Российская академия наук
Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова
Санкт-Петербургский филиал

СОЗДАТЕЛИ СОВРЕМЕННОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Коллективная монография

Ответственный редактор-составитель
Э. И. Колчинский

Санкт-Петербург
2012

УДК 575.8
ББК 28.02
С 54

Редакционная коллегия:
Я. М. Галл, А. Б. Георгиевский, А. И. Ермолаев, С. И. Зенкевич (редактор),
Э. И. Колчинский (отв. ред.-сост.), М. Б. Конашев, К. В. Манойленко,
А. В. Полевой (редактор), С. В. Ретунская, А. А. Федотова.

С 54 **Создатели современного эволюционного синтеза** : коллективная монография / отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. — СПб. : Нестор-История, 2012. — 996 с.

ISBN 978-5-90598-642-0

Коллективная монография «Создатели современного эволюционного синтеза» посвящена историко-сравнительному анализу различных попыток осуществить теоретический синтез эволюционных знаний в первой половине XX в. в биологических сообществах Англии, Германии, Франции, США и СССР. Исследована специфика вклада выдающихся биологов в эволюционный синтез, которая определялась сложным комплексом социально-политических, идеологических, институциональных, когнитивных и психологических факторов.

УДК 575.8
ББК 28.02

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-06-07009-д)

ISBN 978-5-90598-642-0

© Санкт-Петербургский филиал ИИЕТ РАН, 2012
© Коллектив авторов, 2012
© Э. И. Колчинский, 2012
© Издательство «Нестор-История», оформление, 2012

Russian Academy of Sciences
Institute for the History of Science and Technology named after S.I. Vavilov
Saint Petersburg Branch

THE ARCHITECTS OF MODERN EVOLUTIONARY SYNTHESIS

A Volume of Essays

Editor-in-chief
E. I. Kolchinsky

Saint Petersburg
2012

Editorial board:
A. I. Ermolaev, A. A. Fedotova, Ya. M. Gall, A. B. Georgievsky,
E. I. Kolchinsky (editor-in-chief), M. B. Konashev, K. V. Manoilenko,
A. V. Polevoi (editor), S. V. Retunskaya, S. I. Zenkevich (editor)

"The Architects of Modern Evolutionary Synthesis", A Volume of Essays / editor-in-chief E.I. Kolchinsky. SPb.: Nestor-Historia, 2012. — 992 p.

ISBN 978-5-90598-642-0

The volume of essays "The Architects of Modern Evolutionary Synthesis" is devoted to the comparative historical analysis of various attempts to create theoretical synthesis of evolutionary knowledge in the first half of the twentieth century made by biologists of the United Kingdom, Germany, France, the USA and the USSR. The book explores the contribution made by prominent biologists to the advancement of evolutionary synthesis and the impact made by a complex set of socio-political, ideological, institutional, intellectual and psychological contexts.

The Publication is supported by the Russian Foundation for Basic Research
(project no. 11-06-07009-д)

© The Saint Petersburg Branch of the IHST RAS, 2012
© Contributors, 2012
© Eduard I. Kolchinsky, 2012
© Publishing House "Nestor-Historia", 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

Э. И. Колчинский. Эволюционный синтез: его создатели и оппоненты 7

Часть I. Предтечи эволюционного синтеза

Глава 1. *К. В. Манойленко*. А.С. Фаминцын и эволюционный синтез 45

Глава 2. *А. С. Северцов*. А. Н. Северцов
и закономерности макроэволюции 80

Глава 3. *М. Д. Голубовский*. С. С. Четвериков —
основатель генетики популяций 111

Глава 4. *А. И. Ермолаев*. Сьюэл Райт
и история эволюционной генетики 126

Глава 5. *Э. И. Колчинский, К. В. Манойленко, А. И. Ермолаев*.
Н. И. Вавилов как протагонист широкого эволюционного синтеза 165

Часть II. Архитекторы эволюционного синтеза

Глава 6. *М. Б. Конашев*. Ф. Г. Добржанский и эволюционный синтез.....205

Глава 7. *Я. М. Галл, Э. И. Колчинский*. И. И. Шмальгаузен: генетика,
эмбриология, морфология, кибернетика и эволюционный синтез 262

Глава 8. *М. Д. Голубовский, А. И. Ермолаев, Э. И. Колчинский*.
Тимофеев-Ресовский и ландшафт эволюционной биологии 321

Глава 9. *Я. М. Галл*. Эволюционный синтез Джулиана Хаксли 346

Глава 10. *Э. И. Колчинский*. Э. Майр — архитектор, пропагандист
и адвокат синтетической теории эволюции 399

Глава 11. *Э. И. Колчинский, У. Хоссфельд*. Герхардт Геберер
и эволюционный синтез в немецком языковом пространстве 465

Глава 12. *Э. И. Колчинский*. Дж. Г. Симпсон
и учение о макроэволюции 502

Глава 13. *Г. С. Левит, У. Хоссфельд*. Психоонтогенез и психофилогенез:
Бернард Ренш (1900–1990) и его селекционистский переворот
в свете панпсихического идентизма (пер. с англ. Н. Е. Берегой) 557

Глава 14. *А. В. Полевой*. Джордж Ледьярд Стеббинс
и эволюционный синтез 599

Часть III. Участники эволюционного синтеза

Глава 15. *Я. М. Галл*. Г. Ф. Гаузе: от борьбы за существование
к антибиотикам, синтез экологии и теории эволюции 623

Глава 16. *Р. А. Фандо.* Н. П. Дубинин — генетик и эволюционист 656
Глава 17. *Я. М. Галл, А. Е. Лукин.* Е. И. Лукин:
развитие теории естественного отбора, проблемы макроэволюции 688
Глава 18. *М. Б. Конашев.* Жорж Тесье и эволюционный синтез 722
Глава 19. *А. Б. Георгиевский.* Вклад С. А. Северцова
в эволюционно-экологический синтез 749
Глава 20. *Э. И. Колчинский.* К. М. Завадский и синтетическая теория
эволюции в 1950–1970-х гг. 777

Часть IV. Недарвиновские концепции эволюции

Глава 21. *Э. И. Колчинский.* Д. Н. Соболев
и синтетический неокатастрофизм 815
Глава 22. *А. Б. Георгиевский.* Эволюционный синтез Л. С. Берга 849
Глава 23. *М. Д. Голубовский.* Рихард Гольдшмидт —
генетик и эволюционист XX века 884
Глава 24. *М. Б. Конашев.* Тейяр де Шарден и эволюционный синтез 907
Глава 25. *Ф. Е. Цахос, У. Хоссфельд.* Адольф Ремане (1898–1976):
его взгляды на систематику, гомологию и современный синтез 928
Глава 26. *Э. И. Колчинский.* Синтетическая концепция
макроэволюции О. Шиндевольфа 943

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ: ЕГО СОЗДАТЕЛИ И ОППОНЕНТЫ

Э. И. Колчинский

Восприятие Ч. Дарвина в XIX — начале XX века

Немногие научные теории распространялись так быстро, как теория естественного отбора, названная вскоре дарвинизмом (The Reception..., 2009, p. XXIX–XXXV)[1]. Ее успех в значительной степени был обусловлен широким синтезом фактов и концепций из разных отраслей биологии, осуществленным Дарвином на базе гипотезы о естественном отборе. Создав первую синтетическую теорию эволюции, Дарвин оказался неуязвим для сторонников прежних креационистских парадигм в биологии, игнорировавших труды систематиков, полевых натуралистов и биогеографов. В этом весьма показательна судьба палеонтолога Ж. Л. Агассиса, на возражения которого практически не обратили внимания (Agassiz, 1860). В развернувшейся первой подлинно международной дискуссии по проблемам эволюции (Browne, 2001, p. 496) на успех могли рассчитывать лишь те оппоненты Дарвина, кто стремился дополнить и расширить предложенный им эволюционный синтез.

Однако большинство из них, вводя другие факторы эволюции, не смогли интегрировать их с концепцией естественного отбора. В первые десятилетия после 1859 г. ученые искали доказательства эволюции, строили генеалогические древа и основное внимание уделяли филогенетическим исследованиям. Отсутствие знаний о законах наследственности, о соотношении исторического и индивидуального развития организмов, о генетической и экологической структуре видов и особенно экспериментальных подтверждений естественного отбора служило основой для роста критического отношения к дарвинизму. В палеонтологии, морфологии и эмбриологии, по определению П. Боулера (Bowler, 1988), по сути дела шла «недарвиновская революция» — противоречивый процесс согласования идеи эволюции с парадигмами, коренящимися в естественной теологии. Ряд ученых и религиозных мыслителей, вводя идею эволюции в теологическое или телеологическое мировоззрение, считали, что Дарвин неверно указал причины эволюции, и выдвигали собственные концепции.

---

[1] Так предложил называть эту теорию Т. Гексли в рецензии на книгу «Происхождение видов» в апрельском номере «Westminster Review» за 1860 г. С ним позднее согласился и соавтор гипотезы естественного отбора А. Уоллес, который свои собственные взгляды при этом предпочитал называть уоллесизмом (wallaceism). Еще раньше термины «Darwinism», «Darwinian», «Darwinize» использовали для «жизнеописательной» поэзии Э. Дарвина и его натурфилософских спекуляций. Далее под дарвинизмом будет пониматься центральный пункт всех построений Дарвина — концепция естественного отбора как главной причины эволюции.

