так, научный сотрудник Опорного пункта В.А. Крылова считает С.С. Четверикова прекрасным научным руководителем и говорит, что он был строгим и требовательным, но вместе с тем внимательным и душевным. К сотрудникам любого ранга и возраста он обращался только на Вы. В нормальной обстановке он ни на кого не кричал, не ругался и не повышал голоса, но все его требования и задания точно выполнялись. Сам он был всегда очень точен и аккуратен и требовал того же от сотрудников. Особое внимание он уделял точности при составлении научной документации.

И.Н. Грязнов также отмечает высокую требовательность Сергея Сергеевича, который хорошо поставил контроль за качеством проводимых занятий. Грязнов сообщает: "Он требовал присутствия на лекциях преподавателей, ведущих практику, он обязательно вел практику сам в одной из групп курса, где было обязательно присутствие сотрудников кафедры, ведущих практикум в других группах. В свою очередь, он и сам посещал занятия одной из групп".

У некоторых товарищей сложилось мнение, что в характере Сергея Сергеевича на первый план во взаимоотношениях с людьми проступала холодность, официальный тон или формализм. Это совершенно неправильное мнение. Оно находится в противоречии с мнением большинства.

Наряду со строгой принципиальностью в характере Сергея Сергеевича не менее отчетливо проявлялись доброта и желание помочь человеку, если он попадал в неблагоприятные условия жизни (см. главу 1). Такую помощь он оказывал даже тогда, когда сам находился в тяжелейших условиях и испытывал острую нужду. В качестве примера можно привести систематическую материальную помощь своей жившей в Крыму родственнице Марии Николаевне Алексеевой. Об отношении к детям уже сообщалось в главе 1.

Все "свободное время Сергей Сергеевич посвящал коллекции бабочек.

Впрочем, у Сергея Сергеевича были и другие увлечения – это астрономические наблюдения и поэзия.

И.И. Пузанов сообщает, что Сергей Сергеевич имел прекрасный ручной телескоп французской фирмы "Барду", о помощью которого можно было производить разнообразные наблюдения, включая "разложение" двойных звезд. Увлечение астрономией началось очень давно, еще со школьной скамьи. Будучи учеником реального училища, Сергей Сергеевич с большим интересом занимался наблюдениями небесных светил вместе с классным надзирателем Егором Васильевичем Орловым. Этому увлечению он был верен до тех пор, пока не ослабло зрение.

Что касается поэзии, то, кажется, Сергей Сергеевич сам стихов не писал, но очень хорошо знал и любил поэзию как русских, так и иностранных авторов. Он был знатоком поэзии и считал своим долгом делиться своими знаниями с окружающими, в том числе и со студентами. Так, М.М. Рудакова в своих воспоминаниях пишет, что у нее с Сергеем Сергеевичем «иногда возникали разговоры на литературные темы. В то время мои познания в литературе, особенно в зарубежной, были весьма скромные. Зашел как-то разговор о Лонгфелло. Сергей Сергеевич спросил меня, читала ли я "Песню о Гайавате". Я, конечно, не только не читала, но и не слыхала о Лонгфелло, ни о "Песне о Гайавате". И тогда он стал на память читать отрывки из этой песни. Читал он великолепно, с большим чувством и любовью к природе... В другой раз я случайно оказалась у Сергея Сергеевича, когда к нему пришли посидеть вечером его друзья, наши любимые профессора А.Д. Некрасов, И.И. Пузанов и Н.П. Красинский. И тут, в домашней обстановке, они открылись с неожиданной стороны. Оказалось, что они большие знатоки и любители поэзии, а некоторые из них даже сами пишут стихи».

Жизнь Сергея Сергеевича сложилась не вполне удачно. Время интенсивного и плодотворного научного творчества было слишком кратким. Оно связано с работой в Московском университете и ИЭБ (1991–1929 гг.). Затем последовала ссылка и наступил вынужденный перерыв в работе (1929–1935 гг.) и, наконец, служба в Горьковском университете (1935–1948 гг.), где возможности широкого развертывания научных исследований были ограничены. Он вынужден был уйти в отставку в возрасте 68 лет, далеко не утратив своей работоспособности и творческого потенциала.

Несправедливость, которую он испытал по отношению к себе, а также непоправимый вред, нанесенный развитию биологической науки в нашей стране в период лысенковщины, не сломили его духа и не заставили изменить своим убеждениям. До конца дней он сохранил веру в конечное торжество правды и справедливости. Он был убежден в скором возрождении генетики, которая, по его убеждению, должна стать основой для сельскохозяйственной практики и медицины. Эта твердость духа

поддерживалась врожденным оптимизмом, который выдержал все испытания и остался до конца жизни характерной чертой Сергея Сергеевича. Даже в последние годы жизни неизлечимо больной, почти слепой и глухой, он не утратил ощущения радости жизни. В этом можно убедиться, просматривая письма Сергея Сергеевича тех лет. Они поражают мужеством и жизнестойкостью, стремлением в его тяжелом положении найти светлые стороны жизни.

Так, в письме от 2 апреля 1958 г. В.Н. Сойферу он пишет: "Живу, как жил, день за днем, один день лучше, другой день хуже. Жду мая месяца, когда перед домом появятся лавочки, на которых можно отдыхать, и, может быть, у меня хватит сил спускаться на землю для каждодневной прогулки, а сейчас меня радует солнышко, которое весело и тепло светит на меня с неба и которое я ощущаю всем своим существом".

В письме от 9 апреля 1958 г. Сойферу он ссылается на драму Ибсена "Доктор Штокман" и пишет: «Там на этого человека сыплются горы неудач и преследований за те смелые мысли, которые он высказывает и которыми руководится в своей жизни; постепенно все его друзья и близкие от него отходят, но он тверд в своих взглядах, и чем больше на него сыплются нападки, тем сильнее он себя чувствует, и в сознании своей силы он восклицает: "Силен тот, кто стоит один!"». Далее в этом же письме он высказывает оптимистическую уверенность в том, что советская биология скоро ликвидирует свое отставание: «Все это глубоко меня радует и вселяет надежду, что наша русская наука будет развиваться гигантскими шагами и через немного лет догонит другие страны и внесет свою долю нового знания в "золотой фонд" человеческой науки».

Наконец, в письме ему же от 24 мая 1958 г. Сергей Сергеевич высказывает мысли, прямо-таки перекликающиеся с призывами сегодняшнего дня: «Я стараюсь не сдаваться и заставляю себя спускаться с третьего этажа на землю и часа два проводить на площадке перед домом и проделывать на ней "моцион", т.е. обходить ее несколько раз кругом. Мой брат сейчас со мной, и моя жизнь течет в спокойных берегах, только с глазами моими и ушами дело обстоит неважно... Ну, да уж таков закон природы, и вздыхать или сокрушаться по этому поводу — дело не умное. На этом и буду кончать. Ведь моя теперешняя жизнь слишком бесцветна и бедна событиями, а жизнь кругом бурлит и кипит, намечаются какие-то совершенно новые перспективы, неожиданные возможности, которые доходят до меня лишь обрывками, лишь кусками, и мой стариковский разум уже не в состоянии уследить за развитием жизни. Это дело Ваше! Дело подрастающих поколений, которые либо приведут землю на край гибели, либо осуществят мечту о земном рае. Я уже этого не увижу, но хочу думать, что в конечном итоге разум восторжествует».

Рассмотрим, наконец, вопрос об отношении к С.С. Четверикову и его научному наследию. Как известно, в период лысенковщины Четвери-

ков считался фигурой одиозной. Его идеи и труды замалчивались, и его имя исчезло из биологических руководств, учебников и монографий, но после его смерти и ликвидации лысенковщины объективная оценка научного творчества С.С. Четверикова получает широкое признание и распространение.

В наши дни память о заслугах С.С. Четверикова в развитии биологических наук бережно сохраняется и оценивается весьма высоко. Уже в 1960-х годах была переиздана его классическая работа 1926 г. [45], а в начале 1980-х годов в Новосибирске благодаря стараниям З.С. Никоро и других сотрудников Института цитологии и генетики и Биологического института Сибирского отделения АН СССР, поддержанных академиком Д.К. Беляевым, было издано собрание произведений С.С. Четверикова в двух книгах [51, 56]. В это собрание включены 20 его произведений, дающих полное представление о его вкладе в науку как в области генетики, так и в области лепидоптерологии.

В 1970–1980-х годах в журналах были напечатаны воспоминания Сергея Сергеевича [48, 49] и некоторые ранее не опубликованные его работы [46, 50]. В это же время стали появляться статьи о жизни и научной деятельности С.С. Четверикова (Б.Л. Астауров [63, 67, 68], В.В. Бабков [71–73], П.Ф. Рокицкий [137–139], Б.Н. Сидоров [148], В.Н. Сойфер [149–150], Н.В. Тимофеев-Ресовский [155–156], А. Шварц [164, 165] и др.). В 3-м, последнем издании Большой советской энциклопедии помещена статья о Четверикове. Имя Четверикова появилось также на страницах различных сводок, обзоров и учебников по генетике и эволюционному учению (см., например [85, 94, 132, 171] и др.). О Четверикове и его вкладе в генетику и эволюционное учение сообщается в учебнике по общей биологии для средней школы. Это делает имя Четверикова известным всем гражданам нашей страны.

