

ВЫДАЮЩИЕСЯ БИОЛОГИ – ЭВОЛЮЦИОНИСТЫ



Э. И. КОЛЧИНСКИЙ
**ЭРНСТ МАЙР
И СОВРЕМЕННЫЙ
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С.И. Вавилова

Э. И. КОЛЧИНСКИЙ

**ЭРНСТ МАЙР И СОВРЕМЕННЫЙ
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2006

УДК 550.3(929)

ББК 528.0

Колчинский Э.И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. — 149 с., ил.

В книге анализируется творческий путь одного из главных архитекторов Синтетической теории эволюции (СТЭ) Э. Майра (1904–2005). Его опыт натуралиста и систематика, энциклопедические знания в биологии, истории науки и философии, а также уникальные научно-организационные способности и умение лоббировать и пропагандировать свои идеи способствовали успехам СТЭ в 1940–1970-х гг. и сохранению ее лидирующего положения в современной биологии. Труды Э. Майра по эволюции, теории систематики, биогеографии, орнитологии, этологии, эволюции, теории вида и видообразованию, истории и философии биологии, эволюционной этике в значительной степени предопределили облик биологии XX века. В течение более 80 лет активной научной деятельности Майр был открыт к диалогу и восприятию нового, он смело пересматривал и уточнял свои представления о факторах и закономерностях эволюции в свете новейших достижений молекулярной биологии. Личным примером и публикационной активностью он продемонстрировал творческий потенциал в решении все новых и новых проблем, возникавших перед СТЭ. Книга предназначена для всех интересующихся проблемами эволюционной биологии, историей и философией науки.

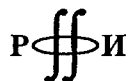
Ответственный редактор

С.Д. Степаньянц

Рецензенты:

В.М. Лоскот и Л.Я. Боркин

*Исследование осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
согласно проекту 04-06-80437*



© Колчинский Э.И., 2006
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2006

ISBN 5-87317-245-5

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE FOR ZOOLOGY

INSTITUTE FOR THE HISTORY OF SCIENCE AND TECHNOLOGY
St. Petersburg Branch

EDUARD I. KOLCHINSKY

ERNST MAYR AND MODERN EVOLUTIONARY SYNTHESIS

KMK Scientific Press
Moscow ❖ 2006

Kolchinsky E.I. Ernst Mayr and Modern Evolutionary Synthesis. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2006. — 149 p.

This book presents the analysis of the development and creative activities of Ernst Mayr (1904–2005), one of the main constructors of the STE (synthetic theory of evolution). His experience in natural science and taxonomy, encyclopedic knowledge in biology, history and philosophy of science, as well as unique talent for organizing of science and ability for promotion of his ideas — these all contributed to the progress of STE in 1940–1970-s, and helped it to keep its leading position in biology till nowadays. Ernst Mayr's works in the fields of evolution, taxonomy theory, biogeography, ornithology, ethology, speciation, history and philosophy of biology and evolutionary evolution, to the great extent, made the biology of the XX century. For more than 80 years of his scientific carrier Mayr had been ready for a dialogue and perception of new ideas, to re-estimate and define more exactly his own views of factors and natural laws of evolution in the light of most recent achievements of molecular biology. By his personal example and publishing activities he had shown creative potential for finding solutions for problems that the STE had been facing again and again. This book is for anyone with an interest in the evolutionary biology as well as the history and philosophy of science.

Editor-in-Chief:

S.D. Stepan'ants

Reviewers:

V.M. Loskot, L.Ia. Borokin

ПРЕДИСЛОВИЕ

Среди главных архитекторов синтетической теории эволюции (СТЭ) на долю Э. Майра выпала судьба пережить не только период ее расцвета и популярности, но принять активное участие в ожесточенных дискуссиях с ее критиками, начавшихся в конце 1960-х гг. и продолжающихся по сей день (King, Jukes, 1969; Eldredge, Gould, 1977; Stanley, 1979; Eldredge, 1985; Кимура, 1985; Futuyma, 1988; Назаров; 1991 Gutmann, 1989; Гродницкий, 1999, 2001; и др.). Со временем его обращения к эволюционным проблемам все чаще стали носить скорее оборонительный, чем наступательный характер, а резкость прежних формулировок и выводов явно смягчалась (Mayr, 1980a, b, c, 1992a, 1993, 1998, 1999). В частности, будучи убежденным сторонником географического (аллопатрического) видообразования, Майр постепенно расширял число путей негеографического или полугеографического видообразования (парапатрического, стазипатрического, внезапного, хромосомного и т. д.). Более того, он признал доказанным факт широкого распространения симпатрического видообразования у многих видов насекомых, образующих экологические расы, паразитирующие на разных органах одного и того же растения. Не сдавая принципиальных позиций, Майр в течение всего своего жизненного и творческого пути оставался открытым к диалогу и восприятию нового, он умел пересматривать свои прежние воззрения, уточняя, а иногда отбрасывая их. Майр постоянно подчеркивал, что СТЭ — это не застывшая концепция, а процесс. Поэтому нет оснований приписывать ему веру в окончательную завершенность современного синтеза, а тем более усматривать в его высказываниях претензии на истину в последней инстанции.

Учитывая огромную популярность Э. Майра, кажется удивительным, что его вклад в современную эволюционную биологию, в особенности в СТЭ, оказался почти вне внимания отечественных

и зарубежных историков науки, когда другим архитекторам СТЭ посвящены десятки статей и даже книги (Provine, 1988; The Evolution..., 1994; Hossfeld, 1997; Laporte, 2000; Галл, 2004; и др.), Возможно, именно в силу «общеизвестности» Майра и очевидности его авторитета как эволюциониста, пока не нашлось автора, даже среди его выдающихся учеников-историков биологии, дерзнувшего дать общий обзор жизненного пути Майра, прежде всего, формирования и развития его эволюционных воззрений. Как с удивлением отметил Дж. Грин, собиравший статьи для публикации материалов симпозиума, состоявшегося 16 июля 1993 г. в Брэндейском университете и посвященного Э. Майру, среди работ о его вкладе в различные отрасли биологии, философию и историю науки, статьи о его трудах по эволюционной теории не оказалось (Green, 1994: 265). В итоге составители номера журнала «Биология и философия» (Biology and Philosophy), в котором печатали материалы этого симпозиума, были вынуждены просить американского орнитолога В. Бока (Bock, 1994) расширить статью о Майре как систематике, добавив разделы о его эволюционных трудах и взглядах.

Такой, на первый взгляд, казус имеет собой вполне объективные причины. Вклад Майра в эволюционную теорию столь разнообразен, что вряд ли какому-либо исследователю под силу рассмотреть его в одной работе. Ведь в число его важнейших достижений только в области эволюционной теории обычно включают: биологическую и политипическую концепции вида, анализ географической и экологической изменчивости, доказательство адаптивного характера эволюции и ведущей роли отбора в процессах эволюции по сравнению с дрейфом гена, модели аллопатрического и внезапного видообразования, принцип основателя, учение о генетической революции, доказательство роли поведения как важнейшего фактора видообразования и макроэволюции, политипическую концепцию современного человечества как биологического вида, выяснение логической структуры дарвиновской революции и путей формирования СТЭ, критический анализ концепций прерывистого равновесия и нейтральной эволюции и мн. др. Эти на первый взгляд достаточно далекие друг от друга области знания были включены в рамки единой, строго продуманной научно-исследовательской программы, целью которой было доказать всеобщность биологической и политипической концепций вида и реальность модели географического видообразования.

Его труды по эволюции, теории систематики, биогеографии, орнитологии, этологии, эволюции, виду и видообразованию, истории и философии биологии, эволюционной этики в значительной

степени предопределили облик биологии XX в. До своего столетия Э. Майр оставался не просто живым классиком, а активно работавшим исследователем, поэтому потенциальные авторы, как правило, ограничивались юбилейными статьями (Bock, 1994, 2004; Beatty, 1994; Burkhardt, 1994; Cain, 1994; Hull, 1994; Junker, 2003; Скворцов, 2004; Колчинский, Конашев, 2004; и др.) или просто краткими приветствиями по случаю круглых дат рождения (Studies..., 1979: VIII–X), в которых обычно рассматривали лишь отдельные стороны его деятельности. Исключение составляет большой раздел «Эрнст Майр — орнитолог, систематик и зоогеограф» в прекрасной книге Ю. Хаффера об орнитологической школе Г. Зеебома — Э. Хартерта, ее главных представителях и корреспонденции между ними (Haffer, 1997). Результатом уникальной творческой активности Майра, длившейся более 75 лет, стали его публикации: 25 монографий, 14 из которых написаны им лично, без соавторов, а также примерно 700 журнальных статей.

Особое место занимал Э. Майр в истории отечественного биологического сообщества в период расцвета СТЭ. Пожалуй, ни одному из зарубежных биологов-эволюционистов XX века в смысле признания и «пропаганды» в нашей стране не повезло так, как Э. Майру. Его основополагающая книга по эволюционной теории «Систематика и происхождение видов», опубликованная в США в 1942 г. и сразу переведенная на несколько языков, увидела свет в СССР вскоре после войны (Майр, 1947). Эта книга, так же как и издание на русском языке монографии другого архитектора синтетической теории эволюции палеонтолога Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Симпсон, 1948), сыграла важную роль в воспитании молодых поколений отечественных биологов (Скворцов, 2004: 69), дав им ясные научные ориентиры в борьбе с представителями «советского творческого дарвинизма» Т.Д. Лысенко. В 1950–1974 гг. в СССР были изданы и другие сочинения Майра (Майр, 1968, 1971, 1974а; Майр, Линсли, Юзингер, 1956), которыми комплектовали библиотеки университетов и АН СССР и которые зачитывались буквально до дыр. Его статьи в эти годы не раз печатали в отечественных журналах, включая и наиболее серьезный научно-популярный журнал «Природа» (1970а, 1973, 1974б), его имя постоянно упоминалось на конференциях по систематике, эволюции, философии и истории биологии, а ссылки на труды Майра были непременным антуражем любой серьезной работы по этим отраслям знания. Более того, в 1972 г. Майр посетил Москву и Ленинград, и этот визит без преувеличения можно назвать триумфальным. Его лекции собирали огромные аудитории, а сам

Майр выступал с энтузиазмом, стараясь встретиться с максимальным количеством людей, с которыми он находился в переписке, и стараясь понять, как обстоит дело с дарвинизмом в СССР, который, по его мнению, по-прежнему подвергался гонению со стороны властей, поддерживавших Т.Д. Лысенко.

В связи с этим характерно посещение Майром в июне 1972 г. сектора истории и теории эволюционных учений Ленинградского отделения Института истории естествознания и техники АН СССР, созданного и возглавляемого одним из лидеров советской эволюционной биологии в СССР К.М. Завадским. Майра настолько заинтересовала обстановка в коллективе сектора, что он попросил у Завадского разрешения встретиться еще раз с его учениками. Встречу вел А.Б. Георгиевский. Позднее Майр написал сотруднику Зоологического института АН СССР Я.И. Старобогатову, который также присутствовал на этой встрече, что он восхищен и удивлен мужеством как Завадского, так и Георгиевского, которые в условиях тоталитарного режима, где, как он считал, доминирует лысенкоизм, открыто защищают синтетическую теорию эволюции (СТЭ), т.е. современный дарвинизм, а молодые историки науки хорошо ориентируются в литературе по современным проблемам эволюционной теории, систематики, генетики, экологии и этологии.

На этом фоне визиты в СССР в те же 1970-е гг. Б. Ренша, Дж. Симпсона, Дж. Стеббинса, участвовавших в различных международных конгрессах, проходивших в Москве и в Ленинграде, остались практически незамеченными, хотя фундаментальные труды этих эволюционистов также были хорошо известны советским биологам, а статьи Стеббинса публиковались не раз на русском языке в специализированных ботанических изданиях. Русское издание прекрасной книги Симпсона об истории южноамериканских млекопитающих в 1983 г. привлекло внимание в основном только палеонтологов и зоологов. Еще меньше повезло остальным создателям СТЭ. Нашему соотечественнику, ученику Ю.А. Филипченко и главному инициатору эволюционного синтеза Ф.Г. Добржанскому так и не удалось посетить СССР. После того как в 1930 г. Добржанский не вернулся из командировки и остался в США (У истоков..., 2002: 406), его труды в 1930–1950-х гг. фактически были под запретом, а многие из них и позднее десятилетиями хранились в спецхране (Конашев, 1994). Уже готовый набор книги Дж. Хаксли «Эволюция. Новый синтез» был рассыпан сразу после августовской сессии ВАСХНИЛ, а изданная на русском языке его книга «Удивительный мир эволюции» (Хаксли, 1971) была воспринята как популярная брошюра, хотя простота изложения ни-

сколько не снижала ее научную ценность. На русском языке не было издано ни одной книги Б. Ренша.

Важно отметить, что, по крайней мере, примерно последние сорок лет Э. Майр с заинтересованностью и подчеркнутым уважением относился к российским (советским) биологам и историкам науки, охотно шел на установление научных контактов, регулярно отвечал на письма, присылал не только отписки статей, но и книги. Хотя сам Майр не читал по-русски, но у него всегда были референты, как он не раз подчеркивал в письмах, знакомые со славянскими языками, готовившие ему обзоры и выдержки из книг, напечатанных на русском языке. Так, четыре года тому назад, увидев в публикации, вышедшей, правда, в Германии, фамилию М.А. Мензбира, Майр посчитал необходимым сообщить мне, что в 1927 г. ему было поручено сопровождать Мензбира в Берлине. Со свойственным ему юмором Майр сообщил, что, когда он в 1972 г. выступал в Зоологическом музее МГУ и сказал об этом на лекции, к нему выстроилась огромная очередь людей, жаждавших поздороваться с ним за руку. Как он предполагал тогда, все они хотели пожать руку, которую когда-то пожимал великий русский орнитолог М.А. Мензбир. Несколько раз, увидев мой интерес к какому-либо биологу, Э. Майр старался сообщить все, что ему известно о нем. Он всегда охотно встречал сотрудников нашего сектора во время их командировок в США, давал им интервью, присылал в сектор своих учеников-историков биологии. Можно привести много примеров исключительного отношения Э. Майра к российским коллегам, его стремления помочь в поисках нужной литературы, организовать перевод и издание книги в США, чаще всего, остававшегося, увы, безуспешным из-за различного рода бюрократических преград. Так, это произошло в середине 1970-х гг. с переводом книги К.М. Завадского (1973) (Подробнее см. Из архива..., 1997). И при всем этом на постсоветском пространстве до недавнего времени не было ни одной статьи, посвященной Э. Майру.

Уникальный случай празднования столетнего юбилея при живом виновнике торжества вызвал неподдельный интерес к личности Майра. На запрос в Интернете словосочетания «Майр 100» было выдано более 44 000 ссылок, выборочный просмотр которых показал, что подавляющее большинство не содержит ничего нового для понимания личности и творчества Майра. Из-за сложностей в получении иностранных журналов трудно сказать что-то вразумительное о научных итогах этого всемирного торжества. На сегодняшний день в моих руках побывал только «Ludus Vitalis», редакция которого № 21 за 2004 г. полностью посвятила Э. Майру.

Насколько мне известно, из отечественных периодических изданий только редакция «Природы» оперативно, хотя и с опозданием на два месяца, откликнулась на это уникальное событие. В № 9 за 2004 г. были опубликованы не только краткие юбилейные статьи, но и ряд архивных материалов, раскрывавших новые ракурсы личности, мировоззрения и творчества лидера эволюционной биологии XX века (Майр, 2004; Ляпунова, 2004), а также причины его обращения к той или иной биологической, историко-научной или философской проблеме.

И хотя Майр, по мере сил и возможностей, не раз объяснял основные вехи своего жизненного пути (Mayr, 1980c, 1992a, 1994a, b, c), в целом на сегодня можно констатировать, что многие эпизоды его научной биографии еще требуют тщательного изучения, а ряд вопросов, естественно возникающих и в связи с этой биографией, и в связи с историей «эволюционного синтеза», еще ждет ответов. 3 февраля 2005 г. Майр спокойно ночью, во время сна покинул мир. С ним в прошлое ушла целая эпоха в интеллектуальной истории человечества, которую он сам предпочитал называть «второй дарвиновской революцией» (Mayr, 1991: 132), но которую обычно именуют «временем создания синтетической теории эволюции» или «современным синтезом в эволюционной теории» (Ayala, 2004: 3). Нет сомнения, что богатейший архив Э. Майра, который со временем станет доступен исследователям, не только поможет выяснить ряд ключевых моментов в истории биологии ушедшего века, олицетворением которых он был сам, но и даст возможность создать полноценную биографию творческого пути Майра, построенную на использовании неопубликованных рукописей, дневников, переписок, т. е. на всем корпусе документальной информации.

В данной книге намечены лишь самые первые и общие контуры темы, заявленной в ее названии. В первую очередь кратко остановимся на взаимоотношениях в семье и социальной среде, в которой формировалась личность Майра. Далее будут освещены первые шаги его научной карьеры, блестящие успехи в орнитологии и биогеографии, а также причины его обращения к эволюционной проблематике, его вклад как систематика и биогеографа в СТЭ, усилия по созданию национального и международного сообщества биологов-эволюционистов, а также по разработке принципов и методов современной зоологической систематики, по поиску новых аргументов в пользу СТЭ не только в недрах современной биологии, но и в ее истории и философии. Это позволит лучше понять научную эволюцию этого выдающегося эволюциониста,

специфику майровского подхода к решению целого ряда задач и проблем в этой сфере его научной деятельности, предопределившей в значительной степени облик СТЭ и всей эволюционной биологии XX в.

Представляя этот очерк, я хотел бы поблагодарить всех причастных к его созданию, прежде всего, самого Э. Майра, переписка с которым и присланные им книги были важным стимулом для продолжения историко-биологических исследований в современной России, где наука вообще оказалась в положении изгоя. Я признателен Ю.И. Чернову, впервые «озадачившему» меня идеей отметить статью о Э. Майре как эволюционисте его столетний юбилей, а также А.Ф. Алимову и С.Д. Степаньянц, уговорившим меня сделать доклад на эту тему на Совете по общей биологии СПб НЦ РАН. М.Б. Конашев, С.В. Ретунская и А.В. Полевой помогли в подборе литературы и иллюстративного материала к докладу, а затем книге. Л.Я. Боркин, В.М. Лоскот, Ю.В. Мамкаев, В.В. Хлебович дали ценные предложения во время обсуждения доклада и рецензирования книги. В итоге я принял предложение от директора издательства «КМК Scientific press» К.Г. Михайлова публикацией данной книги положить начало новой серии «Архитекторы эволюционного синтеза XX века». Я искренне благодарен ответственному редактору С.Д. Степаньянц, а также рецензентам В.М. Лоскоту и Л.Я. Боркину, внимательно прочитавшим текст и внесшим важные исправления и дополнения при редактировании и рецензировании рукописи. Однако вина за ошибки и недостатки книги всецело лежит на авторе.

Глава 1. ПУТЬ К ЭВОЛЮЦИОННОМУ СИНТЕЗУ

1.1. Начало научного пути

Одна из статей Э. Майра называется «Случай или умысел» (Mayr, 1962), в ней возникновение генетической изменчивости, проявившейся в фенотипе, он характеризует как случайность, а роль селекции в ее закреплении и сохранении трактует как планомерный аспект эволюции. Такой подход к эволюции перспективен при рассмотрении профессиональной карьеры большинства архитекторов эволюционного синтеза, включая самого Майра. Его первые шаги в жизни и науке, на первый взгляд, не имели никакого отношения к его будущим эволюционным работам, но рассматриваемые ретроспективно, кажутся цепью событий, изначально призванных реализовать некую программу его становления как эволюциониста.

Эрнст Майр родился 5 июля 1904 г. в небольшом немецком городке Кемптоне, в Баварии. У него было два брата: старший Отто (1901–1985) и младший Ганс (1906–1954). Их семья принадлежала к среднему классу. В ней особое внимание уделяли не только профессиональному образованию, но и общей культуре, а книги занимали важное место в жизни всех членов семьи. Библиотека отца насчитывала несколько тысяч томов по различным отраслям науки, философии, литературе и искусству. Сколь велико было значение образования в среде немецких интеллектуалов, показал в своей классической книге «Закат немецких мандаринов» Ф. Рингер (Ringer, 1969), а применительно к сообществу биологов Германии в первой трети 1920-х гг. — Дж. Харвуд (Harwood, 1993). Образовательный идеал профессуры сказывался на стиле мышления лидеров немецкой биологии и на их исследовательских программах. Ее характерными чертами были стремление к синтезу, а не к узкой специализации, всестороннее, а не экспертное знание, стремление к достижениям в интеллектуальных областях и искусстве, а не в бизнесе или политике и т. д. Все эти свойства в полной мере впоследствии проявились в биологических и историко-философских трудах Майра (Burkhardt, 1994: 361).

Традиционно Майры выбирали две профессии — медицину или юриспруденцию, которые, несмотря на все различия между ними, требовали от всех, специализировавшихся в них, точности, подчас скрупулезности, аккуратности и ответственности. Вероятно, это отразилось и на семейной атмосфере в целом, и на характере Э. Майра. Не менее важным для формирования его личности было то, что, хотя отец был преуспевающим юристом, у него были широкие интересы, в том числе и увлечение естественной историей и палеонтологией. Он часто брал своих сыновей на загородные прогулки, приучая их определять местные растения и животных. Из-за служебных перемещений отца в 1908 г. семья переехала в Вюрцбург, где у Э. Майра впервые проявился интерес к естественной истории, особенно к птицам, а в 1914 г. — в Мюнхен. В подростковом возрасте Майр уже узнавал всех местных птиц по внешнему виду и голосу. Но в те годы никак не проявился его будущий интерес к эволюции. Правда, знаменитую книгу Э. Геккеля «Мировые загадки» он прочитал с огромным интересом, но не из-за изложенных в ней эволюционных идей, а как памфлет против библии и за эмоционально выраженную версию материалистического монизма. Примерно те же чувства вызвали у него книги известного популяризатора дарвинизма В. Бёльше (W. Bölsche) «Любовь к природе», «Происхождение человека», «Доисторический человек» и др., которые он изучил еще до поступления в гимназию, во время домашнего самообразования.

После скоростной смерти главы семейства в июле 1917 г. мать Эрнста, Елена (девичья фамилия Пусинелли), с сыновьями переехала в Дрезден, где Э. Майр окончил гимназию. Он изучил довольно подробно биологию по четвертому изданию популярного в то время школьного учебника К. Клэперин, но в нем всего 19 страниц было уделено доказательству эволюции, а также возражениям против теории естественного отбора. Эволюционные проблемы были поданы с позиций ламаркизма. В 1923 г. Эрнст, следуя семейной традиции, поступил на медицинский факультет университета в Грайфсвальде. Он вряд ли получил бы высшее образование без уникальных способностей, трудолюбия, а также понимания и поддержки со стороны семьи, потерявшей большую часть семейных сбережений из-за гиперинфляции в начале 1920-х гг. В университетах Э. Майр и его братья учились благодаря стипендиям и пенсии матери.

Важным фактором, предопределившим преданность науке и последующий успех в ней, как и у других выдающихся эволюционистов (Ч. Дарвина, А. Уоллеса, С.С. Четверикова, Ф.Г. Добржан-

ского, Н.В. Тимофеева-Ресовского и др.), было увлечение Майра естественной историей. Он с юных лет зарекомендовал себя наблюдательным натуралистом, научившись не только рано определять птиц, но и изучать особенности их экологии и этологии. Майр был прирожденным полевым натуралистом, предпочитавшим изучать птиц в природе, с учетом всех сложностей их взаимодействий с другими видами и средой обитания. 23 марта 1923 г. Майр, наблюдая в бинокль, подаренный ему матерью по случаю сдачи выпускных экзаменов в гимназии, сделал свое первое открытие. Он обнаружил пару красноносых нырков (*Naetta rufina*). Это было первое с 1846 г. подтверждение пролета этого вида в Центральной Германии. Как показали последующие наблюдения за *N. rufina* в других частях Германии, его пролет здесь был связан с повторным заселением южного берега Балтийского моря, где эти птицы гнездятся до настоящего времени (Maug, 1994a: 273).

Хотя окружающие не верили, что ему удалось правильно определить этот вид птиц, Майр, уверенный в важности своего наблюдения, запасшись рекомендательным письмом, отправился в Музей естественной истории Берлинского университета, чтобы сообщить о своем открытии куратору коллекции птиц и редактору журнала «*Ornithologische Monatsberichte*» профессору Эрвину Штреземанну. Последний, прочитав полевое описание красноносых нырков и проэкзаменовав Майра на предмет знания других близких видов, предложил ему подготовить публикацию, которая стала его первой научной работой (Maug, 1923).

В те годы Майр еще не думал стать орнитологом, а, следуя по стопам крестного отца, дедушки и прадедушки, успешно окончил за два года курс медицины и получил степень кандидата медицины, дававший ему право заниматься медицинской практикой. Причем по всем предметам Майр получил высшую оценку. Сам выбор Грайфсвальда для университетского образования был не случаен. Город, расположенный на побережье Балтийского моря, был очень интересен с орнитологической точки зрения и к тому же расположен недалеко от Берлина, что было важно для Майра, так как Штреземанн предоставил ему возможность бесплатно работать в Музее во время университетских каникул.

В Грайфсвальде он записался на курс лекций по генетике, но, обнаружив быстро, что лектор текстуально повторяет книгу Э. Баура, перестал посещать эти занятия и ограничился чтением первоисточника. Генетика растений не произвела на Майра особого впечатления и не повлияла в то время на его научные интересы. Зоологию он изучал вначале под руководством профессора К. Аль-

вердеса, а затем знаменитого цитолога, ученика Р. Гертвига — Р. Бюхнера. Об эволюционных взглядах первого Майр в воспоминаниях отмечал, что его можно было назвать сторонником любой концепции, кроме дарвинизма. Бюхнер же допускал, что и ламаркизм, и дарвинизм в равной мере имеют право на существование как научные гипотезы (Maug, 1980c: 282–283), но отвергал эволюционное значение градуальной изменчивости со ссылками на опыты В. Иоганнсена о бессилии отбора в чистых линиях. В целом он склонялся к признанию комбинации естественного отбора с автогенными факторами как механизма, обеспечивающего и прогрессивную эволюцию, и адаптацию. Превосходным ученым был преподаватель курса анатомии человека, гистологии и эмбриологии К. Петер, который телеономию онтогенеза без всяких оговорок перенес на филогенез. И хотя, по мнению Майра, его книгу «Целенаправленность эволюции» можно было легко интерпретировать с позиций селекционизма, она оказала на него в то время небольшое влияние, так как сам Петер не мог допустить, что гармоничный, целенаправленный эмбриогенез позвоночных был результатом случайных мутаций.

Во время учебы в Грайфсвальде Майр не раз пользовался любезным предложением Штреземанна в свободное время работать с орнитологическими коллекциями в Берлине, изучая преимущественно птиц тропиков, а также других регионов. Эта работа, а также обещание Штреземанна взять его в экспедицию в качестве сборщика окончательно определили выбор Майром биологии как основной профессии.

Всю дальнейшую жизнь Майра по доминированию его научных интересов и смене мест работы условно можно разделить на четыре перекрывающихся друг друга периода. В 1925–1953 гг. он занимался главным образом систематикой птиц и теорией систематики в Берлинском университете и Американском музее естественной истории. Выполненные тогда исследования стали базой для второго периода, который фактически начался в 1942 г. публикацией книги «Систематика и происхождение видов» и был посвящен главным образом усилиям по институционализации нового эволюционного синтеза и его пропаганде. Но главной функциональной обязанностью Майра в это время оставалась по-прежнему обработка орнитологических коллекций. Третий период четко обозначился с его переходом в 1953 г. в Гарвардский университет на должность «Агасисс профессора». Здесь его интересы были сконцентрированы в основном на проблемах систематики и эволюции. Занятие ими, в свою очередь, обеспечило в 1974 г. плавный пере-

ход к доминированию работ по истории и философии биологии, когда Майр ушел на пенсию и стал почетным профессором. Отныне значительную часть времени Майр посвящал защите СТЭ и разъяснению социально-культурных и когнитивных условий ее возникновения.

О смещении его научных интересов в течение жизненной карьеры наглядно говорит таблица 1, составленная Ф. Гиллом (Gill, 1994: 14) (см. вклейку).

1.2. Вхождение в мировое сообщество орнитологов

После окончания в 1925 г. Грайфсвальдского университета Майр поступил в Берлинский университет для подготовки докторской диссертации по орнитологии. Уже через 16 месяцев, в возрасте 21 года, он защитил диссертацию о расселении дикой канарейки (*Serinus canaria serinus*), подготовленную под руководством Штреземанна (Maug, 1926), и занял вакантную должность помощника куратора в Музее естественной истории Берлинского университета. На следующий год он опубликовал первую большую таксономическую статью о снежных вьюрках (Maug, 1927).

Большое значение для его интеллектуального развития имело посещение во время зимнего семестра (1925–1926 гг.) семинара, посвященного кантовской «Критике чистого разума». Философия всегда была популярна в семье Майра: в библиотеке его отца было много книг по философии; его тетя со стороны отца изучала философию в университете; бабушка очень много занималась философией. Майр с юных лет знал, что И. Кант — великий философ, а «Критика чистого разума» — его главное произведение. Со свойственным ему юмором Э. Майр отмечал, что, к сожалению, этих сведений оказалось недостаточно для сдачи экзамена по философии, который был необходим для защиты докторской диссертации (Maug, 1994b: 357). Поскольку в семинаре участвовало только два человека, занятия сводились к постоянным дискуссиям между ним и юным профессором, руководившим этим семинаром. В подготовленном Майром реферате буквально каждая строчка была просмотрена и тщательно проанализирована.

Позднее опыт философского исследования оказался весьма полезен при обсуждении научного статуса биологии. Не ссылаясь на Канта, строившего свою философию науки прежде всего на базе математики и физики, Майр резко выступил против попыток неопозитивистов представить эти области знания в качестве моделей идеальной науки. Он доказывал специфику биологии и ее ав-

тономность от других естественных и точных наук, демонстрируя особенности причинности и предсказуемости в биологии.

В те годы еще сильны были антигенетические настроения среди натуралистов-систематиков, обращавших основное внимание на адаптивные признаки, их градуальные изменения, видообразование в природе и не видящих возможности использования в своих полевых исследованиях труды генетиков о мутациях и физиологии генов. В свою очередь, генетики как представители экспериментальной биологии с пренебрежением относились к трудам систематиков и натуралистов. До приезда в 1927 г. в Берлин Н.В. Тимофеева-Ресовского в Германии не было активной группы популяционных генетиков. Два наиболее авторитетных генетика (Г. де Фриз и В. Иоганнсен), которые писали на немецком языке по вопросам эволюции, не имели опыта натуралистов.

Объектом исследований у немецких генетиков чаще всего были растения, менее интегрированные, чем животные, с широко распространенным бесполом размножением, что позволяло им служить в качестве моделей скачкообразного видообразования. Вот почему генетика в Германии использовалась, главным образом, для создания разного рода сальтационистских построений палеонтологами и ботаниками (см. подробнее: Колчинский, 2002: 251–317). Предпринятая в 1929 г. на конференции в Тюбингене попытка достигнуть взаимопонимания между генетиками, натуралистами и палеонтологами закончилась неудачей. Их представители продолжали говорить на разных языках.

В годы подготовки диссертации и начала работы в Берлинском университете Майр был далек от этих дискуссий. В целом, он считал, что мутациями нельзя объяснить ни формирование адаптаций, ни процессы видообразования. Обсуждая эти проблемы с сокурсниками по докторантуре, он приходил к выводу: с одной стороны, резко мутантные формы *Drosophila melanogaster* по-прежнему оставались видом *D. melanogaster*, в то время как неотличимая от нее внешне *D. simulans* была другим видом. По воспоминаниям Майра, в те годы в Берлинском университете почти никто не интересовался всерьез проблемами эволюции, включая и директора Института зоологии К. Циммера (Майр, 1980с: 414), а также зоолога К. Гейдера, морфолога Э. Маркуса и физиолога К. Гертера.

В то время в Берлине была два биологических центра. Один был расположен на севере города на ул. Инвалидов. Там размещалась большая часть медицинских институтов, Сельскохозяйственный университет, Музей естественной истории и Зоологический институт. В южном пригороде столицы, в Дахлеме находились Бо-

танический институт и Биологический институт Общества кайзера Вильгельма. Здесь Майр слушал лекции по низшим грибам, во время которых лектор ни разу не упомянул слово «эволюция». В то время два главных эволюциониста Дахлама Р. Гольдшмидт и К. Штерн были в длительных заграничных командировках. Вообще, оба центра существовали как независимые миры. Вплоть до отъезда в США в 1931 г. Майр ничего не знал ни об открытии Г. Мёллером индуцированного мутагенеза, ни о других новейших достижениях генетики. Ничего ему не было известно и об экспериментальных и полевых исследованиях Н.В. и Е.А. Тимофеевых-Ресовских. Единственное, что заинтересовало его в то время, было открытие В. Йоллосом длительных модификаций у простейших, благодаря которым появлялась возможность экспериментально доказать наследственное закрепление фенотипических адаптаций. К разочарованию Майра, подобные попытки, предпринятые позднее, оказались безуспешными (Plougt, Ives, 1935).

Готовя вместе с В. Майзом первую свою монографию о коллекциях Музея естественной истории (Maug, Meise, 1929), Майр больше всего был обеспокоен трудностями с включением его в состав долговременной экспедиции в тропики, благодаря которой Штреземанн соблазнил его сменить профессию. В условиях перманентного экономического и социально-политического кризиса в Веймарской республике, ударившего, как всегда, в первую очередь по ученым и преподавателям, на нее трудно было найти деньги. Люди науки не могли бастовать, как рабочие, или позаботиться о себе самих, как это всегда делали политики, финансисты и промышленники (Колчинский, 2003: 348). Неудивительно, что несколько попыток Штреземанна включить своего подопечного в состав различных экспедиций закончились безуспешно. Но он продолжал искать пути, чтобы помочь Майру, с которым его уже связывали очень близкие, дружеские отношения, сохранившиеся до конца жизни. Они уже были на «ты», а вскоре в письмах друг к другу обращались словами на малайском языке «Кака» (старший брат — Штреземанн) и «Адек» (младший брат — Майр) (Haffer et al., 2000: 121), т.е. воспринимали друг друга как братья по духу. В 1959 г. Майр писал Штреземанну: «Я каждый день благодарю судьбу за то, что она дала мне шанс стать твоим учеником. Это было основой всего моего жизненного пути» (ibid.: 121).

Действительно, уже в начале научного пути Майра Штреземанн, несмотря на неудачи с включением Майра в экспедиции в Камерун и Перу, старался пристроить своего «младшего брата Адек» в какую-нибудь экспедицию, отправлявшуюся в тропики.

В конечном счете, ему удалось убедить своих коллег включить Майра в два экспедиционных проекта. Во-первых, с февраля 1928 г. Майр должен был провести коллекционные сборы в Голландской Новой Гвинее для Музея Ротшильда в Великобритании и для Американского музея естественной истории. Во-вторых, Майр должен был выполнить аналогичную работу для Штреземанна в бывшей подконтрольной Германии Новой Гвинее. Незадолго до окончания этих работ Майра попросили присоединиться к экспедиции П. Уитни на острова южных морей, чтобы завершить сборы для Американского музея естественной истории. В результате его путешествие растянулось еще на год.

Экспедиции предоставили Майру уникальный шанс не только изучить богатейшую орнитофауну на островах Юго-Восточной Азии, но и установить близкие отношения с лордом Вальтером Ротшильдом, обладавшим самой большой и разнообразной частной коллекцией птиц, хранившейся в его Музее в поместье в Тринге севернее Лондона, директором этого Музея Эрнстом Хартертом и шефом Орнитологического отдела Американского музея естественной истории Леонардом С. Санфордом, которые вместе с Штреземанном оказывали огромное влияние на развитие орнитологии в первые десятилетия XX в. Особо важным было знакомство с Ротшильдом, финансировавшим одну из экспедиций. Из-за своих немецких корней Ротшильд поддерживал тесные отношения с ведущими учеными Германии. Помимо Хартерта, в Музее Тринге работал также выдающийся систематик-энтомолог К. Джордан.

Полезным оказалось знакомство и с Санфордом, бывшим вратарем футбольной команды из Нью-Хавена штата Коннектикут, вошедшим благодаря женитьбе в семью миллионера У. Уитни и ставшим к тому времени главным патроном Орнитологического отдела. Интерес Санфорда к орнитологии, по-видимому, был связан с тем, что он был в молодости заядлым охотником. Войдя в попечительский совет Музея естественной истории, Санфорд все время конкурировал с Томасом Барбуром, возглавлявшим Музей сравнительной зоологии в Гарвардском университете, и стремился всеми способами расширить подведомственную ему орнитологическую коллекцию, чтобы превзойти коллекции Музея сравнительной истории. Особое значение для Музея естественной истории, а в конечном счете и для Майра, имело то, что Санфорд создал фонд экспедиции Брюштера — Санфорда для сбора океанических птиц вокруг берегов Южной Америки. Санфорд также убедил П. Уитни, который, как и его отец и сам Санфорд, был попечителем Музея естественной истории, оказать финансовую поддержку Орнитоло-

гическому отделу, которым с 1920 по 1942 г. заведовал Ф.М. Чэпмен. Финансовая поддержка, представленная семьей Уитни и Санфордом, была разделена на несколько частей. За счет первой состоялась орнитологическая экспедиция для сбора птиц на островах в южной части Тихого океана, вторая ушла на создание двух выставок: «Биология птиц» в зале Санфорда и «Океанические птицы» в зале Уитни, третья была использована для покупки орнитологической коллекции Ротшильда в 1932 г., четвертая — для оплаты жалования Э. Майру в течение многих лет и, наконец, последняя — на создание мемориала в зале «Океанические птицы».

Возвратившись в Берлин в 1930 г., Майр взялся за интенсивную обработку и изучение материала, собранного в Новой Гвинее. В результате появилась статья «Новичок-исследователь в Новой Гвинее» (Maug, 1932), после которой его воспринимали уже как восходящую звезду орнитологии. Регулярно появлялись и другие публикации о птицах Новой Гвинее и других островов юго-восточной части Тихого океана (Maug, 1930, 1931a, b, 1933a, b). В. Ротшильд стал присматриваться к Майру, чтобы готовить его на смену Э. Хартерту, который вскоре должен был уйти на пенсию. Из-за финансовых проблем, возникших у Ротшильда, Майру так и не сделали это заманчивое предложение, но вместо него он получил другое, определившее его дальнейшую научную карьеру и жизнь в целом. Майра по настоянию Санфорда нанял Музей естественной истории для завершения обработки орнитологических материалов, собранных ранее в южных морях. Покинув Германию, Майр прибыл в Нью-Йорк 18 января 1931 г. и сразу с энтузиазмом приступил к исполнению своих обязанностей. До конца года он закончил двенадцать статей, описав 12 новых видов и 68 новых подвигов птиц, обработав только незначительную часть экспедиционного материала. Переезд Майра в США был очередным счастливым шансом в его жизни. Он покинул Германию за два года до прихода к власти нацистов и укрепил свое положение в США до того, как туда хлынули сотни первоклассных немецких ученых, эмигрировавших из Третьего рейха. К тому же ему открылась возможность делать карьеру вне Западной Европы, где он неизбежно, в конечном счете, стал бы конкурентом за лидерство Штреземанну, который был ненамного старше Майра. Эмиграция в США позволила сохранить отношения почтительного ученика с учителем и тогда, когда Майр стал признанным лидером мировой орнитологии.

Следующий счастливый шанс представился в 1932 г., когда В. Ротшильд, преодолевая финансовые трудности, продал Музею

естественной истории свою коллекцию, насчитывавшую 280 000 шкурок и других материалов. Для включения в коллекции Музея естественной истории было необходимо их привести в общепринятый для этого Музея вид. Выполнение этой задачи увеличило обязанности Майра, он стал ассоциированным куратором коллекции Уитни — Ротшильда, систематизация которой в течение последующих двадцати лет была его главной функциональной обязанностью. Ввиду этого он получил постоянную должность куратора, которую исполнял до 1953 г. Непрерывно росла его мировая известность как главного знатока орнитофауны Новой Гвинее и Полинезии. Но были и негативные последствия получения постоянной работы в Музее естественной истории. Нанятый для разбора коллекции Ротшильда Майр почти на двадцать лет потерял возможность ездить в экспедиции, чтобы пополнить запас знаний об экологии и поведении птиц в природе. Только в 1959 г., после долгого перерыва Майр оказался в другом экзотическом биогеографическом районе, в Австралии. До этого ему приходилось довольствоваться орнитологическими экскурсиями вокруг Нью-Йорка и в другие штаты США во время отпусков.

1.3. Систематика, биогеография и эволюция птиц

У каждого из «отцов-основателей» современной эволюционной теории был свой путь к эволюционному синтезу, своя специализация в биологии, во многом определившая их подход к эволюционным проблемам и специфический вклад в СТЭ. Для Э. Майра, как для Б. Ренша и частично для Дж. Хаксли, этот путь лежал через орнитологию, которая была основной специальностью в течение всей его жизни (Haffer, 1997: 62–100). Пять из его первых шести книг посвящены птицам (Maug, 1941a, 1942, 1945; Maug, Meise, 1929; Maug, Jaques, 1945; Maug, Delacour, 1946). Его последняя монография, написанная в соавторстве, также о птицах северной Меланезии (Maug, Diamond, 2001). Он до конца своих дней работал как орнитолог, черпая в мире птиц основные аргументы и доказательства концепций в систематике и эволюционной теории. За период с 1923 по 1993 г. Майр опубликовал 287 статей с орнитологическими названиями: 57,7% по таксономии, 28,6% по естественной истории, 9,8% по биогеографии и 7% по видообразованию (Gill, 1994: 13).

В 1930-х и 1940-х гг. Майр играл активную роль в деятельности Линнеевского общества Нью-Йорка, состоявшего из профессиональных орнитологов из Музея естественной истории и обычных

любителей птиц с Манхэттена. Огромное внимание Майр уделял научно-организационной и редакторской работе в области орнитологии. Он был президентом Американского орнитологического общества (1957–1959), вице-президентом XI (1958 г.) и президентом XIII (1962 г.) Международных орнитологических конгрессов. Значительным был и его вклад в подготовку и публикацию «Каталога птиц мира», который выходил под общей редакцией Дж. Питерса (Check-List..., 1931–1987). После внезапной смерти Питерса в 1952 г. Майр помог закончить это фундаментальное издание, став со-редактором 9, 10, 11 и 15 томов, вышедших соответственно в 1960, 1962, 1964 и 1986 гг. Другой плодотворной стороной его деятельности было создание мощной орнитологической школы. Он буквально пестовал своих студентов и аспирантов.

Хотя сам Майр не раз подчеркивал, что его как орнитолога интересовала в основном систематика видов, это не совсем так. Судя по его докторской диссертации о расселении дикой канарейки на севере Европы (Mayr, 1926), а также по последнему мастерскому изучению исторической биогеографии птиц Северной Меланезии (Mayr, Diamond, 2001), его первой и последней любовью в орнитологии была биогеография. Монография о птицах Меланезии, вероятно, является на сегодняшний день наиболее полным биогеографическим анализом столь крупной группы организмов.

