

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-21

## Обзор

## Менделизм как этап развития биологии

А.И. Ермолаев  

**Аннотация.** Переоткрытие законов Менделя в 1900 г. ознаменовало собой начало «эпохи менделизма» в биологии. Существенным моментом было переключение интересов исследователей с вопросов физиологических механизмов развития наследуемых признаков в онтогенезе на вопросы фиксации конкретных генов, их структуры и локализации в хромосомах. Призошедшая в результате этого чрезвычайно быстрая эволюция знаний в области наследственности и изменчивости вызвала появление в середине XX в. молекулярной биологии для исследования биохимии матричных процессов. И лишь после этого наука вернулась к изучению физиологических механизмов генетики развития. В статье рассмотрена роль Г. Менделя и выявленных им законов наследственности в истории биологии XX столетия.

**Ключевые слова:** Грегор Мендель; Карл Корренс; Гуго де Фриз; Эрих Чермак; история генетики

**Для цитирования:** Ермолаев А.И. Менделизм как этап развития биологии. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(4):145-153. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-21

**Финансирование.** По плановой теме Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН.

**Благодарности.** Благодарю академика Н.П. Гончарова и уважаемых рецензентов за внимательное прочтение статьи и советы по ее улучшению.

## Review

## Mendelism as a stage in the development of biology

A.I. Ermolaev  

**Abstract.** The rediscovery of Mendel's laws in 1900 marked the beginning of the "age of Mendelism" in biology. A significant moment was the shift of researchers' interests from the physiological mechanisms of the development of inherited traits in ontogenesis to the fixation of specific genes, their structure and localization in chromosomes. The resulting extremely rapid evolution of knowledge in the field of heredity and variability led to the emergence of "molecular biology" in the middle of the 20th century to study the biochemistry of matrix processes. And only after that, science returned to studying the physiological mechanisms of developmental genetics. The article examines the role of Mendel and the laws of heredity revealed by him in the history of biology of the 20th century.

**Key words:** Gregor Mendel; Carl Correns; Hugo de Vries; Erich von Tschermak-Seysenegg; history of genetics

**For citation:** Ermolaev A.I. Mendelism as a stage in the development of biology. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Letters to Vavilov J Genet Breed*. 2025;11(4):145-153. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-21 (in Russian)

**Funding.** This work was supported by the S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology RAS.

**Acknowledgements.** I am grateful to Professor N.P. Goncharov and the respected reviewers for careful attention to the article and valuable advice.

## Введение

Науки редко имеют строгую дату рождения. Например, мы можем назвать дату появления термина «биология», – его в 1802 г. ввели в обиход одновременно Жан-Батист Ламарк и Готфрид Рейнхольд Тревиранус, – но никто не может точно сказать, когда биология родилась как наука. Генетика – явное исключение, все знают, что она возникла в 1900 г. в результате переоткрытия законов Менделя. Самого Грегора Менделя к тому времени уже полтора десятка лет не было в живых. 125-летие этой даты – хороший повод поговорить об истории генетики.

Для этого нам придется вспомнить несколько хрестоматийных моментов: каков был взгляд на наследственность

«до Менделя»; что нового привнесло в это понятие учение Менделя; как жизнь самого Менделя отразилась на его взглядах; почему именно переоткрытие «законов Менделя» произвело огромное впечатление на современников.

## Взгляды на наследственность в XVIII–XIX веках

Главным конфликтом во взглядах на наследственность в XVIII–XIX вв. было противостояние двух теорий – эпигенеза и преформации. Преформисты утверждали, что все свойства организма определены еще до его рождения и уже в половых клетках организма наличествует либо полностью сформированный зародыш, либо его отдельные части. Опponentом теории преформации считалась концепция эпи-

генеза, согласно которой все части зародыша возникают «заново» из бесструктурной материи и до этого не существуют. Основными доказательствами для эпигенетиков XVIII в., как и для Аристотеля еще в IV в. до н. э., служили эмбриологические наблюдения за развитием цыпленка из яйца, а почти неразрешимой проблемой было описание той силы, которая, в конце концов, делает зародыши похожими на родителей. Некоторые при этом были вынуждены вставать на позиции откровенного витализма и предполагать постоянную «направляющую руку» высшей силы нематериального характера.

Впрочем, к середине XIX в. было ясно, что ни эпигенез, ни преформизм не могут объяснить опытных данных и должны быть отброшены или как минимум модернизированы. Уже Карл Линней (1707–1778) в своем сочинении «Розыскание о различном поле произрастаний» (1760, см. русский перевод: Линней, 1795) указывает на соединение в гибриде двух элементов: мужского и женского, демонстрируя несостоятельность точки зрения как овистов, искавших «зародыш» в женском яйце, так и анималькулистов, усматривающих его в сперматозоиде. Однако он, к сожалению, пришел к неверному выводу о резком разграничении зоны этих элементов в развитии. Он полагал, что у всех организмов внутренние части и органы наследуются от матери, а наружные – от отца.

Множество скрещиваний проделал адъюнкт (впоследствии почетный член) Санкт-Петербургской академии наук Йозеф Готлиб Кёльрейтер (1733–1806). Про полученные им гибриды между двумя видами табака (*Nicotiana glauca* L. × *Nicotiana rustica* L.) он писал: «Я с большим удовольствием обнаружил, что они не только в ветвлении, в положении и окраске цветов находятся как раз посередине между обоими естественными видами, но и особенно во всех частях цветка, исключая лишь пыльник, обнаруживают почти геометрическую пропорцию сравнительно с таковыми обоих естественных. Это обстоятельство совершенно оправдывает древнее аристотелево учение о зарождении посредством двоякого рода семян и, наоборот, полностью противоречит учению о семенных зверьках или о принимаемых изначально в яичниках животных и растений и при посредстве мужского семени оживляемых эмбрионов и зародышей» (Кёльрейтер, 1940, с. 84).

Огромное значение придавал проблеме наследственности Чарльз Дарвин (1809–1882). В посвященной вопросу наследственности работе «Пангенезис» он писал о поразительном сходстве любых гибридов «относительно сходства с обоими родителями, стремления к возврату, изменчивости и поглощения повторными скрещиваниями с любой из родительских форм» (Дарвин, 2015, с. 112), что, естественно, противоречило как постулатам преформизма, так и установкам эпигенеза. Он предположил, что все органы производят «воспроизводительные геммулы», которые переносятся током крови, собираются в половых клетках и передают свои признаки следующему поколению.

Одна из наиболее разработанных теорий наследственности принадлежала оппоненту Менделя Карлу-Вильгельму Нэгели (1817–1891), который пытался объяснить явления прогресса в органическом мире физиологическими изменениями клеточной плазмы. Ту ее часть, которая от-

ветственна за перенос наследственных свойств, он назвал идиоплазмой, а часть, имеющую значение питательного запаса, – стереоплазмой. Существенным в гипотезе Нэгели было допущение наследования приобретенных свойств, обусловленное изменчивостью идиоплазмы под влиянием внешней среды и «внутреннего побуждения».

Иных взглядов придерживался лидер дарвинистов конца XIX в. Август Вейсман (1834–1914). Согласно взглядам последнего, ядерное вещество половых клеток («зародышевая плазма»), являющееся носителем наследственных свойств, передается из одного поколения в другое без каких бы то ни было изменений и от факторов внешней среды никак не зависит. В отличие от идиоплазмы Нэгели зародышевая плазма Вейсмана есть идиоплазма только половых клеток, а идиоплазма прочих клеток организма в процессе онтогенеза подвергается значительному упрощению.