В 1969 г. в связи с 10-летием со дня смерти С.С. Четверикова было принято решение проводить ежегодные Четвериковские чтения. В первый и единственный раз чтение из этого цикла было организовано биологическим факультетом Горьковского университета при участии Института общей генетики АН СССР и составлялось в Горьком. С докладом на тему "Современные проблемы эволюционной генетики" выступил академик Н.П. Дубинин. Чтение вызвало большой интерес у многочисленных слушателей. К сожалению, лекций этого цикла больше не было. Видимо, о систематическом проведении этих чтений следует позаботиться Обществу генетиков и селекционеров имени Н.И. Вавилова.

14–16 мая 1973 г. в Горьком была проведена конференция по эволюционной и популяционной генетике, посвященная памяти С.С. Четверикова. Эта конференция была организована Горьковским отделением Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова и Секцией популяционной и эволюционной генетики Научного совета по проблемам

генетики и селекции АН СССР. Приехали много ученых из различных городов Советского Союза. Конференция прошла весьма успешно [70]. Ко времени этой конференции было приурочено открытие памятника на могиле Сергея Сергеевича с бронзовым барельефом, сделанным скульптором Л.Ф. Кулаковой, которая окончила биологический факультет Горьковского университета в первый год войны и, следовательно, была ученицей С.С. Четверикова. Впоследствии в эту же могилу была захоронена урна с прахом Николая Сергеевича, его любимого брата, умершего 2 мая 1973 г.

Очень торжественно и широко было отмечено 100-летие со дня рождения С.С. Четверикова (весна 1980 г.). Во многих городах Советского Союза были проведены торжественные заседания или научные конференции, посвященные его памяти. К сожалению, в большинстве случаев эти заседания и конференции не оставили после себя каких-либо печатных материалов. Исключение составила лишь конференция, проведенная в Душанбе Таджикским обществом генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова совместно с Академией наук Таджикской ССР. Организаторы конференции опубликовали сборник тезисов докладов [106, 120, 157]. В Горьковском университете было проведено торжественное заседание биофака, а несколько позднее на здании первого корпуса университета установлена мемориальная доска в честь С.С. Четверикова, выполненная также Л.Ф. Кулаковой.

110-летие со дня рождения С.С. Четверикова была весьма представительно отмечено Горьковским (ныне Нижегородским) университетом им. Н.И. Лобачевского 4–5 мая 1990 г. На Юбилейные научные чтения были приглашены ученые из различных городов, сотрудники вузов г. Горького, ученики С.С. Четверикова, а также его родственники из Москвы и Швейцарии. Было заслушано 12 докладов как о жизни и деятельности С.С. Четверикова, так и о современных проблемах генетики и селекции, в основе разработки которых лежат главные положения четвериковских исследований по эволюционной и популяционной генетике. Среди заслушанных выступлений – биографическая справка о семье Четвериковых племянника Сергея Сергеевича Н.А. Майкова (Шюрих), воспоминания коллег и учеников, дискуссионные выступления присутствующих.

В связи с юбилеем был полностью обновлен мемориальный комплекс на могиле С.С. Четверикова и его брата Николая Сергеевича.

В заключение укажем, что в 1977 г. 3-й Заярский проезд в Советском районе г. Горького был переименован в улицу Четверикова², что было воспринято научной общественностью города с большой благодарностью и удовлетворением.

²Горьковский рабочий, 1977, 14 июля.

Основные даты жизни и деятельности

- 1880, 24 апреля (6 мая н.с.) — родился в Москве.
- 1887 — окончил реальное училище Воскресенского в Москве.
- 1897— 1998 —учился 2 семестра в техникуме (г. Миттвейд в Саксонии (Германия).
- 1990—1906 — учился на естественном отделении физико-математического факультета Московского университета.
- 1902 — экспедиция в Минусинский край и Западные Саяны (с П.П. Сушкиным).
- 1904 — экспедиция на оз. Зайсан и хребет Тарбагатай (с П.П. Сушкиным).
- 1906—1909 — кафедра сравнительной анатомии университета; готовил магистерские экзамены и диссертацию.
- 1909—1922 — лаборант, а затем доцент на кафедре зоологии Московских высших женских курсов, а с 1918 — 2-го Московского университета; читал курс энтомологии.
- 1911 — защитил магистерскую диссертацию на тему "Материалы по анатомии водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.)".
- 1912—1914 — работа по организации Московского энтомологического общества.
- 1912 — лепидоптерологическая экскурсия в Тиберду.
- 1913 — избран действительным членом МОИП.
- 1913 — лепидоптерологические экскурсии по восточному Крыму.
- 1914 — избран товарищем председателя и редактором "Известий" Московского энтомологического общества.
- 1919—1922 — преподаватель энтомологии на кафедре зоологии 2-го Московского университета.
- 1919—1929 — доцент кафедры экспериментальной зоологии 1-го Московского университета по генетике и биометрии.
- 1919—1924 — хранитель, а затем заведующий энтомологического отдела Политехнического музея (по совместительству).
- 1921—1929 — заведующий отделом генетики Института экспериментальной биологии НКЗ (по совместительству).
- 1921 — первая лепидоптерологическая экспедиция на Кольский полуостров (с Мацкевичем).
- 1925 — участие во II Съезде зоологов анатомов и гистологов в Москве — доклад "Теоретическая предпосылка генотипического анализа видов в роде *Drosophila*".
- 1926 — вышла в свет статья: "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики".
- 1926 — вторая экспедиция на Кольский полуостров (Хибины) с Б.П. Астауровым, Н.К. Беляевым и А.П. Сушкиной.
- 1927—1929 — заведующий генетической лабораторией Назарьевской генетической станции НК Наркомзема (с. Назарьево).
- 1927 — член делегаций СССР на V Международном генетическом конгрессе (Берлин), выступил с докладом "К генетической характеристике популяций в природных условиях".
- 1927 — участие в III съезде зоологов, анатомов и гистологов СССР в Ленинграде; выступил с докладом "Экспериментальное решение одной эволюционной задачи".

- 1928 — третья поездка в Хибины (с Б.П. Астауровым и А.П. Сушкиной).
- 1929 — участие в I Всесоюзном съезде по генетике, селекции семеноводству и племенному животноводству.
- 1929, июнь — арест и ссылка на 3 года в г. Свердловск.
- 1930—1932 — ученый консультант при парке культуры и отдыха по организации зоопарка в Свердловске.
- 1932 — доцент по биометрии и энтомологии в Учкомбове во Владимире.
- 1934—1935 — преподаватель математики в Образцовом сельскохозяйственном техникуме во Владимире.
- 1935—1948 — заведующий кафедрой генетики и селекции Горьковского университета.
- 1937—1948 — ученый консультант Опорного пункта по дубовому шелкопряду.
- 1938 — утвержден в ученой степени кандидата биологических наук и ученом званием профессора.
- 1938 — избран исполняющим обязанности декана биологического факультета Горьковского университета.
- 1940 — утвержден в должности декана биологического факультета.
- 1944 — награжден орденом "Знак Почета".
- 1945 — присвоена ученая степень доктора биологических наук по совместному представлению МГУ и ГГУ.
- 1947 — освобожден от обязанностей декана биофака.
- 1948 — освобожден от работы в Горьковском университете по состоянию здоровья.
- 1948 — снят с поста исполняющего обязанности директора Опорного пункта.
- 1958 — избран почетным членом Всесоюзного энтомологического общества.
- 1958 — передал коллекции бабочек в Зоологический музей АН СССР.
- 1959, 2 июня — скончался. Похоронен в Горьком.

Список рукописей-воспоминаний о С.С. Четверикове

1. Пузанов И.И. Мои воспоминания о С.С. Четверикове. 18 с. Допол. и замеч. Н.С. Четверикова и Т.Е. Калининой (1965)*.
2. Федоровская З.Д. Воспоминания. 2 с. (1977).
3. Жданова И.В. Воспоминания в письме к З.Д. Федоровской. 1 с. (1977).

*Воспоминания о С.С. Четверикове были написаны И.И. Пузановым в 1965 г. по нашей просьбе. Николай Сергеевич Четвериков вместе с Т.Е. Калининой написали небольшие примечания (комментарии). В таком виде эти воспоминания хранятся в Музее истории Нижегородского университета. Было решено сделать несколько машинописных копий и раздать их близко знавшим Сергея Сергеевича. В частности, один экземпляр был отправлен академику Б.Л. Астаурову.

Воспользовавшись этим экземпляром, В.В. Бабков, сотрудник Института истории естествознания и техники, опубликовал воспоминания Пузанова о Четверикове (Природа. 1991. № 10), не поставив нас об этом в известность. К сожалению, текст воспоминаний Пузанова оказался воспроизведен неточно. Несколько фраз вообще изъяты, в других допущены отдельные неточности. Комментарии, написанные Н.С. Четвериковым, не включены в публикацию. Сопроводительный текст сочинений В.В. Бабковым также нельзя отнести к разряду удачных.

4. Суворов П.А. Воспоминания о С.С. Четверикове. 2 с. (1985).
5. Рудакова М.М. Некоторые воспоминания о годах студенческих и наших учителях. 20 с. (1985).
6. Тринклер Ю.Г. и О.К. Воспоминания о С.С. Четверикове. 4 с. (1986).
7. Калинина Т.Е. Встречи с С.С. Четвериковым. 52 с.
8. Бондаренко Е.Ф. Воспоминания о Сергее Сергеевиче Четверикове. 4 с.
9. Грязнов И.Н. У истоков кафедры генетики ГГУ. 9 с.
10. Протасова Г.Т. Несколько строк о Четверикове С.С. 4 с.
11. Мотрий (Медведева) Т.А. Воспоминания о профессоре С.С. Четверикове. 3 с. (1986).
12. Крылова В.А. Мои воспоминания о работе с профессором Четвериковым С.С. на опорном пункте дубового шелкопряда. 4 с. (1987).