Отличия в отношениях к дарвинизму обусловливались и национальными традициями (Hundert..., 1960; Развитие..., 1983; The Darwinian..., 1985; The Comparative..., 1988; Die Rezeption..., 1995). Если во Франции вплоть до 1970-х гг. доминировал неоламаркизм, то в Германии и России дарвинизм занял прочное место в культурной и общественно-политической жизни (Vucinich, 1988; Todes, 1989). Быстрое включение дарвинизма в культурную традицию России и Германии было обусловлено склонностью немецких и российских биологов осмысливать процессы в крупных пространственно-временных масштабах и их приверженностью к натурфилософии. Подлинным властителем дум многих поколений немецкой и российской интеллигенции стал Э. Геккель с его философией монизма и склонностью к глобальным спекуляциям (Gregorio, 2005; Absolute..., 2010; Хоссфельд и др., 2000). Существовали и различия в восприятии дарвинизма. Главное, что усвоили немецкие биологи в учении Дарвина, — это борьба за существование, которую трактовали буквально как грубое, физическое столкновение с подавлением или уничтожением конкурента. Большинство же российских эволюционистов (например, флорист А. Н. Бекетов или физиолог растений К. А. Тимирязев) считали борьбу за существование неудачной метафорой, подчеркивая ведущее значение кооперации во внутривидовых отношениях. Эволюционная доктрина была адаптирована к национальной интеллектуальной традиции и трансформирована в ходе выдвижения собственных концепций. Уже при жизни Дарвина только в России были предложены телеологическая концепция К. Э. фон Бэра, концепция взаимопомощи как фактора эволюции К. Ф. Кесслера и П. А. Кропоткина, а позднее теория гетерогенеза С. И. Коржинского, гипотеза симбиогенеза А. С. Фаминцына и К. С. Мережковского и др. (Завадский, 1973).

Быстро началась дифференциация взглядов внутри самого дарвинизма. В середине 1870-х гг. возникло эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом (геккелевский дарвинизм, или ламаркодарвинизм), сторонники которого считали наследование приобретаемых признаков более важным фактором эволюции, чем отбор. Как реакция на него в 1880-е гг. возник неодарвинизм, у истоков которого стоял А. Вейсман, объяснявший все признаки организмов действием отбора. Появились и недарвиновские концепции эволюции (неоламаркизм, телеогенез, неокатастрофизм-сальтационизм), авторы которых или отвергали реальность естественного отбора, или отводили ему функцию элиминации нежизнеспособных особей и видов. Примерно до середины 1930-х гг. на переднем плане стояли дискуссии между представителями различных эволюционных традиций по проблемам каузальности эволюции, — например, о прямом и косвенном наследовании, о роли мутации, изоляции и отбора в эволюции, о градуалистическом или сальтационистском ходе эволюции. Многообразные постановки вопросов и различные способы доказательств подготавливали эволюционных исследователей к решению, прежде всего, этих проблем. Поскольку эволюционные идеи теперь обсуждались в ряде биологических дисциплин и их представители с различным успехом участвовали в этих дебатах, синтез разных эволюционных практик и концепций казался почти невозможным и отодвинутым в далекую даль.

Переоткрытие законов Менделя в 1900 г. К. Корренсом, Э. фон Чермаком и Г. де Фризом привело в первую очередь к усилению критики концепции

естественного отбора, так как менделевские законы базировались на представлениях о дискретной наследственности и наводили на мысль о мутационном механизме эволюции. Большинство биологов по разным причинам не хотели, да и не могли согласиться с тем, что естественный отбор является причиной адаптациогенеза. Вследствие этого в первой трети XX в. экспериментально работавшие генетики и натуралисты (систематики, палеонтологи) при обсуждении эволюционных процессов приходили к различным и противоположным представлениям. Резко противостоящие друг другу исследовательские традиции столь сильно отличались в языках, научных интерпретациях и методологии, что, казалось, компромисс — дело далекого будущего.

Международное научное сообщество дарвинистов стояло в конце 1920-х гг. перед решением двух основных проблем. Во-первых, необходимо было найти консенсус между различными исследовательскими традициями и преодолеть непонимание в собственной дисциплине, а во-вторых, продолжить борьбу против недарвиновских концепций эволюции (ортогенеза, сальтационизма, ламаркизма, идеалистической морфологии). Сторонники различных концепций эволюции, приверженность которым нередко диктовалась спецификой исследуемого объекта и национальными традициями научного сообщества, зачастую говорили на разных языках, поэтому попытки выработать общее мнение, казалось, были заведомо обречены на неудачу. Вызывали непонимание и попытки некоторых российских и немецких биологов и палеонтологов — Л. С. Берга (1922), Д. Н. Соболева (1924), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1936), Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940) и других включить данные генетики в концепции эволюции, построенные с позиций неоламаркизма, ортогенеза и неокатастрофизма-сальтационизма. С недоверием встречали и работы, претендующие дополнить классический дарвинизм, как это предлагали сделать А. С. Фаминцын (1907) в концепции симбиогенеза, А. Н. Северцов (1912) в учении о филэмбриогенезах или Н. И. Вавилов (1920) в законе гомологических рядов наследственной изменчивости. Решающий шаг к созданию второго после Дарвина синтеза был сделан авторами математических моделей естественного отбора Р. Фишером (Fisher, 1930), Дж. Б. С. Холдейном (Haldane, 1932) и С. Райтом (Wright, 1931), а также создателем популяционной генетики С. С. Четвериковым (1926).

Синтетическая теория эволюции

Этот синтез произошел в 1937–1950-х гг., объединяя прежде всего генетику, экологию, биогеографию, систематику, морфологию и палеонтологию с концепцией естественного отбора. Шла дальнейшая дифференциация биологии, в ходе которой возникали такие дисциплины, как феногенетика, биология развития, цитогенетика, этология, в результате к синтезу подключалось все больше отраслей наук и их представителей. В 1947 г. под эгидой Национального исследовательского совета США в штате Нью-Джерси состоялась конференция, в которой участвовали ученые из Англии и США, «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Mayr, 1980a, p. 42). Выяснилось, что

все они придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, а естественный отбор считали основной ее движущей силой. Публикация материалов этой конференции под редакцией Дж. Джепсена, Э. Майра и Г. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics..., 1949) означала завершение строительства дарвинизма XX в., получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ), или «современного синтеза»[2]. Казалось, что прежние противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Уровень согласия оказался бóльшим, чем в дарвиновские годы. Все были убеждены, что за 15–20 лет удался синтез основных эволюционно-биологических идей.

Подобное единодушие в англо-американском языковом пространстве было подготовлено книгами Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942) и Дж. Г. Симпсона «Пути и формы эволюционного процесса» (Simpson, 1944). Из-за политико-идеологических причин и Второй мировой войны лишь немногие ученые США и Англии знали, что параллельно с ними сложились самостоятельные центры по синтезу эволюционных знаний в национал-социалистической Германии и Советской России. Между тем в серии монографий И. И. Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции» (1946) был дан синтез морфологии и эмбриологии с генетической теорией естественного отбора, а немецкие биологи выпустили под редакцией Г. Геберера книгу «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943), в которой содержался немецкий вариант синтеза эволюционных знаний, включавший также селекцию растений и животных. Во всех этих работах 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 Джулиан Хаксли охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «новый синтез» или «современный эволюционный синтез» в своей книге «Эволюция. Современный синтез». Недавние исследования показали, что происхождение самого термина «синтетическая теория эволюции» требует существенного уточнения, так как аналогичный термин для характеристики современных воззрений на факторы и закономерности эволюции десятью годами раньше Дж. Хаксли предлагал Н. И. Бухарин. В 1932 г. Н. И. Бухарин, выступая с большим докладом на торжественном заседании, посвященном 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, называл дарвинизм «“*синтетической теорией эволюции*” (курсив Бухарина. — *Э. К.*), где закономерности изменчивости и наследственности соподчинены основной закономерности естественного отбора» (Бухарин, 1932, с. 47). Вместе с Бухариным доклад делал Н. И. Вавилов — один из авторов «Новой систематики», опубликованной в 1940 г. под

[2] Последний термин в настоящее время только вводит в заблуждение, так как за полвека синтез стал совершенно другим и в нем ведущую роль играют науки, которых не было в момент создания СТЭ.

редакцией Хаксли. Существенно также, что Хаксли в 1931 г. по приглашению Академии наук приезжал в СССР (Галл, Конашев, 1999). Эта поездку организовал и курировал Бухарин, с которым Хаксли несколько раз тогда встречался. Вполне вероятно, что Бухарин прямо или косвенно, через Вавилова, причастен к названию современного дарвинизма (Колчинский, 1999, с. 193). Трагическая судьба Бухарина отразилась и на его книгах: все они были уничтожены в библиотеках и лишь чудом сохранились у некоторых смельчаков. Поэтому его приоритет в создании термина «синтетическая теория эволюции» и возможное заимствование со стороны Хаксли до того, как я указал на это в 1990-е гг. (Колчинский, 1999), не были известны ни в СССР, ни за рубежом. Сейчас статья Бухарина наконец-то издана за рубежом (Bucharin, 2001), и есть надежда, что это поможет восстановлению исторической справедливости. Бухарина по крайней мере следует считать соавтором этого термина.