Основные труды Майра посвящены биогеографии и таксономии птиц в юго-западной части Тихого океана. В этой области он зарекомендовал себя как непревзойденный исследователь-натуралист, автор блестящих фундаментальных трудов, включая сводки и справочники. Его «Список птиц Новой Гвинеи» (Mayr, 1941a) и написанная в соавторстве книга «Птицы юго-запада Тихого океана» (Mayr, Jaques, 1945) посвящены биогеографии этой группы высших гомойотермных организмов, а также их систематике и номенклатуре. С начала 1940-х гг. он сохранял верность «островной биогеографии» и вновь доказал ее плодотворность при изучении птиц на островах Северной Меланезии. Следуя учению Б. Штегмана о типах орнитофауны, Майр в биогеографии скорее использовал фаунистический, чем региональный подход. В многочисленных публикациях он обсуждал такие вопросы: «Что такое фауна?»; «Что такое граница биогеографических регионов?»; «Как формируется региональная фауна?»; «Какие факторы оказывают воздействие на фауну того или иного региона?». При изучении птиц о Тимора Майр (Mayr, 1944a, b), пожалуй, был первым среди орнитологов, кто использовал в биогеографии выдвинутые Штресеманном идеи (Stresemann, 1936). В целом ему удалось до-

вольно быстро доказать преимущество нового, фаунистического метода в биогеографии, который в настоящее время стал обычным (Wock, 2004: 645).

Несмотря на всю любовь к биогеографии, основную часть орнитологических трудов Майр действительно посвятил систематике на уровне видов и родов, хотя были и труды по ревизии семейств и общей классификации современных птиц (Mayr, Amadon, 1951). По систематике птиц он опубликовал более 250 статей, описал 26 новых видов, 445 подвидов, провел ревизию многих родов и семейств, составил список птиц Новой Гвинеи, который, хотя и был опубликован более 60 лет тому назад (Mayr, 1941a), до сих пор остается основной сводкой по птицам этого огромного острова.

С самого начала своей деятельности в Нью-Йорке Майр заявил о себе как сторонник новой трактовки задач и целей систематики. В качестве лидера нового направления он проявил себя в 1930-е гг. в Американском союзе орнитологов, который объединял примерно дюжину молодых ученых, называвших себя «биологами птиц» и стремившихся переключить исследовательский поиск американских орнитологов с изучения морфологии и географии птиц на исследование их поведения, физиологии, миграции и эволюции. Он старался синтезировать усвоенные им в Германии и США идеи и методы с результатами собственной интенсивной практики в орнитологии, с литературными знаниями, почерпнутыми из обширной литературы, а также в контактах с выдающимися североамериканскими систематиками. В течение более чем 10 лет Майр предпочитал в своих трудах не выходить за пределы орнитологии, используя добытые им разнообразные знания в организации и проведении выставки «Биология птиц» в 1948 г. и в собственных междисциплинарных исследованиях 1940-х гг.

Без обширного и детального опыта Майра как натуралиста-орнитолога и таксономиста был бы немислим его разнообразный вклад в современную систематику, особенно эволюционную, место которой он четко определил среди других дисциплин. Именно благодаря его определению статуса систематики в биологическом сообществе стало меняться отношение к ней. Ее начали воспринимать уже не как описательную, коллекционирующую и классифицирующую дисциплину, подобную филателии и нумизматике, а как одну из краеугольных основ всех наук о жизни. Начатая Майром внутренняя институционализация систематики привела к ее кардинальной реформе, так как, признав общебиологическую значимость систематики, биологи уже не довольствовались морфологическими описаниями, а требовали от систематиков соответствия

современным методам исследований в постоянном контакте со всеми биологическими дисциплинами. Систематике пришлось взять на себя функцию по синтезу их результатов. При этом выяснилось, что никакое рассмотрение проблем эволюции невозможно без широкого использования систематического материала. Проблема вида как основная проблема эволюционной теории оказалась в то же время центральной проблемой теоретической систематики.

На первый взгляд, может показаться удивительным тот факт, что два выдающихся ученика Э. Штреземанна (Майр и Ренш), который, как и большинство других специалистов по птицам, никогда не отважился выходить далеко за пределы орнитологии, добились огромных успехов в области эволюционной теории. Ведь в орнитологии долгое время господствовали креационистские воззрения. По словам Штреземанна, во второй половине XIX в. лидеры орнитологии Дж. Кабанис, Г. Шлегель, Ф. фон Хойглин, Е. фон Гомейер, Б. Альтум, В. фон Нафусиус образовали коалицию, чтобы помещать распространению дарвиновской концепции, способной, как они полагали, поколебать устои мироздания (Stresemann, 1951).

Их эстафету перехватил в XX веке провинциальный священник и знаменитый орнитолог О. Кляйншмидт, выступивший с учением о «круге форм» для сокращения числа видовых названий (Kleinschmidt, 1926). Суть его предложения состояла в необходимости различать естественный род (Realgattung) или «круг форм» (Formenkreise), географическую расу (Rasse) и условный вид, вариант (Spielart). Понятием «круг форм» он обозначал географически варьирующий, но в то же время неделимый, типологически неизменный вид. Хотя вопрос о его происхождении Кляйншмидт в те годы оставлял открытым, но он был уверен, что географические расы не являются зарождающимися видами, а каждый «круг форм» возник независимо и не связан филогенетически с другими «кругами форм». Предлагая тройные названия для каждой небольшой группы животных, Кляйншмидт следовал практике тройной номенклатуры, предложенной ранее Хартертом.

Только в начале XX в. сформировалась эволюционная школа в орнитологии, но первые ее представители (Дж. Азаф, Г. Зеебом, Э. Хартерт и сам Э. Штреземанн), видя тесную связь географической изменчивости с условиями среды и климата, придерживались недарвиновских (механоламаркистских или ортогенетических) взглядов (Junker, 2003). В отличие от своих предшественников и учителей, Майр и Ренш, отдав в молодости дань механоламаркизму, в конце 1930-х гг. не только перешли на позиции селекциониз-

ма, но активно включились в создание современного дарвинизма. Относительно Ренша, оставшегося в нацистской Германии, где ламаркизм был объявлен теорией марксистов и евреев, еще можно сомневаться в добровольности подобного обращения в селекционисты (Юнкер, 2001: 168). Для живущего же в либеральных США Майра подозрения в какой-то социально-политической ангажированности как неопита-дарвиниста беспочвенны. В принятии им теории естественного отбора необходимо искать сугубо научные, в том числе и историко-научные предпосылки.

Хотя Дарвин свои доказательства черпал в основном в систематике усонюгих раков, а позднее — растений, птицы сыграли важную роль в становлении его воззрений. Достаточно вспомнить выюрков, собранных Дарвином на разных островах Галапагосского архипелага и охарактеризованных Дж. Гулдом как различные виды, а не варианты, что предполагал вначале Дарвин. Именно тогда виды и разновидности предстали ему как различные стадии единого процесса видообразования. Одним из главных ферментов его эволюционизма стали выюрки, у которых можно было проследить градуальные изменения клюва. Голуби были другой группой птиц, избранных Дарвином для демонстрации огромных возможностей искусственного отбора в выведении многообразных пород домашних животных. Наконец, птицы были для Дарвина излюбленной моделью действия полового отбора.

Объединение популяционной генетики с теорией естественного отбора, показавшее возможность направленного изменения генофонда популяции, по общему мнению современных историков биологии, стало ядром будущей теории эволюции. Однако оставался неясным вопрос о механизме увеличения числа видов или нарастания биологического разнообразия. Ведь виды не только эволюировали во времени, но и диверсифицировались в пространстве, увеличивая биоразнообразие, в то же время далеко не всякая популяция превращалась в новый вид, адаптируясь к географическим условиям ареала. Иными словами, стало ясно, что генетические модели отбора не были моделями видообразования и роста биологического разнообразия. Еще раннее дарвиновский механизм адаптивной дивергенции был подвергнут критике автором миграционной теории М. Вагнером (Wagner, 1868, 1889), который считал, что в случае отсутствия географической изоляции между прежним и новым видами видообразование невозможно из-за «заблачивающего эффекта» скрещивания Дженкина.

Потребовалось более 70 лет, чтобы теория Вагнера была принята и интегрирована в современную теорию эволюции. И про-

изошло это, прежде всего, благодаря орнитологам. Разработка и уточнение теории увеличения числа видов, — вероятно, наиболее важный вклад орнитологов в современный эволюционный синтез. Начало ее разработке положил Э. Штреземанн, который сам однозначно не принял СТЭ, создававшейся при участии его учеников.

Если на первой стадии эволюционного синтеза были сформированы математические модели действия естественного отбора (Дж. Холдейн, С. Райт, Р. Фишер), затем представления об эволюции внутри популяции и механизме возникновения новшеств во времени (анагенез), то далее потребовалось вскрыть механизм увеличения видообразия в пространстве (кладогенез) (Haffer, 1999: 121). Доминировавшие генетические работы об изменении частот генов в популяции не могли решить эту проблему. Нужны были модели видообразования, подтвержденные наблюдениями в природе. Не случайна ведущая роль орнитологов и ботаников на этой стадии формирования СТЭ. Как не раз подчеркивал Майр, в 1930–1940 гг. ни одна группа организмов не была изучена лучше, чем птицы. Для понимания географического видообразования у них можно было найти требуемые доказательства формирования изолирующих механизмов, больше чем в любом другом таксоне столь высокого ранга. Но изучение их в рамках систематики птиц само по себе не вело к необходимости признания синтеза генетики и теории отбора. Это хорошо продемонстрировали Штреземанн и идущие по его стопам в трудах 1920 — начала 1930-х гг. Ренш и Майр.

Штреземанн, занимавший в те годы пост куратора орнитологических коллекций Зоологического музея в Берлинском университете и генерального секретаря Немецкого орнитологического общества, стал протагонистом популяционного подхода в систематике птиц, а также концепций биологического вида и географического видообразования (Stresemann, 1927–1934, 1936). Для него без длительной и полной географической изоляции градуальные и направленные наследственные изменения, завершающиеся возникновением нового вида, невозможны, за исключением случаев внезапного возникновения репродуктивной изоляции (Haffer et al., 2000). Еще ранее он объяснял возникновение градуальной (как ее впоследствии назвали, клинальной) изменчивости вторичным контактом и интеграцией форм, которые во время предшествовавшей географической изоляции приобрели видовые отличия (Stresemann, 1919a, b). Перефразируя сходное выражение Хартерта о репродуктивной изоляции как главном критерии вида, Штреземанн утверждал: «Форма ранга вида в такой степени физиоло-

гически дивергировала от других, что после разрушения географической изоляции они не могут скрещиваться друг с другом» (Stresemann, 1919c: 64).

Эти воззрения становились догмами новой систематики птиц. Вид понимался как группа популяций или географических рас, приспособленных к местным условиям и физиологически изолированных от другой группы рас, а морфологическая дивергенция была независима от генетических и физиологических различий. Эти идеи Штреземанн многократно повторил в серии статей с 1920 до 1936 г., подчеркивая вновь и вновь, что нескрещиваемость является главным критерием вида. В этот период он, вероятно, был среди орнитологов наиболее активным сторонником объединения географически варьирующего ряда видов в «круг рас» (Rassenkreise), т. е. в политипический вид.

Несколько лет тому назад Майр вновь подчеркнул, что его представления о виде, изложенные в книге «Систематика и происхождение вида», базировались, прежде всего, на ранних публикациях Штреземанна (Mayr, 1999: 23). Исследования Штреземанном полиморфных видов птиц впервые установили связь орнитологии с генетикой (Stresemann, 1925, 1926). Признавая мелкие наследственные изменения основой видообразования, он считал себя ортодоксальным дарвинистом, но как другие немецкие систематики, приступившие к изучению эволюции на уровне вида, полагал, что не только мутационный процесс и отбор, но и наследование приобретенных признаков и ортогенез могли совместно обеспечить возникновение и стабилизацию вида.

Штреземанн не считал возможным объяснять действием отбора адаптивное значение явлений, названных правилами Бергмана, Глогера и др. Довольно часто он выражал скептицизм по поводу безграничных возможностей отбора, резко возражая, например, против попыток увидеть мимикрию между иволгой (*Oriolus*) и медусосами (*Philemon*), относя подобные примеры в область беспочвенных фантазий, столь характерных для селекционистов-экстремистов (Stresemann, 1914: 399). Подобно другим своим современникам, Штреземанн допускал, что мутационное давление может свети на нет действие отбора, как это, по его мнению, произошло в Тасмании с белым ястребом (*Accipiter novaehollandiae*), который полностью вытеснил пигментированную, окрашенную в защитные цвета форму. Это явление он приписывал действию некоторых внутренних сил, которые приводят к изменению химического состава всего организма. Штреземанн не воспринял отбор как дифференцированный репродуктивный успех, предполагая, что одни

и те же мутации не могут встречаться у всех организмов данного вида. Сам термин «мутация» воспринимался им в смысле Г. де Фриза как относительно редкое, но существенное изменение. В целом, он проводил четкое различие между мутационной и градуальной (дарвиновской) изменчивостью. Сходных взглядов на соотношение мутационной и модификационной изменчивости придерживался в то время Ф. Чэпмен, новый шеф Майра в Музее естественной истории в Нью-Йорке.

Во время работы в Берлине Майр мало виделся с Б. Реншем, который в 1927 г. уехал на Малые Зондские острова, откуда вернулся, когда Майр отбыл в свою экспедицию. В конце 1929 г. Б. Ренш опубликовал книгу «Принцип географических кругов рас и проблемы видообразования», содержащую изрядную дозу механоламаркизма и ортогенеза (Rensch, 1929). Книга произвела глубокое впечатление на Майра, вернувшегося в 1930 г. из экспедиции на Соломоновы острова, так как в ней Ренш подробно анализировал корреляции географической изменчивости различных признаков птиц с климатическими условиями их ареалов (Mayr, 1980d: 416). Для него географическая раса как комплекс особей, неограниченно скрещивавшихся между собой и сходных морфологически или различавшихся только в рамках индивидуальной, экологической и сезонной вариации, была основной внутривидовой таксономической единицей. «Крути рас» (Rassenkreise) — комплексы географических рас, которые, по Реншу, развивались одна из другой, замещая друг друга географически и сохраняя скрещиваемость с соседями, объединялись в виды, а те, в свою очередь, в «крути видов» (Artenkreise).

В 1933 г. Ренш сформулировал ряд экологических правил, демонстрирующих адаптивную природу географической изменчивости, по-прежнему комбинируя для их объяснения географическую модель видообразования с ламаркизмом (Rensch, 1933). Но скоро он сделал важный шаг к признанию взаимодействия плейотропии, мелких мутаций и отбора как механизма, обеспечивающего адаптивный и градуальный характер географической изменчивости. Эти изменения были внесены Реншем под влиянием контактов с Н.В. Тимофеевым-Ресовским и работы в его лаборатории (Rensch, 1979: 64–68). Майр всегда внимательно следил за работами Ренша. Естественно, изменения его взглядов на механизм эволюции сразу же были отмечены Майром.

Таким образом, первые шаги Майра как орнитолога шли в тесном контакте со Штреземанном и Реншем, разрабатывавшими политипическую концепцию вида как комплекса географических рас

и модель географического видообразования. Не менее важно было для него и выдвижение Штреземанном идеи нескрещиваемости как критерия достижения видового уровня у европейских пищевых (*Certhiidae*) (Stresemann, 1919c). Испытал он влияние и их механоламаркистских воззрений, сильнее всего сказавшихся в его совместной с В. Майзом статье, в которой он не мог с селекционистских позиций объяснить ежегодные трансокеанические миграции птиц (Mayr, Meise, 1930).

Обработывая в Зоологическом музее Берлинского университета экспедиционный материал, собранный им в Новой Гвинее и на Соломоновых островах, а затем сотни тысяч экземпляров птиц коллекции Ротшильда в Американском музее естественной истории, где вместе трудились ламаркисты (Ф. Чэпмен) и мутационисты, стремившиеся как-то объединить мутационную концепцию с принципом отбора (Р. Мурфи, Дж. Нобле), Майр имел уникальную возможность обдумать модели эволюции своих европейских коллег-орнитологов и сравнить их с воззрениями некоторых американских орнитологов, хорошо знавших современную генетику. По его воспоминаниям, из орнитологов только с Дж. Чэпмином можно было обсуждать проблемы географической изменчивости с использованием генетических представлений. В эти годы Майр интенсивно читал новейшую литературу по теории эволюции, палеонтологии, антропологии, этологии, экологии и т. д. из великолепной библиотеки Музея естественной истории, выписывавшей более 1000 периодических изданий.

Для становления Майра как эволюциониста немалое значение имел объект его орнитологических занятий. По мнению Э. Хартерта, крупнейшего орнитолога того времени и директора музея Ротшильда, птицы Новой Гвинее и Соломоновых островов были наиболее удачной в мире группой организмов для изучения видообразования (Mayr, 1980d: 417). Среди них не было ни одного рода или широко распространенного вида, которые бы не демонстрировали ярко очерченные случаи географического видообразования (Mayr, 1992: 2). Майр активно использовал уникальную возможность изучать видообразование не в лаборатории, а в природе.

С переходом Майра в Музей сравнительной зоологии Гарвардского университета он все реже публиковал труды, базировавшиеся на обработке собственных сборов и коллекций. С 1960-х гг. его орнитологические работы в основном связаны с изданием уже упоминавшегося 16-томного «Каталога птиц мира» (Check-List of Birds..., 1960, 1962, 1964, 1986) или с обзорами, рецензиями на книги, некрологами. Можно сказать, что в соответствии с излюблен-

ным им градуализмом, его превращение из орнитолога в теоретика систематики и биолога-эволюциониста происходило медленно и постепенно. Однако он никогда не порывал ни с систематикой птиц, ни с их биогеографией и естественной историей, так как его труды по эволюции, истории и философии биологии так или иначе связаны с различными аспектами орнитологии.

1.4. На подступах к эволюционному синтезу

Занимаясь систематикой, биогеографией, историей происхождения и расселения птиц юго-западной части Тихого океана, Майр все больше интересовался проблемами видообразования и эволюции в целом. В те годы началась его переписка, переросшая в многолетнее творческое содружество и дружбу с другим отцом-основателем СТЭ — Ф. Г. Добржанским, с которым они легко понимали друг друга, так как оба были представителями российской и немецкой школ натуралистов, развивавшихся в тесном контакте друг с другом. В те годы Майр, по собственному признанию, всецело находился в плену дарвиновских представлений, полагая по-прежнему, что существуют две формы генетической изменчивости вида: непрерывная и прерывистая. Для него градуальная изменчивость Дарвина имела большее эволюционное значение, чем резкие, прерывистые мутации (Mayr, 1992a: 2), которые ассоциировались по-прежнему с идеями сальгационистов и неокатастрофистов (Willis, 1922; 1940; Schindewolf, 1920, 1936; Goldschmidt, 1940). Для него было особенно важно узнать, что генетик, ученик Т. Моргана Добржанский¹ имеет работы по систематике и географической изменчивости у божьей коровки (*Coccinellidae*) и понимает ее адаптивное значение. Прочитав статью Добржанского об этих проблемах (Dobzhansky, 1933), Майр послал ему письмо, в котором с несвойственным ему энтузиазмом выразил радость по поводу того, что наконец-то появился генетик, который говорит на языке натуралистов. В завязавшейся переписке оба корреспондента с сожалением констатировали тот факт, что генетики по-прежнему игнорируют труды систематиков, а те, в свою очередь, не читают работы генетиков.

В 1934 г. Майр посылает второе письмо Добржанскому. Продолжая придерживаться дарвиновских представлений о двух типах наследственной изменчивости, он уверяет, что различия между

¹ В работах, опубликованных до отъезда в США, фамилия писалась как «Добржанский», а в англоязычных трудах «Dobzhansky».

Drosophila melanogaster и *D. simulans* чем-то отличаются от резких мутаций, типа white-eye, yellow body, crumpled wing и т. п. Он по-прежнему был уверен, что непрерывная изменчивость играет большую роль в видообразовании, чем дискретные, резкие мутации. Но в целом, как и Добржанский, Майр жаждал синтеза систематики и генетики, натуралистического и экспериментального подходов, хотя тогда они оба еще даже не предполагали, как быстро он будет достигнут. В 1936 г. Майр прослушал Джемсеневские лекции Добржанского в Колумбийском университете и тщательно изучил его книгу «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937). Путь к синтезу был открыт, но оставались принципиальные разногласия о трактовке соотношений внутривидовых процессов с видообразованием. Особенно Майра разочаровало, что у Добржанского не было даже глав о виде, видообразовании и их отношений к макроэволюции.

Благодаря В. Ландауеру, который, как и Майр, интересовался причинами полового диморфизма и различий в окраске оперения у птенцов и взрослых особей, Майр познакомился с профессором генетики Колумбийского университета Л. Данном, который привлек его к работе семинара по генетике. Это помогло Майру лучше изучить эволюционную литературу и, прежде всего, уяснить генетические аспекты эволюции. Их трактовка ему по-прежнему казалась односторонней. В многочасовых спорах с Добржанским его не удовлетворяло, что обсуждение проблемы изменения частот генов в генофонде единственной, изолированной популяции велось таким образом, как будто всякое эволюционное изменение является адаптивным. Такой подход позволял отразить эволюцию во времени, но не в пространстве и не давал возможность понять диверсификацию видов. Между тем, для Майра рост биоразнообразия был не менее важной проблемой, чем адаптационез. Постепенно вызревало желание продолжить начатый русскими энтомологами и немецкими ботаниками (Э. Баур, С.С. Четвериков, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ф. Г. Добржанский) синтез с позиций систематики, а не генетики и дать новую трактовку взаимоотношений между изменением генофонда популяций, видообразованием и макроэволюцией.

Все эти встречи и дискуссии в значительной степени помогли формированию в конце 1930-х гг. его собственного подхода к проблеме вида и видообразования, изложенного впервые в декабре 1939 г. на симпозиуме по видообразованию, организованному Американским обществом натуралистов и Генетическим обществом США. Накануне выступления он ознакомил Добржанского

с текстом и получил его поддержку. Доклад о значении географического видообразования у птиц имел большой успех, которому в немалой степени способствовало то, что выступавший до него С. Райт говорил нудно, долго, невнятно и уморил публику (Vock, 2004: 643). Публикация доклада стала первой теоретической статьей Майра (Maug, 1940). На следующий год вышла серия его статей об островной биогеографии птиц Полинезии, в которых рассматривались их история, расселение и формирование новых видов (Maug, 1941b, c). В них он четко показал, как важно для понимания распределения животных обладать полным знанием о видовых и внутривидовых таксонах и эволюционных отношениях между ними, а также об их возможностях к расселению. До этих публикаций мало кто из биологов воспринимал его как эволюциониста. Сам Майр вспоминал, что, хотя с января 1931 по 1941 г. они с Симпсоном почти каждый день встречались за ланчем, но никогда не говорили по проблемам эволюции: «Видимо, я считал его палеонтологом, а он меня орнитологом» (Maug, 1980f: 453).

Сразу после доклада на симпозиуме по видообразованию Л. Данн пригласил Майра продолжить Джемсеновские лекции и прочитать в марте 1941 г. вместе с экспериментальным ботаником-систематиком Э. Андерсоном, работавшем в Ботаническом саду Миссури, курс по проблемам систематики и видообразования. Майр принял приглашение, прочитал лекции и вскоре превратил их в книгу «Систематика и происхождение видов», опубликованную в 1942 г. и ставшую одним из краеугольных камней в фундаменте современной эволюционной теории. Эта книга и принесла автору всемирную известность среди всего биологического сообщества.

Одним из стимулов Майра к написанию этой книги были встречи в США с Р. Гольдшмидтом, эмигрировавшим из нацистской Германии, вожди которой отвергли его предложения участвовать в проведении мероприятий расовой гигиены. Силлимэновские лекции, прочитанные Гольдшмидтом в Йельском университете, в 1940 г. были превращены им в книгу «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940). В ней автор практически отказался от своих прежних взглядов на географическое видообразование, сформулированных в начале 1920-х гг. в результате многолетнего сотрудничества с систематиками в Мюнхенском музее естественной истории. Теперь Гольдшмидт развивал концепцию макроэволюции благодаря постулируемым им «системным мутациям» и «перспективным монстрам», и отрицал, подобно К. Бойрлену, О. Шиндевольфу и др., географическое видообразование вообще.

Это и побудило Майра выступить в защиту географического видообразования. Для воспитанника Берлинского музея естественной истории его ведущее значение в увеличении биоразнообразия было очевидным, какие бы механизмы ни лежали в основе эволюции. И хотя лично Майр относился с симпатией к Гольдшмидту, многие разделы своей книги он писал под воздействием острого желания опровергнуть новоявленного противника географического видообразования (Maug, 1980d: 420–421).

Таким образом, превращение Майра, систематика и биогеографа, в эволюциониста в значительной степени обусловлено тем, что он вошел в небольшую группу биологов, следивших за событиями в генетике, биогеографии, экологии, этологии и обменивавшихся информацией друг с другом. Это позволяло им лучше понять видообразование и другие эволюционные процессы, изучая их в рамках новой складывавшейся парадигмы, получившей позднее название СТЭ. В этот синтез Майр внес уникальный вклад собственных полевых и музейных исследований, выполненных в традициях немецкой орнитологической школы, разработавшей в первой трети XX в. политипическую и биологическую концепцию вида, географическую модель видообразования, представления об адаптивном характере географической изменчивости. В модифицированной форме была использована и тройная номенклатура. Как систематик, Майр принадлежал к европейской орнитологической школе Г. Зеебома — Э. Хартерта (Haffer, 1997: 12–14). В ней традиционно считалось, что эволюция продолжается в наши дни, а современные географические расы (подвиды) являются становящимися видами, для описания которых и необходима тройная номенклатура.

Глава 2. АРХИТЕКТОР И ПРОПАГАНДИСТ СОВРЕМЕННОГО СИНТЕЗА

2.1. Систематика и происхождение вида

Переломным моментом в научном и жизненном пути Э. Майра, предопределившим впоследствии всю его жизнь, бесспорно, стала книга «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942). Как и у монографии Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937), само ее название указывало на претензию автора не просто изложить свои взгляды на современное состояние проблемы, а дать модернизированную версию дарвинизма. В книге была четко отражена и позиция Майра в вопросе о механизмах эволюции.

Важным моментом в создании Майром этой книги стало принятие им «новой, или, точнее, биологической концепции вида», которая была созвучна представлениям, усвоенным им в школе Э. Штреземанна (Mayr, 1942: 103–146).¹ Однако было и существенное отличие. Сам Майр, характеризуя вклад Добржанского в «новую концепцию вида», подчеркивал, что большинство определенных видов, вплоть до 1935 г., было основано на статических систематических единицах. Добржанский в 1937 г. основное внимание уделил динамической стороне вида (Mayr, 1942: 119). Определив «вид не как стадию», а как «результат процесса, связанного с возникновением репродуктивной изоляции», Добржанский фактически характеризовал видообразование, а не вид. Для биологического же определения вида, по мнению Майра, важно было подчеркнуть «скрещиваемость популяций, принадлежащих к данному виду» и «их репродуктивную изолированность по отношению к популяциям, не принадлежащим к данному виду», о которых говорили орнитолог Э. Штреземанн и энтомолог А. Эмерсон. Правиль-

¹ Здесь и далее ссылки на эту книгу даны по первому английскому изданию (Mayr, 1942), так как ее русская версия (Майр, 1947) страдает многими неточностями: иностранная литература почему-то приведена в русском переводе, а к тому же, в результате многочисленных чисток биологической литературы после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г., русское издание столь же редко, как и английское, и отдельные, чудом уцелевшие, экземпляры встречаются в основном в частных библиотеках.

ность оценки Майра подтвердил позднее Р. Левонтин: «Именно Добржанский как генетик увидел, что решающей проблемой является обмен генами между популяциями. Данное им в 1935 г. биологическое определение вида и по сей день остается фундаментом концепции видообразования» (Lewontin, 1981: 97).

В своей книге Майр уделял генетическим аспектам эволюции мало места, полагаясь всецело на книгу Добржанского. Вклад самого Майра в СТЭ связан с синтезом систематики, включая микросистематику, с популяционной генетикой и теорией естественного отбора, которые до этого уже были синтезированы в трудах С.С. Четверикова и его учеников. Как модернизированный дарвинизм, этот синтез популяционной генетики с теорией естественного отбора был монографически впервые представлен в книге «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937). В то же время Майр не соглашался с утверждениями о том, что свел систематику до уровня популяционной генетики, подчеркивая не раз, что его и Добржанского, прежде всего, интересовала проблема происхождения видов, что нашло свое отражение в названиях их трудов. Популяционная генетика, как указывал Майр, заняла всего «68 из 11 324 строк» в его первой книге по эволюции (Mayr, 1992: 6), в которой он основное внимание уделил вопросам видообразования. У Добржанского все было почти зеркально наоборот. В его книге 1937 г. даже не было главы о видообразовании. Позднее Майр не раз подчеркивал, что это ни в коем случае не означало, что он сам пренебрегал генетикой. Он, напротив, прекрасно осознавал ее роль в решении фундаментальных проблем биологии, но в то же время чувствовал себя некомпетентным в генетике и фактически ничего не мог добавить к сказанному Добржанским о генетике видообразования.

Еще резче Майр протестовал против попыток рассматривать редуционистские, математические модели отбора С. Райта, Р. Фишера, Дж. Холдейна как начало создания СТЭ (Beyond..., 1984; Evolutionary..., 1988), так как не судьба отдельного гена, а сбалансированность генофонда и типичного эпигенотипа имела значение в эволюции. Для Майра суть СТЭ всегда состоит в селекционистском объяснении происхождения адаптаций, вида и высших таксонов (Mayr, 1992: 2). Причем ключевой проблемой в этой триаде было происхождение вида. Майр считал, что ему удалось, введя горизонтальное рассмотрение вида в пространстве, показать возникновение дискретных видов на базе непрерывной географической изменчивости и тем самым объяснить противоречие между реальным хиатусом видов и их градуальным возникновением. Это виде-

ние Майром сути СТЭ и своего вклада в создание этой теории нашло отражение в названной книге, где условно можно выделить три основных группы проблем: 1) систематика на уровне вида и его внутривидовых единиц; 2) формы видообразования; 3) макроэволюция.

Рассмотрев соотношение новой и старой систематики, их процедур и методов диагностики, приемов номенклатуры, дав критику морфологической концепции вида и очертив трудности ее применения в систематике (виды-двойники, видовой полиморфизм и т. д.), Майр в дальнейшем следует логике доказательств, принятой Добржанским. Он присоединяется к положениям о том, что единственным источником эволюции является генетическая изменчивость в широком смысле слова, что индивидуальная и географическая изменчивость имеют одну и ту же генетическую основу, на которой, в конечном счете, базируются также прерывистая и непрерывная формы географической изменчивости.

Анализируя изменчивость таксономических признаков, Майр указал на ведущее эволюционное значение генетической («наследственной»), а не фенотипической («ненаследственной») изменчивости и подчеркнул в связи с этим: «Таксономист должен уметь анализировать проблемы генетической изменчивости в пределах популяции» (Мауг, 1942: 29–30). Он приходит к выводу, что «все или почти все географические изменения или любые различия между внутривидовыми категориями образуются из индивидуальных вариантов», но далеко «не вся индивидуальная изменчивость составляет основу расовых различий» (Мауг, 1942: 32).

При обсуждении географической изменчивости Майр приходит к выводу, что она способствует созданию различий между внутривидовыми группами, многие из которых влияют на физиологические и экологические признаки и являются потенциальными изолирующими механизмами, усиливая прерывистость между двумя изолированными популяциями. Тем самым, географическая изменчивость способна создавать два компонента видообразования: дивергенцию и прерывистость (Мауг, 1942: 57–58). Признавая необходимым деление изменчивости на «непрерывную» и «прерывистую», Майр показывает, что в их основе также лежат законы менделевской генетики (Мауг, 1942: 72). Его взгляды на микроэволюционные процессы практически идентичны представлениям Добржанского и Хаксли.

У Майра не было существенных расхождений с Добржанским в политипической концепции вида. Его формулировка: «Виды — это группы фактически или потенциально скрещивающихся природ-

ных популяций, которые являются репродуктивно изолированными от других таких групп» (Мауг, 1942: 120), — по существу ничем не отличается от определения вида у Добржанского. В анализе вида и видообразования Майр подчеркивал политипичность вида и значение изолирующих механизмов, опираясь в основном на литературу по систематике птиц и насекомых, но советовал использовать доказательство из сводок как «синтетистов», так и «антисинтетистов».

В «Систематике и происхождении видов» была четко обозначена специфика майровского подхода к проблеме видообразования, а все его дальнейшие сочинения можно по аналогии с названием одной из его монографий (Мауг, 1991a) назвать «одним длинным аргументом» в пользу алопатрического видообразования. Писал ли Майр об эволюции человека или автономности биологии, о трудах Ж.Л. Агассиса или Ч. Дарвина, он всегда выступал с критикой типологизма и эссенциализма, доказывал политипическую природу видов и подчеркивал ведущую роль географической изоляции в их становлении. Для него виды существуют как группы географических разновидностей (популяций), которые представляют собой «зарождающиеся виды». Он всегда оставался сторонником алопатрического, или географического, видообразования, предполагая его в первоначальном варианте постепенное приобретение механизмов нескрещиваемости у географически изолированных популяций вплоть до их трансформации в новые виды. Позднее он внес коррективы в свои воззрения, выдвинув концепцию «генетической революции» (Мауг, 1954; Майр, 1968: 427–430) в ходе развития сформулированного им в 1942 г. «принципа основателя». Однако постепенность эволюции и тогда в трактовке Майра не означала постоянства ее темпов.

Напротив, Майр с самого начала был убежден, что скорости эволюции могут существенно меняться. Ссылаясь на расчеты Райта и на наблюдения в природе на Галапагосских, Соломоновых и Гавайских островах, где роды птиц, рептилий и насекомых распадаются на многочисленные виды и подвиды, Майр приходит к выводу, что в «мелких популяциях эволюция происходит гораздо быстрее, чем в крупных» (Мауг, 1942: 236). Способностью мелких популяций к быстрой дивергенции объяснял он существование на островах многих карликовых или гигантских рас, а также рас, имеющих своеобразную окраску (альбинизм, меланизм), своеобразное строение отдельных органов (клюв), потерю самцового оперения, способности к полету и т. д. Эти абберации он не был склонен объяснять дрейфом генов, связанным со случайной потерей гена вследствие резкого уменьшения численности популяций. Воп-

реки широко распространенному мнению, не в 1954 г., а в 1942 г. Майр впервые выдвинул «принцип основателя», в соответствии с которым генофонд группы особей, а в исключительных случаях генотип одной особи, оказавшихся основателями новой популяции, определяют ее дальнейшую эволюционную судьбу. Этим принципом он объяснял и однообразие даже больших популяций, если они расположены на границе ареалов вида и хорошо изолированы. Так, в двух крайних точках ареала цапли *Demegretta sacra*, встречавшейся в популяциях в разной пропорции с белой или серой окраской, — на Маркизских островах и Новой Зеландии — существуют только серые птицы.

Посвятив значительную часть текста в «Систематике и происхождении видов» доказательству того, что внутривидовая изменчивость затрагивает и видовые признаки, а следовательно, последние формируются в результате постепенной суммации первых, Майр близко подошел к мысли, что виды являются чем-то большим, чем эфемерные промежуточные образования между популяциями с одной стороны и родами с другой. В то же время он понимал, что виды отделены друг от друга резкими разрывами (bridges), которые невозможно объяснить отбором, так как он может канализировать изменения, но не способен изолировать зарождающуюся форму. Для этого необходимо отделение зарождающегося вида от исходного. Это и сделало Майра убежденным сторонником аллопатрического видообразования и столь упорным критиком негеографических (симпатрических) моделей, разбору аргументов и фактов в пользу первого из которых он уделил немало внимания. Итогом был вывод, что симпатрическое постепенное видообразование у организмов с половым размножением вряд ли возможно (Mayr, 1942: 187). Различные примеры преобразования в виды экологических и биологических рас, экотипов, экофенов и т. д., в том числе у видов-двойников и видов-космополитов, казались ему недостоверными или неправильно интерпретированными. Он пришел к выводу, что у животных, размножающихся половым путем, внезапного видообразования не может быть, а в редких случаях оно встречается только у гермафродитных и партеногенетических видов. Однако он полагал, что подобная система размножения свидетельствует о тупике эволюции. В целом Майр был убежден, что доказательства реальности «внезапного видообразования» у животных скудны, а постепенного симпатрического видообразования, скорее всего, вообще нет в природе.

Одновременно Майр защищал «биологическую», или «генетическую», концепцию вида, подчеркивая значение прекращения

скрещивания и обмена генами между разновидностями в ходе видообразования. Когда обмен генов сокращается между популяциями, происходит новое видообразовательное событие. По Майру, это и есть «эволюция в действии». Ее изучение требовало концентрации исследовательского внимания и усилий для выяснения действительного значения изолирующих механизмов и барьеров. Хотя Майр допускал возможность существования нескольких типов изолирующих механизмов, он неизменно делал упор на важность, в первую очередь, географической изоляции. Физическая изоляция, доказывал он, необходима для закрепления барьеров, уже приобретенных в пределах популяций.

В седьмой главе книги Майр отмечает, что разрывы между видами существуют всегда, но чаще всего они являются первично репродуктивными и не всегда сопровождаются морфологическими различиями. В то же время он подчеркивал: «Видообразование не является внезапным, но постепенным и непрерывным процессом, что доказывается фактом нахождения в природе всех мыслимых уровней видообразования, простирающихся от почти однородных видов до видов, в которых изолированные популяции дивергировали в такой степени, что могут рассматриваться как хорошие виды» (Mayr, 1942: 159). Хорошо известно предложенное им решение проблемы происхождения хиатуса — морфологического или физиологического, — когда географическая изоляция ведет к репродуктивной, которая, в свою очередь, обуславливает разрыв среди морфологически дифференцированных популяций предкового вида. Он был уверен, что установленная им дискретность вида является результатом непрерывного процесса, в котором большие разрывы существуют между видами, меньшие — между подвидами, еще меньшие — между популяциями.

Особое внимание Майр уделил факторам, способствующим или препятствующим изоляции, разграничивая их традиционно на внутренние и внешние с оговоркой, что влияние всех внешних факторов, включая изолирующее действие географических преград, всегда зависит от реакции организма, его адаптивной нормы, подвижности, автономности от среды, т. е., в конечном счете, от внутренних факторов. К числу последних он относил характер и скорость мутационного процесса, размах внутривидовой и географической изменчивости, размеры популяции и индивида, скорость размножения, способ размножения и частоту смены поколений, степень активности индивида и формы его поведения. Как видно, Майр обращал внимание не только на казуальные, но и на субстратные факторы эволюции, демонстрируя сложный,

многофакторный характер детерминации видообразования (Завадский, Колчинский, 1977: 21–45; Колчинский, 2003: 329–337). Среди внешних, или кондициональных факторов Майр, прежде всего, называл географические и экологические преграды, ограничивающие свободную панмиксию, географическую изменчивость и расселение вида, а также влияние климата, конкуренцию и т. п.

Огромное значение Майр придавал этологическим изолирующим факторам, особенно разнообразным чертам брачного поведения, предшествующего образованию пар или копуляции. При этом он указывал, что многие из них выполняют двойную или тройную функцию: как угроза или предостережение конкурентам на спаривание; как опознавательный признак, обеспечивающий спаривание особей одного вида; как стимулятор к спариванию. Их главное назначение заключается в том, чтобы облегчить встречу и спаривание конспецифических особей и предотвратить бессмысленную потерю половых клеток в межвидовой гибридизации (Мауг, 1942: 254–255). Именно поэтому столь тонки и сложны формы брачного поведения, затягивающиеся порой на длительный срок с целью гарантии от поспешных «мезальянсов» между особями разных видов. Особенно эффективный механизм препятствия межвидовой гибридизации выработан у животных, образующих длительные пары для выращивания потомства. Ссылаясь на данные К. Лоренца и других исследователей поведения птиц, Майр приходит к выводу о наследственно закрепленных формах поведения.

В качестве механизмов, страхующих сбой в этологической изоляции, выступают механические и физиологические факторы изоляции, препятствующие успешной копуляции из-за несоответствия половых органов, предотвращения оплодотворения, бесплодности гибридов или снижения их плодовитости. Однако Майр не вдавался в подробное рассмотрение действия изолирующих механизмов, ссылаясь на то, что они должны изучаться цитологами, генетиками и эмбриологами. Подробнее он обсуждал взаимосвязь механизмов изоляции, способов размножения, активности организмов и поведения, подчеркивая, что этологические факторы играют более важную роль, чем экологические, у животных с широкой нишей и высокой активностью в поисках партнера (Мауг, 1942: 254–255).

Хотя, в целом, Майр как дарвинист признавал роль естественного отбора в детерминации географической изменчивости и видообразования, но вынужден был констатировать, как мало достоверно известно о его действии в этих процессах. Фактически он

ничего не добавил, чтобы уменьшить степень этого незнания, ограничившись расплывчатыми рассуждениями о влиянии межвидовой и внутривидовой конкуренции, а также хищников на скорость эволюции (Мауг, 1942: 273). И в этом он практически ничем не отличался от Ч. Дарвина, умудрившегося изложить свою теорию естественного отбора без единого примера его реального существования.

В целом, Майр был далек от того, чтобы предложить некий единый механизм эволюции для всех организмов. Он констатировал, что «процесс видообразования находится под воздействием многих разнообразных факторов; одни факторы имеют большое значение в одних группах, а другие — в других» (Мауг, 1942: 273). Например, в эволюции низших беспозвоночных велика роль громадного размаха фенотипической изменчивости, большого числа внутривидовых морфологических групп, а в эволюции высших позвоночных более значима роль автономности онтогенеза, поведенческих реакций и т. д. Особенно велики различия между животными и растениями с их многообразными формами бесполого размножения, особыми механизмами изоляции (цитогенетические факторы, биотопическое предпочтение, сезон цветения и т. д.), привязанностью к месту произрастания, специальными механизмами расселения в виде семян и спор, высокой зависимостью онтогенеза от внешних факторов и т. д. В кратком перечислении особенностей факторов эволюции растений Майр уже в те годы практически признал, что его модель видообразования построена, главным образом, на данных орнитологии и является скорее теорией эволюции птиц, чем универсальной концепцией эволюции.

Майр прекрасно понимал, как далек современный дарвинизм от такой концепции. В заключительных разделах главы о биологии видообразования он подчеркивал: «Мы не сможем реально проникнуть в сущность процессов видообразования, понять их распространение и относительное значение в различных группах животных и растений до тех пор, пока экологические факторы (паттерны полового поведения, предпочтения при спаривании и т. п.) не будут скоррелированы с фактами таксономии (степень и скорость образования подвидов и т. д.) и с цитологическими и генетическими данными (стерильность и т. д.)» (Мауг, 1942: 274). Он верил, что пришло время, когда биологи разных специальностей должны собрать эти данные, чтобы создать более ясную картину видообразования, чем те, которые ранее предлагали или экспериментаторы, или натуралисты. И хотя ни в этой его книге, ни в последующих не встречались словосочетания «эволюция эволюции»,

«биономогенез» или «частная теория эволюции», как это было характерно для К. Дарлингтона, Б. Ренша и некоторых других участников создания СТЭ (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977; Колчинский, 1978), по сути дела, Майр, как Дарлингтон и Ренш, считал решение проблемы изменения самих факторов эволюции важнейшей задачей современного дарвинизма.