Дополнительные примечания

Примечание I.

В нашей литературе до сих пор ошибочно указывается, что эта награда была присуждена в 1959 г. 27–28 ученым во всем мире. Эта ошибка впервые вкралась в статью Б.Л. Астаурова (67) и до сих пор появляется на страницах книг и журналов (см., например, публикацию В.В. Бабкова: Природа. 1991. № 10. С. 105). Считаем целесообразным привести полный список лауреатов Дарвинской плакетты: 1. Добржанский Ф.Г. (Dobzhansky Th., США); 2. Дубинин Н.П. (СССР); 3. Фишер Р. (Fisher R.A., Великобритания); 4. Густафссон А. (Gustafsson A., Швеция); 5. Кихара (Kihara, Япония); 6. Кёнигсвальд Г.Р. (Koenigswald G.H.R., Нидерланды); 7. Кюн А. (Kühn A., Германия); 8. Мюнтциг А. (Müntzig A., Швеция); 9. Мёллер Г.И. (Muller H.I., США); 10. Реннер О. (Renner O., Германия); 11. Ренш Б. (Rensch B., Германия); Шимманн Э. (Schiemann E., Германия); 13. Шмальгаузен И.И. (СССР); 14. Симпсон Г. (Simpson G.G., США); 15. Штуббе Г. (Stubbe H., Германия); 16. Тимофеев-Ресовский Н.В. (СССР); 17. Чермак Е. (Tschermak E., Австрия); 18. Четвериков С.С. (СССР).

Таким образом, были награждены 5 ученых из Германии, 4 — из России, 3 — из США, 2 — из Швеции и по одному из Великобритании, Австрии, Нидерландов и Японии.

Тогда, в 1959 г. Лысенковщина еще не была преодолена и награждение ученых в связи со столетием выхода в свет "Происхождения видов" прошло у нас совершенно незамеченным. Наши средства массовой информации — печать, радио и т.п. — это событие полностью игнорировали.

Примечание II.

Список бабочек Среднего Урала был составлен С.С. Четвериковым в 1930–1932 гг. во время его ссылки в г. Свердловск. Находясь там, он собрал коллекцию бабочек в окрестностях этого города. Делал это он практически нелегально, так как был лишен права выезда за пределы города, даже на короткий срок. Кроме того, он ознакомился с местными коллекциями. К сожалению, автограф этого списка, так же как и какие-либо другие материалы по бабочкам Среднего Урала, до сих пор не обнаружен хотя несомненно существовал. Мы имеем возможность судить об этой работе Сергея Сергеевича также на основании его переписки, главным образом на основании писем к нему его жены Анны Ивановны (Архив РАН. Ф. 1650. Ед. хр. 195). Уже в письме А.И. Четвериковой к мужу от 23.VIII. 1930 г. имеется указание на "составле-

ние списка уральских бабочек" и что, по мнению московских энтомологов, познакомившихся со списком Сергея Сергеевича, он обнаружил свыше 60 новых для Свердловска и его окрестностей видов бабочек. Письма 1931 г. содержат также много сведений о находках Сергея Сергеевича на Урале. Так, в письме от 21.IX. 1931 г. Анна Ивановна пишет, что "энтомологи в восторге от бабочек Урала и особенно от нового вида белянки из рода *Leptidia*".

Список бабочек Горьковской области Сергей Сергеевич составил во второй половине 30-х годов на основании собственных сборов и определения коллекций, хранившихся в Зоологическом музее Горьковского университета. Автограф этого списка также до сих пор не найден. Но в личном архиве автора этих строк хранится картотека бабочек Горьковской области, составленная в 50-х годах на основании материалов, которые Сергей Сергеевич любезно предоставил для ознакомления. Эта картотека позволяет восстановить фаунистический список бабочек Горьковской области, составленный С.С. Четвериковым. В список включены 710 видов (булавовусые — 116 видов, пяденицы — 204, совки — 245, крупные разноусые — 143). Предполагается опубликование этого восстановленного списка.

Следует заметить, что до работы С.С. Четверикова списка бабочек, распространенных на территории Нижегородской области, не существовало. Предыдущими исследователями (Яхонтов, Круликовский и др.) ее территория была изучена лишь частично (по отдельным районам). Полный список бабочек Нижегородской области, охватывающий все ее районы, был составлен С.С. Четвериковым впервые, что очень существенно, так как с зоогеографической точки зрения описание и анализ фауны всех частей области очень интересны, поскольку здесь сходятся и взаимодействуют три различные фауны: 1) таежная на севере; 2) фауна широколиственных лесов в центре и на западе и 3) степная — на юго-востоке. Если к этому прибавить поймы могучих рек Оки и Волги, прорезающих область, то становится понятной уникальность фауны бабочек Нижегородской области. Этим можно объяснить неожиданные находки некоторых видов, основной ареал которых лежит достаточно далеко, например нахождение поликсены в районе г. Работки. Это самая северная точка обнаружения вида. То же можно сказать о совке *Pseudophia (Minucia) lunaris* Schiff и некоторых других бабочках. Первоначально предполагалось, что описание и анализ фауны бабочек Горьковской области войдет в состав второго тома книги о фауне Горьковской области. Но этот том так и не был издан: помешала война.

Примечание III.

В конце 40-х годов, находясь на пенсии, Сергей Сергеевич решил подготовить монографию по чешуекрылым Крыма и в связи с этим связался с зоологами Крымского филиала Академии наук и систематически получал от них посылки с уловами бабочек, которых он определял.

Работа была кропотливая и трудная. В письме от 20.IV 1951 г. он писал: "...получил наконец бабочек из Симферополя (от Филиала А.Н.), которых надо было срочно обработать. Правда, бабочек немного, но почти все на вате, а с моими негодными глазами определения ватного материала — задача не легкая. Я уже не могу, как прежде, определять ночниц и пядениц по изнанке, поэтому приходилось многие вещи размачивать и даже расплавлять, а все это, конечно, отнимало столько времени и сил, что ни на что другое их не хватало. Зато в сборах из степной части Крыма и с Керченского полуострова оказалось очень много для меня нового и интересного".

Эта работа увлекла Сергея Сергеевича, и он не только определял присланных из Крыма бабочек, но и пересматривал попутно целые группы чешуекрылых, опираясь и на свою коллекцию.

Хотя завершить всю работу монографией Крымских бабочек С.С. Четверикову не удалось, но он продолжал размышлять над теоретическими проблемами зоогеографии бабочек Крыма. В частности, он обсуждал вопросы происхождения крымской фауны чешуекрылых в переписке со своим другом, большим знатоком зоогеографии Крыма И.И. Пузановым, особенно интересуясь путями проникновения бабочек в Крым из соседних зоогеографических районов в последниково-е время.

Результаты этой большой работы были оформлены в виде списков крымских бабочек. Так, 20.X. 1955 г. в письме Николая Сергеевича Четверикова А.А. Бунделю сообщается, что "на днях он закончил список "дневных" по Крыму и отослал его некоему Коршунову Ю.П., который готовит диссертацию на эту как раз тему.

Дублет списка пойдет в филиал Ак. наук УССР (Симферополь)".

Получив от С.С. Четверикова список "дневных" бабочек Крыма, Ю.П. Коршунов распорядился им наилучшим образом. Он использовал его в своей монографии по булавоусым бабочкам Крыма (36), причем добросовестно указал, какие бабочки были определены Четвериковым включены им в фаунистический список Крымского полуострова. По этим указаниям можно восстановить данный список в части булавоусых. Возможно, удастся восстановить списки бабочек из других групп, использовав материалы, сохранившиеся в ЗИНе.

К большому сожалению, в книге Ю.П. Некрутенко "Булавоусые чешуекрылые Крыма" (37), которая вышла через два десятилетия после работы Ю.П. Коршунова, указания на вклад С.С. Четверикова в изучение бабочек Крыма практически исчезли совсем.

Библиография

I. Труды С.С. Четверикова

1. Руководство к коллекционированию чешуекрылых (Lepidoptera) // Руководство к зоологическим экскурсиям и собиранию зоологических коллекций / Под ред. Г.А. Кожевникова. М., 1902. С. 118–133.
2. Addenda ad faunam Mosquensis [Lepidoptera] // Дневник Зоол. отд-ния импер. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. М., 1902. № 4. С. 13–14.
3. [Lepidoptera] // Тр. студ. кружка исслед. рус. природы Моск. ун-та. 1903. Т. 1. С. 216–222.
4. *Dendrolimus laricis* Tschtv. sp. n., ein neuer shälicher Spinner Ruslands // Soc. Entomol. 1903. Bd. 18, N 12. S. 89–90.
То же на рус. яз.: [56], С. 6–8.
5. *Pyrrhia exprimens* Walker-vexilligern Chr.-aconii Höltzermann в палеоарктической области: (Lepidoptera; Noctuidae) // Рус. энтомол. обозрение. 1903. Т. 3, № 6. С. 384–385.
То же: [56]. С. 5–6.
6. *Lepidoptera palaearctica nova* // Там же. 1904. Т. 4, № 2/3. С. 77–79.
То же на рус. яз.: [57]. С. 9–11.
7. [Lepidoptera]: Отчет экспедиции Рус. геогр. о-ва Канин. полуострова, 1902 // Зап. Рус. геогр. о-ва. 1904. С. 92.
8. *Lepidoptera* Московской губернии: Addenda // Дневник Зоол. отд-ния импер. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1905. Т. 3, № 6. С. 55–57.
9. Волны жизни: (Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.) // Там же. С. 106–111.
То же: Природа. 1980. № 11. С. 95–99; То же: [51]. С. 76–83.
10. Список бабочек с берегов Аральского моря // Изв. Туркест. отд-ния Рус. геогр. о-ва. 1906. Т. 4: Научные результаты Аральской экспедиции. Вып. 6. С. 30–36.
То же: [56]. С. 11–15.
11. *Lepidoptera* Минусинского уезда Западного Саяна и западной части Урянхайской степи / П.П. Сушкин, С.С. Четвериков // Тр. Рус. энтомол. о-ва. 1907. Т. 38.
12. Список *Lepidoptera* // Список растений и животных окрестностей Глубокого озера. 1907. Ч. 2. С. 401–402. (Тр. Ихтиол. отд-ния Рус. о-ва акклиматизации животных и растений; VI).
13. Noch einmal über *Dendrolimus pini* L., *D. segregatus* Butl. und *D. sibiricus* Tschtv., nom. nova (*Laricis* Tschtv.) (Lepidoptera, Lasiocampidae) // Рус. энтомол. обозрение. 1908. Т. 8, № 1. С. 1–7.
То же на рус. яз.: [59]. С. 15–20.
14. Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.) // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1910. Т. 24, N 4. P. 377–509.