В рамках СТЭ на разнообразных объектах в полевых и лабораторных условиях были выявлены различные формы видообразования, в том числе и сальтационного, в основе которого лежат крупные хромосомные перестройки, отдаленная гибридизация и полиплоидия. Убедительные примеры реальности видообразования дали высшие позвоночные с кольцевым ареалом, когда все соседние популяции скрещиваются и дают потомство, а в зоне вторичного контакта они оказываются изолированными. Об относительности категорий вида и подвида говорили многочисленные примеры видов-двойников, внешне почти неразличимых, но неспособных скрещиваться друг с другом. Об интенсивности видообразования свидетельствует огромное биоразнообразие: только у насекомых число выделенных видов превышает миллион. Теория естественного отбора оказалась совместимой с такими факторами видообразования, как дрейф генов, быстрые преобразования периферийных популяций, конкуренция видов, симбиогенез.

Экспериментальные исследования 1950–1970-х гг. отбора на ядоустойчивость различных видов, на резистентность микроорганизмов к антибиотикам и т. д. подтвердили, что скорость отбора в природных популяциях достаточно высока, чтобы обеспечить адаптивный ответ на изменения среды. Появление новых штаммов гриппа и других возбудителей инфекционных заболеваний стали примерами быстрой эволюции. Изучение биохимического полиморфизма природных популяций вскрыло громадный запас наследственной изменчивости, окончательно опровергнув возражения о недостаточности материала для действия отбора. У многих животных и растений были обнаружены гены, летальные или снижающие жизнеспособность в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном — повышающие устойчивость к неблагоприятным абиотическим условиям, инфекционным заболеваниям, экологическую пластичность.

Расшифровка в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком структуры ДНК, а затем и генетического кода показала, что гены — это различные нуклеотидные последовательности ДНК, а мутации — их изменения. Стала формироваться молекулярная теория микроэволюции, описывавшая динамику природных популяций на уровне аминокислотной последовательности белков и нуклеотидной последовательности кодирующих их генов. В 1960-е гг. геносистематики пытались путем изучения последовательности нуклеотидов дать «окончательную истину молекулярной эволюции», количественно оценивая различие и сходство между

всеми группами организмов от бактерий до человека. Методы молекулярной гибридизации позволили работать как с отдаленными, так с близкими в систематическом отношении таксонами от империи до штаммов бактерий, рас рыб, человека и т. д. (Белозерский, Медников, 1972).

Несмотря на эти достижения, начиная с 1970-х гг. все чаще встречались утверждения о том, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписываются в рамки СТЭ. Особенно активными были палеонтологи С. Гоулд и Н. Элдридж, которые доказывали, что их концепция «прерывистого равновесия» существенно меняет взгляд на эволюцию и требуется новый синтез, который и начался в первые годы XXI в. С тех пор нападки на СТЭ стали достоянием прошлого, аналогично исчезло и подчеркнуто экзальтированное, восторженное отношение к ней. Забыты были и прежние, «новейшие», недарвиновские концепции эволюции. Их авторы, став полноправными членами научного сообщества, не вспоминают о «кавалерийских атаках» молодости на учителей. К тому же многие из них убедились, что развязанная ими полемика скорее способствовала оживлению креационистских умонастроений у публики и маргиналов биологического сообщества, чем прогрессу знаний в области эволюционной биологии. Сами дискуссии вокруг СТЭ, потеряв теоретико-биологическую актуальность, переместились в область истории науки. И здесь еще далеко до полного согласия.

Прежде всего, остается неясным, почему, несмотря на различия научных традиций и социально-политических условий, в Германии, России, Англии и США шло формирование сходной системы эволюционных представлений, названной СТЭ. Можно сказать, что СТЭ развивалась одинаково и при фашизме, и при коммунизме, и при либерализме (Колчинский, 2007).

Архитекторы СТЭ

Чем дальше мы уходим от десятилетий создания СТЭ, тем больше встречается разногласий среди историков науки о сущности этой концепции и, как следствие этого, — различные взгляды на вклад ученых тех или иных стран в ее создание. Эти вопросы с большей или меньшей полнотой проанализированы в множестве статей и книг, среди которых наиболее значимыми, на наш взгляд, являются коллективные монографии «Эволюционный синтез: Перспективы унификации биологии» (The Evolutionary..., 1980), «Развитие эволюционной теории в СССР» (Развитие..., 1983), «Возникновение синтетической теории. К истории эволюционной биологии в Германии 1930–1950» (Die Entstehung..., 1999), книги В. Смоковитис (Smokovitis, 1996), Т. Юнкера (Junker, 2004) и др. В них показано, что создание СТЭ было плодом коллективных усилий биологов разных специальностей, чьи взгляды на ряд принципиальных положений — так называемых постулатов СТЭ — сильно отличались. Компромисс между сильно дивергировавшими исследовательскими практиками в середине 1930-х гг. требовался натуралистам и экспериментально работавшим генетикам. Первым он помог отложить в сторону ламаркистские и сальтационистские представления,

а вторым — типологическое мышление. Для этого важно было признать многообразие форм эволюции, идущей при участии мутационного процесса и отбора, взаимодействию которых стали придавать ключевое значение в преобразовании органического мира. Не удивительно, что генетики первыми предприняли конкретные шаги в этом направлении и стали пропагандировать синтез эволюционных идей, выдвинутых в разных отраслях биологии.

Первым архитектором СТЭ по общему признанию был Ф. Г. Добржанский, который в 1937 г. опубликовал в издательстве Колумбийского университета книгу «Генетика и происхождение видов». Спустя два года она была издана В. Лерхе по-немецки в Берлине. В СССР, где Добржанский официально подвергался травле властей, подогреваемых лысенкоистами, был пик «Большого сталинского террора», и, конечно, никто не осмелился заикнуться о переводе книги «невозвращенца», который, по его собственному признанию, преследовал цель возбудить этой книгой в англо-американском языковом пространстве междисциплинарные дискуссии по поводу собственных генетических исследований и перенести их результаты, добытые большей частью на микроэволюционном уровне, в другие отрасли биологии. В СССР эти дискуссии шли со времен статьи С. С. Четверикова (1926), а в Германии — с конференции в Тюбингене (1929), закончившейся в пользу противников дарвинизма.

В книге Добржанского наряду с общими эволюционно-биологическими размышлениями решающую роль играли разработанные в популяционной генетике представления о генных и хромосомных мутациях и об изменениях их частот как основах межрасовых и межвидовых различий. Другие главы книги были посвящены значению отбора, изоляционных механизмов, гибридизации и полиплоидии для эволюционно-биологических процессов, а также проблеме вида. Английское и немецкое издания книги Добржанского сыграли решающую роль в экспорте идей и традиций российского эволюционизма в США, а в конечном счете и в их укоренении в немецком языковом пространстве. Начиная с конца 1960-х гг. о вкладе советских биологов в создание синтетической теории эволюции писали М. Адамс, Я. М. Галл, А. Б. Георгиевский, Ф. Г. Добржанский, К. М. Завадский, Э. И. Колчинский, Р. Лётер, Г. Петерс и др. (Завадский и др..., 1983; Развитие..., 1983; Peters, 1985; и др.). Из французского языкового пространства следовало бы назвать изданные П. Тортом коллективные монографии, в которых предпринята попытка сделать дискуссии вокруг дарвинизма XX в. более интернациональными (Dictionnaire..., 1996).

Свидетельства современников тех событий в Германии показали, что многие интересовавшиеся наукой знали о немецком издании книги Добржанского, покупали ее, обсуждали и усваивали ее идеи. Зоолог М. Гартманн в предисловии к немецкому изданию писал: «Добржанский в книге 1937 г. ...впервые дал такого рода современное обобщающее представление об эволюционном процессе с точки зрения генетика... Возможно, данный немецкий перевод будет способствовать тому, чтобы самые широкие круги биологов узнали о значении генетики для понимания эволюционной проблемы» (Hartmann, 1939). Орнитолог Э. Штреземанн подчеркивал помимо этого, что Добржанский подготавливает конец ламаркистским представлениям у «орнитологов-систематиков... и орнитология отныне стала поддерживать новые эволюционные исследования

с наибольшей эффективностью» (Stresemann, 1951, S. 281). И действительно, среди шести общепризнанных создателей СТЭ оказались два орнитолога: ученики Штреземанна Б. Ренш и Э. Майр (Haffer, 1997, 1999, 2007).