В заключительной главе, посвященной проблемам макроэволюции, Майр прежде всего обсудил вопрос о филогенетической систематике, ее недостатках и преимуществах по сравнению с другими систематиками в практическом применении. Сознывая трудности филогенетических построений в случаях регресса, паразитизма, полифилии, сетчатой эволюции и т. д., а также субъективность в выделении крупных таксонов ранга выше рода, Майр, тем не менее, считал их объективными (Мауг, 1942: 278). В целом он следовал принципу единства микро- и макроэволюции, полагая, что несопоставимость их результатов и специфика протекания объяснимы комбинаторикой одних и тех же факторов (малые мутации, плейотропное действие генов, полигенность признаков, отбор и т. д.), действующих в различных диапазонах времени. Так, резкие ускорения темпов макроэволюции и спонтанного происхождения новых типов он объяснял сильным давлением отбора на популяцию, оказавшуюся вне адаптивного пика и ищущую новый адаптивный пик. Он считал, что этих факторов достаточно при объяснении других «законов» или явлений (ортогенез, увеличение размеров в филогенетических линиях, конвергентность эволюции, нарастающая специализация, необратимость и т. д.).

Из главных создателей СТЭ Майр принадлежал к числу тех, кто наиболее бескомпромиссно настаивал на единстве механизмов и процессов эволюции. Он был уверен: «...Все доступные нам факты указывают на то, что происхождение высших категорий есть не что иное как экстраполяция процесса видообразования. Все процессы и феномены макроэволюции и происхождение крупных категорий можно проследить в обратном направлении, вплоть до внутривидовой изменчивости, несмотря на то, что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны» (Мауг, 1942: 298). Именно бескомпромиссность этих заключительных слов «Происхождения видов и систематики», видимо, создала Майру репутацию наиболее ортодоксального и бескомпромиссного соавтора СТЭ, что в целом не соответствовало действительности. Хотя жесткость формулировок и стойкость в отстаивании своих взглядов со времен дискуссий Р. Вирхова, Э. Геккеля и А. Вейсмана были характерными чертами немецкой школы эволюционистов

(Колчинский, 2005), но Майр уже в этой книге продемонстрировал открытость критикам, готовность к ассимиляции новых идей, а самое главное — ясное понимание отсутствия четких представлений по ключевым проблемам эволюции.

Многие из идей, изложенных в этой книге, Майр позаимствовал в какой-то мере у своих берлинских учителей Э. Штреземанна и Б. Ренша. С другой стороны на него оказали сильное влияние многие его американские коллеги, особенно Ф.Г. Добржанский. Тем не менее, нельзя недооценивать его роль в формировании новой парадигмы в эволюционной биологии. Он не только существенно раздвинул границы междисциплинарного синтеза, но и обновил всю методологию эволюционных исследований сначала в США, а затем в других странах, дал новую структуру теоретических и эмпирических подходов к эволюции, натуралистических и экспериментальных, полевых и лабораторных составляющих. Ему удалось убедить скептиков среди натуралистов в том, что они могут не только описывать эволюцию, но и наравне с экспериментаторами изучать ее механизмы, прослеживая в природе разные стадии видообразования.

В соответствии с традицией новой систематики он демонстрировал, как постепенный адаптациогенез к географическим условиям завершается видообразованием, если популяция оказывается географически изолированной от родительского вида столь долго, что успевает сформировать признаки, обеспечивающие репродуктивную изоляцию. Подобно Штреземанну и Реншу, Майр продемонстрировал эвристические возможности систематики птиц для понимания эволюции, но в отличие от их идей, выводы Майра базировались на концепции микроэволюции, развитой Ф.Г. Добржанским и его предшественниками. На примере географической изменчивости птиц он убедил эволюционистов в том, что разрыв между видами может формироваться постепенно и его возникновение можно объяснить изучением географической изменчивости. Тем самым эволюция во времени была объяснена изменчивостью в пространстве, что делало возможным изучать процесс видообразования на рецентных популяциях. Особенно велика роль Майра в описании видообразования на островах, в объяснении с позиций генетики биогеографических правил и т. д. Когда модели аллопатрического и островного видообразования были приняты биологическим сообществом, Майр уже был признан как один из лучших орнитологов мира. Это и облегчило в значительной степени усвоение этих моделей систематиками других областей зоологии.

2.2. Архитектор эволюционного сообщества

Проблема видообразования всегда занимала центральное место в эволюционной теории еще со времен Дарвина. Достаточно вспомнить само название его основополагающего труда. Не случайны и названия книг «Генетика и происхождение видов» Добржанского и «Систематика и происхождение видов» Майра. В соответствии с дарвиновской традицией, их авторы рассматривали образование вида как ключевой момент эволюции, так как, в отличие от всех других таксономических единиц, только вид представляет собой интегрированную систему, отделенную от всех остальных видов целой сетью изолирующих механизмов. Стремление понять природу этой прерывистости, причину дискретности вида вновь и вновь побуждало эволюционистов к дискуссиям, в которых участвовали как сторонники СТЭ, так и их противники.

Майр неожиданно для самого себя оказался одним из лидеров сообщества эволюционных биологов США, интересовавшихся проблемами видообразования и тяготеющих в своих теоретических и эмпирических изысканиях к микроэволюции. Перестройка многих биологических исследований в США на эволюционной основе получила быстрое и эффективное организационное воплощение благодаря Майру. Одним из результатов симпозиума по видообразованию, состоявшегося в Колумбийском университете в 1940 г., было возникновение движения за объединение ученых, заинтересованных в исследовании этой проблемы. По инициативе Дж. Хаксли и А. Эмерсона было организовано «Общество по изучению видообразования»¹. Как подчеркивал Эмерсон, ставший секретарем этого общества, необходимость в его образовании «осознавалась к тому времени разными местными группами, секциями и комитетами уже существовавших обществ». Главной целью общества была координация усилий в разных областях для решения проблемы видообразования. Предполагалось, что в его деятельности будут активно участвовать ученые и организации из других стран, но из-за начавшейся войны это было невозможно осуществить, и деятельность общества на первых порах ограничивалась англо-американским языковым пространством. Тем не менее, в нем состояло приблизительно 375 ученых, представлявших такие отрасли биологии, как ботаника, зоология, микробиология,

¹ Я благодарен М. Б. Конашеву, обратившему мое внимание на эти события и предоставившему в мое распоряжение некоторые материалы из архива Американского философского общества в Филадельфии.

антропология, морфология, цитология, генетика, экология, палеонтология, сравнительная зоопсихология, сравнительная физиология, популяционная биология и систематика (Smocovitis, 1994: 2).

Сам факт создания такого общества означал признание новой «синтетической» эволюционной концепции большим числом биологов с международным авторитетом. Эта концепция была принята в качестве программы деятельности общества, в которой говорилось: «Главная область интереса — происхождение видов. Очевидно, что анализ факторов видообразования включает изучение дивергенции популяций, классифицированных как подгруппы в пределах вида. Поэтому исследования происхождения местных популяций, рас и подвидов являются необходимыми частями изучения видообразования... Основной комплекс факторов может быть определен как наследственное изменение, изоляция и отбор». В исполком общества вошли, помимо Эмерсона, Майра и Добржанского, другие сторонники «эволюционного синтеза» (С. Райт, Л. Дайс, Э. Андерсон, Дж. Симпсон и др.).

Важным шагом в координации эволюционных исследований стал Нью-Йоркский кружок, возникший в 1940 г. в Колумбийском университете и Музее естественной истории. Его ядро составили Добржанский, Майр, Симпсон и Данн. С самого начала они действовали энергично в формировании нового сообщества и закреплении за ним ведущей роли в эволюционных исследованиях, способствуя организационному объединению генетиков и палеонтологов. В кружок был вовлечен геолог Колумбийского университета У. Буче, который был председателем Секции геологии и географии Национального совета по научным исследованиям. В 1941 г. на годовом заседании Палеонтологического общества Америки У. Буче высказался в пользу такого объединения, и уже с середины 1942 г. Добржанский и Симпсон работали над созданием Комитета по общим проблемам генетики и палеонтологии (Cain, 1993: 10). Майр был привлечен к активной работе, когда встал вопрос о редактировании и распространении по подписке «Бюллетеня» будущего комитета.

17 октября 1942 г. небольшая группа генетиков, палеонтологов и систематиков встретилась в библиотеке зоологического факультета Колумбийского университета и высказалась за синтез двух дисциплин. Летом 1943 г. состоялась первая формальная конференция Комитета. В Нью-Йорке собрались зоологи, а в Беркли — ботаники. Формой координации работ в условиях военного времени стал обмен писем о наиболее важных результатах, которые Майр опубликовал в нескольких «Бюллетенях» в 1944 г. (Cain, 1993: 12). Однако вскоре эта работа заглохла.

Последующие пять лет Майр посвятил много времени институционализации синтетической теории эволюции. После войны, превратившей на время это движение, на заседании Американской ассоциации за прогресс науки (AAAS) 30 марта 1946 г. в Сент-Луисе было организовано новое постоянно действующее Общество по изучению эволюции, которое с успехом провело свое первое годовое заседание в декабре 1946 г. в Бостоне и при финансовой помощи Американского философского общества основало международный журнал «Evolution». Одновременно на том же заседании 30 марта 1946 г. было распущено Общество по изучению видообразования, так как его цели являлись составными частями задач нового общества, и его документы, переписка, а также касса были переданы последнему. По свидетельству Дж. Симпсона, подлинным лидером группы, организовавшим оба общества, был Э. Майр (Simpson, 1978: 129). Он и стал первым редактором журнала «Эволюция», который возглавлял до 1949 г. В редакторском предисловии к первому номеру журнала Майр писал, что необходимость периодического издания, «посвященного исключительно результатам исследования в области эволюции, становилась все более острой» (Maug, 1947: I). Эта потребность, по Майру, возникла в результате объединения усилий эволюционистов разных специальностей, пришедшего на смену эпохе разногласий. Задачу журнала Майр видел, прежде всего, в дальнейшем развитии этого объединения (Maug, 1947: II).

Почти одновременно Майру и его соратникам удалось организовать под эгидой Национального исследовательского совета США Международную конференцию по генетике, палеонтологии и эволюции, прошедшую в г. Принстоне (штат Нью Джерси) со 2 по 4 января 1947 г., в которой участвовали «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Maug, 1980a: 42). Ученые Англии и США показали, что они все придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, а естественный отбор считали главным механизмом и единственной движущей силой эволюции. Публикация материалов этой конференции под редакцией Дж. Джемсона, Э. Майра и Дж. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства современного дарвинизма, получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ) или «современного синтеза». (Genetics..., 1949). Казалось, что прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевые

ми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Уровень согласия оказался намного больше, чем в дарвиновские годы. Все были убеждены, что за 15–20 лет удался синтез основных эволюционно-биологических идей.

Одной из целей конференции было подведение итогов деятельности созданного в 1943 г. Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и эволюции для укрепления взаимодействия между биологами-эволюционистами разных специальностей. В послевоенный состав Комитета, возглавляемого Симпсоном, вошли такие сторонники эволюционного синтеза, как Э. Андерсон, Э. Бэбкок (председатель западной группы комитета), У. Буче (председатель комитета до октября 1944 г., а затем председатель восточной группы), М. Демерец, Ф. Добржанский (председатель секции генетики), К. Эплинг, М. Гордон, Дж. Джемсен (председатель секции палеонтологов), Э. Майр (председатель секции систематики), Г. Мёллер, У. Спенсер, Дж. Стеббинс (вице-президент западной группы), К. Стерн, С. Райт. Хотя на самой конференции выявились различные концепции, ученые из разных отраслей биологии признавали, что предположение о ведущей аккумуляционной роли отбора в поступательной эволюции было правильным. К уже известным генетическим механизмам и доказательствам натуралистов была добавлена популяционная концепция, объясняющая биологическое разнообразие и происхождение высших таксонов в результате возникновения видов как репродуктивно изолированных групп. Английский зоолог Дж. Хаксли охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус окончательно как «новый синтез» или «современный эволюционный синтез» в своей книге «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1963). С тех пор принято современный дарвинизм именовать «синтетической теорией эволюции».

Таким образом, решающую роль как в институциональных преобразованиях, так и в собственно эволюционных исследованиях в период синтеза сыграли члены Нью-Йоркского кружка — Э. Майр, Ф. Г. Добржанский и Дж. Симпсон, объединяющим центром которого был Майр (Cain, 1993: 2). К концу 1940-х гг. лидеры Нью-Йоркского кружка считали, что они достигли успеха на нескольких направлениях. Организации, которые они соучреждали, быстро встали на ноги и процветали. Их интерпретации видообразования и других эволюционных явлений были не только известны, но и приняты многими биологами. Изучение эволюции, как им, и в особенности Майру, казалось, было узаконено в качестве составляющей основных биологических исследований. Установился и относительный баланс между специализациями и специалис-

тами. В связи с этим Симпсон даже начал говорить об эре «постнеодарвинизма», в которой предшествующий узкий термин «неодарвинизм» был заменен современным подходом к эволюционным исследованиям.

Как соучредитель, Майр создал и контролировал очень важные позиции в различных организационных структурах. Он много писал и публиковал, часто выступал, энергично рекламировал любимое дело. Хотя Майр был известен своим современникам, существует мало исследований, посвященных степени его специфического влияния в тех сообществах, которые они создал. Так, например, не исследована административная роль Майра как первого редактора журнала «Эволюция». Мало что известно о его научном влиянии на других членов Нью-Йоркского кружка и их роли в синтезе.

Обрисованные выше институциональные и идейные преобразования изменили общий ход эволюционных исследований, результатом чего стало объединение усилий и достижение баланса разных специальностей и специалистов. Несомненно, большое значение в достижении этой цели имело то, что Майр, будучи редактором журнала «Эволюция», в своей редакторской политике проводил курс на углубление кооперации и расширение сотрудничества. В течение трех лет он использовал журнал как средство осуществления реформы и в эволюционных исследованиях, и в эволюционной систематике. Эти реформы предполагали: формирование сообщества исследователей, заинтересованных в обсуждении и изучении таких эволюционных проблем и понятий, как «факторы», «силы» и «механизмы» эволюции; введение некоего баланса в это обсуждение, призванного скорректировать выявившееся преувеличение роли эволюционной генетики и биологии дрозофилы; наконец, убеждение работников музеев в том, что эволюционная систематика и изучение эволюционных механизмов являются высшей целью таксономии. Майр встретил определенные трудности при выполнении всех этих задач. Тем не менее, идеал синтеза и кооперации был достигнут (Cain, 2000: 231).

Майр и его единомышленники в стремлении установить интеллектуальный и в некоторой степени административный контроль над наиболее важными областями эволюционных исследований преследовали несколько целей: 1) содействовать распространению и утверждению эволюционных исследований как особой современной исследовательской дисциплины, сделав их приоритетными среди биологических работ в США; 2) создать эволюционные направления в пределах уже существующих дисциплин — система-

тики, генетики, палеонтологии; 3) привить определенный стиль и метод изучения эволюционных проблем; 4) всячески подчеркнуть важность решения эволюционных исследовательских проблем. Во всех этих четырех направлениях Майр играл главную роль (Cain, 1994: 387).

Выдвижение Майра в лидеры институционализации эволюционного синтеза, в том числе и при создании Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики (Национального исследовательского совета США), отчасти объясняется двумя причинами. Во-первых, Майр воспользовался одновременным отсутствием Дж.Г. Симпсона и Ф.Г. Добржанского. Во-вторых, Симпсон и Добржанский готовы были быть президентами общества, но избегали рутинной административной работы, тогда как Майр не гнушался заниматься ежедневными проблемами, разрешение которых было необходимо для того, чтобы действовал Комитет (а затем и Общество) и чтобы журнал «Эволюция» появился на свет (Cain, 2002: 310). Эти предположения подтверждаются анализом «Бюллетеней», которые Майр распространял от имени Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики в 1944 г. (Cain, 2002: 283).

В 1953 г. Майр покинул Американский музей естественной истории, став «Агассис профессором» Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета, а затем его директором в 1961–1970 гг. В эти годы эволюционная теория всецело доминировала не только в его научно-организационной и редакторской деятельности, но и в его публикациях.

2.3. Эволюционная систематика

Без столь обширного и детального опыта Майра как натуралиста-орнитолога и таксономиста, а также без капитального багажа в области современного эволюционизма был бы немислим его разнообразный вклад в систематику, особенно в эволюционную систематику, место которой он четко определил среди других дисциплин. На его глазах систематика из описательной и классифицирующей дисциплины превращалась в науку, изучающую биоразнообразие, опираясь на все ресурсы современной биологии. Не генетика, а систематика, по мнению Майра, должна была взять на себя основную функцию по синтезу знаний об эволюции.

В качестве лидера такого понимания систематики Майр впервые проявил себя еще в 1930-е гг. в Американском союзе орнитологов, который объединял примерно дюжину молодых ученых,

называвших себя «биологами птиц» и стремившихся переключить исследовательский поиск американских орнитологов с изучения морфологии и географии птиц на исследование их поведения, физиологии, миграции и эволюции. Он старался синтезировать усвоенные им в Германии и США идеи и методы с результатами собственной интенсивной практики в области орнитологии, с литературными знаниями, почерпнутыми из обширной литературы, а также в контактах с ведущими североамериканскими систематиками. В течение более 10 лет Майр предпочитал в своих систематических трудах не выходить за пределы орнитологии, используя добытые им разнообразные знания в организации и проведении выставки «Биология птиц», посвященной Л. Санфорду и открытой в 1948 г., а также в собственных междисциплинарных исследованиях 1940-х гг.

Впервые к проблемам видообразования с точки зрения систематики Майр обратился только в 1940 г. (Mayr, 1940). На следующий год вышли статьи (Mayr, 1941b, c) об островной биогеографии птиц Полинезии и, наконец, в 1942 г. книга «Систематика и происхождение видов», о которой подробно сказано выше. В американском биологическом сообществе Майр возглавил энергичную группу систематиков, жаждавших превратить свою дисциплину в эволюционную. Двумя другими ведущими сторонниками этого движения были Дж. Г. Симпсон и А. Кэйн. Тем не менее, именно Майр стал ключевой фигурой в учреждении «систематической биологии» (systematic biology) как целой области наук о жизни. Это, возможно, связано с тем, что Майр первым осознал необходимость подготовить учебник для систематиков, где проблемы классификации, биогеографии и номенклатуры были бы изложены в неразрывной связи друг с другом.

Книга «Методы и принципы зоологической систематики», написанная Майром в соавторстве с другими выдающимися американскими зоологами Э. Линсли и Р. Юзингером, была издана в Нью-Йорке в 1953 г. (Mayr et al., 1953). Она оказалась самым авторитетным учебным пособием в этой области биологии, переведенным на многие языки, в том числе и на русский язык под редакцией В.Г. Гептнера (Майр и др., 1956). В ее первой главе «Систематические категории и понятия» авторы подробно рассматривают, главным образом, теоретически вопросы и понятия тогдашней систематики, ее историю и задачи. Особое внимание уделено проблеме вида и внутривидовым категориям, способам классификации надвидовых категорий, понимаемых чаще всего как субъективные единицы, их выделению в практической и филогенетиче-

ской систематике. Центральное место в книге заняла вторая глава «Процедура в систематике», посвященная сбору и хранению материала, анализу определенных ситуаций, с которыми сталкивается систематик при обработке и описании результатов, а также форме изложения и изображения полученных результатов. Наконец, в третьей главе «Зоологическая номенклатура» дан анализ исторических и теоретических основ номенклатуры, рассмотрены вопросы приоритета и трудности названия всех таксономических групп от внутривидовых форм до типа.

Популярность этой книги, задуманной как учебное пособие, объясняется прежде всего тем, что авторы стремились отразить произошедшие в систематике изменения. В ней обсуждаются пути разграничения различных форм внутривидовой изменчивости, выяснения генетической основы географической изменчивости и географического формирования, использования концепции политипического вида, выяснения различий между видом и внутривидовыми формами, отказа от морфологической концепции вида и т. д. Еще раз было показано, что систематика является основой для решения проблемы формо- и видообразования¹.

В 1950–1960-х гг. влияние Майра как систематика непрерывно усиливалось. Он становится все более известным широкому кругу биологов благодаря своей активной деятельности на высших должностях (иногда в качестве президента или вице-президента) в различных национальных и международных организациях, например, в Национальной Академии наук США, в Американском обществе натуралистов, в Линнеевском обществе в Нью-Йорке, в Обществе эволюционных исследований, в Обществе по зоологической систематике, а также в Международной комиссии по зоологической номенклатуре. Его работа в ней началась накануне Международного зоологического конгресса в Копенгагене (1953 г.) и завершилась в 1979 г.

В конце 1969 г. Майр опубликовал новую книгу по систематике, также переведенную на русский язык (Mayr, 1969a; Майр, 1971). Сам Майр принципиальное отличие этой книги от предыдущей видел в приоритете целей. Если в начале 1953 г. соавторы стремились дать начинающим исследователям объективный обзор

¹ Перевод этой книги на русский язык, выполненный крупным генетиком М.Л. Бельговской, способствовал правильному пониманию биологами СССР современного уровня исследований в области систематики в то время, когда в стране только начинали критику «нового учения о виде» Т.Д. Лысенко.

литературы по таксономии, то новая книга претендовала на изложение теории систематики и содержала больше оригинальных материалов по таксономии, методам классификации и теории номенклатуры. Значительное увеличение объема книги путем включения оригинальных данных сопровождалось сокращением разделов, посвященных вопросам, изложенным в других публикациях. Произошла значительная перегруппировка материала. Вопросы истории систематики, определения ее места в современной биологии, разграничения сфер влияния таксономии и систематики, определение задач систематики были выделены во вводную главу «Таксономия как наука».

Как и в предыдущей книге, основной задачей эволюционной систематики Майр считал использование классификации для определения таксонов с целью выявления эволюционных отношений. Особое внимание должно быть уделено группам видового уровня, а также подвидам, которые признавались особыми таксономическими единицами. В теоретической и практической систематике Майр исходил из того, что эволюционная теория установила принципы, важные для определения и исследования подвидовых, видовых и надвидовых таксонов. Поскольку вопросы обмена генами и других генных изменений в популяциях стали повседневным предметом эволюционных исследований, систематики, по мнению Майра, должны стремиться строить свои работы на концепции биологического вида. Он отметил трудности ее применения для организмов с разными способами бесполого размножения, а также в случаях слабого изучения внутривидовой индивидуальной изменчивости, различных форм полового, возрастного, сезонного и т. д. полиморфизма.

Тем не менее, Майр настаивал на особом значении биологической и политипической концепций вида для систематики животных, предлагая выделить в ней популяционную систематику. В этом случае географические и экологические разновидности, согласно Майру, признаются зарождающимися видами, а видовые кластеры или надвиды — четкими группировками на более высоком родовом уровне. В то же время признакам, рассматриваемым как адаптации к местным условиям, Майр отводит главную роль при проведении таксономических различий. Наконец, наличие географических барьеров Майр рассматривал как достаточное условие для проведения границ в классификации. В целом по этой схеме классификации таксономические группы строятся вокруг общего предка и его потомков, что, конечно же, является очевидным следствием и развитием дарвиновской традиции. Впервые после

Дарвина именно Майр доказывал, что образование нового вида является ключевым звеном в эволюции, осуществив тем самым реальный синтез систематики, генетики и селекционизма.

В книге Майр подробно рассмотрел теории классификации: эмпиризм, номинализм, кладизм и эволюционную систематику, отметив, что только две последние возникли в последарвиновский период. Тем не менее, додарвиновские концепции находят сторонников среди современных систематиков. В частности, номиналистическая концепция вида, по существу, представлена в трудах по нумерической фенетике (Sokal, Sneath, 1963), в которых таксоны создаются по степени наблюдаемого сходства. В конечном счете, нумерические классификации оказывались сходными с эволюционными, так как обычно организмы тем больше похожи, чем ближе они по происхождению. Вместе с тем, как указывал Майр, приписывание признакам одинаковой ценности приводит к смешению фенетического сходства с филогенетическим родством, так как при этом не учтены такие явления, как параллелизмы, конвергенции, генетический и морфогенетический гомеостаз, мозаичная эволюция и т. д. В связи с этим он резко выступал против философии операционализма, считая его методологию неприемлемой для эволюирующих систем (Майр, 1971: 88–89).

Центральное место в критическом анализе Майра занял кладизм, жаркие дискуссии вокруг которого привели к росту популярности кладизма среди систематиков. Этим термином было обозначено одно из направлений филогенетической систематики, основанной немецким морфологом и палеонтологом В. Хеннигом (Hennig, 1950, 1966). В соответствии с кладизмом, организм получает таксономический ранг и классифицируется исключительно в зависимости от давности его происхождения от общего предка и, соответственно, от положения точки ответвления его группы на филогенетическом древе. По мнению Майра, основная ошибка кладизма заключалась в недооценке того, что «родство в эволюционном отношении определяется обоими процессами филогенеза, а именно ветвлением и последующей дивергенцией» (Майр, 1971: 90). Следовательно, ранг таксона определяется не столько его генеалогией, сколько генетическим сходством и диверсификацией. Критикуя кладизм, Майр не предполагал, что в ближайшем будущем именно это направление станет доминирующим в систематике.

Очередное издание «Принципов зоологической систематики» Майр вместе с П. Ашлоком готовил уже в условиях свершившейся «кладистической революции» (Maug, Ashlock, 1991), и нельзя

было отрицать огромное влияние метода Хеннига, используемого даже эволюционными таксономистами при проверке классификации на монофилетичность. Но Майр продолжал настаивать на недостатках методологии Хеннига, подчеркивая, что «кладограмма изображает предполагаемый способ ветвления филогенетического древа, а не саму классификацию» (Maug, 1995a: 415), а созданная кладистами классификация строится на признаках, которые эволюционные систематики считают несопоставимыми. Кладограмма вообще не может считаться классификацией, так как в ней нет демаркации таксонов на одном и том же древе по рангам. Сам Хенниг не дал инструкций, как превращать кладограмму в общую справочную систему.

В результате кладистам не удалось вытеснить эволюционные классификации. Кладоны, выделяемые методом Хеннига, не совпадают с таксонами, установленными в традиционных классификациях, что особенно справедливо относительно ископаемых организмов. Получается, что все виды ответвляются от одного и того же ствола, что ведет к использованию одних и тех же обозначений для разных таксонов, внося хаос в сложившуюся систему классификаций. Майр настаивал на использовании другой номенклатуры в построениях кладистов. Выступал он и против претензий некоторых кладистов отказаться вообще от иерархической системы Линнея, как излишней. Такой отказ, по его мнению, приведет к потере большого количества информации о биоразнообразии, в кратком виде содержащейся в традиционной эволюционной систематике. Он уверял, что обе системы не только легитимны, но должны сосуществовать друг с другом, так как каждую из них используют с разными целями при построении филогении (Maug, 1995a: 421). Майр полагал, что здесь его взгляды совпадали с позицией самого Хеннига (Hennig, 1975) и других умеренных кладистов — П. Акса, Дж. Гриффитса и др.

Возражения против подхода Хеннига с позиций эволюционной систематики Майр суммировал в нескольких пунктах (Maug, 1995a: 427–430), большинство из которых связано с тем, что при таком подходе игнорируется или генетическое, или фенотипическое сходство, а в крайних случаях то и другое: 1) виды, объединенные в один кладон, не всегда более сходны между собой, чем с видами других кладонов, а близкородственные виды отнесены к разным кладонам; 2) в кладограммах учитываются только эволюционирующие признаки, а информация о предковых (плезиоморфных) признаках игнорируется; 3) традиционные предковые таксоны рассматриваются как парафилетические; 4) отсутствие теории «ранжирова-

ния» (ranking) таксонов, вызванное отказом от предложения Хеннига ввести новые категории для каждой точки ветвления и с учетом геологического возраста определять ранг каждого таксона; 5) крайняя гетерогенность кладонов; 6) из чисто филогенетической системы исключены такие традиционно общепринятые группы, как бородатки, крокодилы, турбеллярии и др.

По мнению Майра, система Хеннига не случайно появилась именно в Германии, где со времен Э. Геккеля было принято смешивать эволюцию и филогению, игнорируя при этом в значительной мере вопрос об эволюционных механизмах. Другим аспектом немецкого контекста системы Хеннига было традиционное рассмотрение филогенетической системы как альтернативы идеалистическим морфологическим системам, отождествлявшим сходство и родство. По иронии судьбы пропагандируемый Хеннигом подход имел черты дарвиновской систематики, так как апоморфия (ароморфу) каждого клада соответствует признаку, используемому в логических делениях при построении классификаций нисходящего ряда. В итоге изначальный предковый таксон обозначается единственным признаком, чего издавна избегает каждый опытный систематик. Между тем, ожидания разных классификаций одной и той же группы не всегда сбываются. Выделение класса млекопитающих, осуществленное путем эволюционно-фенетического анализа, вряд ли будет пересмотрено кладистами. В случае же прокариот с широко распространенной у них конвергенцией, вызванной возможным горизонтальным переносом генов, кладистический анализ дал совершенно иную классификацию (Woese, 1987). Но и при глобальной ревизии микроорганизмов остались нетронутыми некоторые основные группы, как, например, грамотрицательные бактерии.

В конечном счете, Майр вынужден был признать, что в случаях построения филогении в виде линии предков систематика Хеннига имеет ряд преимуществ, но при изучении относительно гомогенных таксонов с целью установления сходства и генетических различий, а также их экологических ниш следует использовать эволюционную систематику. Ее эффективность Майр демонстрировал при анализе классификаций бородатковых, обитающих в Юго-Восточной Азии, Африке и Южной Америке и занимающих на всех трех континентах сходные экологические ниши. В традиционной систематике их объединяли в семейство *Capitonidae*, а произошедших от южноамериканских бородатковых туканов — в семейство *Ramphastidae*. Кладисты, учитывая только точки ветвления, объединяют южноамериканских бородатковых и туканов

в одно семейство, а бородатковых Старого Света в другое. Майр был готов привести сотни других примеров, где классификации кладистов вели к потере экологической информации (Maug, 1995a: 431).

В 2002 г., комментируя статью П. Бойртона (Beurton, 2002) об эволюции концепции биологического вида, Майр подчеркнула, что автор не смог преодолеть смешение вида как логической категории и вида как таксона, что продолжалось в систематике вплоть до 1950 г. (Maug, 2002a) и не изжито сторонниками филогенетической кладистики по сей день. Суть этого замечания состоит в том, что в онтологическом отношении вид является скорее единой системой «the individual», чем классом, т. е. категорией. Поясняя различие между двумя этими употреблениями термина «вид», Гизелин указывал, что вид как категория — это класс, а вид как таксон — реальный индивид в генетическом, экологическом и эволюционном отношениях. Смешение двух разных понятий, обозначаемых одним термином «вид», продолжает приводить ко многим недоразумениям как в систематике, так и в эволюционной теории, когда, оперируя с логическими категориями, систематик полагает, что имеет дело с реальными природными объектами (Ghiselin, 1997).

2.4. Биологическая концепция вида и практика систематики

Как видно из предыдущего параграфа, далеко не все таксономисты приняли эволюционную систематику Майра и ее рекомендации. Быстро выявились трудности при использовании биологической концепции вида в классификации многих животных и растений с бесполом размножением. Ей противоречило и все увеличивающееся число видов гибридогенного и полиплоидного происхождения (White, 1978; Боркин, Даревский, 1980). Биологическая концепция фактически никогда не имела широкого признания среди микробиологов, ботаников, зоологов, работающих с низшими беспозвоночными, в случаях, когда трудно использовать критерий репродуктивной изоляции. Ее горячими сторонниками были генетики и зоологи, работавшие с высшими насекомыми или позвоночными, где изоляционные механизмы развиты сильнее. В связи с этим были даже предложения назвать майровские представления не «биологической», а «изоляционной» концепцией вида. (Paterson, 1985).

Возникли трудности ее использования и в случаях филетической (анагенеза) эволюции, протекающей как цепь непрерывных, градуальных изменений (в виде эволюционной серии популяций)

во времени, а не в пространстве, особенно при изучении ископаемых популяций. Для преодоления этой трудности Дж. Симпсон предложил в 1953 г. эволюционную концепцию вида, в которой видом называлась группа популяций, имевшая собственную эволюционную судьбу (Simpson, 1953). Несмотря на некоторую абстрактность, новая концепция получила широкое распространение среди систематиков — сторонников кладистической идеологии или практики, которые вслед за Хеннигом продолжали называть ее филогенетической концепцией вида (Donoghue, 1985; Kluge, 1990). В ее рамках вид рассматривали как наименьшую ветвь (кладу), которую диагностически можно отличить от других клад в ряду отношений «предок-потомок» по любому генетическому или фенотипическому признаку. Подобным образом, полагали кладисты, можно установить однозначную связь между видообразованием и эволюционной дифференциацией (Cracraft, 1989).

Появление усовершенствованных методов нумерической таксономии и кладистики способствовало продолжению дебатов относительно природы систематики и ее отношения к эволюционной теории. В целом, «кладистическая революция», произошедшая в конце 1970 — начале 1980-х гг., содействовала вытеснению биологической концепции вида из систематики и укорению там эволюционной концепции вида (Боркин и др., 2004: 939). Этому в немалой степени способствовали не только новые цитогенетические и молекулярные методы выявления родственных линий внутри популяций и на уровне видов, но и смена поколений в систематике, связанная с приходом молодых сторонников кладистики, владеющих самыми современными молекулярными методами.

Самые неожиданные трудности для использования биологической концепции вида в систематике возникли при оценке видового статуса географически изолированных популяций, хотя как раз алопатрическое видообразование составляло ее суть. Соглашаясь с критикой оппонентов, сам Майр признавал, что политипическая концепция вида как совокупности географически изолированных популяций на самом деле не соответствовала биологической концепции вида и создавала трудности ее использования в систематике (Maug, 1993: 9). Стремление преодолеть возникшие в ней теоретические и практические трудности привело к возникновению новых концепций вида (Боркин и др., 2004). В рамках «распознавательной концепции вида» (Paterson, 1985; Lambert et al., 1987) сохранялось представление о виде как целостной репродуктивной системе, в которой происходит рекомбинация генов. Однако в ней был сделан упор не на изоляционных механизмах, а на

эволюционных связях (механизмах распознавания конспецифических особей), объединяющих популяции одного вида в единую репродуктивную систему. Дальнейшее развитие этот подход получил в «когезионной концепции вида», в которой вид определялся в терминах генетической и фенотипической связанности, позволяющей сохраняться виду как единой эволюционной единице. В результате видообразование рассматривается не столько как возникновение изоляционных механизмов, сколько как эволюция различных механизмов когезии, обеспечивающих целостность морфогенеза, единую экологическую нишу и т. д.

В целом, все эти концепции были направлены не столько на изживание биологической концепции вида в систематике, сколько на преодоление ее недостатков. Новые концепции отнюдь не альтернативны друг другу, а, по сути, являются дальнейшим развитием идей эволюционной систематики, несмотря или вопреки декларируемому расхождению с ней. Все они являются эволюционными и даже биологическими, так как на первый план выдвигают генетические основы эволюции. Следует согласиться с утверждением: «Эволюционная концепция, не говоря о распознавательной или когезионной, на практике включает в себя все ценное, что разработано биологической концепцией вида, оставаясь при этом более широкой концептуально» (Боркин и др., 2004: 939).

Если широкое применение политипической концепции вида привело к резкому сокращению числа видов среди насекомых, птиц и млекопитающих путем сведения многих форм, признаваемых ранее как виды, в подвиды, то эволюционная или филогенетическая концепция привела к их резкому увеличению. Использование молекулярных методов в систематике выявило большую гетерогенность видов, чем это предполагалось ранее при изучении морфологических признаков. Взамен популяционного мышления в практику систематики внедрено «дендрограммное мышление», в котором любые таксоны воспринимаются не как группы популяций, а как минимальные единицы филогенеза (Боркин и др., 2004: 939). В целом, Майр оказался более успешным во внедрении своих концепций вида в экологию и эволюционную теорию, чем в систематику. Его представления об отсутствии полиплоидии у бисексуальных видов животных, особенно позвоночных, а также о редкости симпатрических видов-двойников среди них устарели вскоре после выхода его книг по систематике.

Глава 3. ЭВОЛЮЦИЯ ЭВОЛЮЦИОНИСТА

Рост авторитета Майра как всемирно признанного лидера СТЭ подкреплялся тем, что в течение более чем полувека он продолжал совершенствовать свою концепцию, пересматривая прежние взгляды, выдвигая и проверяя новые гипотезы, отвечая на вызовы оппонентов СТЭ. Анализ эволюции его эволюционных взглядов требует специальных исследований. Здесь же будут намечены только основные ее тенденции: стремление понять генетические основы видообразования; показать единство механизмов макро- и микроэволюции и, следовательно, ключевую роль видообразования в возникновении макроэволюционных новшеств; раскрыть роль современных эволюционных воззрений в изучении антропогенеза.

В наиболее зрелом виде эволюционные воззрения Э. Майра были изложены в книге «Зоологический вид и эволюция», которая была переведена на многие языки, включая русский, став на многие годы настольной книгой биологов-эволюционистов во всем мире (Мауг, 1963а; Майр, 1968). Их популярности способствовал существенно переработанный и более краткий вариант «Популяция, виды и эволюция», также изданный на русском языке (Мауг, 1970; Майр, 1974а). В этих двух книгах подробно рассмотрены эволюционные последствия конкуренции видов и принцип исключения; соотношение группового и индивидуального отбора; дана классификация изолирующих механизмов; отмечено большое значение поведения как фактора микро- и макроэволюции; проанализированы различные случаи нарушения изолирующих механизмов, а также взаимодействия случайности и отбора в эволюции; объяснены механизмы хранения и защиты генетической изменчивости; единство гено типа как объекта отбора; роль эпигенотипа в эволюции и т. д. Без преувеличения можно сказать, что современная дарвиновская трактовка микроэволюции и видообразования с наибольшей полнотой была дана Майром именно в этих книгах.

3.1. Генетические основы видообразования

Главное отличие книг «Зоологический вид и эволюция» и «Популяция, виды и эволюция» от «Систематики и происхождения видов» заключается в подробном рассмотрении генетических ос-

нов видообразования. В специальных главах Майр анализирует такие вопросы, как влияние потока генов на интеграцию генотипа и генофонда, на генетическую структуру популяций, на взаимодействие генотипических и биотипических сред и т. д. В анализе генетики видообразования Майр продемонстрировал открытость новым фактам и обобщениям, готовность учесть в своих трудах даже те концепции, которые, на первый взгляд, были несовместимы с его «священными коровами» — концепциями политипического и биологического вида, а также моделью алопатрического видообразования как основного способа возникновения новых видов.

Сам Майр не раз признавал, что в момент написания «Систематики и происхождения видов» его знания в области генетики были весьма незначительны. Но после того, как Добржанский начал работать в Колумбийском университете, контакты Майра с генетиками стали постоянными. Они оба интересовались изолирующими механизмами, понимая, что генетически детерминированное поведение у многих животных играет важную роль в их становлении. Майру было хорошо известно, как в искусственных условиях нередко легко идет гибридизация у птиц симпатрических видов, никогда не скрещивающихся между собой в природе. Для объяснения этого феномена ему необходимо было провести эксперименты в лабораторных условиях, которые было технически нелегко осуществить, имея в качестве объекта исследований птиц. Он с радостью принял приглашение Добржанского использовать для этой цели вместо птиц близкородственные виды дрозофил и в короткое время стал настоящим дрозофилистом. В первых экспериментах на дрозофилах Майр занимался изучением тех аспектов их поведения, которые позднее были названы «опознанием видов» (the recognition aspect of species) (Mayr, 1950).

По предложению Добржанского основная работа выполнялась в Колд-Спринг-Харборе под Нью-Йорком, где в 1943–1952 гг. Майр работал каждое лето. Там он познакомился и установил тесные контакты, а нередко и дружбу, с ведущими американскими генетиками (С. Райтом, Б. Уоллесом, М. Уайтом и др.), а также с иностранными учеными, включая будущих лауреатов Нобелевской премии М. Дельбрюка, В. МакКлинтона, С.Э. Лурия, А. Львова, Ж. Моно, Дж. Уотсона и др. Это позволило ему не только быть в курсе главных событий в области генетики, но и получать информацию из первых рук. Столь тесные контакты музейного орнитолога с создателями современной генетики и молекулярной биологии до сих пор кажутся загадочными для многих историков биоло-

гии. Включению Майра в изучение молекулярно-генетических основ эволюции способствовала удивительно доброжелательная обстановка в лаборатории генетики в Колд-Спринг-Харборе, которую долгое время возглавлял ученик Т. Моргана М. Демерец. Работая в таких условиях, Майр преодолел трудности в трактовке генетических факторов эволюции, сказавшиеся в его ранних эволюционных публикациях. Тогда он, с одной стороны, уже не воспринимал концепцию слитной наследственности, а с другой стороны, его не устраивал строго атомистически-редукционистский подход в математических моделях в популяционной генетике, в которых исчезал целостный индивид как главный объект действия отбора. Как всякий натуралист, Майр полагал, что чистый редукционизм не способен объяснить целостность организма и единство эволюционных преобразований на всех уровнях организации живого. К концу 1940–1950-х гг. к подобным выводам пришел Добржанский и некоторые его ученики. Эксперименты К. Мазера (Mather, 1941) их подтверждали.

Лидером нового холистического подхода к генотипу и генофонду стал эмигрант из России И.М. Лернер (Lerner, 1954, 1958), выдвинувший концепцию генетического гомеостаза, продемонстрировав важность неаддитивного действия генов в эволюции. Как вспоминал Майр, большое влияние на него оказали также труды Б. Уоллеса о сбалансированном полиморфизме, также свидетельствовавшие о целостности генотипа и генофонда (Mayr, 1993: 14). В 1953 г. Майр участвовал в небольшом симпозиуме в г. Павии, организованном итальянским генетиком А. Буззати-Траверсо. После жарких дискуссий вокруг докладов Мазера, Лернера и Уоллеса и др., удалось убедить даже Р. Фишера в недостаточности чисто аддитивной характеристики действия генов в эволюции, а также в необходимости целостного подхода к трактовке ее генетических основ. Эта встреча стала стимулом к эволюции взглядов Майра в сторону осознания единства фенотипа и генотипа как единиц действия естественного отбора.

Хронологически это совпало с переходом Майра в Гарвардский университет, открывшим ему дорогу в Национальную академию наук США (1954), а также с расшифровкой структуры ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г. Эти, на первый взгляд, не связанные друг с другом события оказали прямое влияние на его дальнейшее творчество. С одной стороны, избрание Майра в самую престижную академию США означало официальное его признание одним из главных лидеров СТЭ, а с другой стороны, ему, как ее лидеру, в начавшийся век молекулярной биологии при-

шлось защищать право эволюционной теории на существование, доказывая обществу необходимость сохранить традиционные отрасли естественной истории. Для успеха в этой борьбе, связанной с жесткой конкуренцией в биологическом сообществе за финансово-материальные и людские ресурсы, необходимо было в максимальной степени учитывать новейшие открытия в молекулярной генетике, объединяя их с опытом натуралиста и систематика.