Сходство между взглядами выше перечисленных биологов состояло в том, что все они искали физиологический механизм, который мог бы объяснить передачу свойств организма своему потомству. Образно это выразил казанский, а затем петербургский профессор зоологии Н.П. Вагнер<sup>1</sup>. В 1871 г. он опубликовал научно-популярную статью «Куда идет биология?» в журнале «Вестник Европы», посвятив ее вопросу, как изменилось содержание биологической науки после появления эволюционной теории Дарвина. Один из жизненных законов он иллюстрирует следующими словами: «Каждый организм в течение всей своей жизни не может ни значительно увеличить массы тела, ни изменить его молекулярного строения. [...] Как бы мы ни кормили какое-нибудь рабочее животное – мы не можем увеличить его мышечную массу далее того предела, который ему положен от рождения в силу наследственности» (Вагнер, 1871, с. 732). Для Вагнера несомненно, что «здесь мы прямо встречаемся с той силой, которую мы можем назвать силой организующей, пластической, силой физиологической, силой наследственности [...]». В сущности, эта сила до сих пор представляется совершенно загадочной, а поэтому и проявления ее для нас еще темны и не могут быть поставлены в категорию верно разграниченных» (Там же, с. 732). К последнему предложению в статье имеется сноска: «Для объяснения силы наследственности были предложены разные теории, но и последняя из них – теория Пангенезиса, принадлежащая Дарвину и наиболее удовлетворяющая требованиям физиологии, едва ли справедлива» (Там же, с. 732).

Вот от этого «физиологического подхода» решительно отказался Г. Мендель, заменив его аналитическим методом, из которого выросло то, что мы называем «генетическим анализом».

## Новации Грегора Менделя

Своим успехом в исследованиях Г. Мендель обязан трем вещам: во-первых, он стал изучать единичные признаки, а не их комплексы; во-вторых, провел строгий количественный учет потомств; в-третьих, имел рабочую гипотезу, которая и подтвердилась при проверке (Гайсинович, 1935, 1988; Голубовский, 2000; Shwartz, 2008; Инге-Вечтомов, 2015; и др.). Впрочем, и до него некоторые исследователи пробовали

<sup>1</sup> О Николае Петровиче Вагнере см.: (Фокин, 2024).

подходить «количественно» к вопросу наследственности. Так, один из предшественников Менделя Кёльрейтер рассуждал следующим образом: «Пусть *A* является женским, а *B* – мужским семенем определенного естественного растения; и *a* – женским, *b* – мужским семенем некоторого другого растения из вида, близкого первому, и обоего рода семенные вещества в общем равны по действию. Теперь предположим, что при оплодотворении в первом случае взято от *A* – 10, а от *b* – 9 частей, а во втором, обратном, – 9 *a* и 10 частей *B*; тогда сумма обоюдных частей в обоих случаях равна 19 [...], в первом женское семя *A* имеет перевес над мужским *b*, во втором – мужское семя *B* – над женским *a*» (Кёльрейтер, 1940, с. 191). Как видим, наследственность представлялась чем-то вроде жидкости: сколько отлил потомству в гамету, столько ему и попало. Ведь во времена господства представлений о «сливной наследственности» последнюю напрямую связывали с различными жидкостями организма, например с кровью, что до сих пор сохраняется в словесных формулах «кровное родство», «голубая кровь» и т. д. Наследование из поколения в поколение виделось как смешивание определенных количеств этой крови наподобие необратимых химических реакций, а вовсе не как комбинаторика отдельных генов. Идеи Менделя, таким образом, опрокидывали все устои, поскольку «сливную наследственность» он смело заменил «дискретной».

Г. Мендель не использовал термин «гены», он называл их «факторами». И его абсолютно не интересовал физиологический путь, который проходит «фактор», чтобы реализоваться в признак. Он пожертвовал рассуждениями на этот счет, чтобы внимательно изучить, как ведет себя фактор при скрещивании. Кроме того, он интуитивно понял, что все организмы одного вида должны иметь одинаковое количество наследственного вещества, а значит, каждый из них должен получить все «факторы» от обоих родителей в равном соотношении. Простейшим предположением было, что при слиянии гамет<sup>2</sup> возникает всегда диплоидный набор факторов. Если факторы в паре разнятся, то «доминантный» маскирует собой присутствие «рецессивного». При гаметообразовании же каждая гамета получает полный гаплоидный набор, и каждый фактор в ней снова присутствует в своей первоначальной «чистоте», не будучи смешан со своим «партнером».

Говоря словами Менделя, «экспериментальным путем подтвердилось предположение, что гибриды гороха образуют зародышевые и пыльцевые клетки, которые по своим свойствам и в равных количествах соответствуют всем константным формам, получающимся из комбинаций, соединенных при оплодотворении признаков» (Мендель, 1965, с. 31). Все «законы Менделя» (он сам, кстати, ни разу не назвал сформулированные им положения «законами») являются простыми следствиями этого «правила чистоты гамет»: «какой из двух видов пыльцы соединится с каждой отдельной зачатковой клеткой, вполне предоставлено случаю. По теории вероятности в среднем каждая форма пыльцы *A* и *a* соединяются одинаковое число раз с каждой формой зачатковой клетки *A* и *a* [...]» (Там же, с. 32). Считается, что современники не поняли Менделя, потому что биологам XIX в.

был чужд математический подход. Возможно, дело не только в этом. Им в первую очередь пришлось бы отказаться от идеи «сливной наследственности», а также распрощаться с надеждой на раскрытие физиологического пути формирования признака, поскольку менделевский анализ игнорировал этот вопрос.

### Жизненный путь Менделя

Иоганн Мендель (Грегором он станет позже) родился 20 июля 1822 г. в семье садовника Антона Менделя в Моравии, одной из провинций Австрийской империи (нем. Kaiserthum Österreich). В гимназии он был первым учеником, и учителя прочили ему успех. Нужно было продолжать учебу в университете, но в 1838 г. в результате несчастного случая его отец потерял трудоспособность и вынужден был продать дом и большую часть своего земельного надела. Семья попала в тяжелое материальное положение, и Иоганну пришлось самому о себе заботиться.

Вместо университета он поступил в «Философские классы» в Ольмюце (ныне чешский город Оломоуц). В этих «классах» он, по свидетельству профессора физики Фридриха Франца, почти всегда в списке учеников стоял первым, однако никаких перспектив у него не было. Чтобы прокормить себя, Иоганн Мендель стал послушником монастыря св. Фомы в Брюнне (ныне Брно). 9 октября 1843 г. он прошел пострижение в монахи и принял имя Грегор. «Благодаря этому шагу его материальное положение совершенно изменилось. Со столь необходимым для всех занятий благотворным благополучием физического существования вернулись к пишущему эти строки мужество и силы, и он принялся изучать с большим удовольствием и любовью установленные для испытательного года классические предметы. В свободные часы он возился с отданным в его распоряжение небольшим монастырским ботанико-минералогическим собранием. Его пристрастие к естествознанию становилось тем большим, чем большие возможности он получал с ним знакомиться» (автобиография Менделя, цит. по: Мендель, 1965, с. 120).