Эхо оригинального и переводного изданий книги Добржанского было в Германии позитивным. Рецензенты независимо друг от друга признавали историческое значение этого сочинения. Генетик Г. Бауэр подчеркнул: «Книга, пленяющая языком и приведенными доказательствами, ... представляет очень удачную попытку объяснить эволюцию с точки зрения бурно развивающейся генетики» (Bauer, 1938, S. 367–368). Два года спустя он добавил в рецензии по случаю немецкого издания: «Книга выходит за рамки узкого круга специалистов и попала в руки каждого современно думающего биолога, она особенно обязательна для приверженцев ламаркистского способа мышления для проверки их специальных убеждений» (Bauer, 1940, S. 208). Несмотря на все похвалы Бауэр, однако, считал недостатком, что тематические рамки книги большей частью ограничены уровнем микроэволюции, в то время как вопросы о причинах макроэволюции, к сожалению, обсуждаются случайно.

Тем самым в контексте с книгой В. Циммерманна «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938) немецким естествоиспытателям был представлен фундамент, на котором можно было строиться. Это хорошо осознал Г. Геберер, который в 1939 г. отметил: «Книга Циммерманна показала нам убедительно, как далеко естественнонаучная филогенетика сегодня продвинулась. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberer, 1939, S. 43). Это было в Германии, где до выхода книги Добржанского явно доминировали неоламаркистские и сальтационистские концепции. В СССР же, на «второй родине дарвинизма», где во время дарвиновского юбилея в 1932 г. центральная газета ВКП(б) «Правда» провозгласила: «Рабочий класс, вооруженный марксистско-ленинской теорией, берет все подлинно научное в дарвинизме для борьбы за построение социализма» (см. подр.: Колчинский, 1999), насколько мне известно, не только не было рецензий, но никто тогда даже не упомянул книгу, столь поразившую научное сообщество Запада. Если активный нацист, член СА, СС и НСДАП Г. Геберер мог открыто приветствовать книгу из США, то старорежимному профессору И. И. Шмальгаузену такой привилегии не предоставили. В вышедшей в 1939 г. его книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» нет даже ссылок на нее, хотя из контекста видно, что автору она не только была известна, но и учтена им. Открыто об этом Шмальгаузен смог заявить только в книге «Факторы эволюции», опубликованной в 1946 г., когда США еще считались нашим союзником.

В США инициативе Добржанского пять лет спустя последовал американо-немецкий систематик Эрнст Майр книгой «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), в Англии — зоолог Дж. Хаксли книгой «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942). Далее через два года американский палеонтолог Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1944) предложил сочинение «Темпы и формы эволюции», а в 1950 г. появилась книга Дж. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (Stebbins, 1950). Этих авторов в последнее время и называли обычно главными «архитекторами» СТЭ. Их стремление связать междисциплинарно

различные отрасли биологии, используя в основном новые результаты генетики и доказывая ведущую роль отбора в эволюции, становилось ясным в выборе названия книг Добржанского и Майра, прямо напоминавшем о книге Дарвина «Происхождение видов». Иногда к числу главных архитекторов СТЭ добавляют автора книги «Новые проблемы эволюционной теории» Б. Ренша (Rensch, 1947).

Между тем картина создания СТЭ была не столь проста, а международное восприятие ее идей шло неоднозначно и противоречиво, что приводило к ряду ошибочных интерпретаций, непониманию и односторонним суждениям. Прежде всего, в последние годы явно недооцениваются события в Германии и СССР, способствовавшие этому синтезу, по сравнению с событиями в англо-американском языковом пространстве. И если в СССР уже в 1983 г. было дано детальное описание и исследование событий, предпосылок и данных, которые позволили основать и оформить СТЭ (Развитие..., 1983), то в Германии только в декабре 1996 г. было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?». Его результатом стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии» (Die Entstehung..., 1999). В 1997 г. в Гёттингенском университете состоялся другой международный симпозиум «Эволюционная теория от Дарвина до наших дней», на котором было продолжено обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (Evolutionsbiologie..., 2000). К ним вновь вернулись в 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и (или) идеология» (Darwinismus..., 2001) и международных симпозиумах «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» в рамках конференций «Русско-немецкие связи в биологии и медицине» 1999–2002 гг. в Санкт-Петербурге (Русско-немецкие связи..., 2000–2003). Наконец, в 2004 г. вышла фундаментальная книга Т. Юнкера «Вторая дарвиновская революция. История синтетического дарвинизма в Германии: 1924–1950 гг.» (Junker, 2004). Различные аспекты формирования СТЭ обсуждались и в ряде книг, приуроченных к дарвиновскому юбилею 2009 г. за последние годы (Evolution ...., 2009; The Recepion..., 2009; Чарльз Дарвин..., 2010).

Столь интенсивное обсуждение этой проблемы в последние годы объясняется рядом обстоятельств. Во-первых, после работ К. М. Завадского (1971) и коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) вклад советских биологов в СТЭ, казалось, не подвергался сомнению ни в СССР, ни в ГДР (Peters..., 1985). Однако длительная послевоенная изоляция биологов ФРГ от международного научного сообщества привело к тому, что вплоть до конца 1960-х гг. лидирующие позиции в немецких научных сообществах зоологов, ботаников и палеонтологов сохраняли антидарвинисты А. Ремане, В. Тролль и О. Шиндевольф (Reif, 1983, 1986, 1993, 1999). Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в пособничестве национал-социализму, пытались представить учение о естественном отборе как его главную естественнонаучную основу[3]. Напрасно Г. Геберер в предисловии

[3] При этом «забывали», что в Третьем рейхе авторы антидарвиновской концепции (О. Абель, Г. Беккер, Л. Плате) сами претендовали на эту роль, а палеонтолог К. Бойрлен был активным нацистским деятелем, возглавлял в Третьем рейхе секцию наук о земле в Имперском научно-исследовательском совете, распределял деньги на научные проекты, отстаивая принципиальные отличия еврейско-христианской и немецкой наук (Колчинский, 2007, с. 489–490).

ко второму изданию книги «Эволюция организмов», существенно дополненному и переработанному, подчеркивал, что хотя первое издание книги готовилось в условиях изоляции биологов Германии от ученых Англии и США, ее цели и задачи лежали в русле создаваемого в те годы синтеза дарвинизма, генетики и экспериментальной филогенетики (Die Evolution..., 1959, S. III). Выпячивал он и коллективистскую сущность немецкого варианта синтеза и его более глобальный характер. Биологи стран антигитлеровской коалиции не спешили признавать вклад немецких биологов в создание СТЭ, так как помнили, что больше половины авторов нового издания книги (И. Вайгель, Г. Динглер, В. Гизелер, В. Гере, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шваниц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Геберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма и в борьбе за «немецкую биологию» (Колчинский, 2007, с. 507–511). Большая же часть историков биологии в ФРГ, где доминировали недарвиновские концепции эволюции, не считали важной проблему участия немецких ученых в создании СТЭ, и соответственно на переднем плане у них были другие вопросы. Поскольку и немецкоязычная, и русскоязычная эволюционно-биологическая литература в основном имела спрос в рамках национальных сообществ и была недоступной для зарубежных историков биологии, проблему создания СТЭ стали обсуждать исключительно в свете англо-американского языкового пространства.

Это тем более странно, что и в трудах самих архитекторов СТЭ, и в фундаментальных исторических работах не раз подчеркивалось, что эволюционная теория нашего времени — это коллективный продукт усилий разных специальностей и разных стран. Здесь мы имеем дело как бы с «коллективным разумом» и с «коллективным творчеством». Причем этот коллектив никогда не был как-то организационно оформлен, а представлял собой «невидимый колледж», объединявший несколько десятков крупнейших биологов разных стран, которые одновременно и параллельно пришли к сходным взглядам на эволюционный процесс (Развитие..., с. 3). Подобный способ создания СТЭ в разделенном мире и породил трудности при изучении ее истории.

Одним из первых к проблеме путей создания СТЭ обратился Ф. Г. Добржанский. В 1949 г. в предисловии к инициированному им английскому изданию книги И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» он писал: «Сейчас вклад в теорию эволюции идет из различных биологических дисциплин. Генетика, систематика, сравнительная морфология и эмбриология, палеонтология внесли важный вклад в теорию эволюции... Книга И. И. Шмальгаузена представляет синтетическую трактовку эволюции, опираясь на широкую основу сравнительной эмбриологии, сравнительной морфологии и механики развития. Она важное звено в современном взгляде на эволюцию» (Dobzhansky, 1949, p. XIV). Тем самым он не только включил И. И. Шмальгаузена в число основных архитекторов эволюционного синтеза, но и четко охарактеризовал специфику его вклада в СТЭ — синтез эмбриологии и генетики.