Книги «Зоологический вид и эволюция» (1963) и «Популяции, виды и эволюция» (1970) свидетельствуют о том, как далеко продвинулся Майр в понимании генетических основ эволюции, которым в начале 1940-х гг. уделил всего несколько десятков строк. Помимо специальных глав «Популяция, ее изменчивость и генетика», «Факторы, понижающие наследственную изменчивость популяции», «Накопление и защита наследственной изменчивости», «Единство генотипа». «Генетика видообразования», занимавших, по крайней мере, треть объема каждой из книг и всецело посвященных генетическим факторам, генетика в той или иной степени вкраплена во все другие разделы книг, ставших вершиной в творчестве Майра как биолога-эволюциониста и апогеем в развитии СТЭ.

3.2. «Генетическая революция»

Важнейшим этапом в эволюции взглядов Майра стала статья «Изменение генетической среды и эволюция» (Mayr, 1954), в которой он развивал принципиально новые идеи о генетической и биотической среде популяций, названных им в 1942 г. основателями новых видов. В основе оригинальной концепции лежали усвоенные им представления о зависимости действия генов от генотипической и биотической среды. Одновременно Майр, по существу, отказался от примитивного градуализма и существенно пересмотрел свои взгляды на формы и темпы видообразования, положив начало разработке представлений о «генетической революции» и «мгновенном видообразовании», в которых была использована гипотеза квантовой эволюции Дж. Симпсона (1948), предложенная в 1944 г. В нее Майр добавил данные систематики, генетики, зоологии и биогеографии. Майр воспринял также представления Райта и Симпсона об особой роли малых периферических популяций, а в качестве их модели использовал островные популяции на архипелагах.

Такие популяции основываются обычно небольшой группой мигрантов, представленной несколькими парами особей, а в край-

нем случае, одной беременной самкой, из обширной панмиктической популяции. Генофонд таких групп является небольшой случайной выборкой из генофонда родительской популяции. Внезапное превращение популяции из многочисленной и открытой в малочисленную и закрытую ведет к гомозиготности во многих локусах и к потере большинства аллелей. Изменение внутренней генетической среды сказывается на многих локусах, как это происходит при гибридизации и полиплоидии. Соответственно меняется и селективная ценность многих генов, иногда на прямо противоположное значение. Подобные резкие изменения Майр назвал «настоящей генетической революцией» (Майр, 1968: 465). Ее результатом могло стать образование на базе периферической популяции не просто нового вида, а вида нового типа, порою столь резко отклоняющегося от родительского вида, что он способен занять не только новую экологическую нишу, но сменить адаптивную зону.

Смена адаптивной зоны связана, по Майру, с переходом популяции от одного состояния равновесия к другому. Популяция, оказавшаяся в новой экологической нише, испытывает сильное давление отбора, которому уже не препятствует приток генов из соседних популяций. Наличие свободной экологической ниши, малый размер популяции и ее изолированность способствуют быстрой эволюции, приводящей к появлению нового вида буквально за два-три поколения, тогда как при обычных условиях эта скорость значительно ниже. И хотя Майр, как правило, такие события оценивал как видообразование, но ввиду неравноценности видов по эволюционной перспективности, в результате генетической эволюции возникает возможность появления и нового крупного таксона. В этой связи можно напомнить, что именно эти идеи послужили основой для формирования гипотезы об арогенной популяции (Завадский, 1958).

К удивлению Майра, его новая гипотеза оказалась практически незамеченной, хотя вскоре уже были получены экспериментальные данные, подтверждавшие вывод о том, что изменения в каком-либо локусе могут вызвать характер цепной реакции, сказывающейся на селективной ценности других локусов и идущей до тех пор, пока система не достигнет нового состояния равновесия. Так, при селекции на большее число щетинок у дрозофил было показано, что, вопреки классическим допущениям, популяции гомозиготных особей иногда дают более резко выраженный ответ на давление отбора, чем популяции с высоким уровнем генетического полиморфизма и гетерозиготности. Майр объяснял этот феномен

наличием систем генов-регуляторов, обеспечивающих эпистатическое равновесие в популяциях со сбалансированным полиморфизмом и противодействующих давлению отбора.

В пользу майровской гипотезы говорили и математические расчеты Дж. Холдейна (Haldane, 1956, 1957), показавшие наличие других факторов, которые благоприятствуют быстрому обороту в популяциях, проходящих «сквозь узкое горлышко» сокращения численности. Размер популяции и изначальная частота аллеля прямо воздействуют на скорость закрепления селективно выгодного гена. Поэтому в популяции-основателе редкий ген может сразу достичь высокой концентрации и быстро заменить свой аллель, обеспечивая тем самым высокую скорость эволюции. Кроме того, колебания численности в периферийных популяциях более значительны, что также способствует быстрым генетическим преобразованиям.

Рассматривая последствия «генетической революции», Майр в 1968 г. еще раз подчеркнул, что она в значительной степени связана с прохождением популяции через резкое сокращение численности, названное им прохождением популяции через «узкое горлышко», которое сопровождается большой потерей генотипической изменчивости. В результате основатели несут лишь часть изменчивости родительской популяции, отличаются высокой степенью гомозиготности, изменением селективной ценности аллелей в новой генотипической среде, утратой многих генов и т. д. Однако в некоторых случаях эти потери обеспечивают «хороший старт» и позволяют новой популяции быстрее реагировать на новые селективные вызовы среды. В результате популяция быстро переходит от одного хорошо интегрированного, сбалансированного и стабильного состояния через стадию высокой неустойчивости к другому (Майр, 1968: 427).

Майр хорошо понимал значение малых периферических изолятов для макроэволюции. Уже в 1954 г. он подчеркивал, что при генетических революциях действует «механизм, ответственный за быстрое появление макроэволюционных новшеств без какого-либо противоречия с данными генетики» (Maui, 1954a: 176). Подобно Симпсону, Майр указывал на связь между генетическими революциями, совершающимися в малых периферических популяциях, и отсутствием переходных форм в палеонтологической летописи. Он допускал, что периферические изоляты у птиц являются не только зарождающимися видами, но во многих случаях новыми родами и более высокими категориями. Судьба популяций, претерпевших столь серьезную генетическую реконструкцию, может

быть различной. Большинство из них обречено на вымирание, лишь немногим удастся прорваться в новую экологическую нишу, размножиться и выжить там. Выживает лишь тот генофонд, который оказался способным вынести гомозиготизацию по большинству локусов, будучи преадаптирован к новой среде. Популяция, прошедшая через «узкое горлышко», быстро увеличивает свою численность, расширяет ареал и превращается в новый вид.

Свои гипотетические соображения о генетической революции Майр подкреплял примерами: популяции зимородка на островах Новой Гвинеи, история расселения скворца в Северной Америке, заселение Австралии и Новой Зеландии птицами, проникающими сюда через Малайский архипелаг из Юго-Восточной Азии. Впоследствии концепция «генетической революции» получила частичное подтверждение в многочисленных работах на объектах из разных таксономических групп, а также уточнения и дополнения (см. обзор, Колчинский, 2003: 373–386): в гипотезах «катастрофического отбора» Х. Льюиса, «квантового видообразования» В. Гранта, «гомосеквинциального видообразования» Х. Карсона, «неоформогенного видообразования» К. М. Завадского, «генетического видообразования» М. Уайта, Н.П. Дубинина, Н.Н. Воронцова и др. Она заняла ключевое место в трудах многочисленных сторонников концепции «прерывистого равновесия», на которой мы подробно остановимся ниже.

3.3. Отбор как главный созидательный фактор эволюции

Обобщая огромный материал о генетических основах внутрипопуляционной изменчивости, источниках ее поддержания и уменьшения, Майр пришел к выводу, что большая часть внутрипопуляционного полиморфизма связана с генным потоком и рекомбинацией, взаимодействия которых достаточно, «чтобы в популяциях, размножающихся половым путем, нельзя было найти двух идентичных особей» (Майр, 1968: 154). Этот вывод подводил черту под спором о достаточности генетической изменчивости для возникновения биоразнообразия. Генетическая изменчивость в популяции, по мнению Майра, зависит от: 1) внесения нового генетического материала за счет отбора и случайных мутаций; 2) уменьшения этой изменчивости за счет отбора и случайных отклонений в выборке, включая дрейф генов; 3) защиты накопленной изменчивости с помощью цитофизиологических механизмов, изоляционных механизмов и экологических факторов.

Подобное разнообразие защитных механизмов, по мнению Майра, свидетельствует о ведущей роли отбора в их возникновении, так как большая однородность «оптимального генотипа» приводила к большой смертности в условиях высокой плотности выживших адаптивных особей в стабильных условиях, а также к массовой гибели их в неблагоприятных условиях (Майр, 1974а: 181). В споре об эволюционном значении «мутационного груза», в том числе и в популяции человека, Майр поддержал тех, кто указывал на его адаптивный характер. Генетическая изменчивость популяций обеспечивает превосходство гетерозигот и служит потенциальным сырьем для выработки новых адаптаций и для видообразования.

В 1960-х гг. Майр развивал концепцию единства генотипа и фенотипа как основ действия отбора. Он подробно проанализировал влияние потока генов на целостность генотипа, на генофонд и генетическую структуру популяций. В итоге был сделан вывод о ведущей роли отбора в поддержании большинства аллелей в гетерозиготном состоянии в генофонде, что придает ему целостность и сбалансированность (Майр, 1968: 240–241; 1974: 205–207). Кoaдaптaция генов обеспечивает их гармоничное эпистатическое взаимодействие в ходе морфогенеза. Каждый ген благоприятствует отбору той генотипической среды, на фоне которой он способен внести максимальный вклад в приспособления. Иными словами, Майр далее развивал представления С.С. Четверикова (1926) о том, что адаптивность гена зависит от его генотипической среды и регулируется ею.

Работы Бриттена и Дэвидсона (Britten, Davidson, 1969, 1971) о роли регуляторных генов в эволюции побудили Майра в новых терминах переформулировать представления об эпистатическом взаимодействии между разными локусами и о целостных перестройках генотипа. Отныне он был готов отвести регуляторным генам основную роль в эволюции, поскольку структурные гены в значительной части остаются сходными в столь различных группах, как бактерии и высшие позвоночные. Оценивая первостепенное значение новых открытий для эволюционной теории, Майр полагал, что у высших животных эволюция может быть «описана в терминах регуляторных генов», которые являются «главными мишенями естественного отбора», а их эволюция контролирует темп преобразований в макромолекулах структурных генов (Майр, 1974а: 205).

Интегрированное действие генов, по мнению Майра, сказывается на всех уровнях, от хромосомного до организма в целом, про-

являясь в целостности фенотипа, который представляет собой результат длительного отбора и, как правило, хорошо приспособлен и стабилен. В норме действие отбора направлено на канализацию онтогенеза и сохранение интегрированного фенотипа, обеспечивающего максимальную приспособленность и устойчивость к изменениям при колебаниях давления отбора. Нарушение гомеостаза сказывается на коадаптации генов, что неизбежно ведет к появлению негармоничных комбинаций. Как будет показано ниже, и эти представления Майра легли в основу рассуждений пунктуалистов (С. Гоулд, Н. Эддридж) о стазисе как форме существования видов.

Существенные изменения претерпели воззрения Майра на формы и механизмы действия естественного отбора и его взаимодействия с дрейфом генов. Главная причина возражений селекционизму, по мнению Майра, коренится в неспособности его противников оценить статистическую природу отбора. В результате, доказывая неэффективность отбора, они указывают на несовершенство многих адаптаций, наличие вредных структур, разнонаправленность действия отбора и наличие широкой нормы реакции. Майр подробно анализировал эти возражения, показывая их несостоятельность на примерах как из своей орнитологической практики, так и почерпнутых в литературе.

В 1960–1970-х гг. Майр доказывал, сколь неоправданно было игнорировать роль модификационной изменчивости и фенотипа в эволюции (Майр, 1968: 164–165). Благодаря ему в англо-американском языковом пространстве стало укрепляться разработанное преимущественно в Германии и в СССР (Г.Ф. Гаузе, В. Йоллос, В.С. Кирпичников, Е.И. Лукин, И.И. Шмальгаузен и др.) представление о том, что единицей действия отбора являются не отдельные гены и даже не генотип, а фенотип, который всегда представляет собой компромиссный ответ на все давления отбора, и поэтому в нем никогда не реализуются все возможности генетической программы. Сохраняя целостные фенотипы, отбор благоприятствует развитию широкой нормы реакции, обеспечивающей занятие новой экологической ниши в качестве ответа на изменения среды. Каждый генотип может создавать различные фенотипы в разных условиях существования, а замены фенотипов генокопиями обеспечивают плавный переход в состояние нового адаптивного равновесия. Действие отбора — это статистический процесс дифференцировки фенотипических различий и в конечном итоге оценки выживаемости и плодовитости каждого фенотипа. В обобщающих работах Майра приведены веские аргументы в пользу представле-

ния об активной роли фенотипа как одного из главных и общих факторов эволюции. Отсюда следовал и его вывод об оппортунистическом характере отбора, который всегда действует на нужды сегодняшнего дня и всегда направлен на успех при размножении.

После работ С.С. Четверикова (1926) и С. Райта (Wright, 1931) колебания численности популяции («популяционные волны») и связанный с ними дрейф генов чаще всего считали важными факторами эволюции. Как натуралист, Майр полагал, что колебания численности популяции — это скорее следствие сложного взаимодействия многих факторов, чем исходная причина эволюции. Флюктуации численности популяций возникают в результате взаимодействия ряда факторов, относительная роль которых может значительно меняться в зависимости от экологических условий, а также особенностей организации группы. Климатические, физико-химические и биотические факторы, в том числе и внутривидовые противоречия, переплетаясь и интерферируя, воздействуют на элиминацию особей всех возрастных групп, на плодовитость, продолжительность жизни, обуславливая в итоге колебания численности популяций. Благодаря теоретическим исследованиям Майра было признано, что дрейф генов — это проявление суммарного эффекта процессов разных форм элиминации и естественно-го отбора.

По Майру, в общей форме следует признать значение случайности в эволюции, вносящей в ее ход значительную степень неопределенности и «даже способной временно подавить отбор в полностью изолированных или, по крайней мере, в первоначально малых популяциях» (Майр, 1968: 179). Однако значение случайности для видообразования долго оставалось неясным. Теперь Майр полагал, что отказ от ссылок на «дрейф генов» как на причину эволюции «способствовал бы внесению ясности в дискуссии по эволюционным вопросам» (Майр, 1968: 179). Он стремился показать, что первоначальное понятие дрейфа генов как случайного исчезновения в популяции одного из аллелей и такого же случайного закрепления другого заменилось очень неопределенным понятием, включающим процессы, совершенно различные по своему эволюционному значению (мутационное давление, принцип основателя, быстрое изменение размеров популяции и давление отбора, эффекты, связанные со скрытым отбором, селективная равнозначность генотипов и др.).

Майр (Mayr, 1954a) подчеркивал, что введенный им «принцип основателя» отнюдь не является «еще одним вариантом» теории генетического дрейфа. Напротив, весь пафос статьи 1954 г. был

направлен на доказательство важности отбора, так как каждый ген может приобретать новую селективную ценность в резко измененной генотипической среде популяции основателя. Особенно неудачным казалось ему использовать дрейф генов для объяснения пробелов в палеонтологической летописи, что было для него ничуть не лучше, чем делать это с помощью макромутаций или актов творения.

К этому времени Майр воспринял предложенное Добржанским уточнение характеристики естественного отбора как дифференциального воспроизводства потомства, избирательной плодовитости, избирательной передачи генов новым поколениям, репродуктивного успеха (1968: 168–170). В обеспечении репродуктивного успеха он особое внимание уделял половому отбору, не отказываясь и от другого дарвиновского определения отбора как выживания организмов, считая, что эти два толкования не исключают, а дополняют друг друга: чтобы дать потомство, организм должен выжить, а чтобы выжить в ряду поколений, он должен дать потомство.

В книгах Майра (1968, 1974) были суммированы представления о различных формах естественного отбора (апостатическом, дигруптивном, нормализующем, стабилизирующем, канализующем, центробежном, катастрофическом и т. д.) без достаточно четкой их классификации. Отмечал он и такие формы отбора, как отбор сородичей (kin selection), К-отбор, г-отбор и т. д., При этом Майр опирался на многие экспериментальные работы и наблюдения за дикими популяциями, свидетельствовавшие об эволюционной действительности отбора в природе, включая данные об отборе на ядоустойчивость различных видов насекомых, на резистентность микроорганизмов к антибиотикам, на устойчивость к заболеланию, на индустриальный меланизм и т. д. Его концепция «генетической революции» согласовывалась с данными С.М. Гершензона, Н.В. Тимофеева-Ресовского и других советских генетиков, доказавших в 1940-х гг., что скорость отбора в природных популяциях дрозофил, божьих коровок и хомяков в десятки-сотни раз выше, чем предполагали Райт, Фишер и Холдейн в своих математических гипотезах отбора, и что селективная ценность новых генотипов или прежних генотипов в измененной среде может достигать 30% или даже 50% (Майр, 1974a: 126). Великолепные работы Добржанского и его сотрудников с лабораторными популяциями дрозофил показали необыкновенную чувствительность отбора к слабым изменениям внешних условий.

Вместе с тем, Майр никогда не занимал позиции ультра-селекциониста, повторяя снова и снова, что отбор — результат проти-

действующих факторов и векторов, а фенотип, как объект его действия, представляет собой компромисс между ними. Отбор, по Майру, всегда оппортунистичен, так как работает только на потребности сегодняшнего дня. Выступая против панселекционизма, Майр в то же время признавал, что под контролем отбора находятся все признаки и свойства организмов и популяций, а также сами факторы эволюции (темпы и характер мутационной изменчивости, доминантность и рецессивность аллелей, аппарат наследственности, популяционный полиморфизм и т. д.). Действие разнообразных форм отбора направлено на устранение вредящего действия мутаций и образование мутационного груза, представляющего собой мобилизационный резерв генетической изменчивости и делающего вид эволюционно пластичным, на формирование адаптивного фенотипа, на его упрочение и защиту от дезорганизующего действия новых мутаций, на поддержание адаптивной гетерозиготности и т. д.

Он резко выступил против попыток В. Винн-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1965) объяснить наличие некоторых признаков, имеющих адаптивное значение для популяции (увеличение продолжительности жизни поколения и неполовозрелых стадий, уменьшение числа продуцируемых гамет, снижение интенсивности размножения, неравное соотношение полов, разнообразие миграционной активности, наличие каст у социальных насекомых и т. д.), действием группового отбора. Он возражал против того, чтобы считать единицей отбора популяцию, семью, стадо, а не индивид. Подобная точка зрения, по его мнению, имела бы право на существование, если бы существовала реальная конкуренция за пищу, территорию, гнездование, самку и т. д. между популяциями и различными внутривидовыми группами, а не индивидами. Но в природе конкуренция идет всегда на повышение выживаемости индивида, а не групп. Индивидуальные адаптации обеспечивают охрану территории, взаимопомощь, заботу о потомстве, расселение и т. д., а успех популяций зависит от суммарного успеха составляющих их особей. Майр приходил к выводу, что в большинстве случаев групповые адаптации вполне объяснимы индивидуальным отбором.

Книга Э. Уильсона «Социобиология. Новый синтез» (Wilson, 1975) и бурные дискуссии вокруг нее заставили Майра уточнить свои воззрения на творческую роль отбора. Он постарался отмежеваться от ультраселекционизма социобиологов, отметив, что в организме далеко не все признаки являются адаптивными, что обусловлено природой всякого фенотипа как компромисса между разнонаправленными векторами действия отбора. Особое его внима-

ние привлекла проблема генетической детерминации поведения и роли группового отбора в его эволюции. Прежде всего, Майр выступил против жесткой генетической обусловленности всех актов поведения у высших животных, особенно у человека, поскольку нет диктатуры генов в становлении личности и однозначной предопределенности ее социального поведения. В то же время Майр признал, что групповой отбор приобретает большую роль у высших животных с развитыми социальными связями и зачатками культуры, которые, как показали многолетние полевые наблюдения, имеются в стадах человекообразных обезьян. По мнению Майра, эволюирующие предки человека были объединены в группы близких родственников, выживание которых в немалой степени зависело от развитости в них альтруизма. Именно они могли стать объектом для действия группового отбора, который вел к вытеснению или даже уничтожению одних групп гоминид другими, более сплоченными и альтруистическими (Maug, 1990a). В этом процессе Майр допускал идею о творческой роли группового отбора, способствующего генетическому закреплению социально значимых форм поведения и нравственных норм. Его конечный вывод по вопросам группового отбора звучал так: «Одни виды могут быть объектом действия отбора, а другие нет» (Maug, 1991a: 157).

3.4. Вид и видообразование

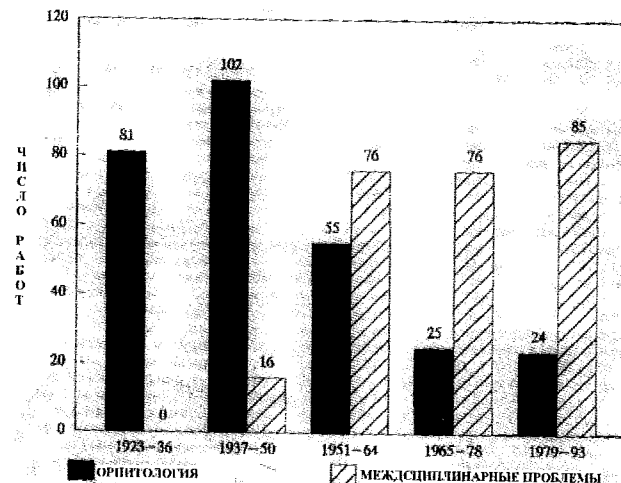
По признанию самого Майра, его представления о ключевой роли вида в процессе эволюции основаны на том, что каждый вид: а) обладает уникальным генофондом и специфической эпигенетической системой; б) имеет собственную экологическую нишу и специфические реакции на требования среды; в) полиморфен и политипичен в той степени, в которой это необходимо для выживания в колеблющихся условиях среды; г) всегда готов отпочковывать популяцию, нащупывающую новые ниши. Многомерность политипического вида у животных, по мнению Майра, не позволяет создать единую их классификацию. Почти каждая характеристика вида могла стать критерием для классификации, многие из которых существенно перекрываются. В качестве главных критериев Майр называл системы размножения, структуру вида, характер расселения (Майр, 1968: 323). В то же время при всем различии видов по генетическим системам и способам воспроизведения, экологии и поведения их многообразие укладывается в диапазон между инбридингом и аутбридингом, крайности которых в среднем выше в мире растений, чем животных.

Каждый вид находит свой компромисс между ними и свой механизм его поддержания с целью обеспечить баланс между «оптимальной приспособленностью в данное время в сочетании со значительной эволюционной уязвимостью и максимальной эволюционной пластичностью в сочетании с расточительным продуцированием неполноценных генотипов» (Майр, 1974а: 275). Этот компромисс предопределяет и эффективность изолирующих механизмов, без изучения которых и тщательного исследования многообразия систем размножения у конкретных видов, по мнению Майра, невозможно комплексное представление о виде как единой системе. Это неизбежно затрудняет и изучение конкретных форм видообразования в природе и степени их распространения.

Тем не менее, в 1960-х гг. Майр по-прежнему уделял особое внимание различным моделям видообразования, проводя их классификацию по разным основаниям (формам, способам, источникам, темпам и т. д.). В его книгах тех лет представлены такие модели видообразования, как филетическое или расщепляющееся, автогенное или аллогенное, географическое или симпатрическое и т. д. (Майр, 1974а: 275). Он окончательно отказался от разделения географического и экологического видообразований, подчеркнув, что во всяком видообразовании действуют как генетические, так и экологические факторы. Ему казались неоправданными попытки М. Уайта (White, 1978) выделять хромосомное видообразование как альтернативу географическому. В 1982 г. на конференции в Риме Майр стремился показать, что построенная Уайтом модель стазипатрического видообразования, согласно которой хромосомная мутация, расширяя рубежи своего распространения, образует узкую зону полиморфизма, оказалась несостоятельной (Maug, 1982a).

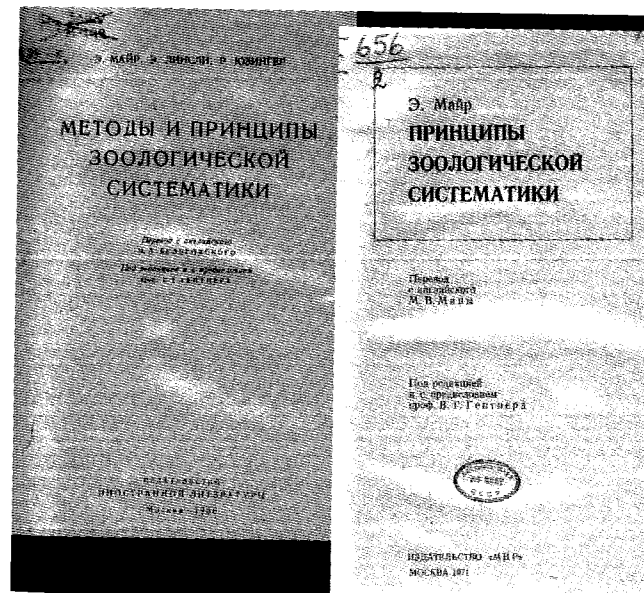
Не раз Майр вновь возвращался к анализу различных способов негеографического видообразования, среди которых он еще в 1942 г. выделял три формы: полугеографическое видообразование, названное позднее парапатрическим; внезапное симпатрическое видообразование; постепенное симпатрическое видообразование. В принципе он допускал возможность парапатрического видообразования в зоне вторичной интерградации двух соседних популяций, при существенно сниженной выживаемости гибридных форм. Но в таком случае предполагалась предшествующая формированию зоны гибридизации географическая изоляция соседних популяций. Случаи же образования новых видов в зоне первичной интерградации казались ему весьма сомнительными.

На протяжении всего своего творческого пути как эволюциониста Майр больше всего подвергался критике за отрицание воз-

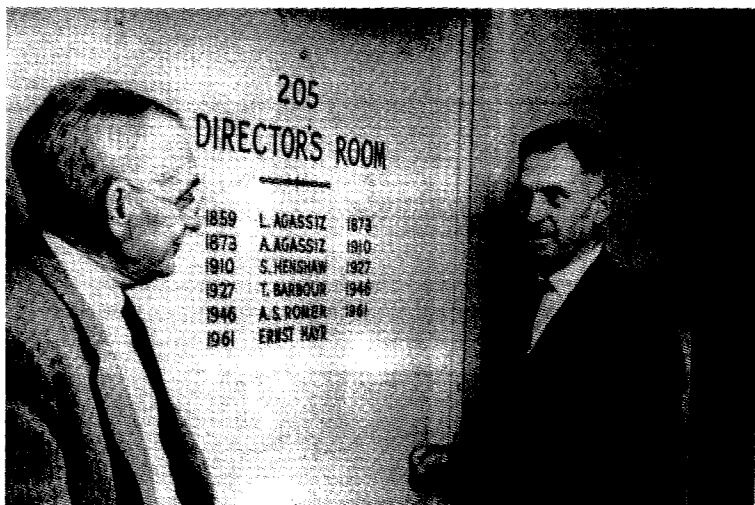


Распределение публикаций Э. Майра по орнитологии и междисциплинарным проблемам.

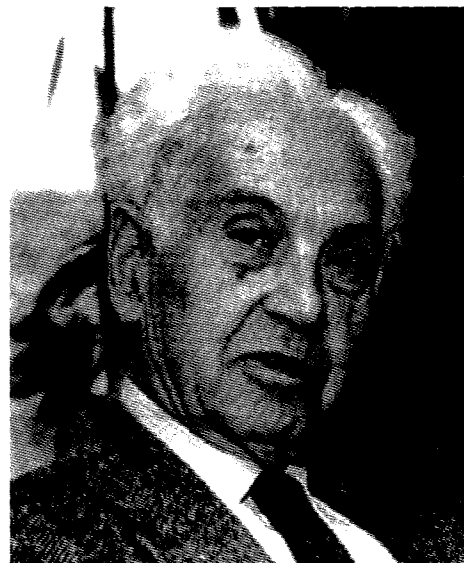
Таблица составлена Ф. Гиллом (Gill, 1994: 14).



Русские издания книг Э. Майра по зоологической систематике (1956, 1971).



Э. Майр в Музее сравнительной зоологии Гарвардского университета, 1961 г.



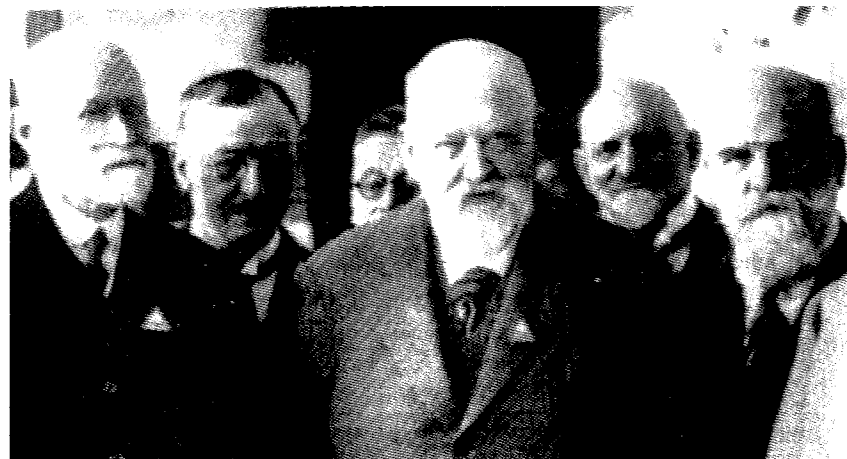
Эрнст Майр, 2003 г.



Эрнст Майр (справа) во время экспедиции на Новой Гвинее, 1928 г.



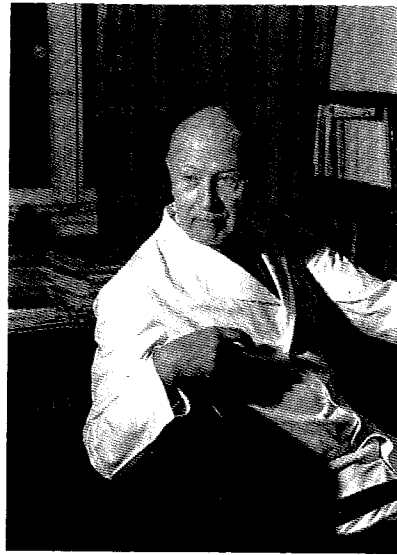
Э. Майр и А.Б. Георгиевский. Заседание в ЛО ИИЕТ АН СССР, июнь 1972 г. Публикуется впервые.



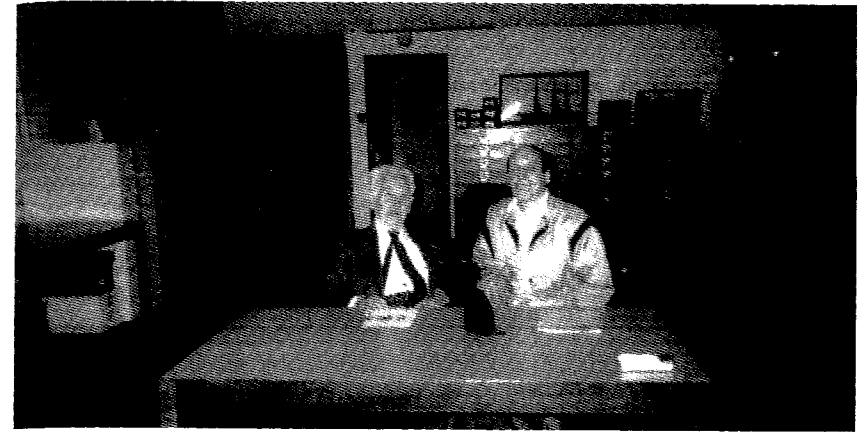
Орнитологи старшего поколения на Седьмом орнитологическом конгрессе в Амстердаме, 1930 г. Слева направо: Э. Хартерт, О. Кляйншмидт, В. Ротшильд, О. Нойман, К. Джордан.



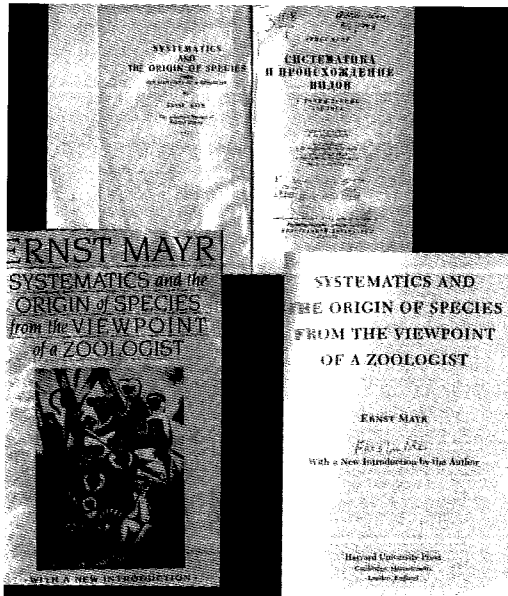
Эрвин Штресеманн, 1950-е годы.



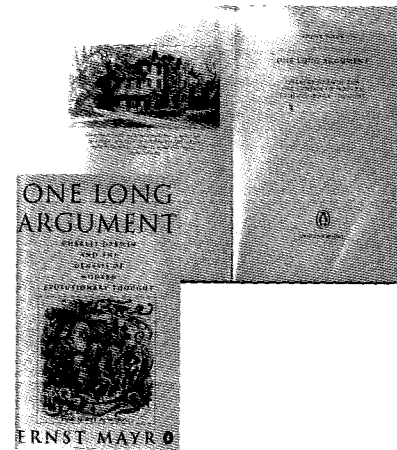
Б. Ренш, 1960-е годы.



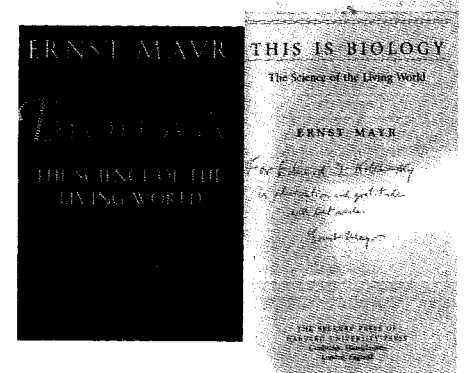
Э. Майр и М.Б. Конашев в Гарвардском университете, 1994 г.
Публикуется впервые.



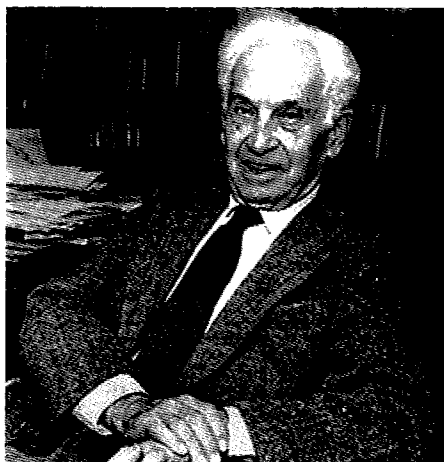
Первое (1942) и факсимильное (1999) издание книги «Систематика и происхождение видов», а также русский перевод первого издания (1947).



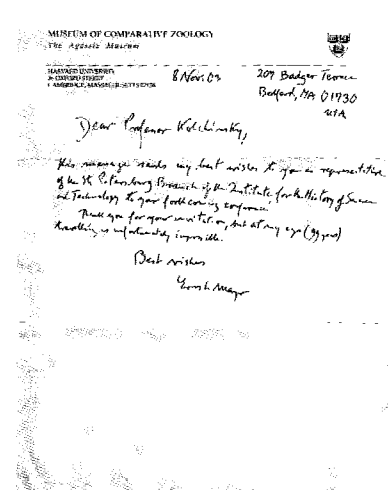
Книга Э. Майра «Один длинный аргумент» (1991).



Книга Э. Майра «Это — биология» (1998).



Эрнст Майр, 2003 г.



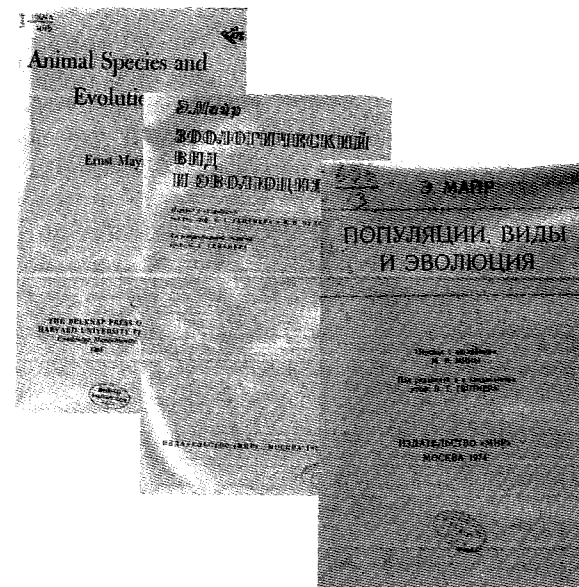
Предпоследнее письмо Э. Майра
Э.И. Колчинскому от 8 ноября 2003 г.



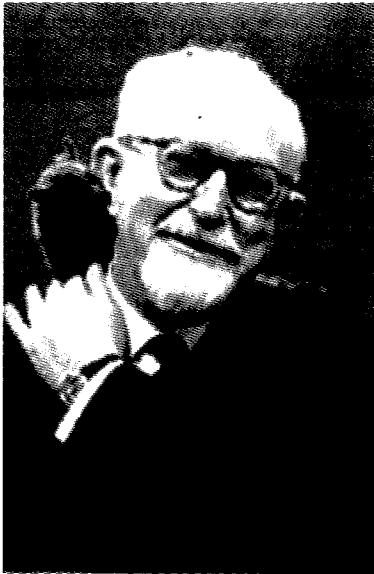
Э. Штреземанн и Э. Майр (слева), 1962 г.



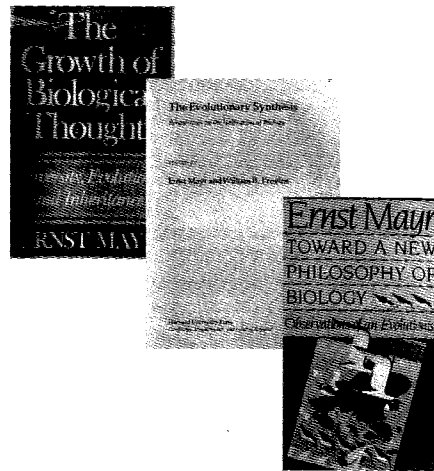
Слева направо: Э. Майр, Я.И. Старобогатов, А.Б. Георгиевский.
Заседание в ЛО ИИЕТ АН СССР, июнь 1972 г.
Публикуется впервые.



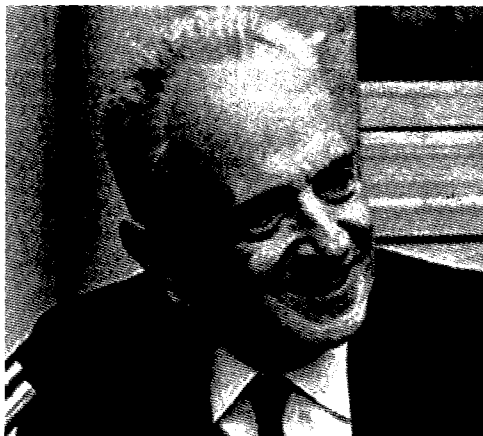
Основные книги Э. Майра о виде и видообразовании
на английском и русском языках (1963, 1968, 1974).



Дж. Г. Симпсон, конец 1970-х гг.



Основные книги Э. Майра по истории и философии биологии (1980, 1982, 1988).



Ф.Г. Добржанский, 1974 г.

возможности постепенного симпатрического видообразования. Чтобы разорвать замкнутый круг в дискуссиях с оппонентами, Майр так определил симпатрическое видообразование: «Возникновение изолирующих механизмов в пределах области рассеивания потомков данного дема» (Майр. 1963: 361). Иными словами, степень симпатричности разных морф, экотипов, рас и т. д. предопределяется не географическими характеристиками, а дальностью расселения потомков в пределах экологической ниши данного вида, дальнейшая специализация внутри которой, как он доказывал, невозможна без прекращения притока мигрантов. Как и раньше, Майр не отрицал симпатрическое видообразование путем разного рода резких генетических изменений (хромосомные мутации, полиплоидия и т. д.), отмечая генетические и экологические трудности формирования макромутантами репродуктивных сообществ и успех в конкуренции с исходной формой.

Начиная с 1953 г., Майр практически каждый год проводил полевые исследования в Центральной и Южной Америке и на островах Тихого океана. В его трудах примитивный градуализм все более и более уступал место признанию возможности внезапного видообразования. Такая эволюция взглядов была обусловлена накоплением экспериментально обоснованных данных в пользу резкого ускорения темпов эволюции вплоть до внезапного образования новых форм. Майр старался согласовать свои воззрения с новейшими открытиями в области кариосистематики, молекулярной биологии и биологии развития, поставляющих все более серьезную аргументацию в пользу идей о возможности скачкообразного видообразования, скачкообразного возникновения изоляции и т. д. В качестве основы внезапного появления новых таксонов называли хромосомные перестройки, дубликации отдельных блоков генов и целых геномов, мутации регуляторных генов, отдаленную гибридизацию и полиплоидию, дрейф генов и быстрое преобразование генетической структуры периферийных изолятов, горизонтальный перенос генетической информации, вскрытие генетического груза в популяциях и т. п. Открытие мобильных диспергированных элементов и обмен ими заставили по-новому взглянуть на вид как генетически замкнутую репродуктивную систему.

Но Майр продолжал настаивать, что убедительных случаев, подтверждающих постепенное симпатрическое видообразование, соответствующее его определению, он не встречал в литературе. Его не убеждали многочисленные примеры формирования экологических рас насекомых-паразитов на различных деревьях или

разных структурах одного и того же дерева. Майр указывал, что в большинстве случаев фактически неразличимые популяции насекомых или других беспозвоночных, трактуемые как биологические расы одного и того же вида, при тщательном изучении оказывались видами-двойниками, в отношении которых нет доказательств их возникновения путем симпатрического видообразования (Маут, 1948). Он не считал себя первым, кто поставил под сомнение высокую вероятность симпатрического видообразования, указывая при этом на энтомолога К. Жордана, пришедшего к подобным выводам в начале XX века (Jordan, 1905).

Для Майра было удивительно, что в большинстве работ по СТЭ обойден вопрос о половом отборе. Причину этого он, как обычно, усматривал в увлечении математическими моделями, имевшими дело с абстрактными генами, а не с реальными особями. Между тем, незначительные изменения в поведении высших животных в малых популяциях, по его мнению, могли стать основой для формирования изоляции у фактически симпатрических популяций. В связи с этим Майр (Маут, 1984) с огромным интересом встретил новые подходы к проблеме полового отбора в начале 1980-х гг. и выдвинул гипотезу о формировании у самок новых предпочтений в малых популяциях, которые приведут к развитию новых образцов узнавания (recognition-patterns) близких форм. Эти более привлекательные половые признаки могут стать маркером для опознавания в зоне контакта зарождающихся видов, способствуя тем самым дивергенции симпатрических групп.