Карьера приходского священника Менделя не прельщала. В 1849 г. он получил назначение в качестве учителя в только что открывшуюся гимназию в Цнайме (ныне Южноморавский край Чехии), где должен был преподавать математику и литературу. Но из-за отсутствия диплома он получал только шестьдесят процентов от жалования дипломированного преподавателя. В 1850 г. он пытался сдать в столичном Венском университете экзамен на право преподавать физику и естественную историю, но не сумел этого сделать. В 1856 г. он вновь поехал сдавать экзамены на звание учителя (профессора), но, заболев, прервал сдачу экзаменов.

То, что мы знаем о Менделе, позволяет предположить, что по натуре он был типичным ученым-экспериментатором, и, скорее всего, в первую очередь его интересовала физика. Однако ставить физические опыты монаху было не вполне прилично. Более того, не приветствовалось и разведение животных. Известно, что Мендель некоторое время разводил мышей и занимался их скрещиванием (Гайсинович, 1935, с. 100; Инге-Вечтомов, 2015, с. 51). Но церковное

<sup>2</sup> Термин «гаметы» также не употреблялся Менделем. Он называл их половыми клетками.

начальство не одобрило эти эксперименты, и их пришлось оставить. Почтенным занятием для монаха была разве что работа в саду, поэтому Мендель оказался ответственным за участок земли размерами 7 на 35 метров под окнами трапезной, куда он поначалу пересаживал дикие растения, пытаясь изменить их культивированием.

С 1856 по 1863 г. он производил на этом участке ставшие впоследствии знаменитыми опыты по скрещиванию гороха и анализу гибридов. Результаты представлены им в докладе «Опыты над растительными гибридами», который занял два заседания Брюннского общества естествоиспытателей (8 февраля и 8 марта 1865 г.). Через год вышел том трудов общества с его статьей (Mendel, 1866) и был разослан в 120 библиотек научных обществ и университетов Вены, Мюнхена, Лондона, Парижа и Санкт-Петербурга. Сорок отписок своей работы Мендель подарил друзьям и разослал коллегам-естествоиспытателям (подробнее см.: Гайсинович, 1935, 1988; Геращенко и др., 2023).

Единственный ответ пришел от известного ботаника Карла-Вильгельма Нэгели. Однако логика проделанных Менделем экспериментов была ему чужда: он не принял ее и посоветовал перейти к гибридизации рода ястребинок (*Hieracium* L.), систематикой которого был тогда занят. Мендель занялся ястребинками и при скрещивании их получил результаты прямо противоположные опытам на горохе: расщепление в  $F_1$  гибридов и отсутствие расщепления во втором поколении. В то время еще не было известно об апомиксисе, а именно таким образом размножаются ястребинки.

В 1868 г. Менделя избрали настоятелем монастыря св. Фомы, так что он сделал успешную церковную карьеру. При этом он продолжал заниматься метеорологией, вопросами пчеловодства, выводил новые сорта цветов и был отличным шахматистом. К работе над изучением наследственности Мендель больше не вернулся. Его смерть наступила 6 января 1884 г.

### Переоткрытие законов Менделя

В 1900 г. установленные Г. Менделем закономерности были переоткрыты одновременно тремя учеными: Гуго де Фризом (1848–1935) в Голландии, Карлом Корренсом (1864–1933) в Германии и Эрихом Чермаком<sup>3</sup> (1871–1962) в Австрии. Именно 1900 г. принято считать годом рождения генетики. Это один из очень ярких примеров трудности восприятия открытия, опередившего свое время. Историю же с переоткрытием законов Менделя можно рассматривать как демонстрацию того, что, когда развитие науки потребует какого-либо открытия, оно обязательно будет сделано.

История переоткрытия законов Менделя в некотором роде удивительна и даже немного скандальна. Все трое ученых производили свои эксперименты, ничего не зная об опытах Менделя. Лишь начав готовить свои результаты к публикации, все трое познакомились со статьей Менделя, опубликованной за 34 года до этого (Mendel, 1866). Первым результаты обнародовал Гуго де Фриз. Обстоятельную статью, озаглавленную «Закон расщепления гибридов», он послал в «Немецкий ботанический журнал». Она вышла в конце апреля 1900 г. (de Vries, 1900b). В статье говорилось:

*«Оба эти закона в главнейших своих положениях уже задолго до этого были установлены Менделем для одного специального случая (горохи). Однако они были забыты и не оценены. Эти законы, как показывают мои опыты, имеют общее значение для настоящих гибридов»* (цит. по: Барабанчиков, Ермолаев, 1988, с. 58). Но данную публикацию опередило его же краткое сообщение в «Докладах Парижской академии наук» (de Vries, 1900a), в котором де Фриз вообще не упоминает предшественника.

Краткое сообщение де Фриза попало на глаза известному немецкому ботанику Карлу Корренсу, который учился у Нэгели, но ни разу не слышал от своего учителя об опытах Менделя. К. Корренс, по-видимому, закончил свои опыты раньше де Фриза, но с публикацией не торопился, обнаружив, что Мендель его сильно опередил<sup>4</sup>. Возмущенный тем, что де Фриз приписал себе сделанное Менделем открытие, он пишет статью, в самом названии которой подчеркивает приоритет первооткрывателя: «Закон Г. Менделя о поведении потомства у расовых гибридов». Эту статью он отправляет в тот же «Немецкий ботанический журнал» (Correns, 1900a).

Молодой австрийский ботаник Эрих Чермак, который проводил скрещивания гороха в ходе выполнения диссертационной работы, узнав о сообщении де Фриза, также начинает торопиться с публикацией результатов и отправляет статью все в тот же «Немецкий ботанический журнал»<sup>5</sup>. Она вышла в июне (Tschermak-Seysenegg, 1900a). Таким образом, в трех следовавших друг за другом номерах журнала выходят три статьи с описанием одного и того же открытия. Одну статью можно было бы и не заметить – три сразу произвели на современников неизгладимое впечатление<sup>6</sup>. И многочисленная армия биологов дружно бросилась осваивать новую методологию.

### Этапы развития генетики

Классический этап развития генетики длился с 1900 г. до 1940-х гг. Его главными задачами были исследование менделевских закономерностей, их всеобщности и(или) своеобразие у разных биологических объектов, взаимодействия генов между собой и их совместного влияния на фенотипические признаки. Позже к ним добавились задачи картирования генов и подтверждения хромосомной теории Томаса Моргана. Основными методами были гибридологический и цитологический. Ген считался неделимой единицей, вопрос о его внутренней структуре либо не ставился, либо решался путем спекулятивных рассуждений.

Весь классический период генетики прошел «под знаком Менделя». Новую науку продолжали называть «менделизмом» еще долгие годы после того, как У. Бэтсон в 1906 г. предложил термин «генетика». Именно подход Менделя стал определяющим для генетики первой трети XX в. и поставил во главу угла гибридологический метод и изучение

<sup>4</sup> Упоминание имени Менделя впервые встречается у Корренса уже в 1899 г. (Correns, 1899).

<sup>5</sup> В историко-биологической литературе обсуждается также вклад его брата Армина Чермака в историю переоткрытия, см.: (Simunek et al., 2012, 2017).

<sup>6</sup> Более подробно Э. Чермак изложил свои результаты в двух других статьях (Tschermak-Seysenegg, 1900b, c). Впрочем, и другие переоткрыватели продолжали пропагандировать открытие (Correns, 1900b), всего у них в 1900 г. вышло восемь статей (Геращенко и др., 2023).

<sup>3</sup> Полное имя – Эрих фон Чермак-Сейсенегг.



комбинации генов при скрещивании, резко ограничив значение всех остальных подходов и методов в решении генетических проблем<sup>7</sup>.