С такой оценкой И. И. Шмальгаузена был тогда согласен и Дж. Г. Симпсон, высоко оценивший макроэволюционную часть теории стабилизирующего отбора: «Обсуждение Шмальгаузеном проблем макроэволюции представляется

глубоким и является большим вкладом в синтетическую теорию эволюции с совершенно свежей точки зрения» (Simpson, 1949a, p. 323). Особенно он отмечал масштаб эволюционного синтеза Шмальгаузена. «Синтез Шмальгаузена уже широко включил генетику, систематику, биогеографию, палеонтологию, сравнительную морфологию и некоторые другие дисциплины» (ibid, p. 324). В том же году Симпсон, осмысливая процесс формирования СТЭ, считал, что в ее создании участвовали ученые шести стран: «Англии (Р. Фишер, Дж. Холдейн, Дж. Хаксли, К. Дарлингтон и К. Уоддингтон и Э. Форд), США (С. Райт, Г. Мёллер, Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Л. Дайс и Дж. Л. Стеббинс), Германии (Н. В. Тимофеев-Ресовский и Б. Ренш), Франции (Ж. Тесье), СССР (С. С. Четвериков и Н. П. Дубинин), Италии (А. Бузатти-Траверсо)» (Simpson, 1949b, p. 278). Каждый из этих авторов, подчеркивал Симпсон, будучи воспитан в разных исследовательских и национальных традициях, внес свой уникальный вклад в создаваемый синтез, и было бы странным ожидать идентичности их взглядов на все проблемы эволюции. Отсутствие фамилии Шмальгаузена в этом перечне объясняется, видимо, тем, что тогда Симпсону еще не был известен английский перевод его книги «Факторы эволюции». Позднее в предисловии к переизданию главной книги своей жизни «Темпы и формы эволюции» Симпсон называет уже только четыре книги — Добржанского, Майра, свою и Стеббинса — как основополагающие для утверждения СТЭ (Simpson, 1984, p. XX–XXI). Характерно, что здесь нет и фамилий англичанина Дж. Хаксли и немца Б. Ренша.

В 1960-х гг. Добржанский описывал образование СТЭ следующим образом: «С 30-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, в 1930 г. Дж. Холдейном и Р. Фишером в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов... В эту группу входили такие зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли и Ж. Тесье; ботаники Дж. Стеббинс и В. Грант; палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И. И. Шмальгаузен; генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Е. Форд и некоторые биохимики. В результате возникла современная биологическая, или синтетическая теория эволюции» (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 61).

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 синтеза (Э. Безигер, Г. Карсон, К. Дарлингтон, Ф. Добржанский, Е. Форд, И. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. Олсон и др.), так и их ученики (например, З. Левонтин, С. Гоулд), а также историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, Д. Тодес и др.). Часть приглашенных не смогли участвовать в заседаниях и 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», которая до 1982 г. вышла еще в двух издательствах, а в 1998 г. с новым предисловием редакторов (The Evolutionary..., 1980). Все участники этого труда согласились с майровской трактовкой СТЭ как междисциплинарного,

точнее многодисциплинарного, и международного 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, биоразнообразии 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 (ibid, p. 229–278), Германии (ibid, p. 279–308), Франции (ibid, p. 308–328), Англии (ibid, p 329–353), США (ibid, p. 354–386). Ни у одного из участников этого фундаментального труда не возникало сомнения в международной подготовке СТЭ. Причем во многих статьях и прежде всего в статьях и воспоминаниях главных архитекторов этого синтеза его международный характер не только описывался, но и постулировался. Сам Майр выступал 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 (Mayr, 1980a), но и написал введения к главам «Ботаника», «Палеонтология», «Морфология», «Германия», «Франция», а также был автором раздела «Роль систематики в эволюционном синтезе» (Mayr, 1980b) и двух биографических очерков о К. Штерне (Mayr, 1980e) и Дж. Симпсоне (Mayr, 1980f). Наконец Майр выступил с воспоминаниями о том, как он сам стал эволюционистом (Mayr, 1980d). Все это придало рассматриваемой книге, написанной столь пестрым составом участников из разных стран, разных отраслей знания и разных поколений, целостность, не исключающую, 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 Майра, указывалось на незавершенный характер синтеза. Действительно, само состояние эволюционной биологии было таково, что невозможно было все многообразие воззрений архитекторов СТЭ свести к набору нескольких постулатов. Майр подчеркивал: «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 поиному для разных участников» (Mayr, 1980d, p. 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, p. 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, предложенного 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» (Mayr, 1980a, p. 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» (Mayr, 1980a, p. 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, политипическую и биологическую концепции вида, роль поведения и смены функций в возникновении эволюционных новшеств. Таким образом, синтез был для него объединением традиций разных исследователей, прежде всего, экспериментаторов и натуралистов (Mayr, 1980a, p. 40). Поэтому он исключал из синтеза математическую популяционную генетику, успешно развивавшуюся в первой трети XX в. Хронологическими рамками создания СТЭ 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 Майром книги. Не случайно уже через два года он существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Mayr, 1982, p. 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 отраслей биологии, 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. С. Райта в США, Э. Баура, К. Людвига, Э. Штреземанна и В. Циммерманна в Германии, Ж. Тесье и П. Л'Эритье во Франции, а также А. Бузатти-Траверсо в Италии. Кроме того, он отметил, что успеху синтеза способствовали участники коллективных монографий «Новая систематика» под редакцией Дж. Хаксли (The New Systematics..., 1940) и «Эволюция организмов» под редакцией Геберера (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 своих отраслей, 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 (Mayr, 1988, 1992, 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 (Mayr, 1988, p. 526, 530).

В августе 1981 г. в Гамбурге состоялась конференция, посвященная развитию дарвинизма в XX веке. В ней участвовало около 30 видных биологов, философов и историков биологии, в том числе один из главных архитекторов СТЭ Б. Ренш. Материалы конференции были изданы под редакцией крупного английского философа науки М. Грин (Grene) (Dimensions..., 1983). Многие авторы считали, что эволюционный синтез далеко не закончен и продолжает идти в различных странах, захватывая все новые дисциплины, темы, подходы, и в соответствии с национальными научными традициями и культурой приобретает специфику в разных странах и отраслях биологии. Специфике эволюционного синтеза в Германии особое внимание уделил палеонтолог В.-Е. Райф (Reif, 1983), который показал, что неверно ограничивать участников синтеза с немецкой стороны только Б. Реншем. По его мнению, к числу архитекторов СТЭ необходимо причислить по крайней мере палеонтолога Г. Геберера и ботаника В. Циммерманна. Первый из них, несмотря на изоляцию немецких биологов во время войны от ученых других стран и господство в немецкой палеонтологии типологических, сальтационистских и ортогенетических концепций (К. Бойрлен, О. Шиндевольф), смог организовать 19 немецких авторов различных специальностей на создание коллективной монографии «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943), содержащей немецкий вариант эволюционного синтеза, соответствующего в целом уровню развития эволюционной теории того времени. Заслуги же В. Циммерманна Райф видел в опровержении идеи наследования приобретенных признаков (Zimmermann, 1938). Многие участники конференции, прежде всего автор модной тогда концепции прерывистого равновесия С. Гоулд, а также сама М. Грин, А. Гофман, К. Ридл с энтузиазмом доказывали, что СТЭ не может решить проблемы макроэволюции и что в ней отсутствуют многие положения, сформулированные в палеобиологии, морфологии, биологии развития, кладистической систематике и т. д. Критикам современного дарвинизма возражали генетик Дж. Майнард-Смит, зоолог Д. Петер, историки науки Р. Буриан и В. Провайн. В целом гамбургская конференция показала, что за несколько лет, прошедших со времени встреч, которые были организованы Э. Майром и В. Провайном в США, ситуация резко изменилась как в самой эволюционной теории, так и в исследованиях путей ее развития.

До конца 1960-х гг. советские биологи и историки науки, как правило, не использовали термин «синтетическая теория эволюции», предпочитая говорить о «современном дарвинизме», «истинном дарвинизме», «подлинном дарвинизме», «неодарвинизме», «современной теории эволюции» и т. д. при характеристике своих эволюционных взглядов (Шмальгаузен, 1966, 1969; Дубинин, 1966; Современные проблемы..., 1967; Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969), подчеркивая при этом их единство с взглядами создателей и сторонников СТЭ. Так, например, в книге «Проблемы дарвинизма» И. И. Шмальгаузен (1969) особо выделял вклад Э. Майра, Дж. Л. Стеббинса, Б. Ренша, Э. Штреземанна, Дж. Хаксли в синтез теории естественного отбора с биогеографией и систематикой (Шмальгаузен, 1969, с. 9), Л. Дайса, Г. Турессона и В. Н. Сукачева — с экологией (там же, с. 10) и Э. Баура, Г. Дж. Мёллера, Ф. Г. Добржанского, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Э. Форда и Г. Мюнцинга — с генетикой (там же, с. 10). Помимо этого, в тщательно отселектированный список рекомендуемой литературы для изучения современного дарвинизма Шмальгаузен включил также труды других создателей и сторонников СТЭ: Н. И. Вавилова, Г. Ф. Гаузе, К. Дарлингтона, Н. П. Дубинина, А. Кэйна, И. Лернера, Д. Лэка, А. А. Парамонова, Б. Ренша, А. Н. Северцова, Дж. Г. Симпсона, Е. Н. Синской, Дж. Л. Стеббинса, А. Л. Тахтаджяна, К. Уоддингтона, Р. Фишера, Г. Геберера, С. С. Четверикова, П. Шеппарда, В. Циммерманна и др. (там же, с. 466–467). Шмальгаузен подчеркивал, «...что т о л ь к о в д а р в и н и з м е э в о л ю ц и о н н а я т е о р и я о с у щ е с т в и л а с и н т е з в с е х б и о л о г и ч е с к и х з н а н и й (разрядка автора. — *Э. К.*). Все другие теории характеризуются ограниченным, односторонним охватом материала, и все они поэтому свободно укладываются в рамки тех или других научных дисциплин (генетики, физиологии развития). Именно в форме дарвинизма эволюционное учение порывает с этими рамками и выходит на самостоятельный путь развития *синтетической* (курсив мой. — *Э. К.*) дисциплины, наиболее широко охватывавшей данные биологических наук» (там же, с. 11).