- То же: Отдельный оттиск в специально отпечатанной обложке с 2 табл. М.: Типолитограф. т-во Кушнерева, 1911. 132 с.
[Магистерская диссертация С.С. Четверикова].
То же на рус. яз.: [51]. С. 84–169.
15. Чешуекрылые полуострова Ямала, добытые экспедицией Б.М. Житкова в 1908 году // Ежегодник Зоол. музея импер. Акад. наук. 1911. Т. 16. С. 29–36.
То же: [56]. С. 20–25.
 16. Предисловие // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1915. Т. 1. С. III.
 17. Основной фактор эволюции насекомых // Там же. С. 14–24.
То же: 51. С. 227–235. То же на англ. яз.: [23].
 18. Энтомологические экскурсии в окрестностях Старого Крыма летом 1913 г. // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1915. Т. 1. С. 33–36. Автореферат доклада на заседании Московского энтомологического общества 18 апр. 1914 г.
 19. Описание гусеницы *Catocala adultera* Mén. // Там же. С. 64–66.
 20. Бабочки // Календарь русской природы. М., 1916. С. 116–210.
То же: [56]. С. 25–26.
 21. *Macrolepidoptera-Heterocera* [в окрестности Карадагской научной станции] // Тр. Карадаг. науч. станции. 1917. Вып. 1. С. 37–38.
Эта работа С.С. Четверикова включена в статью В. Вучетича "Заметки об энтомологических работах на Карадагской научной станции летом 1915 года" (С. 32–40).
 22. Краткое наставление к собиранию насекомых. М.: Госиздат, 1919. 15 с.
 23. The fundamental factor of insect evolution // Smithsonian Report for 1918. Wash. (D.C.), 1920. Publ. 2566. P. 441–448.
То же на рус. яз.: [17].
 24. Предисловие // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1922. Т. 1, № 1. С. 3–4.
 25. Теоретическая предпосылка генотипического анализа видов в роде *Drosophila* // Тр. 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в Москве 4–10 мая 1925 г. М.: Главнаука, 1927. С. 163–164.
То же: [51]. С. 236.
 26. Сбор и приготовление зоологических коллекций / Н.А. Бобринский, С.С. Четвериков. М.; Л.: Госиздат, 1925. 112 с.
 27. Заметки по систематике ночниц (*Lepidoptera, Noctuidae*) Минусинские края // Ежегодник Минусинского гос. музея им. Н.М. Мартынова. 1925. Т. 3, вып. 1. С. 53–58.
То же: [56]. С. 65–69.
 28. Бабочки // БСЭ. М., 1926. Т. 4. С. 264–275.
2-е изд. см.: [41].
 29. Биометрия // БСЭ. М., 1926. Т. 6. С. 338–344.
То же: [51]. С. 253–258.
 30. Блохи // БСЭ. М., 1927. Т. 6. С. 524–527.
 31. Блошки // Там же. С. 527.
 32. Божьи коровки // Там же. С. 651–652¹.
 33. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. Т. 2, № 1. С. 3–54. Рез.: Вып. 4. С. 237–240.

¹ Вероятно, С.С. Четвериковым написаны и еще несколько мелких энтомологических статей для БСЭ и БМЭ, но они вышли без подписи автора. Здесь указаны только статьи за его подписью.

- Переиздания см.: [45]; То же на фр. яз.: [47]; на англ. яз.: [44].
34. Письмо в редакцию // Известия. 1926. 8 окт.
 35. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы // Труды 3-го Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 14–20 дек. 1927 г. Л., 1928. С. 52–54.
То же: [51]. С. 236–238.
 36. Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen // Verhandl. V intern. Kongr. Vererb. wiss. (Berlin.). Leipzig, 1927. Bd. 2. S. 1499–1500.
То же на рус. яз.: [51]. С. 238–239.
То же: Ztschr. induk. Abstam. und Vererb. 1928. Bd. 46. S. 38–39.
 37. Биометрия // БМЭ. М., 1928. Т. 3. С. 455–456.
 38. Цитология наследственности за последние десять лет: (В помощь учителю средней школы). Горький, 1926. 10 с.
 39. Шелкопряд: (О работе опорного пункта по селекции дубового шелкопряда) // Горьк. коммуна. 1940. 1 апр.
 40. Селекция китайского дубового шелкопряда (*Anteraea pernyi* Guér. Mén.) на моновольгинность // Селекция и акклиматизация дубовых шелкопрядов. М.: Сельхозгиз, 1940. С. 16–22.
То же: [51]. С. 239–246.
 41. Бабочки // БСЭ. 2-е изд. М., 1950. Т. 4. С. 7–15.
Во втором издании БСЭ эта статья Четверикова (см. [28]) была помещена без указания автора. Общий план и содержание статьи остались почти без изменений. Имеются небольшие дополнения и стилистическая правка. Рисунки в тексте остались прежними. Существенно изменены цветные таблицы на вкладных листах.
 42. Новый вид рода *Cucullia* Schrk (Lepidoptera, Noctuidae) из южного Приуралья // Энтомол. обозрение. 1956. Т. 35, № 4. С. 927–928.
То же: [56]. С. 69–70.
 43. Autobiographie // Nova acta Leopold. N.S. 1959. (1960). Bd. 21, N 143. S. 308–318.
 44. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoints of modern genetics / Transl. by M. Barker; Ed. by M. Lerner / Proc. Amer. Philos. Soc. 1961. Vol. 105, N 2. P. 156–195.
Перевод на английский язык работы [33] с примечаниями автора (1958)².
 45. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. вып. 4. С. 33–74.
Переиздание работы [33], дополненное примечаниями автора, сделанными в 1958 г.
То же: Классики советской генетики. Л., 1968. С. 133–170.
 46. О некоторых моментах инбридинга // Из истории биологии. М., 1971. Вып. 3. С. 179–192. Публикация В.Н. Сойфера, см.: [74]. Конспект доклада на научной конференции Горьк. гос. ун-та и о-ва испытателей природы 16 нояб. 1947 г.
 47. Les lois de l'hérédité: Traduction française et avant-propos de Marie Maikoff-Tcheterikoff. Chardonne (Suisse), [1971]. 71 p.
Перевод на французский язык работы [33], сделанный сестрой С.С. Четверикова — Марией Майковой (Швейцария). Это ротационное издание переводчицы тиражом около 100 экз. Перевод выполнен не совсем точно, без примечаний авто-

² Несколько раньше Добржанский опубликовал на английском языке выдержки из этой работы Четверикова в приложении к своей статье. См.: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 15–30.

- ра, сделанных в 1958 г. В кратком предисловии (июль 1971 г.) переводчица допустила домыслы, представляющие в ложном свете судьбу этой работы в СССР.
48. Из воспоминаний // Природа. 1974. № 2. С. 68–69.
 49. [Воспоминания] // Там же. 1980. № 5. С. 50–55; № 11. С. 88–94; № 12. С. 76–85. То же: [51]. С. 41–75.
 50. "О некоторых моментах..." (1926). Гл. V. Экспериментальное исследование геновариаций, скрытых в популяциях (1929). Публикация В.В. Бабкова // Генетика. 1982. Т. 18, № 3. С. 341–348. То же: [51]. С. 219–226.
- Эта работа представляет собой заключительную часть основного труда Четверикова [33], которую он написал в 1929 г., подготавливая издание всего своего труда на английский язык. Издание не было осуществлено, и считалось, что оригинал его на русском языке утрачен. С сохранившегося английского текста был сделан обратный перевод на русский, но позднее был найден первоначальный авторский текст этой главы на русском языке.
51. Проблемы общей биологии и генетики: (Воспоминания, статьи, лекции) / Отв. ред. З.С. Никоро. Новосибирск: Наука, 1983. 273 с. Содержание: Предисловие (М.П. Голубовский). Введение. Центральная проблема генетики популяций (В.В. Бабков). Труды Четверикова: [9, 17, 25, 29, 35, 46, 48, 49, 52, 53, 54, 55]. Литература.
 52. Материалы по анатомии водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.). Перевод на рус. яз. работы [14] в кн. [51]. С. 84–169.
 53. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики: [51]. С. 170–226. Это издание отличается от предыдущих [45] тем, что в статью включена глава V (С. 219–226), ранее опубликованная отдельно [50].
 54. К генетической характеристике популяций в природных условиях: [51]. С. 238–239. Перевод на рус. яз. работы [36].
 55. Отдаленная гибридизация: (План и конспект лекции 1947 г.): [51]. С. 246–253. Публикуется впервые.
 56. Фауна и биология чешуекрылых / Отв. ред. Г.С. Золотаренко, З.С. Никоро. Новосибирск: Наука, 1984. 101 с. Содержание: От редактора (Г.С. Золотаренко). Труды Четверикова [4, 5, 10, 15, 20, 27, 42, 57–59]. Послесловие (Г.С. Золотаренко). Б.Л. Астауров [66]. Литература.
 57. *Dendrolimus laricis* Tshtv. nov. sp. — новый вредный шелкопряд палеарктического региона: [56]. С. 6–8.
 58. Новые палеарктические виды чешуекрылых: [56]. С. 9–11.
 59. Еще раз о *Dendrolimus pini* L., *D. segregatus* Butl., *D. sibiricus* Tshtv., nom. nov. (*Laricis* Tshtv.): [56]. С. 15–20.