К примеру, рецензия на публикацию в 1911 г. трех книг по генетике, написанных соответственно Рихардом Гольдшмидтом, Валентином Геккером и Эрвином Бауром, приоткрывает кипение страстей и идеологических противоречий, бушевавших в научном мире тех лет относительно генетики и ее методологии: *«Почти одновременно вышли эти три книги, посвященные вопросу о наследственности. Если сравнить эти сочинения с теми, которые появлялись лет 10 назад, то разница существенна и громадна. Вместо нескончаемых споров о преформизме и эпигенезе, вместо тонко выстроенных гипотез о носителях наследственности, мы благодаря целому ряду микроскопических исследований, наконец, способны в некоторых случаях демонстрировать этих т. н. “носителей”. С другой стороны, вновь открытый закон Менделя о скрещиваниях и разработка его выясняет условия и численность случаев передачи по наследству какого-нибудь признака. <...> Кто прочтет все три книги, придет к результату, что учение о наследственности приняло определенные черты, которые навряд ли изменятся»* (Шульц, 1912, с. 28).

Однако, с точки зрения критика, не все гладко, по его мнению, наука ушла в сторону от стоящих перед ней вопросов: *«Знакомясь с сочинениями трех названных авторов, я думаю, читатель все-таки будет испытывать некоторое неудовлетворение, в чем, конечно, виноваты не авторы упомянутых книг, а все направление новейших исследований. Мы видим везде искание причин формы в частях яйцевой клетки, в т. н. хромосомах, а потом изложение конечных результатов скрещивания. О том, каким образом такой “носитель наследственности” активизирует свои потенциальности, каким образом достигается гармония цельного организма, – мы не только не слышим ни слова, не только не сообщается ни одного опыта, но и не находим ни одной догадки. <...> Но это недостаток всего направления, за который не ответственны вышеупомянутые авторы»* (Там же, с. 28).

«Огорчения» Шульца и других критиков не имели большого значения для ученых, с головой окунувшихся в открывшийся им восхитительный мир наследственных задатков, которые В. Иоганнсен в 1909 г. назвал «генами». С помощью гибридологического метода они делали одно открытие за другим, отложив на неопределенное время изучение «физиологических механизмов» наследственности, оставив все эти проблемы будущему поколению исследователей.

Следующим общепризнанным периодом развития генетики стал так называемый «молекулярный этап». Его начало исследователи отсчитывают в пределах конца 1940-х – начала 1950-х гг. Биохимические методы исследования позволили создать теорию «один ген – один фермент» (Beadle, Tatum, 1941), а открытие структуры ДНК (Watson, Crick, 1953) дало возможность непосредственно изучать как строение гена, так и его функционирование – процессы репликации,

мутагенеза, рекомбинации, репарации, транскрипции и трансляции. Эти задачи решала молекулярная генетика в 1950–1970-е гг., к концу 1980-х гг. поставленные цели были в целом достигнуты, а основные молекулярные механизмы генетических процессов изучены.

Далее начался новый этап, который до сих пор не имеет общепринятого названия, и его обычно объединяют с предшествующим периодом (Ермолаев, 2018). Он не менее «молекулярный», чем предыдущий, но задачи его совершенно другие: в первую очередь, изучить генетику развития и воспользоваться ею для практических целей. Наиболее активно развиваемыми разделами генетики стали геномика, эпигенетика, генная инженерия, получение трансгенных организмов и генотерапия. Классические методы скрещивания и гибридологического анализа стали использоваться сравнительно редко, даже в селекции решающее значение приобрел биотехнологический подход<sup>8</sup>. Учитывая изложенное в настоящей статье, возможно, стоит именовать этот этап «молекулярно-физиологическим периодом развития генетики».

Биология вернулась к исследованию физиологических механизмов наследственного развития, но уже обогащенная всем комплексом новых знаний. И именно толчок, который был дан в 1900 г., сделал развитие генетики столь быстрым. Таким образом, влияние Менделя на историю биологии огромно, хотя и проявилось опосредованно, в результате переоткрытия его законов и дальнейшего торжества его методологии.

## Менделизм в России

Хотя общемировая «эпоха менделизма» началась в 1900 г., однако в России этот этап наступил десятилетием позже. Это легко увидеть, анализируя публикации того времени. Впрочем, первая обзорная статья ботаника академика Ивана Парфентьевича Бородин (1847–1930) с изложением менделизма появилась в 1903 г. (Бородин, 1903a–с). Опубликована она была не в научном издании, а в ежемесячном литературном и научно-популярном журнале для самообразования «Мир божий». В том же году статья была издана отдельной брошюрой (Бородин, 1903d), так что ее вполне можно назвать первой книгой по генетике в России.

Но в 1900-е гг. менделизм не рассматривался в качестве теории наследственности ни в российских учебниках (Мензбир, 1906; Шимкевич, 1907; Кулагин, 1908), ни в отечественных, ни в переводных монографиях по проблеме наследственности. Из опубликованных в тот период статей можно назвать единственное, посвященное пропаганде менделизма, трехстраничное предисловие к сборнику статей для практиков-животноводов (Кулешов, 1907). Причина такого невнимания к новой науке заключается в том, что русские биологи придерживались теории А. Вейсмана и не относили менделизм к области изучения наследственности (Ермолаев, 2024б).

Первой переводной книгой, частично посвященной менделизму, стала изданная в 1909 г. монография Т.Г. Моргана «Экспериментальная биология» (Морган, 1909). А в следу-

<sup>7</sup> Автор этих строк позволил себе поставить мысленный эксперимент и спрогнозировать, что произошло бы, если после гимназии Мендель избрал бы путь физика или математика, как, видимо, и хотел, а не пошел бы в послушники монастыря (Ермолаев, 2022).

<sup>8</sup> Обратим внимание, что курс генетического анализа, еще полвека назад бывший одним из основных при обучении генетиков, ныне занимает скромное место, уступив первенство другим методам.

ющее десятилетие начинают выходить и отечественные публикации, сначала обзорного, а потом и экспериментально-характера.

В качестве основоположников генетики в России называют три имени: Н.И. Вавилов, Ю.А. Филипченко и Н.К. Кольцов (Гайсинович, 1988; Инге-Вечтомов, 2015). Иногда к ним добавляют С.С. Четверикова и А.С. Серебровского (Фандо, 2005; Захаров, 2024). Но более детальный анализ показывает, что к перечисленным следует добавить, как минимум, еще двоих, внесших не меньший вклад, – Роберта Эдуардовича Регеля (1867–1920) и Андрея Афанасьевича Сапегина (1883–1946).

В 1904 г. Р.Э. Регель возглавил Бюро по прикладной ботанике при Ученом комитете Главного управления землеустройства и земледелия Российской империи. Именно при нем Бюро оценило значение теории Менделя для селекционного дела и начало внедрять эти знания среди растениеводов. По инициативе Регеля издан первый русский перевод «Опытов» Г. Менделя, под публикацию которых был отдан один из выпусков «Трудов Бюро» за 1910 г. (Мендель, 1910). Переводчиком выступил сотрудник Бюро Константин Андреевич Фляксбергер, занимавшийся изучением генофонда русских пшениц (Митрофанова, Удачин, 2007; Гончаров, 2013)<sup>9</sup>. Р.Э. Регель не написал книг по генетике, однако его двухсотстраничная статья «Селекция с научной точки зрения» (Регель, 1912) стала знаковым событием, а подчиненные Бюро станции с 1910-х гг. начали применять гибридизацию и генетический анализ в своей работе (см.: Гончаров, 2009; Федотова, Гончаров, 2014).