Одним из первых российских биологов, кто стал использовать термин СТЭ как синоним «современному дарвинизму», или «неодарвинизму», был эволюционный эколог С. С. Шварц (1969, с. 9). В 1971 г. в ключевом докладе на Всесоюзной конференции «Философские проблемы эволюционной теории» К. М. Завадский предложил существенно расширить число путей создания СТЭ, а также стран и ученых, участвовавших в этом процессе. По его мнению, СТЭ создавалось «не 15 с небольшим и не 20 учеными..., а, по крайней мере, вчетверо большим числом ученых», а «среди ведущих соавторов СТЭ следует назвать не двух (как это сделали Добржанский и Безигер), а более десяти советских биологов разных специальностей» (Завадский, 1971, с. 8, 10). К их числу он причислял генетиков Р. Л. Берг, Н. И. Вавилова, С. М. Гершензона, Н. П. Дубинина, Г. Д. Карпеченко, М. М. Камшилова, Г. А. Левитского, Ю. М. Оленова, Н. В. имофеева-Ресовского, С. С. Четверикова, экологов Г. Ф. Гаузе, А. А. Сапегина, С. А. Северцова, В. Н. Сукачева, микросистематиков М. А. Розанову, Е. Н. Синскую, морфологов, эмбриологов, палеонтологов В. Н. Беклемишева, А. А. Парамонова, А. Л. Тахтаджяна, И. И. Шмальгаузена, Г. А. Шмидта. Как видно, уже этот далеко не полный список включал более двадцати фамилий.

Это предложение было положено в концепцию коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы)», в которой наряду с историками науки участвовали биологи, способствовавшие созданию или развитию СТЭ (Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадский, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, Ю. И. Полянский). В целом, соглашаясь с выводами западных коллег, они внесли еще ряд уточнений (Завадский и др., 1983, с. 33). Во-первых, неверно, что в СССР существовал единственный путь к синтезу генетики с дарвинизмом, лежащий через работу Четверикова о математической генетике популяций и ее проверку. Таких путей в 1920–1930-е гг. было значительно больше. Во-вторых, к списку отраслей биологии, использованных в создании СТЭ, следует отнести биогеографию, феногенетику, микросистематику, экологию с биоценологией. В-третьих, должен быть существенно расширен список создателей этого синтеза, в котором не оказалось некоторых ученых из Германии и СССР. А между тем, как справедливо писал М. Адамс (Adams, 1980, p. 222): «В период 1928–1940 гг. эволюционный синтез осуществлялся в Советском Союзе более интенсивно и более всеохватывающе, чем в какой-либо другой стране». В СССР идея синтеза знаний о факторах и закономерностях эволюции буквально витала в воздухе. В-четвертых, кроме уже названных стран, в новом синтезе участвовали также биологи Австрии (К. Лоренц), Японии (К. Сакаи) и Швеции (Г. Турессон) и др.

В 1986 г. Дж. Битти (Beatty, 1986) вновь подчеркнул, что нельзя сводить формирование СТЭ к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На самом деле в синтез было вовлечено большее количество теорий. Это обстоятельство он пытался продемонстрировать на примере анализа различных компонентов теории Добржанского.

К этому времени положение СТЭ в биологическом сообществе существенно изменилось. Нападки на СТЭ создателей концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Элдриджа получали все более широкую поддержку (Колчинский, 2002, с. 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 поиске или даже на придумывании новых форм естественного отбора (Gould, 1983). Его соавтор по программной статье 1977 г. Н. Элдридж занимал 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, p. 207). Аллопатрическая концепция вида предполагала первоначальную адаптивную дивергенцию с образованием новых экологических ниш с последующим генетическим закреплением механизмов репродуктивной изоляции. Между тем, как полагал Элдридж, виды представляют собой изолированный генетический пул уже на начальных стадиях видообразования.

Резко отрицательно оценивали СТЭ юные участники дискуссий. Некоторые из них уверяли, что СТЭ, элиминировав все недарвиновские концепции

эволюции, сыграла негативную роль в развитии эволюционной биологии (Antonovich, 1987). Особенно критически были настроены эмбриологи, указывавшие на то, что в СТЭ 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 Neo-Darwinism, 1984; Evolutionary processes..., 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-е 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 расходились 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) еще раз подчеркнуть, что эволюцию нельзя свести к изменению частот генов в популяции, как это было сделано в математических моделях отбора в 1920-е 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: ненаследование 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).

В целом его подход к истории формирования СТЭ получил признание в Германии и России. 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. Геберера, С. А. Северцова, А. Л. Тахтаджяна, В. Циммерманна, И. И. Шмальгаузена и др. было продемонстрировано, что в синтез было вовлечено большее количество теорий из разных отраслей эволюционной биологии, истолкованных с позиций естественного отбора (см.: Die Entstehung..., 1999, S. 9–18; Русско-немецкие связи..., 1999–2002; Junker, 2004). 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 все новые и новые 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 в середине 1990-х гг. М. Адамс (Adams, 1994), который ранее много сделал для пропаганды вклада советских генетиков и морфологов 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. Смоковитис (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, p. 3). Остается только сожалеть об отходе американских биологов и историков науки от традиционных оценок СТЭ как международного феномена.

Нельзя, конечно, отрицать, что в пределах отдельных национальных сообществ биологов СТЭ создавалась со специфическими чертами, обусловленными традициями научных практик и социально-культурных контекстов разных стран. Существовали и отличия в восприятии и трактовке ее основных постулатов. Но не меньшие, а иногда и большие различия существовали между каноническими архитекторами СТЭ по многим фундаментальным проблемам эволюции (размер элементарного эволюционного явления, соотношения дрейфа гена и отбора, сводимости макроэволюции к микроэволюционным преобразованиям), а тем более в области мировоззрения и эпистемологии, как это было недавно продемонстрировано Р. Делисли при сравнительном анализе трудов Ф. Г. Добржанского, Э. Майра и Б. Ренша (Delisle, 2009). Единодушие архитекторов СТЭ не шло дальше признания отбора главным и необходимым, но далеко не единственным и не достаточным фактором для эволюционных преобразований. Среди ее сторонников были

и остаются разногласия даже в вопросе о пределах объяснительных возможностей (explanatory commitments) селекционизма (Forber, 2010, Stegmann, 2010). И в этом отношении СТЭ выглядит в исторической ретроспективе сегодняшнего дня не столько целостной концепцией, которой придерживались все последователи дарвиновской трактовки отбора, сколько сформировавшимся в 1930–1950-е гг. мощным интеллектуальным движением или общим пространством познавательных практик, гипотез, положений, методов и фактов, из которого каждый участник извлекал механизм эволюции, чтобы использовать его для обоснования различных и даже порою несоизмеримых метафизико-эпистемологических конструкций и парадигм в смысле Т. Куна. При такой трактовке в немалой степени исчезают различия между основными архитекторами СТЭ и ее главными оппонентами.

Синтез эволюционных знаний в недарвиновских концепциях эволюции

Выше уже отмечалось, что в СТЭ концепция естественного отбора фактически стала единым теоретическим стержнем для объяснения всего многообразия эволюционных событий, прежде всего для решения проблемы механизмов микро- и макроэволюции. Однако в конце 1930-х — начале 1950-х гг. не только СТЭ формировалась благодаря широкому синтезу биологических знаний о процессе эволюции. Как было отмечено нами с Я. М. Галлом, некоторые другие эволюционные концепции XX века создавались и развивались также путем синтеза эволюционных идей предшественников и данных различных биологических наук (например, номогенез Л. С. Берга, «историческая биогенетика» Д. Н. Соболева, неокатастрофизм О. Шиндевольфа, «старый дарвинизм» Л. Плате, тейярдизм и др.) (Галл, Колчинский, 1984). Ясно, что синтетический характер той или иной концепции сам по себе не может служить критерием ее правильности, всесторонности и глубины.

В первые десятилетия XX в. в генетике, экологии и микросистематике был установлен ряд фундаментальных фактов: открытие мутационного процесса, экспериментальное получение гибридов, обнаружение генетического и фенотипического полиморфизма вида, различных форм изоляции. Во многих исследованиях были изучены первые шаги видообразования. В области феногенетики, экспериментальной эмбриологии и морфологии проводились исследования онтогенетических основ эволюции. Особенно важными были результаты многочисленных опытов по изучению эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора. Тем самым была создана фактическая основа для будущего широкого синтеза знаний о причинах эволюции. В эти же годы были разработаны теории, имевшие общебиологическое значение. Среди них можно назвать хромосомную теорию наследственности, учение о генетической и экологической структуре популяций, генетическую теорию естественного отбора, концепцию организма как целого в индивидуальном и историческом развитии и др. К началу 1920-х гг. сложилось много эволюционных концепций (дарвинизм, неодарвинизм, ортогенез, различные

формы ламаркизма, мутационизм, гибридогенез, преадаптационизм, неокатастрофизм и др.), которые нельзя было игнорировать при разработке синтетической концепции эволюции.