Не согласился Майр с объяснениями биоразнообразия видов в тропиках высокой интенсивностью мутагенеза. С его точки зрения, правильнее говорить об особых экологических факторах, включая экологические барьеры и ограничения в расселении потомков одного дема (Маут, 1969b).

3.5. Проблема макроэволюции

Со временем Майр все больше внимания уделял проблемам надвидовой эволюции, подчеркивая единство механизмов микро- и макроэволюции, адаптивный характер и ключевую роль видообразования в арогенезе (Маут, 1968: 465–466). Он по-прежнему не принимал различные варианты ортогенеза и макросальтационизма, подчеркивая специализированность всех видов, ставших предками крупных таксонов. Главную ошибку ламаркистских, ортогенетических и сальтационистских концепций эволюции Майр усматривал в том, что в них основной единицей эволюции признава-

ли не популяцию, а особь, и не рассматривали генетические и экологические аспекты возникновения крупных таксонов.

Между тем, именно способность популяции или вида в целом к перестройке генофонда и эпигенетической системы позволяет занять новую нишу, которая, как показал Дж. Симпсон, может оказаться новой адаптивной зоной. При рассмотрении макроэволюции Майр сравнивал виды с мутациями, которые открывают путь к значимому улучшению генотипа и повышают эволюционную перспективность популяции. В свою очередь, каждый новый вид представляет своего рода эксперимент, результатом которого, как правило, в конечном счете оказывается вымирание, но иногда и длительный морфофизиологический прогресс. Майр непрерывно расширял число аргументов в пользу приспособительного характера высших таксономических единиц, используя концепции преадаптации, ключевых признаков, мозаичной эволюции.

Все больше внимания Майр уделял поведению, общей активности фенотипа, «эффекту Болдуина», модусам перестройки онтогенеза и т. д. как важнейшим факторам макроэволюции. В конце 1950-х гг. он заинтересовался принципом «смены функций» А. Дорна, которым, по мнению Майра, можно объяснить возникновение многих эволюционных новаций (Маут, 1960). Именно этой теме Майр посвятил доклад на Международной конференции в Чикаго, посвященной столетию выхода в свет книги Дарвина, хотя организаторы ждали от него доклада о виде и видообразовании. Спустя почти 30 лет, он считал, что этот принцип, выдвинутый Дорном для объяснения макроэволюции, может играть главную роль в изучении завершающих стадий видообразования, связанных с формированием поведенческих изоляционных механизмов под действием полового отбора (Маут, 1988a).

В конце 1980 — начале 1990-х гг. Майр попытался в свете новых данных рассмотреть проблему рекапитуляции, поставленную в немецкой натурфилософии еще в конце XVIII века и ставшую популярной сто лет спустя благодаря трудам Э. Геккеля, который не смог дать сформулированному им биогенетическому закону каузального объяснения (Маут, 1994d: 226). Победу в конкуренции с ним одержали представители нового поколения эмбриологов-экспериментаторов (В. Гис, В. Ру, Г. Дриш и др.), которые, не интересуясь рекапитуляцией, способствовали падению популярности этой проблемы и у эволюционистов. Прогресс в области биологии развития, а также результаты исследований различных форм гетерохронии и модусов образования новых органов, по мнению Майра, создали новый плацдарм для поиска не только генетиче-

ских, но и морфогенетических предпосылок, точнее, морфогенетических корреляций, для рекапитуляции, названных Майром соматической программой (somatic program).

Несколько неожиданно для Майра, его собственные концепции стали исходным плацдармом для новых нападков на СТЭ, поставивших под сомнения ее жизнеспособность вскоре после, казалось, триумфального празднования столетнего юбилея со дня публикации книги Дарвина.

Первой серьезной попыткой ограничить сферу действия синтетической теории эволюции в объяснении макроэволюции и ее темпов была концепция нейтральной (или недарвиновской) эволюции (King, 1965; King, Jukes, 1969; Kimura, 1979), в которой частично была использована майровская критика ультра-адаптационизма. Несколько годами позже была предложена еще одна, альтернативная по отношению к СТЭ, эволюционная концепция, призванная осветить все ту же проблему неравномерности темпов эволюции — гипотеза прерывистого равновесия (punctuated equilibria) (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977). На этот раз в основном использовали майровский принцип основателя, представления о периферийных популяциях, генетической революции и аллопатрическом видообразовании, из которых, однако, делались несколько иные выводы.

Если критические суждения нейтралистов касались темпов молекулярной эволюции, то пунктуалисты сосредоточили внимание на морфологических данных по скорости макроэволюционных процессов. Таким образом, критика осуществлялась сразу в двух направлениях. Однако, если теория нейтральной эволюции практически сразу стала предметом оживленной дискуссии, в том числе и на страницах отечественных изданий, то теория прерывистого равновесия, опубликованная впервые в 1972 г., стала «яблоком раздора» лишь начиная с 1980 г.¹ В дискуссиях вокруг обеих концепций Майр принял участие, активность которого зависела от того, насколько близки ему были обсуждаемые темы.

Разбирая доводы в пользу гипотезы нейтральной эволюции (вырожденность генетического кода, функциональная эквивалентность некоторых аминокислот, замещение аминокислот с постоянной скоростью), Майр (1974: 143) высказал ряд сомнений в их значимости для пересмотра основ СТЭ. Во-первых, он указал на отсутствие экспериментальных данных о том, что обратные мута-

¹ Ход дискуссии и аргументы ее участников подробно проанализированы недавно (Колчинский, 2002: 430–464).

ции могут контролировать относительную частоту кодонов, кодирующих одну и ту же аминокислоту. Во-вторых, по его мнению, в ходе развития молекулярной биологии и увеличения наших знаний о роли тех или иных молекул в биохимических процессах и в обеспечении адаптивности организмов будет уменьшаться число участков в крупных молекулах белка, которые на сегодняшний день считают не имеющими специфических функций или абсолютно равноценными в адаптивном отношении. В-третьих, Майр подчеркнул адаптивную значимость самого генетического груза, пополняемого нейтральными мутациями, в случае резкого изменения генотипической среды.

К тому же накапливавшийся материал о биохимическом полиморфизме аллелей свидетельствовал о его селективной значимости (Nevo, 1983). Оценивая в целом концепцию нейтральной эволюции как важный шаг в понимании молекулярных основ макроэволюции, Майр оставался на точке зрения, что каждое молекулярное изменение, в конечном счете, может повлиять на биохимию, индивидуальное развитие, физиологию или поведение организмов и стать объектом действия отбора. В то же время он считал неверным называть эволюцией всякие изменения на молекулярно-генетическом уровне. В случае неадаптивных замещений кодонов и аминокислот «правильнее говорить не о недарвиновской эволюции, а о недарвиновских изменениях во время эволюции» (Maat, 1991a: 153). В начале 1990-х гг. Майр признавал, что в момент выдвижения концепции нейтральной эволюции он не смог принять утверждений о высокой частоте нейтральных замен нуклеотидов, которые позднее подтвердились.

Если концепция нейтральной эволюции косвенно затрагивала представления самого Майра, то теорию прерывистого равновесия ее авторы открыто строили на новой интерпретации палеонтологического материала, прежде всего разрывов в палеонтологической летописи, в свете выдвинутых им концепций аллопатрического видообразования, периферийных популяций и генетической революции (Gould, Eldredge, 1977).

Аллопатрические процессы, по мнению авторов новой концепции и их сторонников, рассматривались отныне с учетом того, что они идут главным образом на основе перестройки локальных периферических изолятов, поэтому вероятность отражения их в исследуемой выборке пластов чрезвычайно низка. В случае аллопатрии формирование морфологических различий между видами происходит практически одновременно со становлением генетических барьеров между ними, чаще всего тогда, когда дочерняя

популяция еще малочисленна. После морфологического и репродуктивного обособления новый вид изменяется незначительно. Тем самым большинство изменений морфологии организмов совершаются в сравнительно непродолжительные промежутки времени, период же устойчивого существования вида гораздо больше. Новый вид появляется в отложениях внезапно, изолированно от исходного вида, и связь между ними может быть реконструирована только на основе косвенных данных.

По мнению Гоулда и Эддриджа, гомеостатическая зарегулированность вида столь сильна, что нарушить ее могут только процессы типа «генетической революции» Э. Майра, которые происходят в краевых изолятах в условиях малочисленности и сильного давления отбора, векторизованного в ином, по сравнению с основным ареалом, направлении. Видообразование понималось ими как быстрый, разовый переход от одной системы гомеостатического регулирования к другой, от одного устойчивого состояния к другому. Подобное объяснение, как полагают авторы, позволяет обойтись без потока генов между популяциями как интегрирующего механизма. Затронув очень важный и актуальный вопрос о причинах стабильности вида во времени, авторы справедливо отметили, что он мало разработан в СТЭ. В палеонтологии же представления о нечувствительности переходов между видами и о постоянном преобразовании вида приводили, несмотря на конкретную интерпретацию его происхождения (моно- или политипическую), к признанию «вида» субъективной категорией, выделяемой на базе произвольного разбиения филума.

Истолковав таким образом аллопатрическое видообразование, авторы концепции прерывистого равновесия пришли к следующим заключениям: 1) новые виды возникают в результате разветвления филогенетических линий; 2) новые виды формируются быстро; 3) новые виды возникают из малочисленных субпопуляций исходных видов; 4) процесс видообразования протекает в краевых, изолированных участках ареала исходного вида. Учет этих особенностей позволял снять многие трудности, возникающие при традиционном подходе к материалу, так как разрывы в палеонтологической летописи «отражают путь, которым идет эволюция, а не являются следствием ее фрагментарности и неполноты» (Eldredge, Gould, 1972: 96). Данная модель получила название «прерывистое равновесие», поскольку в основе ее лежит представление о длительном стабильном существовании видов, прерываемом эпизодическими процессами бурного видообразования (ibid.: 98).

С традиционной точки зрения, по мнению Гоулда и Эддриджа, трудно объяснить почти одновременное появление большого числа классов, так как нет никаких данных о длительности предшествующей эволюции типа, в ходе которой они могли бы медленно и постепенно дивергировать. Трудности возникают и при объяснении малого внутритаксономического разнообразия. В соответствии с принципами филетического градуализма, его быть не должно. Если различия накапливаются постепенно и непрерывно, то всякий таксон высокого ранга должен быть результатом длительной дивергенции таксонов более низкого ранга и объединять в себе достаточно большое их число. Однако в действительности этого не наблюдается. Трудности в значительной мере преодолеваются, если исходить из гипотезы прерывистого равновесия. Процессы видообразования происходят быстро и множественно, так как стрессирующему воздействию среды подвергается не одна, а практически все краевые популяции.

В силу разнообразия условий на периферии ареалов видов возникают весьма специфические приспособления. Разнообразие возрастает, если исходный вид (или виды) вымирает и его ареал захватывается потомками. Из небольшого числа исходных видов возникает группа видов, характеризующаяся подчас значительным различием между собой по характеру приспособлений к среде. Поскольку главным критерием для таксономиста является морфология исследуемой группы организмов, то появление типа с большим числом классов, но с малым числом родов не должно вызывать удивления.

Хотя модели аллопатрического видообразования и генетической революции по иронии судьбы заняли ключевое место в построениях Гоулда и Эддриджа, Майр (Mayr, 1982b) оказался наиболее последовательным и непримиримым оппонентом по отношению к атакам сторонников прерывистого равновесия на СТЭ и к их претензиям на новый синтез. Он отметил, что для провозглашения необходимости нового теоретического подхода к эволюции нет оснований. Противопоставление быстрых эволюционных изменений и изменений, идущих под контролем естественного отбора, в принципе неверно, так как даже в случае генетического дрейфа и генетической революции именно отбор закрепляет направление изменений, придавая ему устойчивый характер. Совершенно неверно и то понимание адаптации, которое приписывается СТЭ: отнюдь не каждый признак организма или вида является оптимально адаптированным уже потому, что отбор не отмечает нейтральные признаки. Применительно к видовому отбору Майр пока-

зал, что межвидовые взаимодействия очень важны для понимания макроэволюции. Но именно они фактически не учитываются пунктуалистами, которые рассматривают видовой отбор как чисто статистический фактор, накапливающий различия, проистекающие из неравноценности видов с точки зрения их эволюционной перспективности. В такой трактовке он полностью определяется внутренними факторами, с чем Майр не мог согласиться.

Он считал, что в основе рассуждений Гоулда, Эддриджа и их сторонников лежат не столько реальные, сколько семантические проблемы (Мауг, 1982b, 1993, 1997). Так, комментируя статью Уильямсона о способах видообразования у пресноводных моллюсков из озера Туркан, он указал, что остается неясным, имел ли автор дело со случаями настоящего видообразования или же с модификационными изменениями. Для него осталось непонятным временное исчезновение большинства родительских видов на период существования дочерних, а также идентичность особенностей преобразований у партеногенетического вида *Melanoides tuberculatus* с видообразованием у бисексуальных видов. Он подчеркивал, что одно и то же событие может быть разным для неонтолога и палеонтолога. Для первого событие, растянутое на десятки поколений, является постепенным, а для второго — мгновенным. Майр справедливо подчеркивал, что в обоих случаях нет оснований говорить о недарвиновском механизме видообразования (Мауг, 1989).

Концепция периферического видообразования, по мнению Майра, всецело лежит в рамках СТЭ. Он был уверен, что любая из предложенных концепций видообразования не противоречит положениям СТЭ, как не противоречат ей и факты о стазисе вида. Дарвинизм, подчеркивал Майр, отнюдь не предполагает постоянство скорости эволюции. Просто авторы «прерывистого равновесия» в погоне за сенсацией и в претензиях на оригинальность абсолютизировали лишь одну из возможных форм видообразования. Но всякая абсолютизация, как хорошо известно из предшествующей истории эволюционного учения, не может претендовать ни на конечную истину, ни на некий новый синтез.

Указал Майр и на фактическую подмену в трудах сторонников «прерывистого равновесия» тезиса, согласно которому филогенетическая систематика — единственно возможная научная система организмов. На самом деле ими в скрытой форме вводится представление о том, что всякая систематическая иерархия есть результат проекции эволюции группы. Однако филогенетическая систематика, как выше уже отмечалось, на практике сталкивается с большими трудностями, так как процесс эволюции настолько

сложен, что «никакая схема не может дать адекватного представления о филогении» (Майр, 1971: 293). В связи с этим невозможно верифицировать по данным систематики ту или иную эволюционную модель, имеющую филогенетическое содержание.

Положительное значение дискуссий вокруг концепции «прерывистого равновесия» Майр видел в том, что благодаря ей «палеонтологи наконец всецело познакомились с проблемами видообразования... и осознали частоту стазиса» (Мауг, 1998: 195–196). Его не удовлетворили попытки ультраотбористов объяснить стазис нормализующим отбором, так как последнему подвержены все виды, однако одни из них персистируют, а вторые претерпевают быструю эволюцию. Он полагал, что стабильность фенотипа на протяжении миллионов лет является результатом хорошо сбалансированного, внутренне связанного генотипа. По его мнению, в раннем кембрии возникло 60–80 подобных генотипов, положивших начало крупным типам, из которых до наших дней дошло около 30. Это было время массового экспериментирования в образовании типов, большинство из которых вымерло. С тех пор новые типы не возникали, что явно свидетельствует о том, что подлинное новообразование идет на базе перестройки в рамках устоявшихся генотипов. Понять механизм подобной перестройки Майр считал самой актуальной проблемой эволюционной теории. Здесь его взгляды практически неотличимы от неокатастрофистских построений.

Концепция генетической революции и периферийного видообразования стала логическим следствием из концепций С. Райта (Wright, 1931) и Дж. Симпсона (1948). В продолжавшихся спорах об эволюционном значении дрейфа генов, оживившихся в связи с обсуждением концепции прерывистого равновесия, Майр по-прежнему придерживался точки зрения, что давление отбора в природе слишком велико, чтобы дрейф генов был способен полностью подавлять его действие. По его мнению, колебания численности, принимаемые за случайные, кажутся таковыми только при поверхностном изучении, а генетический дрейф в силу этого не имеет самостоятельного значения в эволюции. Вместе с тем он признавал, что случайное, неселективное изменение частоты генов в популяции является неизбежным следствием статистической детерминации эволюции. Особенно велика роль случайных процессов в малых изолированных популяциях.

Хотя сам Майр отказался от дрейфа генов Райта, предложив вместо этого принцип основателя, по существу речь здесь идет о том же результате случайной выборки генов, так как в обоих слу-

чаях скрещивание небольшого количества особей, случайно выбранных из членов большой группы, ведет к инбридингу, гомозиготизации и к новому дрейфу генов. В обоих случаях случайно оказавшиеся адаптивными формы, пройдя через «узкое горлышко», дают начало новой форме. По мнению Майра, дискуссия вокруг концепции «прерывистого равновесия» стала признанием существования еще не решенных вопросов: 1) как изменяется генотип в течение видообразования, особенно в случае генетической революции; 2) какими факторами обеспечивается целостность генома; 3) какую роль в видообразовании и эволюции играют различные участки ДНК; 4) что ограничивает действие естественного отбора; 5) какая часть вновь возникших видов испытывает полный или частичный стазис; 6) как объяснить мозаичность эволюции, когда значительное изменение одних частей организма не сопровождается заметным изменением других.

Из перечня видно, как прекрасно Майр осознавал незавершенность эволюционного синтеза, зачастую намного лучше, чем критики СТЭ. Его ответы на вызовы СТЭ со стороны концепции нейтральной эволюции и «прерывистого равновесия» стали свидетельством его неиссякаемого творческого потенциала и умения находить новые аргументы для защиты СТЭ, объявленной устаревшей как ультра-адапационистская, панселекционистская и градуалистская. В значительной степени благодаря ему дискуссии между сторонниками СТЭ и ее новоявленными противниками завершились в пользу селекционизма. При этом было использовано все ценное из новых недарвиновских представлений для дальнейшего объяснения макроэволюции в рамках селекционизма. Майр не только сумел противостоять натиску конкурентных теорий, но и наметить в ходе полемики перспективы дальнейшего развития. Оказалось, что СТЭ полнее отражает эволюцию, чем претендующая на новый синтез концепция прерывистого равновесия.

3.6. Третий вид шимпанзе или уникальный биологический вид?

Трудно переоценить вклад Майра в разработку мировоззренчески наиболее важной эволюционной проблемы — происхождения человека (Майр, 1968, 1973, Мауг, 1973, 1998). Впервые этой проблемой он занялся в начале 1950-х гг., когда, опираясь на опыт в таксономии птиц, провел ревизию ископаемых гоминид и представил принципиально новую классификацию, сведя многих ископаемых гоминид и современного человека, признаваемых

тогда отдельными родами, к трем видам единого рода *Ното* (Мауг, 1951).

Майр был единственным среди создателей СТЭ, кто дожил до сенсационных находок ископаемых гоминид в 1970–1990-х гг., которые вместе с данными молекулярной биологии и наблюдениями за стадами горилл и шимпанзе в естественных условиях коренным образом изменили представления об эволюции человека и его месте в филогении гоминоидов и гоминид. Он не просто синтезировал прежние данные об уникальности человека как биологического вида и его основных отличиях от других высших животных (постоянная бипедия, орудийная деятельность, длительный период детства, большой размер головного мозга и т. д.) с новыми открытиями в палеоантропологии, этологии и геносистематике, но способствовал выработке нового взгляда на движущие силы, этапы и сущность антропогенеза в рамках единой эволюционной концепции, развивавшей далее дарвиновскую симбиальную концепцию о происхождении человека.

Еще в 1960-х гг. Майр считал необходимым отказ от типологической концепции вида при изучении антропогенеза (Майр, 1968), который можно понять только с позиций концепций политипического и биологического вида. Он показал надуманность рассуждений о чистых расах и бесплодность их поисков, так как значительная часть фенотипической изменчивости у человека обусловлена случайным созданием гомозигот гетерозиготными родителями, а также выщеплением редких рецессивных генов в малых полуизолятах. На размах генотипической и фенотипической изменчивости человека, его внутривидового полиморфизма, по мнению Майра, огромное влияние оказывает высокая мобильность человека (многократные колонизации Америки азиатскими племенами, покорение южных морей полинезийцами, активные перемещения славянских или германских племен во времена Римской империи, набеги тюркских племен на Европу и т. д. (Майр, 1968: 312–313).

В результате непрерывной гибридизации разных племен и народов человек сохранил единый генофонд и целостную репродуктивную систему, достаточно эффективно защищенную от проникновения чужих генов близкородственных видов животных. Различные механизмы изоляции в человечестве носят не биологический, а социальный характер и вызваны различного рода религиозно-этическими, этнографическими, политическими и т. д. ограничениями свободной панмиксии. В то же время индивидуальная и межпопуляционная изменчивость человека, указывал Майр, не

столь высоки, как у других антропоидов. Популяции человека, возникшие в ходе гибридизации, не отличаются сколько-нибудь существенным повышением изменчивости по сравнению с исходными расами, что свидетельствует о высокой степени коадаптированности генов в генофонде человека. В популяциях человека существует различного рода сбалансированный полиморфизм, который наиболее подробно изучен на группах крови.

Благодаря политипической концепции вида в антропологии была выработана более простая систематика гоминид в целом и рода *Homo* в частности. Ревизия шла в направлении работы Майра по таксономии ископаемых гоминид, упомянутой выше. Вместо доминировавших ранее попыток дать всякой новой находке ископаемого человека видовой, а порой и родовой ранг, в настоящее время принято распределять все многообразие по трем видам (*H. habilis*, *H. erectus*, *H. sapiens*), в пределах каждого из которых выделяются свои подвиды и расы. Такой подход позволил преодолеть ортогенетическую трактовку филогении человека, построенную на подчеркивании резких разрывов между ее основными звеньями: австралопитеком, питекантропом, синантропом, гейдельбергским человеком, неандертальцем, кроманьонцем, следовавшими друг за другом, как на параде.

Последние 40 лет своей жизни Майр внимательно следил за изменениями в эволюционной антропологии, внося поправки в прежние представления о филогении человека и его соотношении с другими высшими антропоидами, а также о генеалогических связях между разными видами ближайших предков человека. Наиболее подробно он изложил свои уточненные воззрения в 1998 г. в книге «Это — биология» (Maug, 1998), сразу же переведенной на многие языки, увы, кроме русского.

В этой книге Майр с удовлетворением отмечал, что политипическая концепция применительно к ископаемым и рецентным гоминидам, куда по новым классификациям нередко включают гориллу и шимпанзе, согласуется с данными приматологии, свидетельствующими о том, что большинство родов отряда приматов, за исключением лемуринов, состоит из аллопатрических видов. Это подтверждают находки ископаемых австралопитековых (*Australopithecus*), остатки которых приурочены к разным районам Африки: *A. africanus* на юге, *A. afarensis* — севернее, *A. boisei* — восточнее и т. д. Указывая на тот факт, что большая часть Африки, покрытая тропическими лесами, остается неизученной в палеантропологическом отношении, Майр предполагал, что «буквально десятки аллопатрических видов австралопитековых (*A. ramidus*,

A. afarensis, *A. africanus*, *A. boisei* и *A. robustus*) и человека (*H. habilis* и *H. erectus*) могли обитать в неизученных регионах Африки, а разрывы в ископаемых остатках можно объяснить «почкованием» в их флуме» (Maug, 1998: 234). Новый вид возникал в периферийной, изолированной популяции, и контакт с родительским видом восстанавливался только после полного завершения генетической реструктуризации. Как и в других случаях с аргентными популяциями, давшими начало новым крупным таксонам, вероятность найти их ископаемые остатки крайне мала.

Еще в 1963 г. Майр отмечал, что эволюция гоминид является классическим примером мозаичной эволюции, где каждый орган и их система обладали собственной скоростью преобразования. Первоначально возникло прямохождение и использование рук в орудийной деятельности, а вызванная ими перестройка таза и конечностей завершилась, когда только начиналась быстрая эволюция черепа, головного мозга и гортани. В связи с этим нелегко выделить точку отделения гоминид от понгид, а также провести классификацию внутри этих таксонов. Через 35 лет Майр констатировал, что сложности классификации возросли по мере увеличения числа находок в разных регионах, промежуточных между австралопитековыми и человеком, включая находку *H. habilis*, который морфологически почти не отличался от австралопитековых, но был создателем орудий олдовайской культуры. Эти открытия подтвердили представление о мозаичной эволюции не только морфологических, но и социально-культурных характеристик. Одна и та же форма представляла собой сложное смешение признаков, собственных и предковым видам, и видам, появившимся позднее.

Майр старался отмежеваться от крайностей в определении таксономического ранга человека, указывая на необходимость учета всего комплекса признаков, характеризующих его как биологический вид. Он не был согласен ни с попыткой Дж. Хаксли в 1942 г. выделить человека в отдельное царство *Psychozoa* (Huxley, 1963) с учетом его уникальности как создателя культуры и языка, ни с последовавшим полвека спустя предложением Дж. Даймонда (Diamond, 1992) рассматривать современного человека как один из видов шимпанзе на базе их огромного сходства на молекулярно-генетическом уровне. Согласно этому критерию, *Australopithecus* должен стать синонимом *Homo*, а из номенклатуры должны были исчезнуть видовые наименования специальных форм гоминид.

Майр без колебаний воспринял сведения молекулярной биологии об огромном сходстве в генетическом отношении человека и двух видов шимпанзе и их относительно недавнем, приблизительно

но 5–6 млн лет тому назад, филогенетическом разделении. Последующее ключевое отделение рода *Homo* от австралопитековых произошло примерно 1,9–1,7 млн лет тому назад, что свидетельствует о высокой скорости эволюции, но не выходящей за рамки обычного распределения темпов видообразования. Вместе с тем он напоминал, что всякая классификация в биологии строится на основе комплекса критериев. Попытка же использовать только один из них, сколь бы важным он ни казался геносистематикам и биохимикам, неизбежно ведет к заблуждениям. Он отмечал: «Ускоренное развитие центральной нервной системы у человека, длительный период родительской заботы, различные аспекты психологического, социального и культурного развития человека требуют выделения человека по меньшей мере в отдельный род от *Pan* (шимпанзе) вопреки их молекулярному сходству» (Маур, 1998: 235). В целом Майр считал правомерной постановку вопроса о человеке как некоем надвиде или, точнее, комплексе близкородственных видов, объединяющем ископаемые остатки и современное человечество. Реконструкция такого политипического супервида, по его мнению, станет возможной только после открытия новых ископаемых, рассмотренных в традициях популяционного мышления. Такое мышление начинает проникать в антропологию с 1950-х гг., хотя до сих пор *H. erectus* многие рассматривают как жестко ограниченный тип, игнорируя при этом его обширный ареал, большую морфологическую изменчивость, вероятное существование периферических изолятов, перекрывание размаха изменчивости по некоторым признакам с различными подвидами *H. sapiens*.

Неудивительно, что в вопросе о монотипическом или политипическом происхождении *H. sapiens* Майр склонялся в сторону признания последней концепции. С его точки зрения, гипотеза о появлении «праматери Евы» (*H. sapiens sapiens*) примерно 150 000–200 000 лет тому назад в африканской Сахаре, в какой-то изолированной популяции архаичной формы *H. sapiens* трудно совместима с фактами широкого полиморфизма в генофонде первых *H. sapiens sapiens*. Такой полиморфизм вряд ли мог сохраниться при прохождении предков современных людей сквозь «узкое горлышко» резкого падения генетической изменчивости, как требовала «гипотеза Евы», построенная, кстати, на его же представлениях об эволюционной роли периферийных популяций и генетической революции. Принятие мультирегиональной теории эволюции человека, по его мнению, объясняло бы и другую загадку в распространении ископаемых гоминид: сходство находок архаичного *H. sapiens* в период 500 000–130 000 лет тому назад на огром-

ном протяжении от Китая до Западной Европы и Африки с остатками *H. erectus* по всем признакам, кроме большого объема головного мозга (Маур, 1998: 232). В вопросе о принадлежности неандертальцев к *H. sapiens* Майр не занял четкой позиции, ограничившись повторением доводов как в пользу мультирегиональной гипотезы, так и против нее.

Майр отмечал, что к настоящему времени опровергнут упрощенный сценарий становления рода *Homo*, в котором ключевыми моментами считали приобретение бипедии и орудийную деятельность, обуславливавшую отбор в сторону увеличения размеров головного мозга и умения изготавливать орудия. Во-первых, бипедия встречается у многих видов высших млекопитающих, включая гориллу и шимпанзе, хотя, за исключением кенгуру, она всегда носит факультативный характер. Во-вторых, использование орудий в добывании пищи и при защите от врагов также широко распространено среди птиц и млекопитающих. Многолетний мониторинг за стадами горилл и шимпанзе в естественных условиях, начиная с сенсационных исследований Дж. Ван Лавик-Гудолл (1974) и Д. Шаллера (1968), и анализ морфологии ранних гоминид показали, что использовать и изготавливать орудия высшие антропоиды начали задолго до того, как бипедия стала основным способом передвижения. Однако их технология оставалась примитивной в течение почти 2 млн лет, несмотря на совершенствование передвижения на двух ногах и увеличение объема головного мозга. В свою очередь, нет корреляции между прогрессом в бипедии и увеличением мозга.

Ключевым моментом в отделении человека от австралопитековых предков Майр считал переход к облигатной бипедии и к наземной кочевой жизни, потребовавшей коренной перестройки в отношениях родителей и потомства и изменения сексуальных отношений. Рост смертности младенцев в новой нише компенсировался повышением материнской заботы (в частности, переносом их во время миграций на руках), позволившей, в свою очередь, продлить рост головного мозга на ранних стадиях постнатального онтогенеза. В свою очередь, это стало возможно благодаря развитию у самцов способности заботиться о самке, для чего она должна была стать сексуально более привлекательной. Специфическое сочетание постоянной бипедии с ношением младенцев (*infant-carrying*) и сверхсексуальностью самок, по мнению Майра (Маур, 1998: 237), стало ранним диагностическим признаком предлюдей, сформировавшимся в какой-то изолированной периферической популяции австралопитековых.

Его становление было скоррелировано с формированием специфической экологической ниши, связанной с переходом от растительной пищи к животной, от собирательства к охоте. Промежуточными стадиями этого перехода было питание животными, убитыми крупными хищниками, и даже падалью, а также семенами злаковых растений. Со временем ведущую роль в гоминизации приобрела охота, способствовавшая основанию длительных стоянок, планированию и координации совместных действий, развитию охотничьих стратегий, а в конечном счете, созданию более эффективных орудий охоты, систем коммуникации, т. е. языка.

Козволюция языка, сознания и головного мозга, по мнению Майра, играла ведущую роль в эволюции *Homo* лишь в последние 150 000 лет. До этого диапазон в изменчивости объема головного мозга в популяциях *H. erectus* колебался в пределах 750–1250 куб. см, примерно в два раза превышая его объем у австралопитеков (400–500 куб. см), но при этом отношение размеров мозга к размерам и весу тела не слишком увеличилось. Язык как способ передачи культуры сыграл главную роль в становлении человека. Майр продолжал считать, что все попытки обучить шимпанзе языку оказались тщетными, так как животные способны общаться лишь при помощи сигналов. Промежуточные формы языкового и сигнального общения выявлены лишь у некоторых примитивных племен. Он скептически относился к попыткам реконструкции начальных стадий становления языка из-за отсутствия его «ископаемых форм» (fossil languages). Майр придерживался взгляда, что отсутствие языковой коммуникации у неандертальцев, обладавших большим головным мозгом, обусловило примитивный характер их каменных орудий. Возникновение языковых форм коммуникации в маленьких группах охотников-собирателей Майр датировал 300 000–200 000 лет тому назад, коррелируя эти процессы с увеличением головного мозга, которое прекратилось внезапно примерно 100 000 лет тому назад и даже привело к некоторому уменьшению размеров головного мозга у современного человека по сравнению с мозгом неандертальцев.

Майр был склонен объяснять отбором и этот феномен в завершающий период эволюции человека. Репродуктивный успех в малых группах охотников-собирателей, где смертность была высока, имели немногие физически наиболее сильные и интеллектуально развитые особи, что в какой-то мере связано с крупными размерами тела в целом и головного мозга в частности. В условиях ограниченного потока генов между изолированными группами такой вектор отбора благоприятствовал быстрой эволюции головного моз-

га и закреплению ее результатов. С образованием больших групп, где поток генов и размах генетической изменчивости увеличились, значение этих свойств в борьбе за оставление потомства уменьшилось. На репродуктивный успех могли рассчитывать и особи с небольшим головным мозгом. Начавшаяся социально-культурная эволюция привела к стазису в преобразовании генома и детерминируемых им морфофизиологических признаков.

Майр указывал, что прогресс в изучении сознания в значительной степени определяется семантическими трудностями. Изучение поведения животных показало, что нет «принципиальных отличий между умственной активностью человека и определенных групп животных (слоны, собаки, китообразные, приматы, попугаи)» (Maug, 1998: 241). Предпосылки возникновения сознания, по его мнению, можно найти среди беспозвоночных животных, вплоть до простейших. Иными словами, сознание возникло не внезапно, а было закономерным продуктом многих градуальных новаций в филогении приматов и гоминид. Их итогом стало формирование сложной центральной нервной системы, социальная интеграция эволюирующих групп и увеличение их размеров, развитие способов коммуникации и языка, совершенствование орудийной деятельности.

Майр подчеркивал, что, вопреки широко распространенным представлениям, эволюция от австралопитековых до *H. sapiens sapiens* носила сугубо биологический характер, и только последние 200 000 лет началась эволюция культуры. До этого отбор способствовал репродуктивному успеху групп, в интеграции которых важную роль играло установление прочных половых контактов между особями стада. Это достигалось приобретением самками «сверхсексуальности» благодаря возникновению у них оргазма, их готовности к постоянному спариванию, скрытому эструсу, развитию менопаузы, удлинению срока способности забеременеть и другим биологическим характеристикам женщин, которые отсутствуют даже у шимпанзе. Как показывает судьба неандертальцев, вытесненных кроманьонцами из Западной Европы в течение 15 000 лет, особо жесткая конкуренция шла между близкородственными группами. Это подтверждается наблюдениями за шимпанзе, которые систематически уничтожают особей соседних, конкурирующих групп.

Способом снижения сексуальных конфликтов внутри групп постепенно стала сложная система регуляции половых сношений, включая образование постоянных брачных союзов как форм социального контракта. Семья, в конечном счете, оказалась главным

способом интеграции групп, а запрет на инцест обеспечивал разнообразие генофонда. Семья, понимаемая в широком смысле как совокупность родственных особей, постепенно становилась местом выращивания и охраны потомства, передачи знаний, навыков. В ней формировались предпосылки для развития путем соревнования культур. В конечном счете, это привело к зарождению цивилизаций с возрастающей эксплуатацией природных ресурсов, к увеличению многомерности экологической ниши человечества, к экспоненциальному росту его численности и т. д.

Как большинство других создателей СТЭ, Майр не обошел вопрос о человеческих расах и будущем человечества, но в отличие, например, от Дж. Хаксли, резко выступил против любых форм евгеники (Мауг, 1998: 244–247). Он снова подчеркнул, что большинство расовых признаков не связано с социальными, этическими и культурными характеристиками людей, которые не определяются генетически. Нельзя говорить о генетически предопределенных дружелюбных, жестоких, интеллектуальных, глупых, надежных, хитрых, коварных, ленивых, подозрительных и т. д. народах и расах. Этнические и расовые различия не могут стать основой для биологической эволюции человека, разделению его в будущем на несколько видов, так как нет никаких сведений о действии отбора в пользу каких-то генетически закрепленных различий.

Выходец из Германии, пережившей фашизм и потерявшей миллионы людей в результате «расовых чисток», Майр хорошо знал, к чему приводят псевдонаучные евгенические проекты, подаваемые от имени науки. Выступая резко против любых евгенических мероприятий, Майр указывал на незнание генетических основ большинства болезней и сложного характера наследования положительных признаков человека и, прежде всего, его духовных и этических свойств (интеллекта, таланта, альтруизма, храбрости и т. д.). Вместе с тем, Майр подчеркнул, что каждый человек уникален в генетическом отношении и равенство людей предполагает только равный статус перед законом и равные возможности в реализации способностей, которые, однако, не идентичны у людей.

Политипическая концепция современного человека и гипотеза генетических революций, сформулированные Майром, сняли многие трудности в классификации современных рас. Он способствовал изживанию расовых теорий в биологии, в которой все современное человечество, а иногда и другие формы гоминид, сейчас трактуется как единый политипический вид. В СССР, где гос-

подствовала трудовая концепция Ф. Энгельса о происхождении человека и сугубо социологический подход к его изучению, публикации работ Майра об антропогенезе и современной его трактовке с позиций СТЭ (Майр, 1973, 1974б) имели особое значение. Они играли важную роль в преодолении марксистского постулата о доминировании социальных факторов в антропогенезе и способствовали осознанию необходимости исследовать этот процесс и самого современного человека биологическими методами (Фролов, 1974).

Последней книгой Э. Майра, изданной при его жизни, стал труд «Вот такая эволюция» (Мауг, 2001), предназначенный для широкого читателя. В ней Майр в яркой форме рассказал о своем видении трех главных разделов эволюционной теории: доказательства эволюции, объяснения эволюционных изменений и адаптаций, происхождения и значения биоразнообразия. Специальную главу он вновь посвятил эволюционной истории человечества и его предков, возникших как обычная группа гоминоидов. Особое внимание Майр уделил резкому увеличению головного мозга и становлению альтруизма как важнейших предпосылок и направлений антропогенеза. По словам Дж. Даймонда, благодаря этому изданию Майр сделал проблемы эволюции и антропогенеза доступными и интересными для любого образованного человека (Diamond, 2004: 32–33).

Глава 4. ИСТОРИК, ФИЛОСОФ И АДВОКАТ СОВРЕМЕННОГО СИНТЕЗА

Интерес Майра к истории и философии науки был отнюдь не случаен. Среди тысяч книг в библиотеке его отца было много книг по истории науки и духовной культуры, включая сочинения Л. фон Ранке, Т. Моммзена, Я. Буркхарда, и по философии (И. Канта, А. Шопенгауэра, Ф. Ницше и др.). Их содержание и методология в той или иной степени сказались на последующих исторических трудах Майра. Уже в ранних работах по систематике и биогеографии Майр проявлял интерес к историческим сюжетам, а начиная с конца 1950-х гг., стал публиковаться как профессиональный историк. После ухода на пенсию и избрания почетным профессором Гарварда в 1975 г. Майр основное внимание уделял истории биологии. Его труды в этой области стали естественным продолжением усилий по созданию, развитию и защите современного эволюционного синтеза. Он быстро приобрел репутацию оригинального историка биологии, склонного анализировать скорее когнитивные, чем социально-политические аспекты в развитии науки. Хотя его подход может казаться социальным историкам науки несколько старомодным, труды Майра заняли центральное место в ведущих международных журналах (*Journal of the History of Biology*, *Journal of the History of Ideas*, *Osiris*, «Историко-биологические исследования» и др.), а сам он создал мощную международную школу историков биологии.

В 1986 г. за серию фундаментальных книг Майр был отмечен высшей для историка науки наградой — медалью Дж. Сартона, учрежденной Международным обществом социальной истории науки. Этой наградой было признано своеобразие методологии историко-научных сочинений Э. Майра, а также его огромный вклад в воспитание новых поколений историков науки. Майр сыграл важнейшую роль в институционализации истории биологии как специальной отрасли знания. Среди создателей и активных участников Общества истории, философии и социальных исследований биологии, национальных обществ истории науки, а также редакторов и членов редколлегии ведущих международных историко-биологических журналов («Журнал истории биологии», «Философия и история наук о жизни», «Биология и

философия») немало прямых учеников или последователей Э. Майра.

Для продуктивного и всестороннего анализа его исторических трудов, как и других результатов его многогранной деятельности, требуется монографическое исследование. Здесь наметим только главные аспекты творчества Майра как историка науки, преобладающие темы исследований, основных героев и главные достижения.

4.1. История «автобиологии»

Как типичный представитель поколения немецких «мандаринов», по характеристике Рингера (Ringer, 1969), о которых мы говорили в первой главе, Майр и в исторических трудах стремился скорее к синтезу, энциклопедичности и фундаментальности, чем к узкой специализации. Основное внимание он уделял истории фундаментальных проблем, идей, принципов и концепций, растягивавшейся нередко на многие столетия. Социальная история науки, ее институционализация и биографии ученых интересовали Майра гораздо меньше. По его собственному признанию, наибольшее влияние на его обращение к истории науки оказало чтение труда А. Ловеджоя «Великая цепь бытия» (Lovejoy, 1936), из которого он узнал почти все, что читал раньше об истории науки как истории идей (цит. по: Burkhardt, 1994: 369). Среди других авторов, развивавших сходный подход, Майр называл неокантианца Э. Кассинера с его учением о языке, мифе, науке и искусстве как символических формах познания, а также выходца из России А. Койре. Последний предостерегал от неисторического подхода к источникам и подчеркивал необходимость помещать их в соответствующую интеллектуальную традицию и теоретическую среду в зависимости от менталитета, предпочтений и антипатий их авторов. К списку имен следует добавить и Л. фон Ранке, так как во всех историко-биологических трудах Э. Майра прослеживается свойственное ему критическое отношение к первоисточнику, а также стремление в каждом сюжете выделить «общую идею», определяющую ход событий, при пристальном внимании и к частностям, и к общей социально-культурной обстановке.

Бесспорно, на всех историко-научных трудах Майра в той или иной степени сказывается влияние многих современных историков и методологов науки, таких как И. Лакатос, Дж. Холтон, и особенно Т. Кун, с его учением о «сменах парадигм» и «научных революциях», которые Майр активно использовал при изучении пе-

реломных моментов в истории эволюционной биологии. Не чужды были ему и историко-методологические поиски неогегельянцев, включая их марксистскую ветвь. Он часто подчеркивал плодотворный путь движения познания от тезиса через антитезис к синтезу. С сочувствием он цитировал и пионерские работы советского физика, марксиста и историка науки Б.М. Гессена, сделавшего на Международном конгрессе в Лондоне 1931 г. блестящий доклад о социально-экономических условиях возникновения теории И. Ньютона, от которого, по признанию зарубежных ученых, берет начало современная социальная история науки. Однако Майр никогда не заимствовал просто те или иные теоретические концепции и методологические подходы. Все они были им творчески усвоены и переработаны.

Оригинальная методика Майра как историка науки с наибольшей силой проявилась в коллективной монографии «Эволюционный синтез. Перспективы унификации биологии» (The Evolutionary Synthesis..., 1980), подготовленной под редакцией Э. Майра и В. Провайна, а также в его фундаментальной монографии «Рост биологического знания» (Maug, 1982c), объем которой чуть меньше 1000 страниц. Заметим, что к этому времени уже никто не осмеливался в одиночку дать обзор развития всей биологии в мировом масштабе, и образцом Майру, видимо, служили сочинения, переставшие выходить за полвека до этого. Во введении «Как писать историю биологии» автор постарался кратко изложить свое понимание ее предмета, задач и методов (Maug, 1982: 1–20). В хаосе разнообразных подходов и методов Майр пытался найти собственный путь, который позволил бы объективно проследить не столько историю идей, сколько историю фундаментальных проблем и попыток их решения с момента их зарождения до сегодняшнего дня, а также историю принципов, которые формируют концептуальную структуру науки (Maug, 1982c: 1). Он признавал, что историк, пытающийся рассмотреть столь обширную область науки, неизбежно вынужден изложить результаты в общем, кратком и отселектированном виде (Maug, 1982c: 17).