В 1912 г. в отечественном научном обиходе впервые прозвучало заменившее «менделизм» слово «генетика», его практически одновременно употребили С.И. Жегалов, Н.И. Вавилов и А.А. Сапегин. Н.И. Вавилов сделал доклад «Генетика и ее отношение к агрономии» (Вавилов, 1912a), и в том же году доклад был опубликован в виде отдельной брошюры (Вавилов, 1912b). В том же 1912 г. вернувшийся из заграницы приват-доцент Новороссийского университета А.А. Сапегин заложил в Одессе свои первые эксперименты по выведению новых сортов и опубликовал конспект книги своего учителя – немецкого генетика Эрвина Баура (Сапегин, 1912), в предисловии он использовал слово «генетика» (о работах А.А. Сапегина подробнее см.: Урсу, 2012; Курсанова, 2015).

Если в 1912 г. вышло из печати сокращенное издание упомянутой книги Э. Баура, то в следующем году в Санкт-Петербурге был опубликован ее полный перевод (Баур, 1913). Монография была издана Бюро по прикладной ботанике как приложение к его журналу, предисловие к ней написал Р.Э. Регель, а переводчиком выступил его заместитель, впоследствии директор Тифлисского ботанического сада П.И. Мищенко. Одновременно в 1913 г. вышло немало переводных книг по генетике (Гольдшмидт, 1913; Донкастер, 1913; Корренс, 1913; Пённет, 1913). В те же годы в отечественной периодике выходят и статьи на эту же тему (Жегалов, 1911, 1912; Филипченко, 1913a, b, 1915, 1916, 1917a;

Завадовский Н., 1914; Иванов, Филипченко, 1915; и др.). Начинают выходить и отечественные учебники по генетике. Первый оригинальный русский учебник по менделизму (Богданов, 1914) был основан на лекциях, которые читал для студентов Московского СХИ профессор-зоолог Еллий Анатольевич Богданов (1872–1931). В 1915 г. написан второй учебник, принадлежащий перу Юрия Александровича Филипченко (1882–1930). Однако издан он был только в 1917 г. ввиду трудностей военного времени (Филипченко, 1917b).

Еще одним центром генетического образования стал Московский городской народный университет им. А.Л. Шанявского. Специального курса генетики в нем не читалось, но был коллоквиум, на котором затрагивались проблемы генетики (Московский... университет..., 1914, с. 17–18). Организатором коллоквиума был зоолог Николай Константинович Кольцов (1872–1940). В 1912 г. он же организовал в университете лабораторию экспериментальной биологии (Фандо, 2017). Н.К. Кольцов – создатель научной школы экспериментальной биологии в нашей стране, в которую генетика входила как необходимая часть. Соответственно этому он и строил деятельность своей лаборатории и коллоквиума. В 1914 г. секретарь коллоквиума М.М. Завадовский перечисляет четыре доклада, посвященных вопросам наследственности (Завадовский М., 1914, с. 158).

Через «биологический коллоквиум» Кольцова прошло огромное количество слушателей, многие из которых стали позже крупными учеными, заведующими кафедрами и руководителями научных учреждений. Из числа тех, кто в первый же год работы Кольцова в университете Шанявского пришел туда вслед за ним из студентов Московского университета, был Александр Сергеевич Серебровский (1892–1948), создатель кафедры генетики в МГУ в 1930 г. В Университете Шанявского у Кольцова в 1916–1917 гг. учился Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900–1981). Не учеником, но младшим коллегой Кольцова был энтомолог Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1959), которого тот в 1909 г. пригласил на работу в качестве лаборанта в зоологическую лабораторию Московских Высших женских курсов, а в 1921 г. поставил во главе генетической лаборатории Института экспериментальной биологии.

### С какого года отсчитывать начало генетики в России?

Есть два традиционных подхода к вопросу, с какого времени отсчитывать начало отечественной генетики. Одни исследователи считают само собой разумеющимся, что генетика во всем мире начала развиваться одновременно – в 1900 г. (Фролов, 1988; Фандо, 2005). Другие за точку отсчета принимают 1919 г. – организацию первой в нашей стране кафедры генетики и экспериментальной зоологии в Петроградском университете (Инге-Вечтомов, 2015; Захаров, 2024). С последними в целом согласен А.Е. Гайсинович, по мнению которого «генетика как самостоятельная наука стала развиваться у нас в стране только в советский период. До 1917 г. лишь единичные ученые в своих работах исследовали проблемы наследственности» (Гайсинович, 1988, с. 280). Но тогда возникает закономерный вопрос: если до 1919 г. отечественной генетики не существовало, то каким образом

<sup>9</sup> Через два года вышел новый перевод работы Г. Менделя, сделанный С. Егуновой по инициативе Биологической лаборатории П.Ф. Лесгафта в Петербурге (Мендель, 1912).

уже в 1920-е гг. здесь было сделано несколько важнейших открытий, а российская генетическая школа заняла одно из ведущих мест в мире?

Материал, представленный в предыдущем разделе, позволяет сделать вывод, что отечественная генетика возникла позже 1900 г., но раньше 1919-го (Ермолаев, 2024а). Возможно, было бы логично принять точкой ее возникновения 1913 г., когда Ю.А. Филипченко начал читать курс генетики для студентов Санкт-Петербургского университета и вокруг него постепенно стала формироваться будущая ленинградская генетическая школа, а в Москве заработала созданная годом ранее лаборатория Н.К. Кольцова в Университете Шаньявского, ставшая основой для будущей московской генетической школы. В те же годы начинает свою селекционную деятельность в Одессе А.А. Сапегин, одновременно читая студентам новаторский курс лекций на тему «Законы наследственности и методика отбора сельскохозяйственных растений» (Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2024).

Таким образом, первый этап развития отечественной генетики был уже пройден к 1919 г. (подробнее см.: Ермолаев, 2024а), и на рубеже 1910–1920-х гг. начался этап институализации генетических исследований в России, знаменательным событием которого стала организация первой кафедры генетики.

В августе 1919 г. в Петрограде произошло объединение Петроградского университета и бывших Высших женских (Бестужевских) курсов, которые к тому времени считались «Третьим университетом». Так как курсы генетики в университете и экспериментальной зоологии на Бестужевских курсах читались одним лицом – Ю.А. Филипченко, то Физико-математический факультет объединенного Петроградского университета постановил: на базе Лаборатории генетики и экспериментальной зоологии и курсов, которые читал Ю.А. Филипченко в обоих университетах, организовать кафедру генетики и экспериментальной зоологии, отведя в качестве лаборатории под нее помещение Зоологического кабинета бывших Высших женских курсов. Состав вновь образовавшейся кафедры поначалу состоял из четырех человек: заведующий – профессор Ю.А. Филипченко, ассистенты – В.М. Исаев и К.А. Андриянова-Фермор, а также преподаватель И.Ф. Бордзю (Фокин, Захаров-Гезехус, 2019, с. 174). Дальнейшая история кафедры хорошо изучена (см., например, Кайданов, 1994; Конашев, 2011; Инге-Вечтомов, 2015; Захаров, 2024; и др.).

По инициативе Ю.А. Филипченко в России появилось и первое академическое учреждение генетической направленности. В феврале 1921 г. Комиссия по исследованию естественно-производительных сил России при Академии наук (КЕПС) приняла решение организовать «Бюро по евгенике» под руководством Ю.А. Филипченко, реорганизованное впоследствии в Лабораторию генетики АН СССР, а позже в Институт генетики АН СССР, переехавший в Москву, как и большинство академических учреждений.