II. Цитированная литература

60. Айала Ф.Д., Кайгер Д. Современная генетика. Т. 1–3. М.: Мир, 1987–1988.
61. Артемов Н.М. Сергей Сергеевич Четвериков: Библиогр. указ. Горький, 1987. 23 с.
62. Артемов Н.М., Калинина Т.Е. Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1969) // Горьковский государственный университет: Выдающиеся ученые. Горький: Волго-Вят. кн. изд-во, 1988. С. 150–176.
63. Астауров Б.Л. Две вехи в развитии генетических представлений: К переизданию статьи С.С. Четверикова "О некоторых моментах эволюционного процесса с точ-

- ки зрения современной генетики" (1926) и статьи Н.К. Кольцова "Наследственные молекулы" (1935) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 4. С. 25–32.
64. Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения гальтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1927. Т. 3, вып. 1/2. С. 1–61; Вып. 3/4. С. 199–201.
 65. Астауров Б.Л. Фенотипическая изменчивость гомодинамичных частей в пределах организма // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции... (Ленинград, 10–16 янв. 1929 г.). Л., 1930. Т. 2. С. 155–162.
 66. Астауров Б.Л. Генетика и проблемы индивидуального развития // Онтогенез. 1972. Т. 3, № 6. С. 547–565.
 67. Астауров Б.Л. Жизнь С.С. Четверикова // Природа. 1974. № 2. С. 57–67.
 68. Астауров Б.Л. К истокам моей научной деятельности в области генетики // Историко-биологические исследования. М., 1978. Вып. 6. С. 114–160.
 69. Астауров Б.Л., Рокицкий П.Ф. Николай Константинович Кольцов. М.: Наука, 1975. 168 с.
 70. Бабков В.В. Конференция памяти Четверикова // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 178–179.
 71. Бабков В.В. Перечитывая Четверикова: Полвека эволюционной генетики) // Вопр. философии. 1977. № 1. С. 126–137.
 72. Бабков В.В. Центральная проблема генетики популяций // Четвериков С.С. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск, 1983. С. 20–45.
 73. Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.
 74. Балкашина Е.И. Случай наследственного гомеозиса (геновариация "Aristopedia") у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1928. Т. 4, вып. 2. С. 93–106.
 75. Балкашина Е.И., Беляева В.Н., Головинская К.А., Чефрас Н.Б. Д.Д. Ромашов и его роль в развитии генетики // Из истории биологии. М.; Наука, 1975. Т. 5. С. 76–91.
 76. Балкашина Е.И., Ромашов Д.Д. Генетическое строение популяций *Drosophila*. 1. Генетический анализ звенигородских (Московская обл.) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda: (По материалам Б.Л. Астаурова, Н.К. Беляева и Е.И. Балкашиной) // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 1. С. 81–106.
 77. Беляев Н.К. Экспериментальное исследование изменчивости окраски гусениц *Spilosoma lumbricipeda* Esp (Arctiidae, Lepidoptera) // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. Т. 2, вып. 4. С. 157–219, 249–251.
 78. Беляев Н.К. Температурные опыты с гусеницами группы *Spilosoma* Stph. (Arctiidae) // Там же. 1928. Т. 4, вып. 2. С. 107–130.
 79. Беляев Н.К. Проблемы генетики и селекции тутового шелкопряда: Дис. ... д-ра биол. наук. Тифлис, 1936.
 80. Беляева В.Н. Изменчивость жилкования крыла в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1946. Т. 54, № 7. С. 633–636.
 81. Беляева В.Н., Ромашов Д.Д. Об отборном значении различных изменений жилкования в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Там же. № 8. С. 729–732.
 82. Берг Р.Л. Корреляция между мутабельностью и регуляторной способностью организма и ее эволюционное значение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1945. № 3. С. 367–376.
 83. Берг Р.Л. (а) Зависимость между степенью проявления мутаций в гетерозиготном состоянии и их концентрацией в генотипе естественных популяций *Drosophila melanogaster*: б) Стойкость формообразования в свете генетических проб-

- лем; (в) Вид как эволюирующая система // Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. С. 180—181; 183—184; 185—186.
84. Берг Р.Л., Бриссенден Э.Б., Александрийская В.Т., Галковская К.Ф. Генетический анализ двух природных популяций *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 1. С. 143—158.
 85. Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 423 с.
 86. Гершензон С.М. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 1. С. 85—107.
 87. Гершензон С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.) // Там же. 1946. Т. 7, № 2. С. 97—130.
 88. Голубовский М.Д. Мутационный процесс и нестабильность генов в природных популяциях дрозофил: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1980.
 89. Данилевский Н.Я. Дарвинизм: Критическое исследование. СПб. Т. 1. 1885. Ч. 1. X, 2, 519 с.; Ч. 2. XVI, 530, 148 с.; Т. 2. 1889. 4, 200 с.
 90. Деллаф Т.А. Институт экспериментальной биологии // Онтогенез. 1988. Т. 19, № 1. С. 94—112.
 91. Дубинин Н.П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, вып. 5/6. С. 463—479.
 92. Дубинин Н.П. О некоторых основных проблемах генетики // Биол. журн. 1932. Т. 1, № 1/2. С. 112—146.
 93. Дубинин Н.П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журн. общ. биологии. 1948. Т. 9, № 3. С. 203—244.
 94. Дубинин Н.П. Общая генетика. М.: Наука, 1976. 590 с.
 95. Дубинин Н.П. Вечное движение. М.: Политиздат, 1973. 445 с. В книге имеется много данных о С.С. Четверикове и его работах. Особенно интересны материалы в гл. III, с. 47—53 и в гл. IV, с. 72—77. На с. 291 и 309 приведены отрывки из писем С.С. Четверикова.
 96. Дубинин Н.П., Гептнер М.А. и др. Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 1 // Биол. журн. 1934. Т. 3, № 1. С. 166—206.
 97. Дубинин Н.П., Гептнер М.А., Никоро З.С. и др. Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 2 // Там же. С. 207—216.
 98. Дубинин Н.П., Гептнер М.А., Демидова З.А., Дьячкова Л.И. Генетическая структура популяций и ее динамика в диких населенных *Drosophila melanogaster* // Там же. 1936. Т. 5, № 6. С. 939—976.
 99. Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция. 1. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Там же. 1932. Т. 1, № 5/6. С. 52—95.
 100. Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А., Демидова З.А. Абберативный полиморфизм у *Drosophila fasviata* Meig. (sin.—*melanogaster* Meig.) // Там же. 1937. Т. 6, № 2. С. 311—354.
 101. Дубинин Н.П., Тиянков Г.Г. Структурная изменчивость хромозом в популяциях города и сельской местности // Докл. АН СССР. 1946. Т. 51, № 2. С. 151—154.
 102. Иваницкая А.Ф., Пешков М.А., Сорокина М.И., Берлин Е.А. Петр Иванович Живаго. М.: Наука, 1975. 112 с.
 - 102а. Келлер Б.А. Генетика. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 101 с.
 103. Камшилов М.М. Является ли плейотропия свойством гена? // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 1. С. 113—114.