Без понимания сути противоречий, накопившихся в науке прошлого, по мнению Майра, невозможно понять ее современное состояние. При этом он считал, что история науки, как и сама наука, нуждается в постоянной перепроверке уже достигнутых результатов, так как интерпретации предшествовавших авторов породили немало историко-научных мифов, принятых на веру прошлыми поколениями ученых и сохранившихся до наших дней. История науки была для него и способом рефлексии современного научно-

го знания, способом защиты от создания новых околонучных или даже псевдонаучных мифов, а также предостережением против повторения ошибок прошлого. Майр прекрасно осознавал, что выполнение подобной функции по плечу только историку, прекрасно ориентирующемуся в современной науке, и тратил много сил и труда, с одной стороны, на биологическое образование историков науки, а с другой стороны — на гуманитарное, прежде всего философское и историческое образование биологов.

Всякий историк науки, стремящийся к объективному изложению прогресса научного знания и всесторонней интерпретации тех или иных концепций, по мнению Майра, должен прежде всего ответить на следующие вопросы: «Кто? Когда? Где? Что? Как? Почему?» (Maug, 1982: 1–2). Различные комбинации этих вопросов и поиски ответов на них предопределяют своеобразие нескольких исследовательских концепций в области истории биологии, которые Майр, следуя складывавшейся к тому времени традиции, определял как разные формы историй: лексикографическая, хронологическая, биографическая, социально-культурная, проблемная. Признавая важность каждой из них, Майр в то же время полагал, что только история проблем позволяет создать объективную картину сложного и противоречивого характера развития биологического знания. Учитывая долгую историю основных проблем современной биологии, корни которых уходят нередко еще в мифологию или античную науку, а большинство из них были известны еще Аристотелю, Майр предпочитал следовать в истории биологии за английским историком Л. Астоном, призывавшим в середине XIX в. изучать историю проблемы, а не периоды развития науки. Это предполагает процессуальный, а не событийный анализ истории биологии. Подобная установка соответствует взглядам английского философа-неогегельянца Р. Коллингвуда, говорившего в 1939 г., что история должна концентрироваться не на событиях, а на процессах, которые не имеют ни начала, ни конца, а переходят плавно друг в друга. Впитавший еще в детстве, в семье основные идеи немецкой классической философии, Майр находился в явной оппозиции к методологии логического неопозитивизма с его верой в универсальность анализа логической структуры научной теории (Maug, 1982: 6).

Для понимания сути проблем биологии гораздо более важным. Майр считал изучение их истории в хронологической последовательности, включающей не только достижения, но и бесчисленные ошибки, заблуждения. Такой подход предполагал и специальный анализ мировоззренческих и идеологических постулатов, опреде-

являвших то или иное решение проблемы, а также используемые при этом фактические доказательства. Социологические и биографические аспекты Майр использовал в той мере, в какой это было необходимо для понимания причин выбора анализируемым автором определенной стратегии решения проблем. В целом Майр не выходил за рамки сведений, сообщаемых в популярных в первой половине XX в. сводках по общей истории биологии, таких как, например, изданная на немецком языке двухтомная книга Э. Радля «История биологических теорий» (Radl, 1905–1909) или же опубликованная в 1920–1924-х гг. на шведском языке книга Э. Норденшикельда «История биологии» (Nordenskiöld, 1928), переведенная сразу же на английский и немецкий языки. В качестве источника биографических сведений Майр использовал также многотомный словарь научных биографий «Dictionary Scientific Biography», издаваемый в США, а также сводки по истории отдельных отраслей биологических наук.

Преобладание проблемного подхода в своих историко-научных сочинениях Майр объяснял тем, что он как биолог может сделать это более квалифицированно, чем написание биографий или социальной истории биологии. Суть проблемной истории Майр видел в поисках ответа на вопросы «Почему развивалась та или иная концепция, в тот или иной момент времени, в той или иной стране, тем или иным исследователем?» (Mayr, 1982: 7). В качестве примера он приводил ответ на вопрос о причинах появления генетики популяций в Советской России, четырехкратное независимое появление идеи естественного отбора в Англии, одновременное, независимое переоткрытие законов Г. Менделя 1900 г. тремя учеными разных стран и т. д. Подобный подход к истории биологии, по мнению Майра, в максимальной степени гарантирует от субъективизма и упрощения в истории науки. Он не скрывал, что в изложении истории концепций ему близка гегелевская триада «тезис — антитезис и синтез», и признавал, что в этом отношении его труды в какой-то степени соответствуют методологии марксизма.

Сформулированным им принципам историко-научного исследования Майр, в целом, следовал во всех своих трудах по истории биологии, которые стали наглядной демонстрацией достоинств и недостатков когнитивного анализа актуальных проблем, историю которых невозможно исследовать, не зная их современного состояния. С одной стороны, его книги были сугубо объективной историей, так как субъект, творец науки, чаще всего брался только в рамках интеллектуальной, а не социально-культурной среды, а

с другой стороны, их правильнее назвать историей личностной биологии или «автобиологией», как это сделал Симпсон в рецензии на книгу Майра «Рост биологического знания» (Simpson, 1982). Майр изучал только те темы, которые занимали центральное место в его научных интересах: дилеммы популяционного или типологического мышления, дискретная или слитная наследственность, роль натуралистских традиций в современных исследованиях эволюции и биоразнообразия. Упрекая других авторов, в частности, Э. Радля, в предвзятости изложения тех или иных концепций, когда антидарвиновские позиции не позволили адекватно изложить теорию естественного отбора, и призывая к максимальной объективности, Майр не всегда следовал этим установкам и не скрывал симпатии к авторам наиболее близких ему по духу концепций.

Подобная субъективность не сразу заметна на фоне глобальной панорамы интеллектуальной жизни эпохи (Zeitgeist), мастерского подбора тем, убедительности их изложения и интерпретаций, характерного умения использовать в свою пользу не только ясные современные концепции, но и частные воззрения прошлых эпох, историческое изложение которых предполагает понимание их сути и наличие специальных научных знаний. Широта майровского подхода впечатляющая, и немногие из исследователей в области истории биологии оказали столь огромное воздействие на ее развитие. В то же время было неверно представлять его историко-биологические труды как модель современных исследований. Напротив, по мере профессионализации и институционализации истории биологии в конце XX в. все больше дрейфовала в сторону гуманитарных наук, становясь скорее частью истории, чем биологии, и включая в свой арсенал все больше методов и концепций, разработанных в недрах социологии, антропологии, психологии, культурологии и т. д. В то время как в трудах Майра доминировал анализ истории идей и их интерпретация скорее в духе интернализма, среди историков науки все больше преобладал экстерналистский подход к науке как социальной практике, ее институционализации, в виде социальных сетей и культурных измерений. Многим кажется устаревшим его стремление с позиций сегодняшней науки рассматривать дискуссии прошлого, когда сами обсуждаемые проблемы, не говоря уже о контексте их постановки и решения, были совершенно другими.

Само положение Майра как одного из архитекторов и лидеров СТЭ не позволяло сохранить объективность в анализе исторических перипетий конфликтующих школ, идей, концепций. «Автобиология» Майра неизбежно стала ультрасубъективной, так как

в прошлом он искал в первую очередь доказательства правильности своих современных теоретических положений. Это был способ защиты своих взглядов и СТЭ в целом, что становилось особенно актуальным в период широкого распространения молекулярно-биологических исследований, финансированию которых отдавался явный приоритет по сравнению с классическими отраслями биологии. Не случайно, видимо, и временное совпадение обращения Майра к истории науки, ставшей одной из основных сфер его деятельности, с первыми триумфальными открытиями в области молекулярной генетики, удостоенными Нобелевской премии: разгадкой структурной модели ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953), синтезом С. Очоа РНК в пробирке (1955), выделением А. Корнбергом ДНК-полимеразы и синтез ДНК (1957), расшифровкой кодонов М. Ниренбергом, Р. Холли, Х.Г. Кораной и Дж. Маттеем (1961–1965), установлением схемы регуляции действия генов у бактерий Ф. Жакобом и Ж. Моно (1961).

В условиях тотального наступления молекулярной биологии на классические отрасли знания Майр надеялся найти в истории науки оправдание их сохранения и дальнейшего развития. Он стремился показать, что основные проблемы биоразнообразия, наследственности и изменчивости, эволюции, как показывает история науки, решались и могут дальше решаться только совместными усилиями различных отраслей биологии. История была для него способом вербовки новых поколений учеников из представителей гуманитарных профессий, когда их приток с биологических факультетов явно оскудел в связи с притягательной силой новейших открытий в области генетики, биохимии, клеточной биологии, сулящих начинающим ученым блестящие карьеры, большие гранты, а в случае удачи даже Нобелевские премии.

В связи с этим неудивительна та страсть, с которой Майр отдавался исследованиям в истории науки, побуждая к тому же своих учеников и последователей, в личных беседах и корреспонденциях по истории биологии ища ответы на современные проблемы. Используя свой авторитет и многочисленные контакты, он стремился подвигнуть на написание истории своих открытий других архитекторов СТЭ (Ф.Г. Добржанского, Б. Ренша, Дж. Симпсона и др.), одного из создателей этологии (Н. Тинбергена), а также стимулировал организацию и проведение ряда историко-биологических конференций и симпозиумов. Как справедливо указывал Бурхардт (Burkhardt, 1994: 360), изучение майровского архива и его огромной корреспонденции обязательно прольет свет на многие события в истории биологии во второй половине XX в.

Таким образом, особенности Э. Майра как историка науки проявились, прежде всего, в его явной склонности к когнитивной, а не к социальной истории науки. Само обращение к истории диктовалось стремлением найти в трудах предшественников дополнительные доказательства своих взглядов. С этой целью он обращался к первоисточникам, интерпретируя их нередко с позиций сегодняшнего дня, а не с учетом требований антикваризма. Выделяя центральные моменты в мировоззрении и научных взглядах своих предшественников, Майр не только рассказывал о восприятиях их современниками, а также о реакциях автора на труды других ученых, особенно научных оппонентов, но также сравнивал используемые ими понятия и созданные концепции с собственными трактовками. Он был убежден, что суть проблем эссенциализма, эволюции и наследственности была в прошлые эпохи такой же, как и в наши дни. Таким образом, здесь была попытка комбинировать логическое с историческим, презентизм с антикваризмом, интернализм с экстернализмом, с явным предпочтением первых членов этих классических дилемм в истории биологии.

4.2. Основные темы и герои

При такой методологии вполне понятен выбор Майром основных тем и героев своих публикаций. В их число попадали, естественно, проблемы, интересовавшие Майра как систематика, биогеографа и эволюциониста, а также ученые прошлого, способствовавшие их прогрессу. Как вспоминал сам Майр, его всегда интересовала история исследуемых проблем, что нашло отражение уже в докторской диссертации.

Первой публикацией Майра по истории науки стала статья о приверженце естественной теологии, священнике и орнитологе Б. Альтуме и о его концепции территориальности (Maug, 1935). Уже в ней проявились некоторые особенности Майра как историка. Во-первых, он провел современную экспертизу оригинальных сочинений автора с целью сделать их доступными для понимания современного читателя. Во-вторых, он выделил ключевой стимул создания Альтумом труда «Птица и ее жизнь», возникшего в середине XIX в. не только в результате собственных наблюдений в природе, но и как реакция на сентиментальный и антропоморфический труд А. Брэма «Жизнь птиц». В-третьих, Майр основное внимание уделил современному значению труда Альтума, не обсуждая теологический контекст создания и звучания этой работы. В то время такой подход был принят в историко-научном сообще-

стве, но в наши дни он вряд ли может быть одобрен, так как сейчас принято обсуждать суть работ в рамках научно-религиозного взаимодействия условий их подготовки и написания. Наконец, обсуждение труда Альтума используется Майром как повод для демонстрации неверности современных определений ареала и территориальности.

В итоге, Майр предложил собственное определение этих понятий, согласно которому территориальностью называется участок, занятый самцом, который защищает его от вторжений других самцов данного вида и в пределах которого он чувствует свое превосходство как хозяина над соперниками. Таким образом, как справедливо подчеркивает Р. Бурхардт (Burkhardt, 1994: 362), в своей первой научной работе Майр руководствовался утилитаристским подходом к истории науки, его не столько интересовала сама история, сколько использование ее для оправдания собственных взглядов.

В том же духе были выдержаны и последующие историко-научные публикации, которые были посвящены историческому осмыслению различных проблем биоразнообразия, изменчивости и наследственности, эволюции, поведения животных, росту знаний в этих областях биологии, а также различным аспектам дарвиновской революции (Мауг, 1980а, 1982с, 1992а, b, 1995b, c) в корреляции с господствующими философско-религиозными и политическими концепциями эпохи (Мауг, 1990b; Мауг, 1992 c).

В 1940-х гг. Майр все чаще вставлял исторические экскурсы в свои орнитологические и эволюционные труды, но опубликовал только две исторические заметки о концепции вида (Мауг, 1940; 1946). В них он старался показать, какой специфический вклад внесли различные отрасли биологии (цитология, генетика, экология, биогеография, палеонтология и таксономия) в познание эволюции птиц и насколько необходимо для понимания видообразования синтезировать созданные в их рамках отдельные концепции. Для этого он считал полезным, чтобы каждый орнитолог владел теоретическими знаниями и методологией различных биологических дисциплин.

В 1954 г. Майр опубликовал краткую рецензию на обширную книгу одного из протагонистов эволюционного синтеза в Германии В. Циммермана «Эволюция. История ее проблем и их познания», в которой писал, что если бы ему пришлось писать такую книгу, то он, прежде всего, показал бы, как формировался эволюционный синтез (Мауг, 1954b: 57). Эту задачу он попытался реализовать в своих последующих исторических статьях и книгах, опуб-

ликовав уже в следующем году статью об английском энтомологе-систематике К. Жордане, давшем в начале XX в. одно из первых определений биологического вида и доказывавшем его реальность в природе (Мауг, 1955). Жордан показал, что каждый вид замкнут в репродуктивном отношении и отличается от других не только внешними морфологическими, но и биологическими (вокализацией, сезонностью, экологическими предпочтениями и т. д.) признаками. Майр подчеркивал, что для Жордана-энтомолога, как и орнитологов, вид был реальной единицей, и поэтому Жордан не мог понять, почему существуют разногласия в этом вопросе. В этой статье ярко проявился характерный для Майра интерес, прежде всего, к предшественникам тех концепций и идей, которые он разделял сам.

1959 г., когда отмечался 100-летний юбилей теории естественного отбора, стал годом триумфа дарвинизма и был отмечен рядом международных конференций в разных странах, важнейшей из которых была международная конференция в Чикаго. Ее участники, практически все крупнейшие биологи-эволюционисты мира, провозгласили окончательную победу теории естественного отбора в биологии. Центральной фигурой на этой конференции был Э. Майр. Он опубликовал ряд статей, посвященных дарвиновским предшественникам. В них он подверг ревизии устоявшиеся взгляды на труды первых эволюционистов Ж.-Б. Ламарка (Мауг, 1972а), Ч. Дарвина (Мауг, 1959b) и их противника Ж.Л. Агассиса (Мауг, 1959а). Под его редакцией и с его введением вышло в свет факсимильное издание книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» (Мауг, 1963b), а в 1975 г. обновленная Штреземанновская «Орнитология от Аристотеля до сегодняшнего дня», к которой он написал обширное добавление из истории американской орнитологии (Мауг, 1975).

В большой статье о Ж.Л. Агассисе впервые в полном блеске проявились талант Майра как автора научных биографий и его умение оценить реальный вклад ученого в развитие биологии, вопреки сложившимся стереотипам. Он указал, что теоретические взгляды Агассиса, изложенные во вводных главах «Вклада в естественную историю Соединенных Штатов Америки» (Agassiz, 1857), было бы грубейшей ошибкой рассматривать лишь как анахронизм и философские спекуляции, окрашенные в теологические тона. Благодаря своей феноменальной памяти, знанию языков и удивительной широте научных взглядов Агассис превратил главы в наиболее полные сводки тогдашних знаний по эмбриологии, палеонтологии, систематике, биогеографии. В своем споре с эволюционистами Агассис «опирался не на худшие аргументы» (Мауг, 1959а:

182), став, в конечном счете, «жертвой собственного образования». Впитав в молодости дух Ж. Кювье с его подчеркнутым эмпиризмом, теорией постоянства видов и глобальных катастроф и ненавистью к теоретизированию, Агассис не смог воспринять перемены, произошедшие в биологии в конце 1850-х гг. Как типичный представитель немецкой естественной истории, Агассис, с одной стороны, отличался поразительной скрупулезностью в исследованиях, преданностью фактам и наблюдениям, а с другой стороны, приверженностью к натурфилософии, теологии и телеологии, провиденциализму, эссенциализму, типологизму, к целостному взгляду на природу как результат неких творческих сил, вынесенной из эмбриологии убежденностью в запрограммированности, целесообразности процессов развития.

Майр подчеркивал, что установка Агассиса на синтез эмпиризма с идеализмом не помешала ему сделать ряд важных обобщений, в том числе и сыгравших важную роль в победе идеи эволюции в биологии. Исследование по ископаемым рыбам, внедрение метода тройного параллелизма при построении естественной системы, учение о пророческих и синтетических типах, предложенные критерии совершенства животных и установление прогрессивного ряда в истории позвоночных, онтогенетическая концепция эволюции и т. д. — все это было использовано в трудах Ч. Дарвина и создателей других эволюционных дисциплин, которые черпали у Агассиса палеонтологические и эмбриологические доказательства эволюции (Колчинский, 1994: 57). Важно отметить, что во многом благодаря Майру вновь пробудился интерес к этому несправедливо забытому швейцарско-американскому естествоиспытателю, и в последующие десятилетия Агассису были посвящены десятки работ ихтиологов, палеонтологов и историков науки.

Весьма поучительна попытка Майра прересмотреть без предубеждений и эмоций эволюционные взгляды Ж.-Б. Ламарка (Маур, 1972: 55). К этому его побудили как претензии молекулярных биологов объяснять причины биоразнообразия без учета влияния внешних условий на формирование фенотипа, так и окончательное решение проблемы наследования приобретаемых признаков. До этого все дискуссии о творчестве Ламарка носили односторонний характер, так как преследовали цель выяснить, был ли он прав или, напротив, ошибался в своих суждениях о механизмах эволюции, и, соответственно, дать положительную или отрицательную оценку всей его концепции, подчеркнуть ее оригинальный или эпигонский характер, связав с натурфилософскими представлениями века Просвещения.

Победа селекционизма в вековом споре с ламаркизмом, по мнению Майра, позволила объективно оценить вклад великого французского натуралиста в развитие биологии, где только «работы в области систематики беспозвоночных обеспечили ему почетное место во все времена» (Маур, 1972: 90). Самое удивительное в судьбе Ламарка, что его достижения огромны там, где его суждения расходились с «духом времени» (защита эволюционизма или униформизма), а основные ошибки связаны с принятием общепризнанных тогда идей (наследование приобретаемых признаков, прогрессивизм). Майр полагал, что сам Дарвин недооценил роль Ламарка в подготовке того интеллектуального климата, в котором стала возможна идея эволюции в форме концепции естественного отбора. Фактически униформизм, который Дарвин усвоил от Ч. Лайеля, в свою очередь был заимствован последним от Ламарка (Gillispie, 1959, 1996). Огромное значение для успеха дарвинизма имела не только поднятая им во всей ее сложности проблема эволюции, но и его соображения об эволюционном значении адаптации, внешней среды и длительности времени. Наконец, Ламарк был первым, кто заявил о происхождении человека от обезьяны.

Ламарку не удалось создать свою школу во время господства в биологии креационизма, катастрофизма и эссенциализма. Его труды отягощали идеи, оказавшие впоследствии негативное воздействие на развитие эволюционной теории. Его идеи упражнения и неупражнения органов, прямого влияния внешней среды, внутренней присущей организму тенденции к совершенствованию впоследствии были воспроизведены во многих недарвиновских и псевдодарвиновских концепциях эволюции, включая лысенкоизм.

Майр показал, что занятия ископаемыми и современными моллюсками оказали решающее влияние на формирование идей Ламарка об изменчивости видов и градуальном филогенезе. Однако, поскольку Ламарку не удалось найти реальных доказательств перехода одного вида в другой ни среди растений, ни среди животных, это побудило его подойти к проблеме вида с релятивистских позиций и в период доминирования представлений о неизменности видов с момента сотворения встать на позицию их абсолютной изменчивости под влиянием внешних факторов и принципа градаций. Его эволюционная теория, по мнению Майра, была прекрасным примером теоретического построения, не подкрепленного фактическими данными, что объяснялось, прежде всего, его неожиданной переквалификацией в зрелом возрасте из ботаника в зоолога. Довольно быстро Ламарк убедил себя и своих учеников в том, что изучение беспозвоночных может дать больше для пони-

мания животных, чем демонстрация признаков высших млекопитающих. Однако слабое развитие систематики беспозвоночных, представление о простоте их строения, зависимости их изменчивости от внешних факторов и отсутствие палеонтологических доказательств вымирания моллюсков, ставших предметом особого внимания Ламарка, оказали решающее воздействие на формулирование его основных идей о происхождении и эволюции организмов, изложенных в «Философии зоологии».

Этот новый подход к творчеству Ж.-Б. Ламарка успешно развивался в трудах одного из учеников Майра Р. Бурхардта (Burkhardt, 1970, 1972). Позднее, оценивая Майра как историка науки, Бурхардт писал о том, что существуют явные параллели между ламарковской защитой зоологии беспозвоночных как важнейшей отрасли зоологии в трактовке эволюции и борьбой Майра за утверждение ключевого значения систематики, полевых исследований, орнитологии, экологии и т. д. для «возникновения эволюционного синтеза» (Burkhardt, 1994: 376). Обращение к творчеству Ламарка было для Майра в первую очередь средством при помощи исторических аргументов противостоять генетикам и молекулярным биологам в претензии на ведущую роль в изучении эволюции, а следовательно, на первоочередное финансирование своих работ.

Хотя центральное место в историко-научном творчестве Майра с начала 1970-х гг. постепенно заняла дарвиновская революция и ее продолжение в период создания СТЭ, он не забывал других авторов, обращаясь неоднократно к исследователям, сыгравшим важную роль в познании ключевых проблем биологии. В качестве примера можно привести его статью о Й. Кельрейтере (Maug, 1986), выдающемся немецком ботанике XVIII века, директоре Академического ботанического сада в Санкт-Петербурге и члене Императорской Академии наук и художеств, который после отъезда из России опубликовал книгу «Предварительные сообщения о некоторых опытах и наблюдениях, касающихся пола растений» и три «Продолжения...» к ней (1763–1766), подводя итоги проведенных им в Санкт-Петербурге исследований. Кельрейтер сообщил о получении более 60 гибридных форм между 22 видами растений и дал их классификацию, ввел метод взаимных скрещиваний, установил роль пыльцы и рыльца в процессах оплодотворения, описал участие насекомых в опылении цветка и способствовал выяснению взаимных адаптаций насекомых и растений, заметил явление дихогамии, наметил классификацию способов опыления и изучал раздражимость у растений. Эти труды оказали заметное влияние

на развитие эмбриологии и генетики растений. Характерно, эти успехи Кельрейтера, опередившего свое время и считавшегося одним из главных предшественников Г. Менделя, Майр, как обычно, объясняет тем, что ему удалось в своем творчестве комбинировать натуралиста-наблюдателя и экспериментатора, а также освободиться от теорий того времени. Будучи индуктивистом, он не воспринял ни одну из доминировавших тогда гипотез наследственности, что позволило ему установить ряд закономерностей в наследственной изменчивости гибридов и при реципрокных скрещиваниях.

Особое внимание в творчестве Майра занимала история генетики, отношение к которой у него было достаточно противоречиво, так как многие современные генетики стремились принизить роль полевых и музейных работ. Вот почему Майр не раз отмечал, что лучшие работы об этой отрасли знания написаны не генетиками, а историками науки. Объяснение этому он находил в том, что каждый исследователь, принадлежа к определенной научной школе, как правило, не способен дать объективный анализ конкурирующих взглядов и концепций (Maug, 1973: 127). Хорошее историко-научное исследование предполагает воспроизведение общей интеллектуальной среды, в рамках которой решалась та или иная проблема, а такая реконструкция чаще всего оказывается не под силу узкому специалисту. Насколько важен в исторических работах учет общего научного фона и социально-культурной среды, а также беспристрастный анализ конфликтующих научных школ и стилей мышления, Майр показал на детальном разборе книг Р. Олби «Происхождение менделизма» (1966) и В. Провайна «Происхождение теоретической популяционной генетики» (1971).

4.3. Дарвиновская революция

С начала 1970-х гг. центральное место в исторических трудах Майра заняло творчество Дарвина. В десятках публикаций он дал блестящий анализ интеллектуальных предпосылок формирования взглядов великого английского натуралиста, раскрыв когнитивную природу дарвиновской революции и логическую структуру его теории (Maug, 1963b, 1971; 1972b; 1977, 1983; Майр, 1975; и др.). Интерес к творчеству Дарвина возник у Майра еще в университете, но исследовательский интерес проявился впервые во время редактирования факсимильного издания, подготавливаемого к столетнему юбилею выхода в свет «Происхождения видов» (On the Origin..., 1963). Готовя предисловие и интенсивно штудирова первое

издание этой книги, Майр с удивлением обнаружил, насколько резко отличаются изложенные там идеи от общераспространенных представлений о классическом дарвинизме, которые черпались из наиболее доступного публике шестого издания, в котором первоначальные взгляды Дарвина претерпели существенные изменения под влиянием критики. В частности, Дарвин, стремясь спасти идею эволюции, в значительной степени сделал уступки ламаркизму, признав значение наследования приобретенных признаков как одного из факторов эволюции.

Расхождения в трудах самого Дарвина побудили Майра к более глубокому исследованию его опубликованных работ, которые совпали с качественно новым этапом в изучении дарвиновской революции в естествознании, ознаменованным десятком книг об английском естествоиспытателе. К своему удивлению, Майр вынужден был впоследствии отметить, что многие из них «не просто плохие, а даже злобные, что объяснял неспособностью их авторов понять концепции, лежащие в основе творческих поисков и интеллектуального развития Дарвина» (Maug, 1991a: IX). Майр впервые показал, насколько сложной является дарвиновская революция, в ходе которой произошла не просто замена одной теории другой, а отказ, по меньшей мере, примерно от десяти основных широко распространенных концепций (естественной теологии и телеологии, краткости возраста Земли, креационизма, катастрофизма, автоматически восходящей эволюции, униформизма, эссенциализма, номинализма, антропоцентризма) (Maug, 1972b, Майр, 1975). В то же время дарвиновская теория включала в себя целый ряд концептуальных новаций (общую идею эволюции и антикреационизм, идею существования общего предка всех организмов, градуализм, дивергенцию или увеличение числа видов, концепцию естественного отбора) и методологических новшеств (популяционизм, статистический детерминизм и др.).

Многие из этих концепций имели метанаучное значение, чем и объясняется столь ожесточенная дискуссия вокруг его теории, нападки на нее с разных сторон и в то же время попытки использовать различными политическими силами от либерализма до фашизма. В то же время сами биологи не могли до конца осознать глубину дарвиновского переворота и оказались неспособными принять его теорию в целостности.

В книге «Рост биологического знания» Майр (Maug, 1982c: 394–534) попытался впервые суммировать свои публикации о Дарвине и последствиях его идей для понимания эволюции. Однако в книге, представлявшей собой исторический обзор систематики, гене-

тики и эволюционной биологии, трудно было дать детальный анализ истории становления дарвиновских идей. Между тем, началась интенсивная работа над дарвиновским рукописным наследством, публикация его записных книжек, писем, неоконченных рукописей и т. д., заставивших историков по-новому взглянуть на саму теорию естественного отбора, историю ее становления, а также на другие компоненты его научной концепции и мировоззрения (Darwin, 1984–1997, 1996). Внимательное изучение этих публикаций, а также базирующейся на них новейшей дарвинианы, побудило Майра вновь обратиться к творчеству Ч. Дарвина, переосмыслив ключевые моменты в его развитии.

Наиболее подробно взгляд Майра на формирование дарвиновской теории в специфической интеллектуальной обстановке XIX в. и ее последующее развитие в неodarвинизме, вплоть до достижения консенсуса между экспериментальными генетиками и натуралистами, подробно изложен в книге «Один длинный аргумент» (Maug, 1991a). Ее название в немецком переводе «Дарвин был прав» точнее выражает основную идею, разрабатываемую Майром на протяжении почти 70 лет и в биологии, и в ее истории. Важно подчеркнуть, что в ней ярко проявилась свойственная всему творчеству Майра готовность в максимальной степени учесть все многообразие точек зрения на исследуемую проблему, внимательно отнестись к доводам оппонентов и обязательно поблагодарить всех, кто способствовал уточнению его позиции. Книга «Один длинный аргумент» посвящена М. Гизелину и Ф. Саловэю, выступивших в конце 1960-х — начале 1980-х гг. с серией блестящих трудов о сути дарвиновской революции, методологии Ч. Дарвина, о роли гипотезы географической изоляции в становлении его эволюционных взглядов и т. д., положив начало качественно новому этапу в изучении путей становления теории естественного отбора и эволюции взглядов самого Майра на эти проблемы.

Прежде всего, Майр без возражений воспринял опровержение в новых работах (Kohn, 1980; Osrovat, 1981; Hodge, 1983) культивируемой самим Дарвином легенды о том, что его эволюционные представления сложились во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» (1831–1836). Гигантские ископаемые из раннетретичных отложений Патагонии, внутривидовое многообразие гигантских черепах и вьюрков на Галапагосском архипелаге, этой своеобразной природной лаборатории эволюции, по словам самого Дарвина, вызвали у него шок, и он в одночасье превратился в эволюциониста. Однако, опасаясь негативной реакции со стороны общества, он, якобы, не спешил с публикацией новых воззрений

и более двух десятилетий трудился над сбором литературных и музейных материалов, а также проводил эксперименты и занимался систематикой ракообразных, стремясь всесторонне обосновать гипотезу естественного отбора. Особую роль Дарвин отводил искусственному отбору как аналогу отбора в природе. В таком изложении Дарвин выглядел как интеллектуальный герой-одиночка, сумевший отказаться от предрассудков общества и увидеть природу глазами, свободными от догм.

Как в легендах о ванне Архимеда и яблоке Ньютона, Дарвин более ста лет изображался обладателем особых способностей, позволивших эмпирически постигнуть реальность по схеме «увидел — открыл». Его зоркости и гениальности отводили решающую роль в формировании идеи эволюции, при этом забывались социально-культурная среда, общение с коллегами и чтение литературы из разных областей знаний. Многочисленные исследования рукописей Дарвина и, прежде всего, тщательное изучение его записных книжек за 1936–1844 гг., т. е. в период интенсивной разработки основных компонентов теории естественного отбора (Barrett et al., 1987) показали, что во время путешествия Дарвин оставался верным приверженцем классического униформизма, креационизма и естественной телеологии. Лишь узнав от английского орнитолога Дж. Гулда, что собранные им выюрки принадлежат к разным видам, Дарвин задумался о возможности их происхождения от единого вида в результате адаптивной радиации. В поисках ее причин Дарвин перебрал множество гипотез, от внезапного появления новых видов до прямого влияния внешней среды или утраты признаков и неупражнения органов с наследованием приобретенных признаков. Особенное значение, по мнению Майра, играла гипотеза географической изоляции, активно разрабатываемая Дарвином. Ему удалось с максимальной эффективностью использовать достижения предшественников для обоснования эволюционизма. Кругосветное путешествие постепенно стимулировало отказ Дарвина от креационизма и телеологии. Добытые им тогда палеонтологические и биогеографические данные сыграли роль ферментов в становлении Дарвина как эволюциониста.

В то же время Майр согласился с выводом многих историков науки о том, что решающим фактором в создании теории отбора сыграло знакомство Дарвина с концепциями английских политэкономов. Сам Дарвин указывал на ключевое значение книги Т. Мальтуса о росте популяции человека в геометрической прогрессии, умолчав о влиянии А. Смита, концепцию которого о разделении труда и специализации как основе богатства нации, он использо-

вал при разработке принципа дивергенции. Не отрицая влияния этих трудов на формирование дарвиновских представлений о борьбе за существование и естественном отборе как главных факторах эволюции, Майр полагал, что все еще остается место для не столь однозначных интерпретаций (Maug, 1991: 69).

Он показал, что еще до чтения труда Мальтуса Дарвин прошел значительную интеллектуальную эволюцию, связанную со сбором и анализом огромного материала об изменчивости диких и одомашнированных форм, а также о борьбе за существование. Чтение книги Мальтуса не стало для Дарвина неким озарением, а лишь кульминационным моментом в градуальном развитии его биологических и мировоззренческих представлений. К этому выводу Майр пришел в результате анализа и реконструкции становления отдельных компонентов теории естественного отбора и их последующего объединения.

Вопреки устоявшемуся мнению, базировавшемуся на высказываниях самого Дарвина, Майр поддержал позицию тех (Huxley, 1963, Ghiselin, 1969), кто впервые показал, что теория естественного отбора — не Монблан фактов, а типичная гипотетико-дедуктивная модель эволюции, включающая в себя как эмпирические обобщения, гипотезы, так и дедуктивные следствия из них, оказавшиеся доступными экспериментальной проверке только в наши дни. Исходным пунктом для дарвиновского построения стали положения, выработанные в рамках экономии природы и политэкономии в результате обобщения огромного количества полевых наблюдений и статистических знаний, установленных в естественной истории и натуральной телеологии: 1) геометрическая прогрессия размножения и потенциальная возможность безграничного увеличения численности каждого вида; 2) относительное постоянство всех видов в природе, подтвержденное многочисленными полевыми наблюдениями; 3) ограниченность природных ресурсов (полевые наблюдения, усиленные в трудах Мальтуса). Из этих эмпирических обобщений следовал первый вывод о борьбе за существование между индивидами, который вместе с двумя другими эмпирическими обобщениями об уникальности каждого индивида и наследственном характере индивидуальной изменчивости становился основой для формирования дарвиновской гипотезы о дифференциальной выживаемости или естественном отборе. В свою очередь, эта гипотеза вела к выводу об эволюции, протекающей в статистически насыщенном ансамбле благодаря селективному выживанию во многих поколениях особей, более успешных в жесткой конкуренции с другими особями своего вида (Maug, 1991a: 72).

Таким образом, «Монблан фактов» Дарвина, собранных им в пользу эволюции, не был эмпирическим материалом его теории, а лишь способом проверки ее следствий. В его теории Майр выделял пять групп фактов и три заключения. Именно приверженность Дарвина строгим требованиям гипотетико-дедуктивного метода при построении теорий, принятым в точных науках, позволила ему преобразовать биологию, выведя ее за рамки теологических и телелогических построений. Дарвин использовал экономические принципы лишь в той степени, в которой они были необходимы для понимания статистических механизмов борьбы за существование, а не случайного выживания индивидов, ведущего к увеличению биоразнообразия и наиболее полному использованию ресурсов среды. Его успех был связан с тем, что подобные представления хорошо согласовывались с учением об экономике природы и балансе видов, а также с селекционной практикой. Искусственный отбор послужил Дарвину моделью для доказательства сформулированной им гипотезы естественного отбора и возможности формирования новых адаптаций статистически-вероятностным механизмом.

Учение о естественном отборе позволило начать изучение причин формирования видов со всем комплексом сложных структур и функций, присущих каждому из них, а следовательно, и причин современного биоразнообразия. Проблема органической целесообразности, прежде всего адаптаций организмов к среде и коадаптации органов, получала истолкование без привлечения сверхъестественных сил. Вместе с тем, был вскрыт и ее относительный характер. Принцип дивергенции объяснял возрастающее биоразнообразие, иерархию таксонов и позволял провести их филогенетическую классификацию. Тем самым дарвинизм решал ряд проблем, возникших к тому времени в различных отраслях биологии. Дарвиновская гипотеза о причинах антропогенеза создала возможность связать эволюцию природы с историей общества.

Эти труды Майра о Дарвине расширили представления о научных революциях, не укладываемые в прокрустово ложе простых «смен парадигм». Майр показал, что дарвиновская революция растянулась на столетия, так как требовала замены значительного числа понятий и введения целого ряда концептуальных и методологических новшеств. Современники Ч. Дарвина, в том числе и сам Дарвин отчасти, оказались неспособны к замене жестко детерминистского и типологического подхода вероятностно-статистическим и популяционным. В связи с этим последующие события в биологии, перестраиваемой на принципах эволюционизма, носи-

ли скорее характер недарвиновской или, точнее, антидарвиновской революции, так как все концепции эволюции, выдвинутые до создания СТЭ, были связаны с преуменьшением или полным отрицанием роли естественного отбора в эволюции. Так, комбинация униформизма, веры в статичный мир и эволюционизма давала ламаркизм, а соединение эволюционизма с эссенциализмом — различные сальтационистские и ортогенетические концепции.

Майр четко показал, как неоднородно, а порой и противоречиво с позиций современных взглядов выглядит классический дарвинизм, казавшийся его создателю логическим монолитом. Неслучайно вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» и других трудов Дарвина отдельные положения его концепции были изолированы друг от друга, одни из них были приняты (идея эволюции), а другие резко раскритикованы и отвергнуты (концепция естественного отбора).

Без преувеличения можно сказать, что майровские труды сыграли важную роль в современном «дарвиноведении», став основой многих последующих исследований о противоречивых путях распространения его идей в различных отраслях эволюционной биологии, связанных не столько с неприятием идей оппонентами, сколько непониманием их его сторонниками (Bowler, 1983, 1988, 1989; Junker, 1989; и др.). Появился даже термин «недарвиновская революция» для обозначения периода утверждения идеи эволюции в биологии, когда доминировали антидарвиновские концепции механоламаркизма, ортогенеза и неокатастрофизма. Майр показал, что, вопреки широко распространенному мнению о церкви, государстве и т. д. как главных противниках новой научной теории, наиболее ожесточенное сопротивление ей чаще всего оказывают члены научного сообщества, особенно со стороны философов от науки (Maug, 1988b, 1991b). Так, было с теорией гравитации И. Ньютона, концепцией дрейфа континентов А. Вегенера, генетических законов Г. Менделя, на признание которых научным сообществом ушло от 40 до 80 лет.

Столь длительное сопротивление дарвиновским идеям, по мнению Майра, связано с тем, что Дарвин не просто выступил против многих концепций мировоззренческого порядка, сформировавшихся в период первой научной революции в XVII–XVIII вв. По существу, он стал основателем новой философии науки, построенной на исторической методологии и способствовавшей ее внедрению во все естественные науки. Кроме того, Майр называл следующие характерные черты новой философии: дифференциация непосредственных и эволюционных причин, непредсказуемость

эволюции, ее стохастический характер, многофакториальная детерминация, уникальность биологических систем, равноправность описательно-сравнительных и экспериментальных методов исследования, введение популяционного мышления и нового дискурса. Эти положения настолько были чужды общепризнанной философии науки, что игнорировались ее лидерами в течение более чем ста лет. Так, К. Поппер в течение всей своей жизни изображал Дарвина как философа в карикатурном виде, а И. Лакатос называл его относительно недавно «вшивым» философом (Maug, 1991b).

Только с приходом нового поколения философов науки, свободных от догм физикализма и логического позитивизма и понимавших, что классическая механика не может служить образцом для всех наук, стало слабеть сопротивление теории Дарвина в философских кругах. Постепенно становится ясно все большему числу ученых разных специальностей, что эссенциализм, телеология и жесткий детерминизм имеют ограниченные сферы использования.

4.4. История формирования СТЭ, или «вторая дарвиновская революция»

Проблема формирования СТЭ стала предметом специального обсуждения на конференциях, организованных Э. Майром и В. Провайном 23–25 мая и 11–12 октября 1974 г. под эгидой Американской академии искусств и наук. На конференциях выступали как участники этого эволюционного синтеза (Э. Безигер, Х. Карсон, К. Дарлингтон, Ф. Добржанский, Е. Форд, И.М. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. Олсон и др.), так и их ученики (например, Р. Левонтин, С. Гоулд), а также историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, Д. Тодес и др.). Часть приглашенных не смогла участвовать в заседаниях, и они прислали свои соображения и воспоминания в письменной форме (например, Б. Ренш и Дж. Симпсон). Итогом всей многогранной работы стала вышедшая в 1980 г. книга под редакцией Э. Майра и В. Провайна «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии» (The Evolutionary..., 1980), которая до 1982 г. вышла еще в двух издательствах, а в 1998 г. с новым предисловием редакторов.

Все участники этого труда согласились с майровской трактовкой СТЭ как междисциплинарного, точнее, многодисциплинарного, и интернационального феномена. В разработке программы книги ярко проявилось стремление Майра показать, каким образом формировались интересы биологов его поколения, какие из них имели особое значение и почему они были приоритетными.

Кроме того, он активно защищал важность сохранения натуралистической традиции в истории биологии, вопреки модному увлечению молекулярной биологией и абсолютизации значения ее результатов в решении вечных вопросов биологии об эволюции, био-разнообразии и наследственности.

Эта трактовка подготовки и реализации эволюционного синтеза, который Майр называл «второй дарвиновской революцией», нашла отражение в структуре книги. Наряду с главами, посвященными вызреванию и оформлению синтеза в отдельных отраслях знания (генетике, цитологии, эмбриологии, систематике, ботанике, морфологии и палеонтологии), в книгу были включены обширные разделы об особенностях синтеза в различных странах: СССР, Германии, Франции, Англии, США. Причем во многих статьях и, прежде всего, в статьях и воспоминаниях главных архитекторов этого синтеза его международный характер не только описывается, но и постулируется. Весьма оригинальным было и участие Майра в качестве редактора и одного из авторов книги. Он не только подготовил большую вводную статью, в которой излагал свои общие взгляды на содержание и пути синтеза (Maug, 1980a), но и написал введения к главам «Ботаника», «Палеонтология», «Морфология», «Германия», «Франция», а также был автором раздела «Роль систематики в эволюционном синтезе» (Maug, 1980b) и двух биографических очерков о К. Штерне (Maug, 1980e) и Дж. Симпсоне (Maug, 1980f). Наконец, Майр выступил с воспоминаниями о том, как он стал эволюционистом (Maug, 1980d). Все это придало рассматриваемой книге, написанной столь пестрым составом участников из разных стран, разных отраслей знания и разных поколений, целостность, не исключаящую, однако, различий в акцентах и выводах.

В отличие от многочисленных трудов по истории СТЭ, в рамках которых формулировались некие ее постулаты, в этом труде, как и в последующих многочисленных выступлениях и публикациях, Майр указывал на незавершенный характер этого синтеза. Действительно, само состояние эволюционной биологии было таково, что невозможно было все многообразие воззрений архитекторов СТЭ свести к набору нескольких постулатов. Как подчеркивал Майр: «Новый синтез несомненно воспринимался по-разному Реншем, Добржанским, Симпсоном, Фордом и мною. Различные люди, различные личностные интересы, различные симпатии и антипатии, различный материал, все это оказывало влияние на наше мышление и конечные выводы. Я уверен, что даже сейчас, спустя 35 лет, многие аспекты эволюционного синтеза выглядят

по-иному для разных участников» (Maug, 1980d: 422). И действительно, выявилось многообразие содержаний, вкладываемых в термин «синтез», трактовка которого простиралась от «обозначения логических последствий до простого слома барьеров между дисциплинами» (Provine, 1980: 408). Вместе с тем все признавали, что в ходе его реализации были синтезированы данные различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований популяций.