Сложившиеся объективные предпосылки к синтезу были эффективно использованы в СТЭ. Практически все факты, добытые в науках, занимавшихся органической эволюцией, были включены в канву создаваемого синтеза. Но синтез осуществлялся прежде всего в области знаний о факторах и причинах эволюции, ибо это наиболее полно соответствовало задаче, стоящей перед эволюционной теорией, — изучить каузальные основы эволюционного процесса. Успехи СТЭ обусловливались и тем, что на основе идеи о естественном отборе как главной причине происхождения адаптации, видообразования и эволюционного прогресса было использовано много рационального из недарвиновских концепций эволюции. Если практически во всех недарвиновских синтетических концепциях эволюции сохранялась пропасть в объяснении процессов микро- и макроэволюции, то дарвинизм, постулируя единство механизмов микро- и макроэволюции, казалось, позволял решить проблему причинно-следственных связей в эволюции, доказывая, что основные закономерности надвидовой эволюции (необратимость, направленность, неравномерность ее темпов и т. д.) являются следствиями факторов и причин эволюции, действующих на популяционно-видовом уровне.

Если с рассматриваемых позиций подойти к анализу ряда недарвиновских концепций, авторы которых Д. Н. Соболев, Л. С. Берг, Л. Плате, О. Шиндевольф, Р. Гольдшмидт, П. Тейяр де Шарден претендовали на всеобъемлющий синтез биологических знаний, то становится очевидным, что их построения изначально не могли быть признаны подлинно синтетическими. Их недостатком стало игнорирование многих экспериментально проверенных фактов, что приводило к выпячиванию эволюционной роли одного-двух факторов. В итоге были созданы представления о причинах эволюции, сводящие их к мутациям, макромутациям, онтомутациям или преадаптациям, к гибридизации или дупликации, к онтогенетическим изменениям приспособительного характера, к миграциям или физиологической изоляции. Более того, в некоторые эволюционные концепции наряду с данными о реально существующих факторах эволюции включались представления о мнимых факторах (например, наследование приобретаемых признаков у Д. Н. Соболева и Л. С. Берга).

Ни одна из недарвиновских синтетических концепций эволюции не использовала в полной мере достижения популяционной генетики, микросистематики, биогеоценологии. Предвзятое отношение к теории естественного отбора не позволило их авторам создать теоретический стержень для широких эволюционных обобщений и существенно продвинуться в познании каузальных основ эволюции. В изучении филогенетических закономерностей эволюции с использованием преимущественно данных описательных наук (филогенетическая систематика, палеонтология, эволюционная морфология, эмбриология, биогеография и т. д.) были достигнуты существенные результаты. Достаточно назвать учение о параллелизмах, конвергенции, о полифилии крупных таксонов, неравномерности темпов эволюции, критериев эволюционного прогресса. Однако установленные филогенетические закономерности,

являющиеся результатами эволюции, нередко постулировали в качестве ее факторов и причин. Тем самым следствия эволюции выдавались за ее причины, а в теоретическом отношении недарвиновским концепциям был присущ эклектизм. Методология многих недарвиновских концепций базировалась на представлениях о жесткой детерминации процессов макроэволюции (автономический ортогенез, изначальный психизм, закон инерции и др.) и микроэволюции (подвижное равновесие, прямое формирующее действие среды, отсутствие внутривидовой конкуренции и т. д.).

Однако неверно рассматривать эти недарвиновские концепции как некий тупик в развитии эволюционной теории. Напротив, авторы каждой из них старались найти собственные пути синтеза эволюционных знаний, и хотя их попытки не нашли отклика у современников, они стимулировали многих архитекторов СТЭ к поиску новых эволюционных интерпретаций. Эти вопросы подробно разбираются в соответствующих главах. Поэтому приведем лишь некоторые примеры.

Многие участники эволюционного синтеза в России испытали огромное влияние номогенеза Л. С. Берга (1922) и исторической биогенетики Д. Н. Соболева (1924). Ф. Г. Добржанский, Н. И. Вавилов, Е. И. Лукин не раз отмечали, что в 1920-е гг. они пережили подлинное увлечение номогенезом Л. С. Берга. Как вспоминал Добржанский, в течение некоторого времени он был готов стать последователем Берга, в трудах которого его подкупал не только обширный синтез знаний об эволюции, но и честность, в частности признание нерешенности многих проблем, в том числе причин адаптаций (Dobzhansky, 1980, p. 233, 237). Согласно Бергу, эволюция осуществляется не путем отбора случайно возникающих наследственных изменений, а на основе реализации неких внутренних законов. В начале 1920-х гг. такие взгляды соответствовали автогенетическим трактовкам мутационного процесса, разделяемым и одним из создателей российской генетики Ю. А. Филипченко — учителем Ф. Г. Добржанского (The Evolution..., 1994). Влияние Д. Н. Соболева и Л. С. Берга видно и в установленных Ф. Г. Добржанским параллельных рядах божьих коровок Cyclocoelidae. И хотя в дальнейшем Добржанский не соглашался с ортогенетическими концепциями эволюции, он по-прежнему ценил взгляды Берга на проблемы прогресса (Dobzhansky, 1970, p. 391), усматривая в них сходство с тейярдизмом, который был ему близок как попытка синтеза теории естественного отбора с телеогенезом. По его мнению, именно Тейяру удалось разрешить очевидное противоречие между ненаправленностью, случайностью действия отбора и направленным, «телеономичным» результатом этого действия (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 159, 160). «Номогенез» Л. С. Берга трижды издавался за рубежом, в том числе и по инициативе Ф. Г. Добржанского в 1969 г. Его значение для современной эволюционной теории подробно было проанализировано А. Б. Георгиевским и К. М. Завадским (Завадский, Георгиевский, 1977).

Обосновывая закон гомологических рядов наследственной изменчивости, Н. И. Вавилов (1920) оценил параллельные ряды у ископаемых головоногих гониатитов, установленные Д. Н. Соболевым, как одно из важнейших подтверждений в пользу своей концепции. В 1935 г. он принял соболевское объяснение этих параллелизмов или изоморфизма изменчивости как проявления

«изоморфии живого вещества». Известный орнитолог, зоогеограф и палеонтолог П. П. Сушкин (1915), установивший явления обратимости эволюции в филогении птиц, свои описания особенностей в цевке пингвинов подкреплял наблюдениями Д. Н. Соболева над возвратом признаков в филогении целого ряда верхнедевонских гониатитов. Е. И. Лукин (1972), обратившийся в конце 1960-х гг. к анализу условий возникновения ароморфозов у животных, приурочивал многие из них к фазам интенсивного горообразования, повторяя идеи Д. Н. Соболева, лекции которого он слушал в Харьковском университете и высоко ценил[4].

Весьма благоприятные отзывы концепция Тейяра де Шардена получила не только у Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1968, 1971), но и у Дж. Хаксли (Huxley, 1959) и Ф. Айялы (Ayala, 1968, 1972). Добржанский рассматривал концепцию Тейяра как попытку синтеза эволюционной теории и религиозных представлений. Причем именно в стремлении Тейяра де Шардена выйти за границы науки и включить в эволюционную теорию элементы телеологии Добржанский видел основную ценность его эволюционной концепции. Практически в каждой своей крупной работе Добржанский упоминал Тейяра. Он активно участвовал в организации американской ассоциации Тейяра де Шардена и был ее президентом.

Другой главный архитектор СТЭ Э. Майр не раз отмечал, что его взгляды на видообразование в значительной степени складывались под влиянием работ Р. Гольдшмидта, осуществившего впервые в конце 1920-х гг. синтез микросистематики, генетики, экологии и биогеографии и давшего на примере *Lymantria dispar* реальное описание генетических основ микроэволюции, предложив методы экспериментального ее изучения (Goldschmidt, 1917, 1933). Гольдшмидт по праву может быть причислен к генетикам, готовившим создание СТЭ, так как его труды активно использовали все ее архитекторы. Именно встречи с Гольдшмидтом и его книга «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940) стимулировали Э. Майра на написание классического труда «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942). К тому времени Гольдшмидт практически отказался от прежних взглядов на географическое видообразование, сформулированных им в начале 1920-х гг., и развивал концепцию макроэволюции, постулируя существование «системных мутаций» и «перспективных монстров». Это побудило Майра выступить с критикой Гольдшмидта, хотя к самому автору он всегда относился с симпатией. Многие разделы своей книги Майр писал под воздействием острого желания опровергнуть новоявленного противника географического видообразования (Mayr, 1980d, p. 420–421).

Тем не менее, в этой книге, опубликованной через два года после выхода в свет «гольдшмидтовской ереси», Майр цитировал ее автора 28 раз при обсуждении проблем клинической изменчивости, географических рас, биологии развития, и всегда с глубочайшим почтением. Пять раз ссылался на него И. И. Шмальгаузен в «Факторах эволюции», изданных в 1946 г. Гольдшмидт — один из наиболее цитируемых авторов и в трудах Ф. Г. Добржанского, включая

[4] Об этом Е. И. Лукин не раз говорил мне в личных беседах, в том числе и в интервью во время конференции в сентябре 1990 г.