104. Камшилов М.М. Корреляция и отбор // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 11, № 1. С. 109–121.
105. Кангилем Ж. К истории наук о жизни после Дарвина. М., 1971. 20 с.
106. Касьяненко А.Г. Работы С.С. Четверикова по теории эволюции и современные проблемы микроразволюционных процессов фитопатогенных организмов // Экспериментальная генетика и селекция растений и животных в Таджикистане. Душанбе, 1980. С. 4–6.
107. Кирпичников В.С. Роль наследственной изменчивости в процессе естественного отбора: (Гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 5. С. 775–800.
108. Колмогоров А. Уклонения от формул Харди при частичной изоляции // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3(8), № 3(63). С. 129–132.
109. Кольцов Н.К. Работы Института экспериментальной биологии Наркомздрава к XVII съезду ВКП(б) // Биол. журн. 1934. Т. 3, № 1. С. 217–232.
110. Кольцов Н.К. Организация клетки. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 652 с.
111. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
112. Любищев А.А. О природе наследственных факторов: (Критическое исследование) // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1925. Т. 4, прил. 1. С. 1–142.
113. Малиновский А.А. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида. 1. Плейотропия // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1939. № 4. С. 575–614.
114. Малиновский А.А. Роль хромосомных инверсий в эволюции вида // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 4. С. 565–596.
115. Малиновский А.А. Закономерности наследственности в свете дарвиновского учения об отборе // Успехи соврем. биологии. 1941. Т. 4, № 1. С. 171–176.
116. Малиновский А.А. Физиологические источники корреляции в строении человеческого организма // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 4. С. 235–257.
117. Малиновский А.А. Типы взаимодействия и их значение в организме // Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941–1943 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. С. 292–293.
118. Малиновский А.А. (а) Хромосомные инверсии как фактор накопления эволюционных различий; (б) Учет миграций в экспериментах в природе; (в) Вид как эволюционное целое // Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 283–287.
119. Малиновский А.А. Элементарные корреляции и изменчивость человеческого организма // Тр. Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии. 1948. Т. 2, вып. 1. С. 136–198.
120. Музыка В.И. Развитие исследований по генетике популяций арабидопсиса в Таджикистане в свете идей С.С. Четверикова // Экспериментальная генетика и селекция растений и животных в Таджикистане. Душанбе, 1980. С. 6–7.
121. Никоро З.С. Генетика и эволюция. Горький, 1936. 13 с.
122. Никоро З.С., Павлов Е., Грязнов И. Механизмы половой изоляции в некоторых линиях *Drosophila melanogaster* // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 6. С. 569–585.
123. Никоро З.С., Гусев С.Н. Экспериментальный анализ действия генетико-автоматических процессов // Там же. 1938. Т. 7, № 1. С. 197–203.
124. Никоро З.С., Рогозянова А.И. К вопросу о взаимодействии генетико-автоматических процессов и естественного отбора // Там же. № 3. С. 1139–1144.
125. Ногтева М. Психея // Ленин. смена. Горький, 1970. 19 янв.; Лит. газ. 1973. 9 марта.
126. Оленов Ю.М. О влиянии предшествующей истории вида на его дальнейшее развитие // Докл. АН СССР. 1941. Т. 31, № 2. С. 157–160.

127. Оленов Ю.М. Явление фенотипического параллелизма в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1965. № 2. С. 87–94.
128. Орлов Л.М. Жилкование крыла златоглазки как модель микроэволюционных исследований // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 6. С. 902–913.
129. Парнес В.А. Исаак Григорьевич Бейлин. М.: Наука, 1983. 160 с.
130. Промптов А.Н. Плейотропная геновариация "polymorpha" у *Drosophila funebris* Fabr.: (К вопросу о множественном выражении гена) // Журн. эксперим. биологии. 1929. Т. 5, вып. 3/4. С. 149–181.
131. Промптов А.Н. Ген и признак в онтогенезе // Успехи соврем. биологии. 1935. Т. 3, № 2. С. 145–180.
132. Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы) / Отв. ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский, Л.: Наука, 1983. О Четверикове см.: Гл. 8. С. 138–155 и др.
133. Рапопорт И.А. Феногенетический анализ независимой и зависимой дифференцировки // Тр. Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии. 1948. Т. 2, вып. 1. С. 3–135.
134. Рокицкий П.Ф. Поле действия гена // Журн. эксперим. биологии. 1929. Т. 5, вып. 3/4. С. 182–214.
135. Рокицкий П.Ф. О взаимодействии генов. 1 // Там же. С. 215–226.
136. Рокицкий П.Ф. Ген и признак: (Обзор) // Там же. 1931. Т. 7, вып. 2. С. 172–186.
137. Рокицкий П.Ф. С.С. Четвериков и эволюционная генетика // Природа. 1974. № 2. С. 70–74.
138. Рокицкий П.Ф. С.С. Четвериков и развитие эволюционной генетики // Из истории биологии. М., 1975. Вып. 5. С. 63–75.
139. Рокицкий П.Ф. Четвериков Сергей Сергеевич // БСЭ. 3-е изд. 1978. Т. 29. С. 120.
140. Ромашов Д.Д. Об условиях "равновесия" в популяции // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, вып. 4. С. 442–454.
141. Ромашов Д.Д., Балкашина Е.И. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. // Там же. 1929. Т. 5, вып. 2. С. 102–146; 1930. Т. 6, вып. 3. С. 201–219.
142. Ромашов Д.Д., Беляева В.Н. Об изменчивости жилкования в популяциях комнатной мухи (*Musca domestica* L.) // Докл. АН СССР. 1946. Т. 54, № 9. С. 829–832.
143. Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Анализ популяций лисицы по формуле Гарди // Там же. 1942. Т. 37, № 5/6. С. 220–224.
144. Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Об аберративной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4, № 5. С. 286–312.
145. Рудакова М.М. Предвиденья высокий дар // Ленин. смена. 1987. 20 мая.
146. Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
147. Серебровский А.С. Избранные труды по генетике и селекции кур. М.: Наука, 1976. 404 с.
148. Сидоров Б.Н. К 100-летию со дня рождения С.С. Четверикова // Природа. 1980. № 11. С. 86–87.
149. Сойфер В. Молекулы — свидетели эволюции // Знание — сила. 1966. № 10. С. 8–10.
150. Сойфер В.Н. Неизвестная работа С.С. Четверикова по популяционной генетике // Из истории биологии. М., 1971. Вып. 3. С. 177–192.
151. Тимирязев К.А. Сочинения. Т. 7. М.: Сельхозгиз, 1939.

152. Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. 1. Геновариации *radius incompletus* у *Drosophila funebris*. // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1925. Т. 1, вып. 3/4. С. 92–142.
153. Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирижев Ю.М. Об адапционной полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. Вып. 16. С. 137–146.
154. Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирижев Ю.М. Популяционная генетика и оптимальные процессы // Генетика. 1970. Т. 6, № 10. С. 155–156.
155. Тимофеев-Ресовский Н.В. С.С. Четвериков и популяционная генетика // Доклады МОИП. Общая биология. М., 1978. С. 96–99.
156. Тимофеев-Ресовский Н.В., Глотов Н.В. Сергей Сергеевич Четвериков // Выдающиеся советские генетики: Сб. биограф. очерков. М., 1980. С. 69–76.
157. Усманов П.Д. О жизненном и творческом пути С.С. Четверикова // Экспериментальная генетика и селекция растений и животных в Таджикистане. Душанбе, 1980. С. 3–4.
158. Фельдман Г.Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. 216 с.
159. Холдейн Дж.Б.С. Факторы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. 122 с.
160. Царапкин С.Р. О направленной изменчивости у *Coccinellidae*. 1. Анализ первого периода пигментации // Журн. эксперим. биологии. 1930. Т. 6, вып. 2. С. 139–155.
161. Четвериков Н.С. Статистические исследования. М.: Наука, 1975. 388 с.
162. Четвериков С.И. История возникновения и развития Городищенской суконной фабрики. М., 1918. 21 с.
Эта брошюра написана отцом Сергея Сергеевича Сергеем Ивановичем и содержит сведения о родословной семьи Четвериковых.
163. С.С. Четвериков. // Биологи: Биол. справ. Киев, 1984. С. 690–691.
164. Шварц А. От зари до зари: Две судьбы // Москва. 1968. № 4. С. 181–197.
То же: Во всех зеркалах: Книга поисков. М., 1972. С. 56–72.
165. Шварц А. Две судьбы // Новый журнал. Нью-Йорк, 1975. С. 248–269.
166. Шереметьев А.Ф. Крупнейший советский ученый С.С. Четвериков // Генетика. 1965. № 1. С. 204–205.
167. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: (Теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
168. Эфроимсон В.П. О некоторых проблемах накопления и действия леталей // Биол. журн. 1932. Т. 1, № 3/4. С. 87–102.
169. Эфроимсон В.П. Проблемы генетики, селекции и гибридизации тутового шелкопряда: Дис. ... д-ра биол. наук. Харьков, 1946.
170. Эфроимсон В.П. Эволюционно-генетический анализ вольтинизма у тутового шелкопряда // Наук. Хроніка Харьк. держ. ун-та. Зб. атотацій. 1946. № 3/4. С. 18.
171. Эфроимсон В.П. Введение в медицинскую генетику. М.: Медицина, 1964. 490 с.
172. Adams M.B. The founding of population genetics: Contributions of Chetverikov school, 1924–1934 // J. Hist. Biol. 1968. Vol. 1, N 1. P. 23–29.
173. Adams M.B. Towards a synthesis of population concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935 // Ibid. 1970. Vol. 3, N 1. P. 107–129.
174. Babkoff V. Chetverikov's path to genetical explanation of evolutionary process: Creation of a new field and creation of a new scientific community // Proc. XV Intern. Congr. hist. sci. Edinburgh, 1979. P. 133.
175. Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N.W. Genetic und Evolution-forschung bei Tieren //

- Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: Fischer, 1940. S. 335–429.
176. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N.Y.; L., 1951. 364 p.
 177. Dobzhansky Th. Evolution of genes and genes in evolution: Genetics and twentieth century Darwinism // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 15–30.
 178. Dobzhansky Th. Sergei Sergeevich Tchetverikov, 1880–1959 // Genetics. 1967. Vol. 55, N 1. P. 1–3.
 179. Dobzhansky Th., Sturtevant A.H. Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* // Ibid. 1938. Vol. 23. P. 28–64.
 180. Dubinin N.P., Tiniakov G.G. Seasonal cycles and the concentration of inversions in populations of *Drosophila funebris* // Amer. Natur. 1945. Vol. 79, N 789. P. 570–572.
 181. Dubinin N.P., Tiniakov G.G. Structural chromosome variability in urban and rural populations of *Drosophila funebris* // Ibid. 1946. Vol. 80, N 792. P. 393–396.
 182. Dubinin N.P., Tiniakov G.G. Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris* // Genetics. 1946. Vol. 31, N 6. P. 537–545.
 183. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930. XIV. 272 p.
 184. Gershenson S.M. Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura* Fall. // Amer. Natur. 1934. Vol. 68, N 719. P. 569–571.
 185. Gershenson S.M. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster (*Cricetus cricetus* L.). 1. Distribution of black hamsters in the Ukrainian and Bashkirian Soviet Socialist Republics (USSR). 2. Seasonal and annual changes in the frequency of black hamsters // Genetics. 1945. Vol. 30, N 3. P. 207–251.
 186. Gordon C. The frequency of heterozygosis in free-living populations of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila subobscura* // J. Genet. 1936. Vol. 33, N 1. P. 25–60.
 187. Gordon C., Spurway H., Street P.A.R. An analysis of three wild populations of *Drosophila subobscura* // Ibid. 1939. Vol. 38. P. 37–90.
 188. Haldane J.B.S. The causes of evolution. L.: Longmans, Green, 1932. VII. 234 p.
 189. Hardy G.H. Mendelian proportions in a mixed population // Science. N.S. 1908. Vol. 28. P. 49–50.
 190. Kaneko H., Ohta K. The case of a biologist: The life of S.S. Chetverikov // J. Hum. Sci. Tokyo Keizai Univ. 1928. Vol. 60. P. 1–50.
 191. Lerner M. Introduction to the M. Baker translation of Chetverikov's "On certain features..." // Proc. Amer. Philos. Soc. 1961. Vol. 105, N 2. P. 167–169.
 192. Lerner J.M. Genetic homeostasis. Edinburgh; L.: Oliver and Boyd, 1954.
 193. Mayr E. The recent historiography of genetics // J. Hist. Biol. 1973. Vol. 6, N 2. P. 125–154.
 194. Pearson K. Grammar of science. 2nd ed. L., 1900. XVIII. 548 p. Рус. пер.: Грамматика науки. СПб., 1911.
 195. Pearson K. On a generalized theory of alternative inheritance with special reference to Mendel law // Philos. Trans. Soc. London A. 1904. Vol. 203. P. 53–86.
 196. Provine W.B. The origins of theoretical populations genetics. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1971. XI. 271 p.
 197. Punnett R.C. Mimicry in butterflies. Cambridge: Univ. press, 1915. Vol. 2. 188 p.
 198. Rokizki P.Th. Über die differentielle Wirkung des Gens auf verschiedene Körpergegenden // Ztschr. indukt. Abst.-Vererb.-Lehre. 1936. Bd. 57, H. 1. S. 37–91.
 199. Romaschoff D.D., Balkaschina E.J. Beiträge zur Genetik der *D. funebris* // Ibid. 1931. Bd. 58, H. 1. S. 1–86.

200. *Timofeeff-Ressovsky H.A.* Über phänotypische Manifestierung der polytopen (pleotropen) Genovariation Polyphaen von *Drosophila funebris* // *Naturwissenschaften*. 1931. Jg. 19, H. 37. S. 765–768.
201. *Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W.* Über das phänotypische Manifestieren des Genotyps. 2. Über idio-somatische Variationsgruppen bei *Drosophila funebris* // *W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organismen*. 1926. Bd. 108, H. 1. S. 146–170.
202. *Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W.* Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population // *Ibid.* 1927. Bd. 109, H. 1. S. 70–109.
203. *Timofeeff-Ressovsky N.W.* Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Genmutation vti (venae transversae incompletae) bei *Drosophila funebris* // *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.* F. 6, Biologie. N.F. 1934. Bd. 1, N 6. S. 53–106.
204. *Timofeeff-Ressovsky N.W.* Genetika und Evolution: (Bericht eines Zoologen) // *Ztschr. indukt. Abst.-Vererb.-Lehre*. 1939. Bd. 76. S. 158–219.
205. *Timofeeff-Ressovsky N.W.* Mutations and geographic variation // *The new systematics / The new systematics / Ed. J.S. Huxley. L.: Oxford Univ. press, 1940. P. 73–136.*
206. *Timofeeff-Ressovsky N.W.* Allgemeine Erscheinungen der Genmanifestierung // *Handbuch der Erbbiologie des Menschen*. B.: Springer, 1940. Bd. 1. S. 32–72.
207. *Timofeeff-Ressovsky N.W.* Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. // *Biol. Zbl.* 1940. Bd. 60, H. 3/4. S. 130–137.
208. *Timofeeff-Ressovsky N.W., Timofeeff-Ressovsky H.A.* Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. 1. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über dem Gelände. 2. Aktionsberichte von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. 3. Quantitative Untersuchung an einigen *Drosophila* – Populationen // *Ztschr. indukt. Abst.-Vererb.-Lehre*. 1941. Bd. 79, H. 1/4. S. 28–34, 35–43, 44–49.
209. *Vogt O., Zarapkin S.R.* Über dysnomische Variabilität und ihre nosologische Bedeutung // *J. Psychol. Neurol.* 1929. Bd. 39, H. 4/6. S. 447–454.
210. *Waddington C.H.* The genetic control of wing development in *Drosophila* // *J. Genet.* 1940. Vol. 41, N 1. P. 75–139.
211. *Waddington C.H.* On case of quantitative variation on either side of the wildtype // *Ztschr. indukt. Abst.-Vererb.-Lehre*. 1955. Bd. 87, H. 2. S. 208–228.
212. *Watson D.M.S.* Opening adress: A discussion on the present state of the theory of natural selection // *Proc. Roy. Soc. London B*. 1946. Vol. 121, N 820. P. 43–45.
213. *Wright S.* Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. 1931. Vol. 16. P. 97–159.
214. *Wright S.* The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution // *Proc. VI Intern. Congr. genet.* 1932. Vol. 1. P. 356–366.
215. *Wright S.* Evolution and the genetics populations. Vol. 1–4. Chicago; L.: 1968–1978. 459, 511, 613, 580 pp.
216. *Zarapkin S.R.* Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina* // *Ztschr. indukt. Abst.-Vererb.-Lehre*. 1937. Bd. 73, H. 2. S. 282–331.

Именной указатель

- Адамс М. (Adams M.) 7, 29, 93, 128, 132
Айала Ф.Д. (Ayala F.) 29, 124, 125
Аксёнов 136
Акулин Г.С. 67
Александров В.Я. 58
Алексеев Н.А. 11
Алексеева М.А. 11, 56
Алексеева М.Н. 137
Алтухов Ю.П. 10
Андреева М.Н. 9
Андронов А.А. 64, 136
Анохин 47
Артемов Н.М. 8, 47, 53, 58
Астауров Б.Л. 7, 8, 10, 17, 20, 28, 29,
31–33, 68, 69, 83, 84, 93, 112, 120, 121,
124, 129, 132, 134, 140, 142, 143
Астаурова Н.Б. 10

Бабков В.В. 7, 93, 94, 107, 111, 112, 115,
116–118, 126, 133, 140
Балкашина Е.И. 28, 29, 31, 32, 113, 114,
117, 118, 132
Бейлин И.Г. 38, 39
Беклемишев В.Н. 31
Белов П.Ф. 44, 45, 51, 89
Беляев Д.К. 140
Беляев Н.К. 28, 29, 31, 32, 33, 34, 42, 44,
68, 118, 119, 120, 142
Беляева В.Н. 117
Берг Л.С. 30, 31, 73, 136
Берг Р.Л. 123
Богданов А.П. 14
Богданов Е.А. 136
Болдырев В.Ф. 23
Бондаренко Е.Ф. 8, 42
Бриджес К. (Bridges C.B.) 31, 131
Бродерсен А. 45, 72
Бундель А.А. 10, 59, 62, 67, 69, 74, 83

Вавилов Н.И. 6, 30, 43, 140
Вальх Р.Р. 72
Вернадский В.И. 20
Владимирская Е.М. 8, 46, 53, 54
Воздвиженская (Четверикова) Е.С. 15
Воронцов Е.М. 55
Воскресенский К.П. 14

Вучетич В. 76
Вышинский А.Я. 35

Гайсинович А.Е. 123
Галилей Г. (Galilei G.) 92, 112
Герхнер В.Ю. 67
Гершензон С.М. 35, 46, 112, 122, 124,
129, 134
Глотов Н.В. 28, 29
Гордон С. (Gordon C.) 132
Горький М. 34, 35
Грязнов И.Н. 8, 41–43, 45, 52, 55, 137
Гусев С.Н. 41, 42

Данилевский А.С. 52
Данилевский Н.Я. 69
Дарвин Ч. (Darwin Ch.) 5, 28, 62, 92, 93,
94, 96, 111, 131
Де Фриз Г. (de Fries G.) 94, 95
Дженкин Ф. (Jenkin F.) 93, 94, 96, 99,
112, 127
Добржанский Ф.Г. (Dobzhansky Th.) 7,
29, 93, 111, 126, 128, 131, 132
Дроздов А. 46, 51
Дубинин Н.П. 7, 24, 25, 28, 31, 34, 39, 41,
63, 113, 114, 116, 124, 125, 133, 134, 140
Дуров В.Г. 72
Дьяконов А.М. 59

Жданов Д.А. 37, 38, 47
Жданова И.В. 8, 37, 38
Железнов В.Я. 15
Живаго П.И. 23, 26, 32, 42, 43
Житков Б.М. 68, 71, 73