Осталось сказать, что в 1920-е гг. советскими учеными были сделаны несколько важнейших открытий. Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В 1926 г. вышла в свет основополагающая работа С.С. Четверикова «О некоторых моментах

эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» и началось экспериментальное изучение генетики популяций. В 1927 г. опубликована работа Г.Д. Карпеченко по получению редечко-капустных гибридов *Raphanobrasica* методами искусственной полиплоидии.

## Список литературы / References

- Барабанщиков Б.И., Ермолаев А.И. Хрестоматия по генетике. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1988  
[Barabanshchikov B.I., Ermolaev A.I. A textbook on genetics. Kazan: Kazan University Publ., 1988 (in Russian)]
- Баур Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. СПб.; Юрьев: Тип. К. Маттисена в Юрьеве, 1913 (Труды Бюро по прикладной ботанике. Т. 6. Приложение 8-е)  
[Baur E. Introduction to the experimental study of heredity. St. Petersburg, Yur'ev, 1913 (in Russian)]
- Богданов Е.А. Менделизм или теория скрещивания (Новое направление в изучении наследственности и изменчивости). М.: Книгоиздательство студентов МСХИ, 1914  
[Bogdanov E.A. Mendelism or the theory of crossing (A new direction in the study of heredity and variability). Moscow: Publ. of students of the Moscow Agricultural Institute, 1914 (in Russian)]
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. *Мир божий*. 1903а;(4):257-272  
[Borodin I.P. Essays on fertilization in the plant kingdom. *Mir bozhij*. 1903а;(4):257-272 (in Russian)]
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. *Мир божий*. 1903б;(11):199-210  
[Borodin I.P. Essays on fertilization in the plant kingdom. *Mir bozhij*. 1903б;(11):199-210 (in Russian)]
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. *Мир божий*. 1903с;(12):255-274  
[Borodin I.P. Essays on fertilization in the plant kingdom. *Mir bozhij*. 1903с;(12):255-274 (in Russian)]
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. СПб.: Тип. И.Н. Скороходова, 1903д  
[Borodin I.P. Essays on fertilization in the plant kingdom. St. Petersburg, 1903d (in Russian)]
- Вавилов Н. Генетика и ее отношение к агрономии. В кн.: Отчет Голицинских женских с.-х. курсов за 1911 год по хозяйственной и за 1911/12 учебный год по учебной части. М.: Типо-лит. В. Рихтер, 1912а;77-87  
[Vavilov N. Genetics and its relation to agronomy. In: Otchet Golitsinskikh zhenskikh sel'skokhozyajstvennykh kursov za 1911 god po khozyajstvennoj i za 1911/12 uchebnyj god po uchebnoj chasti. Moscow, 1912а;77-87 (in Russian)]
- Вавилов Н. Генетика и ее отношение к агрономии. Сообщение, сделанное на годичном акте Голицинских Высших Сельскохозяйственных курсов 2 октября 1912 г. М.: Типо-лит. В. Рихтер, 1912б  
[Vavilov N. Genetics and its relation to agronomy. Moscow, 1912b (in Russian)]
- Вагнер Н.П. Куда идет зоология? *Вестник Европы*. 1871;6(11):717-737  
[Vagner N.P. Where is zoology going? *Vestnik Evropy*. 1871;6(11):717-737 (in Russian)]
- Гайсинович А.Е. Грегор Мендель и его предшественники. В: Сажре О., Нодэн Ш., Мендель Г. Избранные работы о растительных гибридах. М.; Л., 1935;9-155  
[Gajsinovich A.E. Gregor Mendel and his predecessors. In: Sazhre O., Noden S., Mendel G. Selected works on plant hybrids. Moscow, Leningrad, 1935;9-155 (in Russian)]
- Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988  
[Gajsinovich A.E. The origin and development of genetics. Moscow: Nauka Publ., 1988 (in Russian)]
- Герашенков Г.А., Чемерис Д.А., Вершинина З.Р., Гималов Ф.Р., Сахавутдинова А.Р., Рожнова Н.А., Михайлова Е.В., Баймиев А.Х., Кулуев Б.Р., Баймиев А.Х., Чемерис А.В. Гений Грегор Мендель и геном первого генетика. *Биомика*. 2023;15(4):96-138. doi 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-13  
[Gerashchenkov G.A., Chemeris D.A., Vershinina Z.R., Gimalov F.R., Sakhabutdinova A.R., Rozhnova N.A., Mikhailova E.V., Baymiev An.Kh., Kuluev B.R., Baymiev Al.Kh., Chemeris A.V. The genius of Gregor