В этой книге Майр, следуя почти буквально определению современного синтеза, предложенному Дж. Хаксли (Huxley, 1963), утверждал, что его следует характеризовать двумя положениями: «1) градуальная эволюция может быть объяснена в терминах мелких генетических изменений, рекомбинаций и упорядочивания генетических вариаций путем естественного отбора; 2) наблюдаемые эволюционные процессы, особенно макроэволюция и видообразование, могут быть объяснены уже известными механизмами эволюции» (Maug, 1980a: 1). При этом было забыто, что таких, признаваемых даже в 1940-х гг. сторонниками СТЭ, механизмов эволюции было несколько, и далеко не все они сводились к мелким изменениям. В частности, в трудах самого Э. Майра были проанализированы разные механизмы резких эволюционных изменений, например полиплоидия, крупные хромосомные мутации, генетические революции и т. д.

Вопреки пункту 1, Майр далее подчеркивал, что знание генетических факторов эволюции «было необходимой, но недостаточной предпосылкой для синтеза» (Maug, 1980a: 12). Для его реализации важно было понять увеличение числа видов, происхождение эволюционных новшеств, захват новых адаптивных зон, возникновение адаптаций и происхождение биоразнообразия. Кроме того, генетики должны были усвоить концепции, разработанные в недрах других дисциплин: популяционный стиль мышления, политическую и биологическую концепции вида, роль поведения и смены функций в возникновении эволюционных новшеств. Таким образом, синтез был для него объединением разных исследовательских традиций, прежде всего, экспериментаторов и натуралистов (Maug, 1980a: 40). Поэтому он исключал из синтеза математическую популяционную генетику, успешно развивавшуюся в первой трети XX в. Хронологическими рамками создания СТЭ, приведшей, по его мнению, ко «второй дарвиновской революции» в биологии, Майр считал 1937–1950-е гг., когда были опубликованы основополагающие труды отцов-архитекторов синтеза, включая

его самого, а также Ф. Добржанского, Дж. Симпсона, Дж. Хаксли, Б. Ренша и Дж. Стеббинса.

Однако такой взгляд противоречил содержанию редактируемой им книги. Неслучайно уже через два года он существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Maug, 1982: 567–570). Теперь он подчеркивал, что существенный вклад в ее возникновение внесли не только авторы отдельных работ, выполненных до 1937 г., но и биологи различных наук о жизни, разрабатывавших селективные модели эволюции. Среди них он называл С.С. Четверикова и Н.В. Тимофеева-Ресовского в СССР, Р. Фишера, Дж.Б. Холдейна, К. Дарлингтона и Е. Форда в Англии, Ф. Сэмнера, Л. Дайса, К. Стёртеванта и С. Райта в США, Э. Баура, К. Людвига, Э. Штреземанна и В. Циммермана в Германии, Ж. Тесье и П. Л'Эретье во Франции, а также А. Бузатти-Траверсо в Италии. Кроме того, успеху синтеза способствовали участники коллективных монографий «Новая систематика» под редакцией Дж. Хаксли (The new..., 1942) и «Эволюция организмов» под редакцией Хебергера (Die Evolution..., 1943).

Таким образом, по новой оценке Майра, примерно около тридцати ученых, по крайней мере, из шести стран, занимая каждый свою профессиональную нишу, способствовали созданию СТЭ. Названные же им шесть главных архитекторов СТЭ занимались не только синтезом генетики и теории естественного отбора в рамках своей отрасли знания, но и ликвидацией коммуникационных разрывов между разными эволюционными школами, связывая генетический подход Т. Моргана и Р. Фишера с популяционной методологией натуралистов.

До конца своих дней Майр неоднократно возвращался к вопросу о путях формирования СТЭ (Maug, 1988b, 1992a, 1994a, b, c), подчеркивая вновь и вновь огромную роль привнесения в СТЭ исследовательских традиций различных стран и различных биологических дисциплин, направлений и школ. К числу важнейших достижений СТЭ он теперь относил также опровержение концепций неоламаркизма, онтогенеза, сальтационизма и развитие холистского подхода к генотипу и генофонду (Maug, 1988b: 526, 530).

К этому времени положение СТЭ в биологическом сообществе существенно изменилось, так как нападки на СТЭ создателей концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Эдриджа получали все более широкую поддержку (Колчинский, 2002: 448–455). Обвиняя СТЭ в панселекционизме, адаптационизме и градуализме, Гоулд полагал, что она оказалась неспособной к дальнейшему развитию, а ее сторонники сконцентрировали усилия лишь на по-

иске или даже на придумывании новых форм естественного отбора (Gould, 1983). Его соавтор по программной статье 1977 г. Н. Эддридж занимал, правда, более компромиссную позицию, предпочитая говорить не о бесплодности СТЭ, а о «незавершенности синтеза». По его мнению, главная инновация СТЭ заключалась в том, что «Добржанский (Dobzhansky, 1937) и Майр (Mayr, 1942) добавили концепцию прерывистости к концепции происхождения адаптивного и фенотипического разнообразия», заменили морфологическую концепцию вида биологической и вскрыли иерархический характер эволюции надвидового уровня (Eldredge, 1989: 207). Алопатрическая концепция вида предполагала первоначальную адаптивную дивергенцию с образованием новых экологических ниш, с последующим генетическим закреплением механизмов репродуктивной изоляции. Между тем, как полагал Эддридж, виды представляют собой изолированный генетический пул уже на начальных стадиях видообразования.

Особенно резко отрицательно оценивали СТЭ юные участники дискуссий, некоторые из них уверяли, что СТЭ, элиминировав все неदारвиновские концепции эволюции, сыграла негативную роль в развитии эволюционной биологии (Antonovich, 1987). Особенно критически в отношении СТЭ были настроены эмбриологи, указывавшие на то, что в ней не учтены пути реализации генетической программы в онтогенезе, в результате чего сохранялся разрыв между эволюцией на генетическом и фенотипическом уровнях. Были предприняты попытки вновь свести суть синтеза к математическим моделям Фишера — Райта (Beyond..., 1984; Evolutionary..., 1988).

Неожиданно к критикам СТЭ присоединился крупный американский историк науки В. Провайн, который в 1980 г. был главным партнером Майра по подготовке монографии об истории формирования СТЭ. Теперь он утверждал, что подлинный синтез произошел в 1920-х гг., когда в трудах Р. Фишера, Дж. Б.С. Холдейна, С. Райта и С.С. Четверикова были объединены представления о менделевской наследственности и факторах, способных менять частоту генов в популяции, а также были предложены математические модели для описания этих процессов (Provine, 1988, 1992). После этого, по мнению Провайна, ничего нового не происходило, не было никакого эволюционного синтеза, а, напротив, шло лишь сужение спектра существовавших ранее концепций. Из биологии были элиминированы, в первую очередь, все телеологические концепции эволюции. Тем самым, важность и последовательность шагов эволюционного синтеза у Провайна коренным образом рас-

ходились с позицией Майра. Кроме того, он полагал, что каждая из основополагающих книг для СТЭ представляла собой лишь приспособление синтеза генетики и отбора, осуществленного в математической форме, к нуждам различных отраслей биологии, прежде всего генетики, систематики, палеонтологии.

Подобные оценки побудили Майра в специальной статье «Что такое эволюционный синтез» (Mayr, 1993: 4–6) еще раз подчеркнуть, что эволюцию нельзя свести к изменению частот генов в популяции, как это было сделано в математических моделях отбора в 1920-х гг. и в первых работах по популяционной генетике. Необходимо учитывать формирование адаптаций, а также происхождение видов и высших таксонов. Синтез отнюдь не был количественным моделированием природных процессов, так как в нем не было места виду, видообразованию и макроэволюции. Главная заслуга СТЭ заключается в решении проблемы адаптации и биоразнообразия. Для этого биологами были усвоены три концепции: наследование приобретаемых признаков, а также результатов упражнения и неупражнения органов; дискретный характер генетической изменчивости; доминирующая роль малых мутаций в эволюции. Майр вновь отметил, что синтез был объединением: а) концепций трех важнейших биологических дисциплин (генетики, систематики и палеонтологии); б) традиций ученых Англии и США, которые занимались в основном математикой и проблемами адаптаций, с традициями их коллег из стран континентальной Европы, где главное внимание уделяли популяциям, видам и надвидовым таксонам; в) экспериментально-редукционистской методологии с практикой описательных дисциплин и холистским подходом. В связи с этим он сузил временные рамки решающей стадии в создании СТЭ публикацией книг в 1937–1947 гг. Остальные книги, включая монографии Д. Лэка «Дарвиновские вьюрки» (1947) и Дж. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (1950), демонстрировавшие важность таксономии для понимания эволюции, Майр относил к постсинтетическому периоду (Mayr, 1993: 9).

В целом, его подход к истории формирования СТЭ получил признание в разных странах, включая Германию и Россию. Историки этих стран были согласны с тем, что СТЭ нельзя свести лишь к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На примере трудов Г.Ф. Гаузе, Г. Хеберера, С.А. Северцова, А.Л. Тахтаджяна, В. Циммермана, И.И. Шмальгаузена и др. было продемонстрировано, что в синтез было вовлечено большее количество теорий из разных отраслей эволюционной биологии, истолкованных с позиций есте-

ственного отбора (см., например, Развитие..., 1983: 32–39; Die Entstehung..., 1999: 9–18; Русско-немецкие..., 1999–2002). Разногласия с Майром, как правило, касались второстепенных расхождений о вкладе того или иного автора в современный синтез и о количестве стран, принявших участие в нем (Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Колчинский, 2002).

Вместе с тем, с начала 1990 г. предпринимаются попытки свести содержание СТЭ к объединению популяционной генетики с идеей естественного отбора в книге Добржанского (Dobzhansky, 1937) и ограничить его англо-американским языковым пространством. Об этом писал не так давно М. Адамс (Adams, 1994), который ранее много сделал для пропаганды вклада советских генетиков С.С. Четверикова, А.С. Серебровского, Н.П. Дубинина, И.И. Шмальгаузена и др. в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англо-американского языкового пространства характерно для публикаций В. Смоковича (Smocovitis, 1996). Особенно часто забывается вклад ученых Германии и СССР. Более того, в недавней публикации Ф. Айялы (Ayala, 2004), посвященной 100-летию со дня рождения Э. Майра, косвенно делается попытка свести синтез лишь к работам, опубликованным в США. В кратком предисловии редактора юбилейного выпуска журнала «Ludus Vitalis» уже только книги Ф.Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Симпсона, Дж. Стеббинса названы символом современного эволюционного синтеза (Ayala, 2004: 3). Остается только сожалеть об отходе американских биологов и историков науки от Э. Майра во взглядах на пути формирования СТЭ, в особенности на ее интернациональный характер. На мой взгляд, причины подобной ревизии лежат вне научной плоскости.

В многочисленных откликах на книгу Э. Майра «Рост биологического знания» в самых престижных международных общенаучных и историко-биологических журналах особое место занимает большая критическая статья Дж. Грина, вышедшая в 1992 г., т. е. десять лет спустя после этой книги Майра (Green, 1992). Автор подчеркивал, что история в майровском изложении носит ярко личностный характер и подчинена его классификации научных концепций. Действительно, в трудах выдающихся биологов и мыслителей прошлого, а также в их теориях и концепциях Майр искал, прежде всего, дополнительные аргументы для защиты СТЭ. Сыграв решающую роль в ее создании и принятии биологическим сообществом, Майр продолжал ее защиту и пропаганду как историк науки, способствуя вместе с тем развитию историко-научных исследований не только в США, но и во всем мире.

4.5. Эволюционный синтез как процесс

Столкнувшись в начале 1970-х гг. с резкими нападками на СТЭ как несовместимую с новейшими открытиями в различных отраслях биологии (молекулярной биологии, биологии развития, палеонтологии, систематики и т. д.), Майр активно включился в обсуждение выдвинутых возражений, стараясь показать надуманность лозунга: «Дарвинизм мертв». Он не обращал внимание на атаки со стороны «научного креационизма», полагая их продиктованными сугубо идеологическими соображениями, подробно разобранными и отвергнутыми в трудах П. Китчера, Н. Д. Ньюела, М. Рьюза, Д. Футуюма и др. Не стал он отвечать и на многочисленные статьи и книги, написанные не биологами, а философами, журналистами, популяризаторами науки. В публикациях последних 10–15 лет Майр сосредоточился, в первую очередь, на аргументах, выдвинутых против СТЭ биологами-эволюционистами: 1) данные современной молекулярной биологии несовместимы с дарвинизмом; 2) в природе более распространены различные формы неаллопатрического видообразования; 3) новые концепции эволюции (нейтральной эволюции, прерывистого равновесия и т. д.) несовместимы с СТЭ; 4) из-за своего редуционизма СТЭ неспособна объяснить роль онтогенеза в эволюции; 5) СТЭ, принимающая индивид за основной объект естественного отбора, неспособна объяснить эволюционные процессы, протекающие на надывидуальных уровнях организации живого; 6) панадаптациялизм и ультраселекционизм СТЭ, связанные с отрицанием роли стохастических процессов, не дают возможность объяснить новые феномены в эволюции (Maug, 1991a: 141–142).

По его мнению, все эти возражения вызваны или незнанием сути СТЭ, или игнорированием того, что впервые они были озвучены самими ее создателями, которые по конкретным проблемам придерживались весьма различных взглядов. Майр не уставал повторять, что в развитии дарвинизма необходимо выделять, по крайней мере, три этапа: экспериментальный неodarвинизм А. Вейсмана; генетико-математические и редуционистские модели, названные им по фамилии одного из главных их создателей (Р.А. Фишер) фишериянским дарвинизмом; СТЭ, возродившую натуралистические и холистические традиции Ч. Дарвина. Критики, смешивающие эти три разные школы в селекционизме, невольно или намеренно критикуют СТЭ за то, чего в ней никогда не было или во всяком случае не было в трудах ее главных архитекторов Ф.Г. Добржанского, Э. Майра, Б. Ренша, Дж. Симпсона, Дж. Хак-

сли. Все они отвергли редуционистский подход предшествовавших неodarвинистов и выступили с представлениями о многомерности эволюционных преобразований, протекающих одновременно на всех уровнях организации живого от молекулярно-генетического до биосферного.

Майр не считал СТЭ завершенной теорией. По его мнению, эволюционный синтез продолжался и после его создания в 1937–1947 гг. В последующие годы Майр выделял следующие этапы в развитии дарвинизма: 1) постсинтез, характерными чертами которого стали холизм, рассмотрение индивида как единицы действия отбора и признание случайности и ограничений в эволюции (1947–1970); 2) формирование концепции прерывистого равновесия, в которой на первый план выдвигалась эволюция вида (1954–1972); 3) переоткрытие эволюционного значения полового отбора (1969–1980). Как видно, Майр все основные события в дарвинизме последних десятилетий «скромно» связывал с эволюцией собственных эволюционных взглядов, приурочивая начало концепции прерывистого равновесия к выдвижению своей гипотезы генетической революции, а переоткрытие полового отбора фактически к своим первым публикациям о роли поведения в эволюции. В связи с этим ему казалось странным, что представления, которые он сформулировал или, по меньшей мере, активно поддерживал в трудах, опубликованных после 1947 г., стали неоправданно пропагандироваться как альтернативы СТЭ.

Недоразумением он считал и попытки приписать СТЭ недооценку роли онтогенеза в эволюции, поскольку ее создатели всегда подчеркивали, что все стадии онтогенеза от оплодотворения до дефинитивных состояний находятся под контролем естественного отбора. Проблема же реализации генетической программы в онтогенезе всегда была задачей биологии развития и не входила в компетенцию биологов-эволюционистов, которые исследовали лишь роль различных модусов преобразования онтогенеза, а также различных его стадий, в макроэволюции. При этом он подчеркивал, что сам тип онтогенеза (жестко запрограммированный, мозаичный и т. д.) становится фактором, предопределявшим ее ход.

По мнению Майра, никто не сделал так много для доказательства многоуровневого характера эволюции в процессах микро- и макроэволюции, как он и Дж. Симпсон. Иерархический характер эволюции на надиндивидуальном уровне был еще раз блестяще продемонстрирован в трудах других создателей СТЭ (Stebbins, Ayala, 1981; Grant, 1983). Ему было странно слышать высказывания М. Уайта о преждевременности синтеза во время, когда не было

молекулярной биологии и ничего не было известно о химической природе субстрата наследственности и о строении хромосом у эукариот (White, 1981). В таком случае, следовало бы говорить о преждевременности теории самого Дарвина, созданной в догенетический и доэкологический период развития биологии (Maug, 1991: 146).

В то же время, и в наши дни в рамках СТЭ продолжают сохраняться разные взгляды на отдельные проблемы эволюции, что обусловлено, по мнению Майра, разными подходами экспериментаторов и натуралистов. Это вопросы о частоте нейтральных мутаций, о полифилии высших таксонов и градуальном характере их возникновения, о роли группового отбора в эволюции, о распространенности симпатрического видообразования, о роли отбора в алопатрическом видообразовании, о главных объектах действия отбора и т. д. Однако ни один из них не затрагивает основные положения дарвинизма, а споры вокруг этих вопросов — показатель не столько его слабости, сколько большого творческого потенциала и динамического характера. Обвинения в адрес архитекторов СТЭ в том, что они не решили всех проблем эволюции, абсурдны, так как ни одна теория нигде и никогда не решала все проблемы. Однако они доказали, что дальнейшее решение указанных проблем должно происходить в рамках дарвиновской парадигмы.

Неприятие разнообразия мнений в СТЭ — свидетельство неспособности осознать многофакториальный характер детерминации эволюции, обуславливающий разнообразие форм, способов, модусов и темпов, и неизбежность плюралистических подходов к ее изучению. Например, в одних случаях формируются докопуляционные механизмы изоляции, а в других — послекопуляционные; географические расы могут фенотипически различаться как хорошие виды, в то время как виды-двойники диагностируются только при помощи молекулярных методов; межвидовая гибридизация и крупные перестройки как факторы видообразования распространены в одних группах организмов и почти не встречаются в других; одни виды эволюируют быстро, а другие находятся в состоянии стазиса в течение многих миллионов лет; и т. д.

Большинство эволюционистов, работая с небольшой группой организмов, склонны экстраполировать полученные результаты на весь органический мир. В этом они похожи на мыслителей, которые читают только доступную им литературу, не задумываясь о том, насколько она отражает многообразие мнений. Эволюция же всегда разнообразна, особенно если речь идет об эволюции крупных таксонов или о главных этапах эволюции органического мира.

«Даже когда происходит обычное (usually), нельзя сказать, что это должно происходить всегда» (Маут, 1991a: 149).

Обдумывая новейшие открытия в области молекулярной биологии (экзоны, интроны, мобильные-диспергированные гены, молчащие гены и др.), Майр не видел оснований рассматривать их как повод для ревизии основных положений дарвинизма. По его мнению, эти открытия лишь расширили наши представления о генетических основах эволюции, уточнив некоторые существенные положения. Среди них он называл многоуровневый характер механизма считывания и реализации наследственной информации, идентичность кода и большинства молекулярных механизмов у всех организмов, нейтральность многих изменений в кодонах, наличие огромного запаса наследственной информации, неиспользованной в онтогенезе. Исследования филогении молекул и селективного значения молекулярных структур обогатили не только эволюционную теорию, но саму молекулярную биологию, превратив ее в отрасль эволюционной биологии.

4.6. Тернистые пути к новой философии биологии

Историко-научные сочинения Э. Майра тесно связаны с его философскими трудами, которые также создавались им для отстаивания своих воззрений в теории систематики и эволюционном синтезе. Его философское кредо, изложенное на протяжении нескольких десятилетий в виде статей в различных журналах, в наиболее полном виде было отражено в книге «На пути к новой философии биологии» с подзаголовком «Замечания эволюциониста» (Маут, 1988b). На самом деле этот труд следовало бы назвать философией актуальных проблем эволюционной биологии. Среди них центральное место занимают различные философские аспекты проблемы адаптации, теории естественного отбора, биоразнообразия, классификации, включая особенности систематики птиц, вида и видообразования, макроэволюции, дарвиновской революции и ее сравнения с неодарвинизмом и СТЭ.

К философии этих проблем Майр обратился, будучи глубоко неудовлетворенным доминировавшим тогда в философии и методологии науки физикализмом, с опорой его сторонников на логику, математику и физику. Майр постарался вскрыть специфику биологии и ее автономность как науки от других естественнонаучных дисциплин. Эта специфичность, по Майру, связана с уникальностью биологических объектов и процессов на всех уровнях организации живого, с неизбежной их телеономичностью, с особеннос-

тью причинности и непредсказуемостью многих ее результатов. Главное отличие биологии от всех естественных наук Майр усматривал в том, что она изучает уникальное, а не идентичное, т. е. биоразнообразие, а не однообразие (Маут, 1974: 3).

Он не раз писал об автономности биологии как исторической науки, о ее методах и концепциях, не соответствующих физикалистским представлениям. Биологи к тому же всегда должны ставить вопрос «Для чего?», которого уже давно не задают физики и химики. Поэтому в принципе биология не может быть редуцирована до физико-химических законов, и во многом она более сходна с гуманитарными, чем с точными науками. В трудах последнего десятилетия его позиция значительно смягчилась, что объяснялось сближением биологии и физики, проникновением физических приборов и методов в биологическую практику (Маут, 2002b, 2004). Отныне он упор делал на то, что физикалистические методы, чуждые биологии, не используются и в современной физике (теории относительности, квантовой механике, теории элементарных частиц и т. д.), которая, как и биология, является вероятностной и имеет дело с уникальными явлениями, процессами, состояниями. Это ведет к ликвидации разрыва между биологией и физикой, который способствует не только искоренению последних остатков витализма и космической телеологии, но дает новые физико-химические основания для молекулярной биологии (Маут, 1996: 105). Со своей стороны многие концепции, стандартные для биологии, проникают в физику, как это видно на примере принципа эволюционизма. В связи с этим Майр считал актуальной задачей рассмотрение предпосылок для создания общей философии науки (Маут, 2002b: 25).

Как философ, Майр внес оригинальный вклад в разработку концепции причинности, уточнил понятия непосредственных и конечных причин, показал различие между телеологией и телеономией (Маут, 1961, 1988a, b, 1992c, 1997b; Майр, 1970b). По Майру, функциональная биология в основном имеет дело с непосредственными причинами. Объяснения в физиологии являются парадигмальными примерами непосредственных причин, так как они являются ответами на вопрос «Как?» («Как это действует?»). С другой стороны, эволюционная биология ищет объяснения конечным причинам, давая ответы на вопрос «Почему?» («Почему это существует? Для чего?»). Это разделение понятий причинности прекрасно описывает разделение в самой биологии между редукционистскими специальностями, делающими упор на физико-механические объяснения, и холистическими специальностями,

уделяющими внимание в основном взаимоотношениям в пределах длительных промежутков эволюционного времени. Оно же обусловило важную роль Майра в спорах 1950-х и 1960-х гг. между эволюционными и молекулярными биологами.

Более 40 лет Майр исследовал с разных сторон идею телеологии в биологии. К этому его побуждали как новые открытия в биологии, так и постоянная критика начатой им демаркации разных типов причинности и телеологии в науках о живой природе (Maug, 1961). Отвечая критикам, среди которых особенно активным был Э. Нэгель (Nagel, 1977), Майр еще раз показал, сколь ошибочно отождествление одних и тех же терминов (факт, закон, цель, целесообразность и т. д.), используемых в биологии и в физике в разных смыслах (Maug, 1992c). Он выделил несколько значений слова «телеология», демонстрируя, какие из них полезны, а какие бесполезны для практикующего биолога (например, космическая телеология, антропный принцип). Одной из главных характеристик многих биологических систем организменного уровня является наличие программы, реализация которой происходит путем взаимодействия качественно различных внешних и внутренних факторов. Но Майр всегда отвергал попытки определить отбор как телеологический фактор, указывая на оппортунистический характер его действия на нужды сегодняшнего дня. Благодаря Майру, главы о телеологическом объяснении вошли с середины 1970-х гг. во все наиболее крупные сводки Ф. Вукеттиса, А. Розенберга, Р. Саттлера, Д. Халла и др. (Wuketis, 2004: 153) по философии биологии.

До сих пор не прекращаются споры вокруг проведенного Майром (Maug, 1961) разграничения непосредственных (proximate) и конечных (ultimate) причин (Ariew, 2003). В то время как одни считают такое разделение излишним, как повторение дихотомии «филогенез/онтогенез» (Francis, 1990), другие уверяют, что это главное из сделанного Майром в области философии биологии (Beatty, 1994). Любопытно и объяснение причин обращения Майра к этой проблеме в пик его карьеры как биолога-эволюциониста. «Майр, — писал Дж. Бетти, — обратился к разделению конечных и непосредственных причин, чтобы доказать значение систематики и эволюционной биологии, когда молекулярная биология оставила в тени все отрасли естественной истории» (Beatty, 1994: 347). Сам Майр ссылаясь на глубокий интерес к этой проблеме со времен изучения философии Канта и подготовки одной из первых работ по миграции птиц и жаловался, что в четырех или пяти статьях и одной книге, прочитанных им за последние два года по проблемам

эволюции и индивидуального развития, эти «два вида каузальности безнадежно смешивают» (Maug, 1994c: 357).

Квинтэссенцией философских раздумий Майра стали книги «Это биология. Наука о живой природе» (Maug, 1998) и «Вот такая эволюция» (Maug, 2001), в которых он с учетом самых последних достижений биологии проанализировал мировоззренчески важные вопросы о сущности жизни и ее возникновении, о принципиальных отличиях каузальности и закономерности в живой и неживой природе, определяющих особое место биологии в системе современного знания, о структуре современной биологии, отражающей различия в целях, задачах, методологии и методах биологических дисциплин и объекта их исследования, о важнейших проблемах экологии и эволюции. Излагая свои глубоко прочувствованные и многократно обсужденные с разных сторон взгляды на науку в целом и биологию в частности, которые он развивал три четверти века, Майр на этот раз обращался не столько к академическому сообществу, сколько ко всем образованным людям, полагая, что они должны понимать основные концепции биологии. Он был уверен, что без этих знаний человечество не сможет справиться с вызовами XXI века и решить демографические, экологические и социальные проблемы, коренящиеся в природе человека и всей биосферы. Для этого необходимо и мужчинам, и женщинам осознать свое место в природе и свою моральную ответственность перед другими живыми обитателями Земли.

Вот почему в книге «Это биология» Майр много внимание уделил вопросам происхождения человека и эволюционных аспектов его морали и этики. Рассмотрев вопросы эволюции гоминид и возникновения человека, Майр изложил свое видение пользы эволюционной биологии для современного понимания этики. Здесь он выделял следующие аспекты: 1) эволюция как механизм формирования этики; 2) адаптивная значимость моральных и этических норм для современного человека; 3) сходство механизмов этического выбора и отбора (Maug, 1998: 249–270). Хотя различие между животными и человеком, обладающим моралью и сознанием, может и должно быть объяснено в терминах эволюции, эволюционное объяснение происхождения этических и моральных норм за пять миллионов лет антропогенеза не означало для него выяснение некоего механизма наследственного закрепления их в виде жестко фиксированного набора (fixed set). В целом, Майр в этом вопросе старался избегать крайностей как биологизации, так и социологизации этики и морали, предпочитая говорить о их биологических корнях и предпосылках.

В мире животных Майр выделял две формы альтруизма: взаимный, реципрокный (*reciprocal*) и подлинный, искренний (*genuine*). Реципрокный альтруизм базируется на получении взаимовыгоды от сотрудничества и фактически построен на эгоизме. Он мог стать основой подлинного альтруизма, где члены близкородственной группы готовы к самопожертвованию, не ожидая личной выгоды для себя, но обеспечивая репродуктивный успех своим родственникам, тем самым повышая вероятность сохранения своих генов. Его становление связано с действием группового отбора, способного увеличивать приспособленность социальной группы даже за счет его отдельных членов. Благодаря этой форме отбора, этические нормы в группах людей, состоявших уже не только из родственников, могли стать адаптивными, так как альтруизм в среднем повышал вероятность выживания их членов. Индивиду было выгоднее выбрать альтруистический, а не эгоистический способ поведения. В отличие от альтруистического поведения матери по отношению к своему потомству, которое носит инстинктивный характер, подлинный альтруизм всегда означал для Майра свободу выбора, диктуемого сложным балансом индивидуальных и групповых интересов.

Переход к этой форме альтруизма, по мнению Майра, возможно, был важнейшим шагом в становлении человечества. Способность морального выбора и принятия решений формировалась совместно с чувством вины, раскаяния, самоудовлетворения, страха общественного осуждения и т. д. в ходе удлинённого периода детства, обеспеченного родительской заботой и увеличением размеров социальных групп, выработкой племенных и культурных традиций. Майр подчеркивал, что человек остается открытой системой, в его поведении нет диктатуры генов, а этические нормы усваиваются в ходе обучения и социализации индивида. В то же время он признавал, что отбор благоприятствовал группам, где вырабатывались нормы этического поведения в отношении к другим ее членам. Но достигалось это столь различными способами, что было неизбежно их многообразие в разных культурах и этносах.

В философских исканиях Майр всегда был готов рассматривать всерьез даже такие философские системы, как диалектический материализм, ставший теперь одиозным в нашей стране, но сохранивший респектабельность в интеллектуальных сообществах Западной Европы и США. Среди его сторонников есть крупные генетики, экологи, историки биологии, авторы широко известных книг о значении диалектического материализма для познания живого (Allen, 1983; Levins, Lewontin, 1985). В 1997 г. Майр признал: «Неожиданно для себя открыл, что по крайней мере шесть моих

идей в той или иной степени разделяются большинством диалектических материалистов» (Мауг, 1997b: 12).

Путь к этому признанию был для него непрост и занял, по крайней мере, четверть века. По собственному признанию Майра, поводом для размышления на этот счет стал переданный ему М. Адамсом разговор с К.М. Завадским в 1971 г., который охарактеризовал труды Майра как «подлинный диалектический материализм» (Мауг, 1997b: 12). На следующий год Майр посетил лабораторию Завадского, и между ними состоялся оживленный обмен по многим вопросам, включая и отношение Майра к диалектическому материализму. Вспоминая этот разговор, не называя имя собеседника, в 1982 г. Майр заявил: «Я не марксист и я не знаю последних определений диалектического материализма, хотя и разделяю некоторые антиредукционистские взгляды Ф. Энгельса и триаду В.Г. Гегеля "тезис-антитезис-синтез"» (Мауг, 1982с: 9). 15 лет спустя, на мою просьбу написать статью для сборника о К.М. Завадском или воспоминания об их встрече Майр ответил, что лучше напишет статью, посвященную человеку, сыгравшему огромную роль в осознании им философских и методологических основ собственных работ (Мауг, 1997b; Майр, 2004).

В ней Майр признал, что создатели диалектического материализма, в первую очередь Энгельс, восприняли многие принципы естественной истории, сыгравшие важную роль в становлении теории естественного отбора. К их числу Майр относил идеи о развитии всей Вселенной, о гетерогенности всех явлений и процессов, о взаимодействии как основе всех детерминаций, о необходимости качественного подхода к объектам исследований, принцип холизма и т. д. Кроме того, он полагал, что современный эволюционизм прекрасно согласуется с принципом единства и борьбы противодействующих сил и тенденций, законом перехода количественных изменений в качественные и даже законом отрицания отрицания. Каждое из этих положений Майр иллюстрировал примерами из области эволюционной биологии и считал их соответствующими его собственным представлениям. Более того, он признавал, что другие создатели СТЭ «выступали с тех же диалектических позиций» (Майр, 2004: 74). Все, что связано с историей советской биологии, как например, расцвет лысенкоизма, Майр был склонен объяснять исключительно социально-политическими причинами и невежеством И.В. Сталина и Н.С. Хрущева, а не воздействием методологии диалектического материализма. Более того, для него было бы «ошибкой оценивать лысенковские идеи как повод для критики диалектического материализма» (там же). Воз-

можно, последнее суждение Майра вызвано политико-идеологической кампанией против философии марксизма уже в постперестроечный период. В целом же он справедливо считал, что «идеи натуралистов и диалектических материалистов удивительно схожи», «чего нельзя сказать о физикалистах» (Майр, 2004: 76).

Будущая всеобъемлющая «Философия Природы» виделась Майру как синтез разнообразных принципов и подходов различных дисциплин, включая физику. Такая философия, по его мнению, должна быть «одинаково справедлива для всех наук» (Майр, 2004: 76). Тем самым и в области философии он оставался сторонником плюрализма идей, концепций, принципов и гипотез, не забывая каждый раз вновь и вновь подчеркивать необходимость и «законность» эволюционного синтеза.

В большой рецензии на книгу «Это биология» ученик Э. Майра Дж. Грин отметил, что создание подобных работ требует глубоких научных, гуманитарных и философских знаний, которыми не обладает никто, кроме Майра. В этой книге Майр, будучи в преклонном возрасте (в год ее выхода в свет ему было 94 года), как всегда, проявил себя подлинным, страстным борцом — «fighter», как он сам любил себя называть (Green, 1999: 103). Эту борьбу Майр вел за процветание не только человечества, но и других обитателей планеты Земля, за прогресс биологии и научной деятельности. И если в этой борьбе, защищая свой жизненный выбор, свои воззрения, свою науку и свою любимую биологию, Майр не всегда смог остаться беспристрастным и «дать сбалансированный взгляд на историю человечества, то мы, помня о его заслугах, можем и должны простить его» (Green, 1999: 115). Я готов подписаться под этими словами Грина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В качестве общего вывода уместно вспомнить выдвинутый Э. Майром «принцип основателя», в соответствии с которым генофонд группы особей, а в исключительных случаях генотип одной особи, оказавшихся основателями новой популяции, определяют ее дальнейшую эволюционную судьбу. Одним из таких основателей СТЭ был сам Э. Майр. Его опыт натуралиста и систематика, энциклопедические знания в биологии, истории науки и философии, а также уникальные научно-организационные способности и умение лоббировать и пропагандировать свои идеи способствовали успехам СТЭ в 1940–1970-х гг. и сохранению ее лидирующего положения в современной биологии. Более того, его труды по эволюции, теории систематики, биогеографии, орнитологии, этологии, эволюции, виду и видообразованию, истории и философии биологии, эволюционной этике в значительной степени предопределили облик биологии XX в.

В то же время, Майр на протяжении всего своего жизненного и творческого пути был всегда открыт к диалогу и восприятию нового, смело пересматривал свои прежние воззрения, уточняя или отбрасывая их. Он всегда подчеркивал, что СТЭ — это процесс, что нет ничего более далекого от правды, чем приписывание ее архитекторам веры в ее завершенность. В целом Майр личным примером и непрекращающейся публикационной активностью продолжал демонстрировать огромный творческий потенциал в решении все новых и новых проблем, возникавших перед СТЭ.

И последнее, Майру всегда был свойствен юмор. Осенью 2003 г., готовясь к празднованию юбилея Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, я в знак вежливости послал ему извещение о предстоящем событии, не ожидая, впрочем, никакой реакции. Как я был удивлен, когда накануне празднования я получил от него поздравления в адрес коллектива с вежливыми, окрашенными юмором извинениями, что, дескать, в возрасте 99 лет ему трудно присутствовать лично на нашем торжестве. Это письмо я считаю одним из наиболее ценных из полученных мною за всю жизнь писем.

33 года тому назад К.М. Завадский (Ученый..., 1997), научные интересы которого удивительным образом совпадали с интереса-

ми Майра, сообщая о предстоящем посещении Майром лаборатории, сказал: «К нам едет современный Дарвин», — и, подумав, добавил, — «один из пяти биологов XX века, кто может претендовать на этот статус». Действительно, в середине XX в. никто в одиночку не мог создать теорию, которая по своему влиянию оказала бы на развитие человечества столь же огромное и разнообразное влияние, как концепция естественного отбора Ч. Дарвина. Однако Майр был среди тех, кто своими трудами, гипотезами и идеями способствовал утверждению эволюционной теории как специальной отрасли знаний, проблемы которой отныне обсуждают профессионалы в десятке специальных журналов, учрежденных при его непосредственном участии. Судьба дала ему возможность пережить взлет, триумф, резкую критику созданных им теорий. Но он выстоял вместе с ними, перекинув мост от классической науки к молекулярной биологии, от биологии конца XX в. в науку третьего тысячелетия. Вся его жизнь — пример вечного обновления научного знания как единство постепенного развития и бурных революций, т. е. градуализма и сальтационизма (Колчинский, 2002).

ЛИТЕРАТУРА

- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. Т. 41, № 4. С. 485–506.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Галл Я.М. 2004. Джулиан Сорелл Хаксли. 1887–1975. СПб.: Наука. 292 с.
- Гродницкий Д.Л. 1999. Критика неodarвинизма // Журн. общ. биол. Т. 60, № 5. С. 488–509.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. Т. 62, № 2. С. 99–109.
- Ван Лавик-Гудолл Дж. 1974. В тени человека. М.: Мир. 207 с.
- Завадский К.М. 1958. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Л.: Наука. С. 79–120.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. 1977. Эволюция эволюции: (Историко-критические очерки проблемы). Л.: Наука. 237 с.
- Из архива К.М. Завадского. 1997 / Публ. и коммент. Э.И. Колчинский, С.А. Орлов // Ученый, учитель, гражданин. Памяти К.М. Завадского / Ред. Э.И. Колчинский. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН. С. 111–122.
- Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 398 с.
- Колчинский Э.И. 1978. Развитие представлений об изменчивости законов органической эволюции // Историко-биологические исследования. Вып. 7. М.: Наука. С. 25–45.
- Колчинский Э.И. 1994. Луи Агассис и эволюционизм // Эволюционная биология. С. 49–59. (Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 90, вып. 1.)
- Колчинский Э.И. 2002. Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб.: Наука. 554 с.
- Колчинский Э.И. (сост.). 2003. Наука и кризисы. СПб.: Дмитрий Буланин. 1039 с.
- Колчинский Э.И. 2005. Биология России и Германии в первой половине XX века. СПб.: Нестор-История (в печати).
- Колчинский Э.И., Конашев М.Б. 2004. Творческое долголетие в науке // Природа. № 9. С. 71–72.
- Конашев М.Б. 1994. «На поприще клеветы против советской биологии» (критика Ф.Г. Добржанским лысенкоизма) // Эволюционная биология. С. 60–74. (Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 90, вып. 1.)
- Ляпунова Е.А. 2004. Э. Майр — Н.Н. Воронцов // Природа. № 9. С. 76–80.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностр. лит. 504 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1970а. Биологическое значение вида // Природа. № 5. С. 48–54.

- Майр Э. 1970б. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены / Под ред. Б.Л. Астаурова. М.: Мир. С. 47–58.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Майр Э. Человек как биологический вид // Природа. 1973. № 12. С. 36–43; 1974б. № 2. С. 36–43.
- Майр Э. 1974а. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Майр Э. 1975. Смена представлений, вызванная дарвиновой революцией // Из истории биологии. Вып. 3. М. С. 3–25.
- Майр Э. 2004. Корни диалектического материализма // Природа. № 9. С. 73–76.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит. 362 с.
- Назаров В. И. 1991. Учение о макроэволюции. На путях к новому синтезу. М.: Наука. 287 с.
- Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. 1983. Л.: Наука. 613 с.
- Русско-немецкие связи в биологии и медицине. Вып. 1 / Ред. Л.Я. Боркин, Э.И. Колчинский. СПб.: СПбСУ, 2000. 203 с.; Вып. 2 / Ред. Э.И. Колчинский. СПб.: Борей Арт, 2001. 182 с.; Вып. 3 / Ред. Э.И. Колчинский. СПб.: Борей Арт, 2002. 245 с.; Вып. 4 / Ред. Э.И. Колчинский. СПб.: Борей Арт, 2003. 180 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Гос. изд-во иностр. лит. 358 с.
- Симпсон Дж. 1983. Великолепная изоляция. М.: Мир. 256 с.
- Скворцов А.К. 2004. Лидер эволюционной биологии // Природа. № 9. С. 69–70.
- У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге. 2002 / Ред.-сост. М.Б. Конашев. СПб.: Наука. 538 с.
- Ученый, учитель, гражданин. Памяти К. М. Завадского. 1997 / Ред. Э.И. Колчинский. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН. 131 с.
- Фролов И.Т. 1974. Биология и будущее человека // Природа. № 2. С. 47–50.
- Хаксли Дж. 1971. Удивительный мир эволюции. М.: Мир. 110 с.
- Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э.И. 2000. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // Вопр. истории естествознания и техники. № 1. С. 69–95.
- Четвериков С.С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.
- Шаллер Д. 1968. Год под знаком гориллы. М.: Мысль. 240 с.
- Юнкер Т. 2001. Бернхард Ренш и ламаркизм — наука и политика // Русско-немецкие связи в биологии и медицине / Ред. Э.И. Колчинский. Вып. 3. СПб.: Борей Арт. С. 163–169.
- Adams M.B. 1994. Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America // The evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton (N. J.): Princeton Univ. Press. P. 3–28.
- Agassiz L. 1857. Contribution to the natural history of the United States of America. Vol. 1. Boston: Little, Brown a. Co. LX+452 p.

- Allen G. 1983. The several faces of Darwin: materialism in nineteenth and twentieth century evolutionary theory // Evolution from molecules to man. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 81–103.
- Antonovich J. 1987. The evolutionary dyssynthesis: which bottles for which wine? // Amer. Nat. Vol. 129. P. 321–331.
- Ariew A. 2003. Ernst Mayr's «ultimate/proximate» distinction reconsidered and reconstructed // Biol. Phil. Vol. 18. P. 553–565.
- Ayala F. 2004. Introduction. Ernst Mayr and the theory of evolution // Ludus Vitalis. Vol. 12, N 21. P. 3–12.
- Barrett P.H., Gautrey P.J., Herbert S., Kohn D., Smith S. 1987. Charles Darwin's notebooks, 1836–1844. Ithaca, New York: Cornell Univ. Press. 747 p.
- Beatty J. 1994. The proximate-ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr // Biol. Phil. Vol. 9, N 3. P. 333–356.
- Beurton P. 2002. Ernst Mayr thought time on the biological species concept — conceptual analysis // Theory in bioscience. Vol. 121. P. 81–98.
- Beyond neo-Darwinism: an introduction to the new evolutionary paradigm. 1984 / Eds. M.W. Ho, P.T. Sanders. London: Academic Press. XIV+376 p.
- Bock W.J. 1994. Ernst Mayr, naturalist: His contribution to systematics and evolution // Biol. Phil. Vol. 9, N 3. P. 267–327.
- Bock W.J. 2004. Ernst Mayr at 100: a life inside and outside of ornithology // The Auk. Quart. Journ. Ornithol. Vol. 121, N 3, July. P. 637–651.
- Bowler P. 1983. The eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900. Baltimore. XI+291 p.
- Bowler P. 1984. Evolution. The history of an idea. Berkeley: Univ. of California Press. XIV+418 p.
- Bowler P. 1988. The non-Darwinian revolution. Baltimore. X+238 p.
- Britten R., Davidson E. 1969. Gene regulations for higher organisms — a theory // Science. Vol. 165. P. 349–357.
- Britten R., Davidson E. 1971. Repetitive and nonrepetitive DNA sequences and speculation on the origin of evolutionary novelty // Quart. Rev. Biol. Vol. 46, N 1. P. 111–133.
- Burkhardt R.W. 1970. Lamarck, evolution and the politics of science // Journ. Hist. Biol. Vol. 3, N 2. P. 275–298.
- Burkhardt R.W. 1972. The inspiration of Lamarck's belief in evolution // Journ. Hist. Biol. Vol. 5, N 2. P. 413–438.
- Burkhardt R.W. 1994. Ernst Mayr: Biologist-historian // Biol. Phil. Vol. 9, N 3. P. 359–371.
- Cain J. 1993. Common problems and cooperative solutions. Organizational activity in evolutionary studies, 1936–1947 // Isis. Vol. 84, N 1. P. 1–25.
- Cain J. 1994. Ernst Mayr as a community architect: launching the society for the study of evolution and the journal *Evolution* // Biol. Phil. Vol. 9, N 3. P. 387–429.
- Cain J. 2000. For the «promotion» and «integration» of various fields: first years of evolution, 1947–1949 // Arch. Nat. Hist. Vol. 27. P. 231–259.
- Cain J. 2002. Epistemic and community transition in American evolutionary studies: the «Committee on Common Problems of Genetics, Paleontology, and Systematics» (1942–1949) // Studies in history and philosophy of biological and biomedical sciences. Vol. 33. P. 283–313.