Загуляев А.К. 69
Захаров И.А. 10
Зейтц А. (Seitz A.) 66
Зелинский Н.Д. 20
Зограф Н.Ю. 16
Золотарев М.М. 72, 87
Золотаренко Г.С. 71
Зыков В.П. 14, 65

Ибсен Г. (Ibsen H.) 139
Иванов П.М. 14, 19

- Ильина Е.Д. 114, 115
 Иогансен В.Л. (Johansen W.) 105
 Ишмиев А.М. 90
- Каблуков И.А. 14
 Кайгер Д. (Kiger J.A.) 29, 124, 125
 Калинина Т.Е. 58
 Каммерер П. (Kammerer P.) 32
 Камшилов М.М. 123
 Кангилем Ж. 92, 111
 Канеко Х. (Kaneko H.) 93, 128, 132
 Карпеченко Г.Д. 30
 Карпов В.В. 39
 Кассо Л.А. 20, 27
 Квочкин П.М. 67
 Келлер Б.А. 33
 Кирпичников В.С. 114, 124
 Киселева Е.В. 10, 59
 Клиберн Ван (Klibern van) 57
 Ковалева Т.И. 10
 Кожевников Г.А. 16, 23, 114
 Колмогоров А.Н. 19–21, 23
 Кольцов Н.К. 19, 25–27, 31, 32, 39, 47, 94, 95, 113, 114, 117, 118
 Королев С.И. 34, 35, 39, 43
 Корренс К. (Korrens C.) 94
 Костылев В. 41
 Красинский Н.П. 47, 48, 138
 Крылова В.А. 8, 85, 90, 137
 Кузин С.Г. 23, 24
 Кузнецов Н.И. 67
 Кулагин Н.М. 23
 Кулакова Л.Ф. 141
 Кэстл В. (Castl W.) 105
- Лазарев П.П. 27
 Лебедев П.Н. 20
 Левитан И.И. 13
 Левонтин Р. 29, 132
 Лернер М. (Lerner J.M.) 132
 Линде А.Л. 72
 Лонгфелло Г.У. (Longfellow H.W.) 139
 Львов В.Н. 19
 Лысенко Т.Д. 53, 91, 123
- Майков А.И. 24, 141
 Майр Э. (Mayer E.) 29, 132
 Малиновский А.А. 48, 114, 116
 Маньковский Л.А. 40, 41
 Маркс К. 15
 Марциновский Е.И. 27
- Мацкевич 68
 Медынский В.К. 67
 Мелешина К.В. 90
 Мёллер Г. (Müller H.J.) 31, 97, 108
 Мельниченко А.Н. 91
 Мендель Г. (Mendel G.) 94, 95, 96, 111, 119
 Мензбир М.А. 16, 19, 20, 21, 47, 49, 95
 Миллер В.Э. 23
 Мирюта Ю.П. 43, 45
 Морган Т.Г. (Morgan T.G.) 31, 95, 104, 105
 Мороховец Л.З. 20
 Мотрий Т.А. 8
- Надсон Г.А. 44
 Наумов А.Т. 67
 Неживов И.Е. 67
 Некрасов А.Д. 40, 41, 47, 48, 57, 114, 138
 Никоро З.С. 7, 8, 37, 40–43, 45, 46, 51, 52, 54, 89, 117, 135, 136, 140
 Ногтева М.В. 55
 Нортон Г. (Norton H.T.J.) 103, 104
 Ньютон И. (Newton I.) 111
- Оленов Ю.М. 6, 123
 Орбели Л.А. 6
 Орлов Е.В. 123
 Ота К. (Ohta K.) 93, 128, 132
- Павлов Е. 41, 42
 Пархоменко (Четверикова) Е.Я. 15
 Пашин Г.А. 23, 76
 Пённет Р.С. (Punnett R.C.) 103
 Пирсон К. (Perarson K.) 99, 100
 Писарев В.Е. 30
 Попов В.В. 47, 48
 Привалов Л.А. 54
 Промптов А.Н. 28, 31, 113, 114, 120
 Просяниченко 15
 Протасова Г.Т. 8
 Проувен У.Б. (Provine W.B.) 29
 Прохоров 68
 Пузанов И.И. 30, 40, 41, 46, 47, 48, 54, 57, 135, 136, 138
- Разенков И.П. 6
 Райт С. (Wright S.) 29, 92, 115, 124, 126, 127, 128, 132, 133
 Рапопорт И.А. 124
 Роднянская Т. 67

Родненский Н.И. 67
Рокицкий П.Ф. 7, 8, 28, 31, 93, 112, 117,
118, 129, 132, 134, 140
Ромашов Д.Д. 28, 32, 42, 113, 115, 116,
117, 125, 133
Роскин Г.И. 26
Рудакова М.М. 44, 47, 58, 138
Рябов М.А. 59, 67

Савенков А.И. 10
Садовников М.П. 23
Самгина А.Д. 11
Сахаров В.В. 32
Северцов А.Н. 19, 114
Семашко Н.А. 35
Серебровский А.С. 23, 30, 31, 32, 35, 113
Сидоров Б.Н. 28, 141
Скадовский С.Н. 26
Смирнова В.Д. 8, 46, 51, 52, 85, 90
Сойфер В.Н. 57, 58, 139, 140
Солин Н.Н. 58
Станиславский (Алексеев) К.С. 11
Станков С.С. 41, 47, 48, 57
Станкова Т.С. 58
Станчинский В.В. 55
Стёртевант А. (Stürtevant А.Н.) 132
Струнников В.А. 124
Суворов П.А. 8, 48, 50, 58
Сушкин П.П. 16—18, 19, 21, 67, 68, 70, 73
Сушкина (Четверикова) А.И. 17, 21, 56
Сушкина А.П. 10, 21, 33, 68, 69, 142, 143

Тамм И.Е. 124
Терентьев П.В. 134
Тимирязев К.А. 16, 20, 96
Тимофеева-Ресовская Е.А. 28, 105, 113,
120, 121, 128, 129
Тимофеев-Ресовский Н.В. 7, 26, 28,
30—32, 59, 63, 77, 83, 93, 105, 113, 118,
120, 121, 122, 128, 129, 130, 131, 134,
140
Тиняков Г.Г. 116
Тринклер О.К. 8, 54, 144
Тринклер Ю.Г. 8, 54, 144

Уваров Б. 80
Уоддингтон К. (Waddington С.Н.) 118,
132

Уоллес Б. (Wallace В.) 132

Фабри И.А. 23
Федоровская З.Д. 8, 37—39
Фельдман Г.Э. 127
Ферри Л.В. 28
Филатов Д.П. 26
Филиппов Г.С. 44
Филипченко Ю.А. 122, 128
Фишер Р. (Fisher R.A.) 29, 52, 92, 124,
126, 127, 128, 131, 132
Флэсс В.Э. 41, 42, 51, 54, 88
Фогт О. (Vogt O.) 113, 131
Фридолин В.Ю. 74
Фризен Г.Г. 28, 40, 114
Фролова С.Л. 26, 32

Хаксли 133
Харди Г. (Hardy G.H.) 99, 100, 111
Холдейн Дж. В.С. (Haldan J.B.S.) 29, 92,
124, 125, 126, 127, 128, 132

Парапкин С.Р. 28, 113, 119, 120, 128,
130, 131
Цветяев А.В. 59, 67

Чермак Е. (Tschermak E.) 94
Черневский А.Н. 47, 48
Четвериков И.С. 13, 24
Четвериков Н.С. 13, 15, 24, 55, 57, 60,
64, 138, 141
Четвериков С.И. 11, 12, 13, 14, 24
Четверикова (Алексеева) М.А. 11, 12,
24, 56
Четверикова М.С. 13, 24
Четверикова — см. Сушкина А.И.
Чугунов С.М. 67

Шаскольский Д.В. 10, 28, 43, 124
Шварц А.Л. 7, 52, 140
Шелюшко Л.А. 67, 71
Шереметьев А.Ф. 7, 55, 90
Шеронин М.А. 50
Шмальгаузен И.И. 63, 117
Шмелев А.Д. 39

Эйдельман Ф.С. 9
Эфроимсон В.П. 28, 46, 123, 124, 134

Оглавление

Предисловие	5
Глава 1. Жизненный путь	11
Глава 2. Лепидоптерологические труды	65
Глава 3. Вклад Четверикова в развитие генетики и те- ории эволюции	92
Заключение	134
Основные даты жизни и деятельности	142
Список рукописей-воспоминаний о С.С. Четверикове	143
Дополнительные примечания	144
Библиография	147
I. Труды С.С. Четверикова	147
II. Цитированная литература	150
Именной указатель	158

Научное издание

Артемов Николай Михайлович, Калинин Тамара Евгеньевна
Сергей Сергеевич Четвериков
1880–1959

Утверждено к печати Редколлегией серии
"Научно-биографическая литература"
Российской академии наук

Редактор издательства **И.С. Левитина**. Художественный редактор **И.Ю. Нестерова**
Технический редактор **Н.М. Бурова**. Корректоры **Н.Л. Голубцова, Т.И. Шеповалова**

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ЛР № 020297 от 27.11.91 г.

ИБ № 978

Подписано к печати 08.12.93. Формат 60×84 1/16. Гарнитура Пресс-Роман
Печать офсетная. Усл.печ.л. 9,3. Усл.кр.-отт. 9,6. Уч.-изд.л. 11,1
Тираж 600 экз. Тип. зак. 497.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90
Санкт-Петербургская типография № 1 ВО "Наука"
199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12



Н.М.Артемов Т.Е.Калинина

**Сергей Сергеевич
ЧЕТВЕРИКОВ**

400P.