- Mendel and the genome of the first geneticist. *Biomics*. 2023;15(2): 96-138. doi 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-13 (in Russian)]
- Голубовский М.Д. Век генетики: Эволюция идей и понятий. СПб.: Борея Арт, 2000
- [Golubovsky M.D. The Century of Genetics: Evolution of Ideas and Concepts. St. Petersburg: Borey Art, 2000 (in Russian)]
- Гольдшмидт Р. Основы учения о наследственности в двадцати лекциях для естественников, медиков и сельских хозяев. СПб.: Изд. А.Ф. Девриена, 1913
- [Gol'dshmidt R. Fundamentals of the doctrine of heredity in twenty lectures for natural scientists, physicians and rural farmers. St. Petersburg, 1913 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Первые заведующие Бюро по прикладной ботанике и организаторы Госсортсети. Новосибирск: Гео, 2009
- [Goncharov N.P. The first heads of the Bureau of Applied Botany and the organizers of the State Network. Novosibirsk: Geo, 2009 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Константин Андреевич Фляксбергер (1880–1942). *Историко-биологические исследования*. 2013;5(3):106-108
- [Goncharov N.P. Constantin A. Flaksberger (1880–1942). *Studies in the History of Biology*. 2013;5(3):106-108 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений. Томск: ТГУ, 2024
- [Goncharov N.P., Goncharov P.L. Methodical bases of plant breeding. Tomsk: Publ. House Tomsk University, 2024 (in Russian)]
- Дарвин Ч. Пангенезис. М.: Красанд, 2015
- [Darwin C. Pangenesis. Moscow: Krasand, 2015 (in Russian)]
- Донкастер Л. Наследственность в свете новейших исследований. М.: Тип. П.П. Рябушинского, 1913
- [Donkaster L. Heredity in the light of the latest research. Moscow, 1913 (in Russian)]
- Ермолаев А.И. Вопросы периодизации генетики. В: Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова. Годичная научная конференция. М., 2018;336-339
- [Ermolaev A.I. Issues of periodization of genetics. In: Institut istorii estestvoznaniya i tekhniki im. S.I. Vavilova. Godichnaya nauchnaya konferentsiya. Moscow, 2018;336-339 (in Russian)]
- Ермолаев А.И. О роли Менделя в истории биологии (к 200-летию Грегора Менделя). *Историко-биологические исследования*. 2022; 14(4):176-186. doi 10.24412/2076-8176-2022-4-176-186
- [Ermolaev A.I. What role did Mendel play in the history of biology (to the 200th anniversary of Gregor Mendel). *Studies in the History of Biology*. 2022;14(4):176-186. doi 10.24412/2076-8176-2022-4-176-186 (in Russian)]
- Ермолаев А.И. Как начиналась генетика в России. *Интегративная физиология*. 2024a;5(3):239-260. doi 10.33910/2687-1270-2024-5-3-239-260
- [Ermolaev A.I. The origins of genetics in Russia. *Integrative Physiology*. 2024a;5(3):239-260. doi 10.33910/2687-1270-2024-5-3-239-260 (in Russian)]
- Ермолаев А.И. Менделизм versus вейсманизм (О взглядах В.М. Шимкевича на наследственность). *Историко-биологические исследования*. 2024b;16(4):96-104. doi 10.24412/2076-8176-2024-4-96-104
- [Ermolaev A.I. Mendelism versus Weismanism (About V.M. Shimkevich's views on heredity). *Studies in the History of Biology*. 2024b;16(4):96-104. doi 10.24412/2076-8176-2024-4-96-104 (in Russian)]
- Жегалов С.И. Менделизм в современном освещении. *Сельское хозяйство и лесоводство*. 1911;(12):545-567
- [Zhegalov S.I. Mendelism in modern lighting. *Sel'skoe khozyajstvo i lesovodstvo*. 1911;(12):545-567 (in Russian)]
- Жегалов С.И. Значение селекции в современной агрономии. *В помощь хозяину*. 1912;(2):8-9
- [Zhegalov S.I. The importance of breeding in modern agronomy. *Vpomoshch' khozyainu*. 1912;(2):8-9 (in Russian)]
- Завадовский М.М. Биологический коллоквиум Н.К. Кольцова. В: Научные бюллетени. Общество содействия изданию научных трудов слушателей Московского Городского Университета имени А.Л. Шанявского. Вып. 1. М.: Тип. Т-ва Рябушинских, 1914;153-172
- [Zavadovskij M.M. N.K. Koltsov Biological Colloquium. In: Nauchnye byulleteni Moskovskogo Gorodskogo Universiteta imeni A.L. Shanyavskogo. Vol. 1. Moscow, 1914;153-172 (in Russian)]
- Завадовский Н. Наследование масти у свиней. *Вестник животноводства*. 1914;(8/9):686-687
- [Zavadovskij N. Inheritance of pig color. *Vestnik zhivotnovodstva*. 1914;(8/9):686-687 (in Russian)]
- Захаров И.А. Генетика в XX веке. Очерки по истории генетики. М.: Ваш формат, 2024
- [Zakharov I.A. Genetics in the 20th century. Essays on the history of genetics. Moscow: Vash format, 2024 (in Russian)]
- Иванов И.И., Филиппенко Ю.А. Описание гибридов между бизоном, зубром и рогатым скотом в зоопарке «Аскания Нова» Ф.Э. Фальц-Фейна. *Архив ветеринарных наук*. 1915;(2):1-33
- [Ivanov I.I., Philipchenko Yu.A. Description of hybrids between bison, bison and cattle at the Askania Nova Zoo by F.E. Faltz-Fein. *Arkhiv veterinarnykh nauk*. 1915;(2):1-33 (in Russian)]
- Инге-Вечтомов С.Г. Ретроспектива генетики. СПб.: Н-Л, 2015
- [Inge-Vechtomov S.G. Genetics in retrospect. St. Petersburg: Publ. house N-L, 2015 (in Russian)]
- Кайданов Л.З. Формирование кафедры генетики и экспериментальной зоологии в Петроградском университете (1913–1920). *Исследования по генетике*. 1994;11:6-12
- [Kaidanov L.Z. Formation of the Department of Genetics and Experimental Zoology at Petrograd University (1913–1920). *Issledovaniya po genetike*. 1994;11:6-12 (in Russian)]
- Кёльрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.: Сельхозгиз, 1940
- [Kölreuter I. The doctrine of the field and plant hybridization. Moscow: Agricultural Publ., 1940 (in Russian)]
- Конашев М.Б. Школа генетиков Ю.А. Филиппенко. СПб.: Издание Санкт-Петербургского союза ученых, 2011
- [Konashev M.B. Y.A. Filipchenko School of Genetics. St. Petersburg, 2011 (in Russian)]
- Корренс К. Новые законы наследственности. М., 1913
- [Korrens K. New laws of heredity. Moscow, 1913 (in Russian)]
- Кулагин Н.М. Зоология беспозвоночных. Курс лекций, читанный в Московском С.-Х. Институте в 1907/8 учебном году. М.: Издание Студенческой Кассы Взаимопомощи при М. С.-Х. Инст., 1908
- [Kulagin N.M. Zoology of invertebrates. A course of lectures. Moscow: Publ. of students of the Moscow Agricultural Institute, 1908 (in Russian)]
- Кулешов П.Н. Теория Менделя о наследственности. В: Кулешов П.Н. (Ред.). Сельскохозяйственное животноводство. М., 1907;1-3
- [Kuleshov P.N. Mendel's theory of heredity. In: Kuleshov P.N. (Ed.) *Sel'sko-khozyajstvennoe zhivotnovodstvo*. Moscow, 1907;1-3 (in Russian)]
- Курсанова Т.А. От искусства к науке: А.А. Сапегин и становление советской селекции. *Вопросы истории естествознания и техники*. 2015;36(4):758-782
- [Kursanova T.A. From art to science: A.A. Sapegin and the development of soviet plant breeding. *Studies in the History of Science and Technology*. 2015;36(4):758-782 (in Russian)]
- Линней К. Розыскание о различном поле произрастаний. *Новые ежемесячные сочинения*. 1795;(107, 109, 111, 112)
- [Linnaeus K. Investigation of a different field of vegetation. *Novye ezhesemyachnye sochineniya*. 1795;(107, 109, 111, 112) (in Russian)]
- Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. *Труды Бюро по прикладной ботанике*. 1910;3(11):479-529
- [Mendel' G. Experiments on plant hybrids. *Trudy Byuro po prikladnoj botanike*. 1910;3(11):479-529 (in Russian)]
- Мендель Гр. Исследование над гибридами растений. СПб.: Тип. Т-ва «Общественная Польза», 1912
- [Mendel' Gr. Experiments on plant hybrids. St. Petersburg, 1912 (in Russian)]
- Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.: Наука, 1965
- [Mendel' G. Experiments on plant hybrids. Moscow: Nauka Publ., 1965 (in Russian)]
- Мензбир М.А. Введение в изучение зоологии и сравнительной анатомии. М.: Типо-лит. В. Рихтер, 1906
- [Menzbir M.A. Introduction to the study of zoology and comparative anatomy. Moscow, 1906 (in Russian)]
- Митрофанова О.П., Удачин Р.А. Константин Андреевич Фляксбергер – основоположник научного изучения пшеницы в России. *Информационный вестник ВОГуС*. 2007;11(3/4):591-608