- Check-List of birds of the World. Cambridge (MA): Museum of Comparative Zoology, 1960. Vol. 9; 1962. Vol. 10; 1964. Vol. 11; 1986. Vol. 15.
- Cracraft J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // *Species and its consequences* / Eds. D. Otte, J.A. Endler. Sunderland (MA): Sinauer Associates. P. 28–59.
- Darwin Ch. The correspondence of Charles Darwin / Eds. E. Burkhardt et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Vol. 1 (1821–1836). 1985. XXXII + 702 p.; Vol. 2 (1837–1843). 1986. XXXIII + 603 p.; Vol. 3 (1844–1846). 1987. XXX + 523 p.; Vol. 4 (1847–1850). 1988. XXXVI + 711 p.; Vol. 5 (1851–1855). 1989. XXIX + 705 p.; Vol. 6 (1856–1857). 1990. XXXII + 673 p.; Vol. 7 (1858–1859). 1991. XXXVIII + 671 p.; Vol. 8 (1860). 1993. XL + 766 p.; Vol. 9 (1861). 1994. XXXII + 609 p.
- Darwin Ch. 1996. Darwin on evolution: The development of the theory of natural selection. Indianapolis.
- Diamond J. 1992. The third chimpanzee. The evolution and future of the human animal. New York: Harper Holins Publisher. 407 p.
- Diamond J. 2004. Mayr's view on evolution // *Ludus Vitalis*. Vol. 12, N 21. P. 29–33.
- Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. 1999 / Hrg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: Verlag für Wiss. und Bildung. 380 S.
- Die Evolution der Organismen. 1943 / Hrg. G. Heberer. Jena: G. Fischer. 774 S.
- Dobzhansky Th. 1933. Geographical variation in lady-beetles // *Amer. Nat.* Vol. 67. P. 97–126.
- Dobzhansky Th. 1937. Genetics and the origin of species. New York: The Columbia Univ. Press. 321 p.
- Donoghue M.J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendation for a phylogenetic alternative // *The Biologist*. Vol. 88, N 3. P. 172–181.
- Eldredge N. 1985. Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought. New York; Oxford: Oxford Univ. Press. VII + 237 p.
- Eldredge N. 1989. Macroevolutionary dynamics. Species, niches and adaptive peaks. New York; St. Louis; San Francisco: McGraw-Hill Publishing Company. 228 p.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper. P. 82–115.
- Evolutionary processes and metaphors / Eds. M.W. Ho, S.W. Fox. New York: Wiley, 1988. IX + 333 p.
- Francis R.C. 1990. Causes, proximate and ultimate // *Biol. Phil.* Vol. 5, N 4. P. 401–405.
- Futuyma D. J. 1988. «Sturm und Drang» and the evolutionary synthesis // *Evolution*. Vol. 42. P. 217–226.
- Genetics, paleontology and evolution. 1949 / Eds. G.L. Jepsen, E. Mayr, G.G. Simpson. Princeton (N.J.): Princeton Univ. Press. 474 p.
- Ghiselin M. 1969. The triumph of the Darwinian method. Berkeley: Univ. of California Press. 287 p.

- Ghiselin M. 1997. Metaphysics and the origin of species. Albany: State Univ. of New York Press. 379 p.
- Gill F. 1994. Ernst Mayr, the ornitologist // *Evolution*. Vol. 48, N 1. P. 12–18.
- Gillispie C.C. 1959. Lamark and Darwin in the history of science // *Forerunners of Darwin: 1745–1859*. Baltimore: The Johns Hopkins Press. P. 242–268.
- Gillispie C.C. 1996. Genesis and geology. A study in the relations of scientific thought, natural theology and social opinion in Great Britian, 1790–1850. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press. 315 p.
- Goldschmidt R. 1982. The material dasis of evolution. 2nd ed. New Haven: Yale Univ. Press. 436 p. (1st ed. 1940.)
- Gould S. 1983. The hardening of the modern synthesis // *Dimension of Darwinism: themes and counterthemes in twentieth century evolutionary theory*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 71–93.
- Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. Vol. 3, N 2. P. 115–151.
- Grant V. 1983. The synthetic theory strikes back // *Biol. Zentralbl.* Bd 102. S. 149–158.
- Green J. 1992. From Aristotle to Darwin: reflections on Ernst Mayr's interpretation in *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, Inheritance* // *Journ. Hist. Biol.* Vol. 25, N 2. P. 257–284.
- Green J. 1994. Introduction // *Biol. Phil.* Vol. 9, N 3. P. 265.
- Green J. 1999. Reflections on Ernst Mayr's *This is Biology* // *Biol. Phil.* Vol. 14, N 1. 3. P. 103–116.
- Gutmann W. 1989. Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. Frankfurt am Main: Verlag Waldemar Kramer. 201 S.
- Haffer J. (with contribution by E. Mayr). 1997. «We must lead the way on new path». The work and correspondens of Hartert, Stresemann, Ernst Mayr — international ornitologists // *Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts*. Ludwigsburg. 980 S.
- Haffer J. 1999. Beiträge zoologischer Systematiker und einiger Genetiker zur Evolutionären Synthese in Deutschland (1937–1950) // *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950* / Hrg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: Verlag für Wiss. und Bildung. S. 121–150.
- Haffer J., Rutschke E., Wunderlich K. 2000. Erwin Stresemann (1889–1972) — Leben und Werk eines Pioners der wissenschaftlichen Ornithologie. Halle (Saale): Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina. 465 S.
- Haldane J.B.S. 1956. The relation between density regulation and natural selection // *Proc. Roy. Soc. London*. Vol. 145. P. 306–308.
- Haldane J.B.S. 1957. The cost of natural selection // *Journ. Genetics*. Vol. 55. P. 511–524.
- Harwood J. 1993. Styles of scientific thought: The German genetics community, 1900–1931. Chicago; London: The Univ. of Chicago Press. XII + 423 p.
- Hennig W. 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 370 S.

- Hennig W. 1966. Phylogenetic systematic. Urbana: Univ. Illinois Press. 263 p.
- Hennig W. 1975. «Cladistic analysis or cladistic classification?»: A reply to Ernst Mayr // Syst. Zool. Vol. 24. P. 244–356.
- Hodge M.J.S. 1983. The development of Darwin's general biological theorizing // Evolution from molecules to man. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 43–62.
- Hossfeld U. 1997. Gerhard Heberer (1901–1973). Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert. Berlin: Verlag für Wiss. und Bildung. 209 S.
- Hull D. 1994. Ernst Mayr's influence on the history and philosophy of biology: A personal memories // Biol. Phil. Vol. 9, N 3. P. 375–386.
- Huxley J. 1963. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Urwin. 652 p. (1st ed. 1942.)
- Jordan K. 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation // Zeitschr. Wiss. Zool. Bd 83. S. 151–210.
- Junker T. 1989. Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretischen Alternativen in Deutschland des 19. Jahrhunderts. Stuttgart: Deutsche Apotheker Verlag. 367 S.
- Junker T. 2003. Ornithology and the genesis of synthetic theory of evolution // Avian Science. Vol. 3, N 2. P. 65–73.
- Kimura M. 1979. The neutral theory of molecular evolution // Scient. Amer. Vol. 241, N 5. P. 98–126.
- King J.L. 1965. Genetic implication in the origin of higher levels of organization // Syst. Zool. Vol. 14. P. 249–258.
- King J.L., Jukes T. H. 1969. Non-Darwinian evolution // Science. Vol. 164, N 3881. P. 788–798.
- Kleinschmidt O. 1926. Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle: Gebauer Schwetschke. 471 S.
- Kluge A.G. 1990. Species as historical individuals // Biol. Phil. Vol. 5. P. 417–431.
- Kohn D. 1980. Theories to work by rejected theories reproduction and Darwin path to natural selection // Stud. Hist. Biol. Vol. 4. P. 67–170.
- Lambert D. M., Michaux B., White C.S. 1987. Are species self-defining // Syst. Zool. Vol. 36. P. 196–2005.
- Laporte L. 2000. George Gaylord Simpson. Paleontologist and evolutionist. New York: Columbia Univ. Press. XIV + 332 p
- Lerner I. M. 1954. Genetic homeostasis. Edinburgh; London: Oliver and Boyd. 134 p.
- Lerner I. M. 1958. Genetic basis of selection. New York: Wiley; Chapman & Hall. 298 p.
- Lewontin R.C. 1981. Introduction: The scientific work of Th. Dobzhansky // Dobzhansky's genetics of natural populations I–XLIII / Eds. R.C. Lewontin, J.A. Moore, W.B. Provine, B. Wallace. New York: Columbia Univ. Press. P. 93–115.
- Levins R., Lewontin R.C. 1985. The dialectical biologist. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press. IX + 303 p.
- Lovejoy A.O. 1936. The great Chain of Being, a study of the history of an idea. The William James lectures delivered at the Harvard University, 1933 by Arthur O. Lovejoy. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. IX + 21 + 382 p.

- Mather K. 1941. Variation and selection of polygenetic character // Journ. Genetics. Vol. 41. P. 159–193.
- Mayr E. 1923. Die Kolbenente (*Nyroca rufina*) auf dem Durchzuge in Sachsen // Ornithologische Monatsberichte. Bd 31. S. 135–136.
- Mayr E. 1926. Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.). Ein Beitrag zur Tiergeographie // Journ. für Ornithologie. Bd 74. S. 571–671.
- Mayr E. 1927. Die Schneefinken (Gattungen *Montifringilla* und *Leucosticte*) // Journ. für Ornithologie. Bd 75. S. 596–619.
- Mayr E. 1930. My Dutsch New Guinea expedition, 1928 // Novitates Zool. Vol. 30. P. 20–26.
- Mayr E. 1931a. Die Vögel des Saruwagen- und Herzoggebirges (NO-Neuguinea) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd 17. S. 639–723.
- Mayr E. 1931b. Birds collected during the Whitney South Sea Expedition. XII. Notes on *Halcyon chloris* of its subspecies // Amer. Mus. Novitates. N 469. P. 1–10.
- Mayr E. 1932. A tender explorer in New Guinea // Nat. Hist. Vol. 32. P. 83–97.
- Mayr E. 1933a. Birds collected during the Whitney South Sea Expedition. XVII. Notes on the variation of immature and adult plumages in birds and physiological explanation of abnormal plumages // Amer. Mus. Novitates. N 666. P. 1–10.
- Mayr E. 1933b. Die Vogelwelt Polynesiens // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd 19. S. 306–323.
- Mayr E. 1935. Bernard Altum and the territory theory // Proc. Linn. Soc. New York. N 45–46. P. 24–38.
- Mayr E. 1940. Speciation phenomena in birds // Amer. Nat. Vol. 74. P. 249–278.
- Mayr E. 1941a. List of New Guinea birds. A systematic and faunal list of the birds of New Guinea and adjacent islands. New York: Amer. Mus. Nat. Hist. 260 p.
- Mayr E. 1941b. Borders and subdivision of the Polynesian region as based on our knowledge of the distribution of birds // Proc. 6th Pacific Sci. Congr. N 4. P. 191–195.
- Mayr E. 1941c. The origin and the history of the bird fauna of Polynesia // Proc. 6th Pacific Sci. Congr. N 4. P. 197–216.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press. 330 p.
- Mayr E. 1944a. Wallace's Line in the light recent zoogeographic studies // Quart. Rev. Biol. Vol. 19, N 1. P. 1–14.
- Mayr E. 1944b. The birds of Timor and Sumba // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 83. P. 123–194.
- Mayr E. 1945. Birds of the Southwest Pacific. New York: The Macmillan Company. 316 p.
- Mayr E. 1946. The naturalist in Leady's time and today // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Vol. 98. P. 271–276.
- Mayr E. 1947. Preface // Evolution. Vol. 1, N 1. P. I–III.
- Mayr E. 1948. The bearing of the new systematics on general problems. The nature of species // Adv. Genet. N 2. P. 205–237.

- Mayr E. 1950. The role of the antennae in the mating behavior of female *Drosophila* // *Evolution*. Vol. 4, N 2. P. 149–154.
- Mayr E. 1951. Taxonomic categories in fossil hominids // *Cold Spring Harber Symp. Quant. Biol.* Vol. 15. P. 109–118.
- Mayr E. 1954a. Change of genetic environment and evolution // *Evolution as Process* / Eds. J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: Allen and Unwin. P. 157–180.
- Mayr E. 1954b. (review) Zimmermann W. *Evolution: die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse* // *Scientific Monthly*. Vol. 79, N 1. P. 57–58.
- Mayr E. 1955. Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*. Vol. 197. P. 45–66.
- Mayr E. 1959a. Agassiz, Darwin and evolution // *Harvard Library Bull.* Vol. 13. P. 165–194.
- Mayr E. 1959b. Darwin and evolutionary theory in biology // *Evolution and anthropology: A centennial appraisal*. Washington: Anthropological Society of Washington. P. 26–29.
- Mayr E. 1960. The emergence of evolutionary novelties // *The evolution of life*. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 349–380.
- Mayr E. 1961. Cause and effect in biology: kinds of causes, predictability and teleology are viewed by a practicing biologist // *Science*. Vol. 134. P. 1501–1506.
- Mayr E. 1962. Accident or design: The paradox of evolution // *The evolution of living organisms* / Ed. G.W. Leeper. Melbourne: Melbourne Univ. Press. P. 1–14.
- Mayr E. 1963a. *Animal species and evolution*. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 797 p.
- Mayr E. 1963b. Introduction // *On the origin of species by Ch. Darwin. A facsimile of the first edition*. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. VII–XXVII.
- Mayr E. 1969a. *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill. 428 p.
- Mayr E. 1969b. Bird speciation in the tropics // *Biol. Journ. Linn. Soc.* Vol. 1. P. 1–17.
- Mayr E. 1970. *Populations, species and evolution. An abridgement of animal species and evolution*. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 453 p.
- Mayr E. 1971. Open problems of Darwin research // *Stud. Hist. Philos. Sci.* Vol. 2. 273–280.
- Mayr E. 1972a. Lamarck revisited // *Journ. Hist. Biol.* Vol. 5, N 1. P. 55–94.
- Mayr E. 1972b. The nature of the Darwinian revolution // *Science*. Vol. 176. P. 981–989.
- Mayr E. 1973. The recent historiography of genetics // *Journ. Hist. Biol.* Vol. 6, N 1. P. 125–154.
- Mayr E. 1974. The challenge of diversity // *Taxon*. Vol. 23, N 1. P. 3–9.
- Mayr E. 1975. *Materials for a history of American ornithology* // *Stresemann E. Ornithology from Aristotle to the present*. Cambridge (MA); London, (MA): Harvard Univ. Press. P. 365–396.
- Mayr E. 1977. Darwin and natural selection // *Amer. Sci.* Vol. 65. P. 321–327.

- Mayr E. 1980a. Prologue. Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 1–48.
- Mayr E. 1980b. Systematics // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 123–136.
- Mayr E. 1980c. Introduction // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 279–284.
- Mayr E. 1980d. How I became a Darwinian // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 413–423.
- Mayr E. 1980e. Curt Stern // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 424–430.
- Mayr E. 1980f. G.G. Simpson // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 453–463.
- Mayr E. 1982a. Processes of speciation in animals // *Mechanisms of speciation* / Ed. C. Barigozzi. New York. P. 1119–1132.
- Mayr E. 1982b. Speciation and macroevolution // *Evolution*. Vol. 36, N 6. P. 1119–1132.
- Mayr E. 1982c. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, inheritance*. Cambridge (MA): Belknap Press. IX + 974 p.
- Mayr E. 1983. *Darwin, intellectual revolutionary* // *Evolution from molecules to man*. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 23–41.
- Mayr E. 1984. Evolution of fish species flocks: a commentary, introduction // *Evolution of fish species flocks*. Orono: Univ. of Maine at Orono. P. 3–11.
- Mayr E. 1986. Joseph Gottlieb Kölreuter's contributions to biology // *Osiris*. Ser. 2. N 2. P. 135–176.
- Mayr E. 1988a. The why and how species // *Biol. Phil.* Vol. 3. P. 431–441.
- Mayr E. 1988b. *Towards a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist*. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press. VII + 564 p.
- Mayr E. 1989. Speciation evolution or punctuated equilibria // *Journ. Soc. Biol. Structures*. Vol. 12. P. 137–158.
- Mayr E. 1990a. Myxoma and group selection // *Biol. Zentralbl.* Bd 109. S. 453–457.
- Mayr E. 1990b. When is historiography whiggish? // *Journ. Hist. Ideas*. Vol. 51. P. 303–309.
- Mayr E. 1991a. One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. London: Penguin Books. XVI + 195 p.
- Mayr E. 1991b. The ideological resistance to Darwin's theory of natural selection // *Proc. Amer. Philos. Soc.* Vol. 135, N 2. P. 123–139.
- Mayr E. 1992a. Controversies in retrospect // *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 8 / Eds. D. Futuyma, J. Antonovics. London: Oxford Univ. Press. P. 1–34.
- Mayr E. 1992b. Darwin's principle of divergence // *Journ. Hist. Biol.* Vol. 25, N 3. P. 344–359.

- Mayr E. 1992c. The idea of teleology // *Journ. Hist. Ideas*. Vol. 53. P. 117–135.
- Mayr E. 1993. What was the evolutionary synthesis // *Trends in Ecology and Evolution*. N 8. P. 31–34.
- Mayr E. 1994a. Response to Walter Bock // *Biol. Phil.* Vol. 9, N 3. P. 329–331.
- Mayr E. 1994b. Response to John Beatty // *Biol. Phil.* Vol. 9, N 3. P. 357–358.
- Mayr E. 1994c. Response to Richard Burkhard // *Biol. Phil.* Vol. 9, N 3. P. 373–374.
- Mayr E. 1994d. Recapitulation reinterpreted: the somatic program // *Quart. Rev. Biol.* Vol. 69, N 2. P. 223–232.
- Mayr E. 1995a. Systems of ordering data // *Biol. Phil.* Vol. 10, N 4. P. 419–434.
- Mayr E. 1995b. The ideological resistance to Darwin's theory of natural selection // *Proc. Amer. Philos. Soc.* Vol. 135, N 2. P. 123–139.
- Mayr E. 1995c. Darwin's impact on modern thought // *Proc. Amer. Philos. Soc.* Vol. 139, N 4. P. 317–323.
- Mayr E. 1996. The autonomy of biology: the position of biology among the sciences // *Quart. Rev. Biol.* Vol. 71. P. 97–106.
- Mayr E. 1997a. Goldschmidt and the evolutionary synthesis: A response // *Journ. Hist. Biol.* Vol. 30, N 1. P. 31–33.
- Mayr E. 1997b. Roots of dialectical materialism // *На переломе: Советская биология в 20–30-х гг.* Вып. 1. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН. С. 12–18.
- Mayr E. 1998. This is biology: The science of the living world. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press. XIX + 323 p.
- Mayr E. 1999. Thoughts on the evolutionary synthesis in Germany // *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950* / Hrg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: Verlag für Wiss. und Bildung. S. 19–29.
- Mayr E. 2001. What evolution is. New York: Basis Book.
- Mayr E. 2002a. Comments by Ernst Mayr // *Theory in Bioscience*. Vol. 121. P. 99–100.
- Mayr E. 2002b. Die Autonomie der Biologie // *Naturwiss. Rundsch.* Bd 55. S. 23–29.
- Mayr E. 2004. The autonomy of biology // *Ludus Vitalis*. Vol. 12, N 21. P. 149–158.
- Mayr E., Ashlock P. 1991. Principles of systematic zoology. New York: McGraw-Hill. XX + 475 p.
- Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds // *Amer. Mus. Novitates*. N 1496. P. 1–42.
- Mayr E., Delacour J. 1946. Birds of the Philippines. New York: Macmillan Company. 309 p.
- Mayr E., Diamond J. 2001. The Birds of Northern Melanisia. Speciation, ecology and biogeography. Oxford: Oxford Univ. Press. XXIV + 492 p.
- Mayr E., Jaques F.L. 1945. Birds of the Southwest Pacific, a field guide to the birds of the area between Samoa, New Caledonia, and Micronesia. New York: Macmillan. XIX + 316 p.
- Mayr E., Linsley E.G., Usinger R.L. 1953. Methods and principles of systematic zoology. New York: McGraw-Hill. 328 p.

- Mayr E., Meise W. 1929. Zeitschriftenverzeichnis des Museums für Naturkunde Mittellungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Bd 14. 187 S.
- Mayr E., Meise W. 1930. Theoretisches zur Geschichte des Vogeltrages // *Vogeltrag*. Bd 1. S. 149–172.
- Nagel E. 1977. Teleology revisited: Goal directed processes in biology // *Journ. Philos.* Vol. 74. P. 261–301.
- Nevo E. 1983. Adaptive significance of protein variation // *Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance*. New York: Academic Press. P. 239–282.
- Nordenskiöld E. 1928. The history of biology: A survey. New York; London: A.A. Knopf. X + 2, 3–629, XV p.
- Ospovat D. 1981. The development of Darwin's theory: Natural history, natural theology and natural selection, 1838–1859. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 301 p.
- Paterson H.E. 1985. The recognition concept of species // *Species and speciation* / Ed. E.S. Vrba. Pretoria. P. 21–29. (Transvaal Museum Monographs, N 4.)
- Plough H.H., Ives P.T. 1935. Induction of mutation by high temperature of *Drosophila* // *Genetics*. Vol. 20. P. 42–69.
- Provine W. 1980. Epilogue // *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 399–411.
- Provine W. 1986. Sewall Wright and evolutionary biology. Chicago; London: Univ. Chicago Press, XIV + 545 p.
- Provine W. 1988. Progress in evolution and meaning in life // *Evolutionary progress*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 53–70.
- Provine W. 1992. Progress in evolution and meaning in life // *Julian Huxley. Biologist and statesman of science*. Houston: Rice Univ. Press. P. 165–180.
- Radl E. *Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit*. Vol. 1. Leipzig: Engelmann. 320 S.
- Rensch B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 338 S.
- Rensch B. 1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Leipzig: Akad. Verlag. 655 S.
- Rensch B. 1979. Lebensweg eines Biologen in einem turbulente Jahrhundert. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. S. 64–68.
- Ringer F. 1969. Decline of the German Mandarins: The German Academic Community, 1890–1933. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. 530 p.
- Schindewolf O.H. 1920. Ueber die Siphonalbildung der Ammonoidea // *Sitzungsber. Gesellsch. zur Förderung der gesamten Naturwiss.* Marburg. H. 2. S. 32–42.
- Schindewolf O.H. 1925. Entwurf einer Systematik der Perisephincton // *Neues Jahrb. Mineral.* Bd 52. S. 309–343.
- Schindewolf O.H. 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlinie. Berlin. 102 S. (Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst. N.F., N 115.)
- Schindewolf O.H. 1936. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin: Gerb. Bornträger. 108 S.

- Simpson G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. New York: Columbia Univ. Press. 237 p.
- Simpson G.G. 1953. The major features of evolution. New York: Columbia Univ. Press. 434 p.
- Simpson G.G. 1978. Concession to the improbable: An unconventional autobiography. 2nd print. New Haven; London: Yale Univ. Press. XII+291 p.
- Simpson G.G. 1982. Autobiology // Quart. Rev. Biol. Vol. 57. P. 437-444.
- Smocovitis V. 1994. Disciplining evolutionary biology: Ernst Mayr and the founding of the Society for Study of Evolution and evolution // Evolution. Vol. 48, N 1. P. 1-8.
- Smocovitis V. 1996. Unifying biology. The evolutionary synthesis and evolutionary biology. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 230 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H. 1963. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W.H. Freeman and Co. 359 p.
- Stanley S.M. 1979. Macroevolution: pattern and process. San Francisco. XII+332 p.
- Stebbins G.L., Ayala F.J. 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. Vol. 213, N 4511. P. 967-971.
- Stresemann E. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Buru // Novitates Zool. Bd 21. S. 358-400.
- Stresemann E. 1919a. Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen // Beiträge zur Zoogeographie der Paläarktischen Region. Bd 1. S. 1-24.
- Stresemann E. 1919b. Über die europäischen Gimpfel // Beiträge zur Zoogeographie der Paläarktischen Region. Bd 1. S. 25-56.
- Stresemann E. 1919c. Über die europäischen Baumläufer // Verh. Ornithol. Gesell. Bayern. Bd 14. S. 39-74.
- Stresemann E. 1925. Über Färbungsmutationen bei nichtdomestizierten Vögeln // Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd 30. S. 159-166.
- Stresemann E. 1926. Übersicht über die «Mutationsstudien». I-XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse // Journ. für Ornithologie. Bd 74. S. 377-385.
- Stresemann E. 1927-1934. Aves // Handbuch der Zoologie. Bd 7. Abt. 2. / Hrg. W. v. Kükenthal, T. Krumbach. Berlin; Leipzig: W. de Gruyter. S. 1-817.
- Stresemann E. 1936. Zur Frage der Artbildung in der Gattung *Geospiza* // Organ des Club van Niederl. Vogelkundigen. N 9. S. 13-21.
- Stresemann E. 1951. Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart. Berlin: F.W. Peters. 431 S.
- Studies in history of biology. 1979 / Eds. W. Coleman, C. Limoges. Vol. 3. Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press. 295 p.
- The evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays on his life and thought in Russia and America. 1994 / Ed. M.B. Adams. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. XII+245 p.
- The new systematics. 1940 / Ed. J. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press. 584 p.
- The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology // Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press. 1980. XI+487 p.; 2nd ed., 1998. XYII+487 p.

- Wagner M. 1868. Die darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Dunker und Humblot. 62 S.
- Wagner M. 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel: Benno Schwabe. 667 S.
- White M.J. 1978. Models of speciation. San Francisco: F.H. Freeman. IX+436 p.
- White M.J. 1981. Tales of long ago // Paleobiology. Vol. 7. P. 287-291.
- Wiley E.O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. New York: J. Wiley. 439 p.
- Willis J.C. 1922. Age and area: A study in geographical distribution and origin of species / With chapters by H. de Vries et al. Cambridge: Columbia Univ. Press. XI+259 p.
- Willis J.C. 1940. The course of evolution by differentiation. Cambridge: Columbia Univ. Press.
- Wilson E.O. 1975. Sociobiology, the new synthesis. Cambridge (MA); London: The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 697 p.
- Woese C.R. 1987. Bacterial evolution // Microbiol. Rev. Vol. 51. P. 221-271.
- Wright S. 1931. Evolution of mendelian populations // Genetics. Vol. 16, N 1. P. 97-159.
- Wuketits F. 2004. This is biology // Ludus Vitalis. Vol. 12, N 21. P. 149-158.
- Wynne-Edwards V.C. 1965. Self-regulating systems in populations of animals // Science. Vol. 147. P. 1543-1548.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Агассис Ж.Л. (Agassiz L.) 37, 101, 102
 Адамс М. (Adams M.B.) 112, 118, 127
 Азаф Дж. 24
 Айяла Ф. (Ayala F.J.) 10, 118, 120
 Акс П. 54
 Алимов А.Ф. 11
 Аллен Г. (Allen G.) 112, 126
 Альвердес К. 14
 Альтум Б. 24, 99, 100
 Андерсон Э. 32, 45, 47
 Аристотель 95
 Архимед 108
 Астон Л. 95
 Ашлок П. (Ashlock P.) 53
 Барбур Т. 19
 Баур Э. 14, 31, 115
 Безигер Э. 112
 Бельговская М.А. 51
 Бёльше В. (Bölsche W.) 13
 Бергман К. 27
 Бетти Дж. (Beatty J.) 7, 124
 Бойрлен К. 32
 Бойртон П. (Beurton P.) 56
 Бок В. (Bock W.J.) 6, 7, 23, 32
 Болдуин Дж. 75
 Боркин Л.Я. 11, 56, 57, 58
 Бриттен Р. (Britten R.) 66
 Брэм А. 99
 Брюштер 19
 Бузатти-Траверсо А. 61, 115
 Буркхард Я. 92
 Буркхардт Р. (Burkhardt R.W.) 7, 12, 93, 98, 100, 104
 Буче У. 45, 47
 Бэбкок Э. 47
 Бюхнер Р. 15
 Вагнер М. (Wagner M.) 25
 Ван Лавик-Гудолл Дж. 87
 Вегенер А. 111
 Вейсман А. 42
 Винн-Эдвардс В. (Wynne-Edwards V.C.) 70
 Вирхов Р. 42
 Воронцов Н.Н. 65
 Вукеттис Ф. (Wuketits F.) 124
 Галл Я.М. 6
 Гаузе Г.Ф. 67, 117
 Гегель В.Г. 127
 Гейдер К. 17
 Геккель Э. 13, 42, 55, 75
 Георгиевский А.Б. 8
 Гептнер В.Г. 50
 Гертвиг Р. 15
 Гертер К. 17
 Гершензон С.М. 69
 Гессен Б.М. 94
 Гизелин (Ghiselin M.) 56, 107, 109
 Гилл Ф. (Gill F.) 16, 17, 21
 Гис В. 75
 Глогер К. 27
 Гольдшмидт Р. (Goldschmidt R.) 18, 30, 32, 33
 Гомейер Е. фон 24
 Гордон М. 47
 Гоулд С. (Gould S.J.) 5, 67, 76, 77, 78, 79, 80, 112, 115, 116
 Грант В. (Grant V.) 65, 120
 Грин Дж. (Green J.) 6, 118, 128
 Гриффитс Дж. 54
 Гродницкий Д.Л. 5
 Гулд Дж. 25, 108
 Дайс Л. 45, 115
 Дайэмонд Дж. (Diamond J.) 21, 22, 85, 91
 Данин Л. 31, 32, 45
 Дарвин Ч. (Darwin Ch.) 13, 25, 30, 37, 41, 44, 53, 75, 76, 101–103, 105–112, 119, 121, 130
 Даревский И.С. 56
 Дарлингтон К. 42, 112, 115
 Дельбрюк М. 60
 Демерец М. 47, 61
 Дженкин Ф. 25
 Джемсен Дж. 46, 47
 Джордан К. 19
 Добржанский Ф.Г. (Dobzhansky Th.) 8, 13, 30, 31, 34–37, 43–45, 47, 49, 60, 61, 69, 98, 112, 113, 115, 116, 118, 119
 Дорн А. 75
 Дриш Г. 75
 Дубинин Н.П. 65, 118
 Дэвидсон Э. (Davidson E.) 66
 Жакоб Ф. 98
 Жордан К. (Jordan K.) 74, 101
 Завадский К.М. 8, 9, 40, 42, 63, 65, 127, 129
 Зеебом Г. 7, 24, 33
 Иоганнсен В. 17
 Йоллос В. 18, 67
 Кабанис Дж. 24
 Кант И. 17, 92
 Карсон Х. 65, 112
 Кассинер Э. 93
 Кельрейтер Й. 104, 105
 Кимура М. (Kimura M.) 5, 76
 Кирпичников В.С. 67
 Китчер П. 119
 Клэперин К. 13
 Кляйншмидт О. (Kleinschmidt O.) 24
 Койре А. 93
 Колингвуд Р. 95
 Колчинский Э.И. 7, 17, 18, 40, 42, 43, 65, 76, 102, 115, 118, 130
 Конашев М.Б. 7, 8, 11, 44
 Корана Х.Г. 98
 Корнберг А. 98
 Крик Ф. 61, 98
 Кун Т. 93
 Кэйн А. 50
 Кювье Ж. 102
 Л'Эритель П. 115
 Лайель Ч. 103
 Лакатос И. 93, 112
 Ламарк Ж.-Б. 101–104
 Ландауер В. 31
 Левонтин Р. (Lewontin R.C.) 35, 112, 126
 Лернер И.М. (Lerner I.M.) 61, 112
 Линней К. 54
 Линсли Э. (Linsley E.G.) 7, 50
 Ловеджой А. (Lovejoy A.O.) 93
 Лоренц К. 40
 Лоскот В.М. 11
 Лукин Е.И. 67
 Лурия С.Э. 60
 Лысенко Т.Д. 7, 8, 51
 Львов А. 60
 Льюис Х. 65
 Лэк Д. 117
 Людвиг К. 115
 Ляпунова Е.А. 10
 Мазер К. (Mather K.) 61
 Майз В. (Meise W.) 18, 21, 29
 Майр Г. 12
 Майр О. 12
 Майр Э. 5–130
 Майр (Пусинелли) Е. 13
 МакКлингон В. 60
 Мальтус Т. 108, 109
 Мамкаев Ю.В. 11
 Маркус Э. 17
 Маттей Дж. 98
 Мёллер Г. 18, 47
 Мендель Г. 96, 105, 111
 Мензбир М.А. 9
 Михайлов К.Г. 11
 Моммзен Т. 92
 Моно Ж. 60, 98
 Морган Т. 30, 61, 115
 Мурфи Р. 29
 Назаров В.И. 5
 Нафусиус В. фон 24
 Ниренберг М. 98
 Ницше Ф. 92
 Нобле Дж. 29
 Норденскиöld Э. (Nordenskiöld E.) 96
 Ньювел Н.Д. 119
 Ньютон И. 94, 108, 111
 Нэгель Э. (Nagel E.) 124
 Олби Р. 105
 Олсон Э. 112
 Очоа С. 98
 Петер К. 15
 Питерс Дж. 22
 Полевой А.В. 11

- Поппер К. 112
 Провайн В. (Provine W.) 6, 94, 105, 112, 114, 116
 Радль Э. (Radl E.) 96
 Райт С. (Wright S.) 26, 32, 35, 37, 45, 47, 60, 62, 68, 69, 81, 115, 116
 Ранке Л. фон 92, 93
 Ренш Б. (Rensch B.) 8, 9, 21, 24–26, 28, 42, 43, 98, 112, 113, 115, 119
 Регунская С.В. 11
 Рингер Ф. (Ringer F.) 12, 93
 Розенберг А. 124
 Ротшильд В. 19, 20, 21, 29
 Ру В. 75
 Рьюз М. 119
 Саловэй Ф. 107
 Санфорд Л.С. 19, 20, 50
 Сартон Дж. 92
 Саттлер Р. 124
 Северцов С.А. 117
 Серебровский А.С. 118
 Симпсон Дж.Г. (Simpson G.G.) 7, 8, 32, 45–50, 57, 62, 64, 75, 81, 97, 98, 112, 113, 115, 118–120
 Скворцов А.К. 7
 Смит А. 108
 Смокович В. (Smocovitis V.) 45, 118
 Спенсер У. 47
 Сталин И.В. 127
 Старобогатов Я.И. 8
 Стеббинс Дж. (Stebbins G.L.) 8, 47, 112, 115, 117, 118, 120
 Степаньянц С.Д. 11
 Стерн К. 47
 Стёртевант К. 115
 Сэмнер Ф. 115
 Тахтаджян А.Л. 117
 Тесье Ж. 115
 Тимофеева-Ресовская Е.А. 18
 Тимофеев-Ресовский Н.В. 14, 17, 18, 28, 31, 69, 115
 Тинберген Н. 98
 Тодес Д. 112
 Уайт М. (White M.J.) 56, 60, 65, 72, 120, 121
 Уильсон Э. (Wilson E.O.) 70
 Уильямсон П. 80
 Уитни П. 19, 21
 Уитни У. 19, 20
 Уоллес А. 13
 Уоллес Б. 60, 61
 Уотсон Дж. 60, 61, 98
 Филиппченко Ю.А. 8
 Фишер Р.А. 26, 35, 61, 69, 115, 116, 119
 Форд Е. 112, 113, 115
 Фриз Г. де 17, 28
 Фролов И.Т. 91
 Футуюма Д. (Futuyma D.J.) 5, 119
 Хаксли Дж. (Huxley J.) 8, 21, 36, 44, 47, 85, 90, 109, 114, 115, 119
 Халл Д. 124
 Харвуд Дж. (Harwood J.) 12
 Хартерт Э. 7, 19, 20, 24, 26, 29, 33
 Хаффер Ю. (Haffer J.) 7, 18, 21, 26, 33
 Хеберер Г. 115, 117
 Хенниг В. (Hennig W.) 53–55, 57
 Хлебович В.В. 11
 Хойглин Ф. фон 24
 Холдейн Дж.Б.С. (Haldane J.B.S.) 26, 35, 64, 69, 115, 116
 Холли Р. 98
 Холтон Дж. 93
 Хоссфельд У. (Hossfeld U.) 6, 118
 Хрущев Н.С. 127
 Циммер К. 17
 Циммерман В. 100, 115, 117
 Чернов Ю.И. 11
 Четвериков С.С. 13, 31, 35, 66, 68, 115, 116, 118
 Чэмпин Дж. 29
 Чэпмен Ф.М. 20, 28, 29
 Шаллер Д. 87
 Шиндевольф О. (Schindewolf O.H.) 30, 32
 Шлегель Г. 24
 Шмальгаузен И.И. 67, 117, 118
 Шопенгауэр А. 92
 Штеггман Б. 22
 Штерн К. 18, 113
 Штресеманн Э. (Stresemann E.) 14, 15, 17–20, 22, 24, 26–29, 34, 43, 115
 Эддредж Н. (Eldredge N.) 5, 67, 76, 77, 78, 79, 80, 115, 116
 Энгельс Ф. 91, 127

- Эплинг К. 47
 Юзингер Р. (Usinger R.L.) 7, 50
 Юнкер Т. (Junker T.) 7, 24, 25, 111, 118
 Amadon D. 23
 Antonovich J. 116
 Ariew A. 124
 Barrett P.H. 108
 Bowler P. 111
 Cain J. 7, 45, 47, 48, 49
 Cracraft J. 57
 Delacour J. 21
 Donoghue M.J. 57
 Francis R.C. 124
 Gillispie C.C. 103
 Gutmann W. 5
 Hodge M.J.S. 107
 Hull D. 7
 Ives P.T. 18
 Jaques F.L. 21, 22
 Jukes T.H. 5, 76
 King J.L. 5, 76
 Kluge A.G. 57
 Kohn D. 107
 Lambert D.M. 57
 Laporte L. 6
 Levins R. 126
 Nevo E. 77
 Ospovat D. 107
 Paterson H.E. 56, 57
 Plough H.H. 18
 Sneath P.H. 53
 Sokal R.R. 53
 Stanley S.M. 5
 Willis J.C. 30
 Woese C.R. 55

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава 1. ПУТЬ К ЭВОЛЮЦИОННОМУ СИНТЕЗУ	12
1.1. Начало научного пути	12
1.2. Вхождение в мировое сообщество орнитологов	16
1.3. Систематика, биогеография и эволюция птиц	21
1.4. На подступах к эволюционному синтезу	30
Глава 2. АРХИТЕКТОР И ПРОПАГАНДИСТ СОВРЕМЕННОГО СИНТЕЗА	34
2.1. Систематика и происхождение вида	34
2.2. Архитектор эволюционного сообщества	44
2.3. Эволюционная систематика	49
2.4. Биологическая концепция вида и практика систематики	56
Глава 3. ЭВОЛЮЦИЯ ЭВОЛЮЦИОНИСТА	59
3.1. Генетические основы видообразования	59
3.2. «Генетическая революция»	62
3.3. Отбор как главный созидательный фактор эволюции	65
3.4. Вид и видообразование	71
3.5. Проблема макроэволюции	74
3.6. Третий вид шимпанзе или уникальный биологический вид?	82
Глава 4. ИСТОРИК, ФИЛОСОФ И АДВОКАТ СОВРЕМЕННОГО СИНТЕЗА	92
4.1. История «автобиологии»	93
4.2. Основные темы и герои	99
4.3. Дарвиновская революция	105
4.4. История формирования СТЭ, или «вторая дарвиновская революция»	112
4.5. Эволюционный синтез как процесс	119
4.6. Тернистые пути к новой философии биологии	122
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	129
ЛИТЕРАТУРА	131
ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ	144

CONTENTS

FOREWORD	5
Chapter 1. PATH TO THE EVOLUTIONARY SYNTHESIS	12
1.1. Beginning of the development of a scientist	12
1.2. Joining the world community of ornithologists	16
1.3. Systematics, biogeography and evolution of birds	21
1.4. Towards evolutionary synthesis	30
Chapter 2. ARCHITECT AND PROPAGANDIST OF MODERN SYNTHESIS	34
2.1. Systematics and origin of species	34
2.2. The architect of evolutionists' community	44
2.3. Evolutionary systematics	49
2.4. Biological conception of species and systematics' practices	56
Chapter 3. EVOLUTION OF THE EVOLUTIONIST	59
3.1. Genetic foundations of the speciation	59
3.2. «Genetic revolution»	62
3.3. Selection as a main creative factor of evolution	65
3.4. Species itself and speciation	71
3.5. Problem of macroevolution	74
3.6. The third species of Chimpanzee or an unique biological species?	82
Chapter 4. HISTORIAN, PHILOSOPHER AND ADVOCATE OF MODERN SYNTHESIS	92
4.1. The history of «autobiology»	93
4.2. Basic topics and actors	99
4.3. Darwinian revolution	105
4.4. The history of development of STE, or the «second Darwinian revolution»	112
4.5. The evolutionary synthesis as process	119
4.6. A thorny path to the new philosophy	122
CONCLUSION	129
LITERATURE	131
NAME INDEX	144

КОЛЧИНСКИЙ Эдуард Израилевич

**ЭРНСТ МАЙР И СОВРЕМЕННЫЙ
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ**

М.: Товарищество научных изданий КМК. 149 с.

Редактор издательства *К. Г. Михайлов*

Редактор *И. В. Соколова*

Оригинал-макет *Т. А. Горлиной*

Для заявок:

123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК;

электронный адрес kmk2000@online.ru

<http://webcenter.ru/~kmk2000>

Подписано в печать 15.08.2006.

Формат 60×90/16. Объем 9,5 п.л. Бумага офсетная. Тираж 1000 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Галлея-Принт"

Москва, 2-я Кабельная, 2б