- [Mitrofanova O.P., Udachin R.A. Konstantin Andreevich Flaksberger – the founder of the scientific study of wheat in Russia. *Informatsionnyy vestnik VOGIS*. 2007;11(3/4):591-608 (in Russian)]
- Морган Т.Г. Экспериментальная зоология. М.: Тип. Т.Д. Мошкина и Ге, 1909
- [Morgan T.G. Experimental Zoology. Moscow, 1909 (in Russian)]
- Московский Городской Народный Университет имени А.Л. Шанявского. 1914–1915 академический год. М.: Городская тип., 1914
- [The A.L. Shanyavsky Moscow City People's University. Academic year 1914–1915. Moscow, 1914 (in Russian)]
- Пёнетт Р.К. Менделизм. М.: Тип. П.П. Рябушинского, 1913
- [Pennett R.K. Mendelism. Moscow, 1913 (in Russian)]
- Регель Р. Селекция с научной точки зрения. *Труды Бюро по прикладной ботанике*. 1912;5(11):425-623
- [Regel R. Breeding from a scientific point of view. *Trudy Byuro po prikladnoj botanike*. 1912;5(11):425-623 (in Russian)]
- Сапегин А.А. Законы наследственности как основа селекции сельскохозяйственных растений. Одесса: Тип. Е. Хрисогелос, 1912
- [Sapegin A.A. The laws of heredity as the basis for the breeding of agricultural plants. Odessa, 1912 (in Russian)]
- Урсу Д. Генетика в Одессе: сто лет борьбы, побед и поражений. В: Південний захід. Одесика. Історико-краєзнавчий науковий альманах. Вип. 14. Одеса: Друкарський дім, 2012;210-257
- [Ursu D. Genetics in Odessa: one hundred years of struggle, victories and defeats. In: Pivdennij zakhid. Odesika. Istoriko-kraeznavchij naukovij al'manakh. Vol. 14. Odesa, 2012;210-257 (in Russian)]
- Фандо Р.А. Формирование научных школ в отечественной генетике в 1930–1940-е гг. М.: Изд. дом И.И. Шумиловой, 2005
- [Fando R.A. The formation of scientific schools in Russian genetics in the 1930s and 1940s. Moscow: Publishing house of I.I. Shumilova, 2005 (in Russian)]
- Фандо Р.А. Московский городской народный университет имени А.Л. Шанявского: у истоков экспериментальной биологии. *Историко-биологические исследования*. 2017;9(4):57-78
- [Fando R.A. The A.L. Shanyavsky Moscow City People's University: At the beginning of experimental biology. *Studies in the History of Biology*. 2017;9(4):57-78 (in Russian)]
- Федотова А.А., Гончаров Н.П. Бюро по прикладной ботанике в годы Первой мировой войны. СПб.: Нестор-История, 2014
- [Fedotova A.A., Goncharov N.P. Bureau of Applied Botany during the First World War. St. Petersburg: Nestor-History Publ., 2014 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Очерки по вопросам эволюции и наследственности. *Русское богатство*. 1913a;1:113-133
- [Philipchenko Yu.A. Essays on evolution and heredity. *Russkoe bogatstvo*. 1913a;1:113-133 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Очерки по вопросам эволюции и наследственности. *Русское богатство*. 1913b;2:109-126
- [Philipchenko Yu.A. Essays on evolution and heredity. *Russkoe bogatstvo*. 1913b;2:109-126 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и эволюция. Петроград, 1915
- [Philipchenko Yu.A. Variability and evolution. Petrograd, 1915 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих. Ч. 1. *Русский Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*. 1916;1(2):311-404
- [Philipchenko Yu.A. Variability and heredity of the skull in mammals. Part 1. *Russkiy Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii*. 1916;1(2):311-404 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Наследование и происхождение мастей у лошади. *Материалы по вопросам рысистого коннозаводства*. 1917a;3:3-19
- [Philipchenko Yu.A. Inheritance and origin of the horse's colors. *Materialy po voprosam rysistogo konnozavodstva*. 1917a;3:3-19 (in Russian)]
- Филипченко Ю.А. Наследственность. М.: Природа, 1917b
- [Philipchenko Yu.A. Heredity. Moscow: Nature, 1917b (in Russian)]
- Фокин С.И. Николай Петрович Вагнер – жизнь и ипостаси талантливого человека. Часть I. Путь в науку и в науке. *Историко-биологические исследования*. 2024;16(1):10-60. doi 10.24412/2076-8176-2024-1-10-60
- [Fokin S.I. Nikolai Petrovitch Wagner: the life and hypostases of a talented person. 1. A journey into science and in science. *Studies in the History of Biology*. 2024;16(1):10-60. doi 10.24412/2076-8176-2024-1-10-60 (in Russian)]
- Фокин С.И., Захаров-Гезехус И.А. Юрий Александрович Филипченко и его окружение (К 100-летию основания кафедры генетики и экспериментальной зоологии в Петроградском университете). СПб., 2019
- [Fokin S.I., Zakharov-Gezekhus I.A. Yuriy Aleksandrovich Philipchenko and his entourage. St. Petersburg, 2019 (in Russian)]
- Фролов И.Т. История и философия генетики. Поиски и дискуссии. М.: Наука, 1988
- [Frolov I.T. History and philosophy of genetics. Searches and discussions. Moscow: Nauka Publ., 1988 (in Russian)]
- Шимкевич В.М. Биологические основы зоологии. СПб.; М.: Издание Т-ва М.О. Вольф, 1907
- [Shimkevich V.M. Biological foundations of zoology. St. Petersburg; Moscow, 1907 (in Russian)]
- Шульц Е. Рец. на кн.: Goldschmidt K. "Tinführung in die Vererbungswissenschaft" (Leipzig, 1911); Haecker V. "Allgemeine Vererbungslehre" (Leipzig, 1911); Baur Erw. "Einführung in die experimentelle Vererbungschaft" (1911). *Природа*. 1912;(3):28
- [Shults E. Book review: Goldschmidt R. Tinführung in die Vererbungswissenschaft (1911); Haecker V. Allgemeine Vererbungslehre (1911); Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungschaft (1911). *Priroda*. 1912;(3):28 (in Russian)]
- Beadle G.W., Tatum E.L. Genetic control of biochemical reaction in *Neurospora*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1941;27(1):499-506. doi 10.1073/pnas.27.11.499
- Correns C. Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1899;17(10):410-417 (in German)
- Correns C.G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900a;18(5):158-168 (in German)
- Correns C. Gregor Mendel's "Versuche über Pflanzen-Hybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. *Bot Ztg*. 1900b;58(2):229-235 (in German)
- de Vries H. Sur la loi de disjonction des hybrides. *Comptes Rendus l'Académie Sciences*. 1900a;130:845-848 (in French)
- de Vries H. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. *Berichte Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900b;18(4):83-90 (in German)
- Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verh. naturforsch. Ver. Brunn*. 1866;4:3-47 (in German)
- Shwartz J. In Pursuit of the Gene: From Darwin to DNA. Cambridge: Harward University Press, 2008
- Simunek M., Hossfeld U., Breidbach O. 'Further Development' of Mendel's Legacy? Erich von Tschermak-Seysenegg in the Context of Mendelian-Biometry Controversy, 1901–1906. *Theory Biosci*. 2012; 131(4):243-252. doi 10.1007/s12064-012-0158-z
- Simunek M., Levit G., Hossfeld U. 'Rediscovery' of Mendel's laws reconsidered. The role of Armin von Tschermak-Seysenegg (1870–1952) – a keynote address. *Stud Hist Biol*. 2017;9(3):80-86
- Tschermak-Seysenegg E. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Berichte Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900a;18(6):232-239 (in German)
- Tschermak-Seysenegg E. Über künstliche Befruchtung bei *Pisum sativum*. *Biologisches Centralblatt*. 1900b;20(18):593-595 (in German)
- Tschermak-Seysenegg E. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Zeitschr landwirtschaftliche Versuchswesenin Oesterreich*. 1900c;3: 465-555 (in German)
- Watson J.D., Crick F.H. Molecular structure of nucleic acids: A structure for deoxyribosse nucleic acid. *Nature*. 1953;171(4356):737-738. doi 10.1038/171737a0

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.11.2025. После доработки 18.11.2025. Принята к публикации 20.11.2025.