его последнюю книгу «Генетика эволюционного процесса» (Dobzhansky, 1970). В своих макроэволюционных построениях А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1991) исходил прежде всего из теории архаллаксисов А. Н. Северцова и трудов Гольдшмидта. Более того, по словам Ф. Г. Добржанского, Гольдшмидт дал умный и строгий анализ всех недостатков и слабостей неодарвинистской концепции эволюции (Dobzhansky, 1940). По признанию главного протагониста СТЭ, их число в действительности огромно и поэтому «каждый интересующийся эволюцией должен прочитать книгу Гольдшмидта» (ibid, p. 358). В целом выводы Гольдшмидта были поддержаны К. Вилле (Villee, 1942), давшим прекрасный обзор явлению гомеозиса, который, по мнению Дж. Симпсона (Симпсон, 1948, с. 92), убедительно свидетельствовал «в пользу возможности существования системных мутаций или макроэволюции в смысле Гольдшмидта». И хотя Симпсон был убежден, что в палеонтологии трудно найти факты, подтверждавшие ведущую роль «системных мутаций» в макроэволюции, сам Гольдшмидт полагал, что книга этого архитектора СТЭ свидетельствует скорее в пользу его концепции, чем в пользу постепенной эволюции.

Из сказанного видно, что вся элита биологов-эволюционистов серьезно отнеслась к идеям Гольдшмидта о «системных мутациях», «многообещающих монстрах» и старалась их как-то осмыслить с точки зрения формировавшейся СТЭ, сравнивая с другими концепциями макроэволюции. К концу 1970-х — началу 1980-х гг. возрос интерес к вопросу о системном эффекте макромутаций и их возможном участии в детерминации макроэволюционных событий. Идеи Гольдшмидта были восприняты создателями и приверженцами теории прерывистого равновесия, которые солидаризировались с ними не только по существу, но и по форме. Так, С. Гоулд согласился с тем, что «макроэволюция осуществляется через редкий успех этих обнадеживающих уродов, а не через непрерывные мелкие изменения внутри популяций» (Gould, 1977, p. 30). Для системных мутаций пытались найти и механизмы, посредством которых они могут реализовываться: мутации регуляторных элементов генетической системы, влияющих на экспрессию генов, контролирующих последовательность «включения» и «выключения» структурных генов; гомеозисные мутации регуляторных генов; хромосомные перестройки различного рода; горизонтальный перенос мобильных диспергированных генов и т. д.

Особую роль в становлении СТЭ и формировании современной парадигмы эволюционных исследований сыграл крупнейший немецкий палеонтолог О. Шиндевольф. Хотя разрабатываемая им в 1940–1950-е гг. концепция типогенеза рассматривалась как главная оппозиция СТЭ, она была исключительно важна в становлении синтеза генетики и палеонтологии. Дж. Г. Симпсон неоднократно подчеркивал, что именно книга О. Шиндевольфа «Палеонтология, эволюционная теория и генетика» (Schindewolf, 1936) положила начало этому синтезу, осуществленному самим Симпсоном позже (Simpson, 1984, p. XXIII). Уже в «Темпах и формах эволюции» Симпсон, сравнивая книги Гольдшмидта (1940) и Шиндевольфа (1936), признал последнюю «очень ценной и важной теоретической работой» (Симпсон, 1948, с. 100), хотя в дальнейшем постоянно дискутировал с Шиндевольфом по разным проблемам (Simpson, 1949b, 1953). Симпсон не принял синтез Шиндевольфа и в 1950–1970 гг. нередко вступал

с ним в полемику, но именно Шиндевольф, по неоднократным признаниям самого Симпсона, стимулировал последнего изучать ископаемые остатки так, чтобы выяснить, какие теории, объясняющие их эволюцию, являются верными (Laporte, 2000, p. 126).

В предисловии к последнему прижизненному переизданию «Темпов и форм эволюции» Симпсон подчеркнул, что именно его и Шиндевольфа теории многие в 1960–1960-е гг. считали равноценными в эволюционной палеонтологии, заметив, правда, с удовлетворением, что при посещении Американского музея естественной истории О. Шиндевольф избегал встреч с ним (Simpson, 1984, p. XXIII). Нередко звучали и мнения, что идеи Шиндевольфа были более обоснованными, а его синтез разных отраслей эволюционной биологии — масштабнее. Тем более что в поздних трудах он объединил представления о макромутациях, ортогенезе, автогенезе, естественном отборе и другие элементы разных эволюционных концепций. Разочаровавшись к концу жизни в возможности доказать реальность постулируемых им факторов и закономерностей эволюции, Шиндевольф отказался от многих выдвинутых им положений и понятий и занял позиции, близкие к СТЭ (Schindewolf, 1969). Весь опыт изучения макроэволюции и истории эволюционных идей привел его к убеждению, что наши знания о каузальных основах эволюции, полученные путем экспериментального изучения современных процессов, должны с большой осторожностью экстраполироваться в прошлое.

В эпоху доминирования СТЭ Шиндевольф был одним из немногих крупных биологов середины XX в., кто указывал на незавершенность синтеза, на несводимость макроэволюционных преобразований лишь к суммации изменений на популяционно-видовом уровне, на необходимость поиска факторов, действовавших в прошлом и вызвавших крупные преобразования фаун и флор, на большую роль раннеонтогенетических преобразований в становлении нового типа, на резкую неравномерность темпов эволюции и т. д. Его книги стали подлинной энциклопедией по эволюционной палеонтологии, а актуальность его критики была оценена уже после смерти ученого. Многие из высказанных им идей легли в основу концепции прерывистого равновесия, сторонниками которой в последние десятилетия XX в. были многие выдающиеся палеобиологи (С. Гоулд, Д. Рауп, Дж. Сепкоский, С. Стенли, Н. Элдридж, Д. Яблонский), исследовавшие динамику кризисов в истории биосферы, различные формы гетерохронии как причины макромутаций, причины чередования периодов стазиса и бурного видообразования, отбор видов и т. д. (Sepkosky, 2005; The Paleobiological..., 2009). Как и Шиндевольф, они не видели оснований считать каждое эволюционное событие адаптивным и писали о существенных отличиях эволюции в масштабах геологического времени от микроэволюционных преобразований.

На пути к новому эволюционному синтезу

Время доминирования СТЭ довольно быстро сменил период ее резкой критики, связанной прежде всего с исследованиями эволюции на молекулярном уровне и выяснением механизмов эпигенеза. Важным шагом в понимании

эволюции стала концепция нейтральной эволюции, предложенная в 1960-е гг. М. Кимурой (Кимура, 1975). Он показал, что большинство однонуклеотидных замен в ДНК и соответствующие им изменения первичной структуры белков не имеют адаптивного значения и являются результатом случайного закрепления «нейтральных» мутаций. В филогенетических исследованиях стали активно использовать представления о молекулярных часах, ход которых основан на мутациях, накапливавшихся с постоянной скоростью. Подсчитывая частоты таких нейтральных мутаций, по которым различаются ныне существующие виды, можно было вычислять время их эволюционной дивергенции. Результаты в целом соответствовали общепринятой систематике и отражали эволюционную историю видов. Но возникали противоречия между представлениями об адаптивной эволюции организма и нейтральными изменениями структуры консервативных генов, например, кодирующих рибосомные РНК и белки цитохром, белки теплового шока, гемоглобин.

Этот противоречия были преодолены гипотезой С. Оно (1973) о механизме становления новых генов. Оказалось, что возникновение эволюционных новшеств идет путем первоначальной дупликации отдельных генов, их крупных комплексов, хромосом и даже целых геномов с последующей дивергенцией дуплицированных копий за счет мутаций, происходящих в одной копии, при наличии другой нормально функционирующей копии, которую сохраняет отбор. Дуплицированные же гены служили источником для сборки новых генов путем перекомбинирования их участков. Вскоре были обнаружены многочисленные примеры различных способов дупликации генов в эволюции различных таксонов (неравный кроссинговер, перенос копий какого-либо гена в новую часть генома при помощи мигрирующих генетических элементов или путем обратной транскрипции — репликации ДНК по матрице информационной РНК с последующим включением в геном полученных копий и т. д.). Были обнаружены так называемые псевдогены, представляющие собой результат дупликации с последующей инактивацией их мутациями. Псевдогены, по-видимому, служили источником «запасных частей» для сборки новых генов.

Были открыты формы обмена генетической информацией в мире прокариот (трансдукция, трансформация и т. д.). Установление в начале 1980-х гг. Дж. Мартином и И. Фридовичем горизонтального переноса генетической информации между серебробрюшковыми рыбами и биолюминесцирующими бактериями стимулировало дискуссию о возможности эволюции путем горизонтального обмена генов и в эволюции эукариот. Начался поиск механизмов, обеспечивающих стабильность видов в условиях проникновения в их генофонд перемещающихся генетических элементов других видов (внутрихромосомных транспозонов и им подобных элементов ДНК, внехромосомных пластид, способных интегрировать в геном хозяина вирусы и т. д.). Громадные перспективы для выяснения филогенетических отношений открылись с изучением нуклеотидного состава целых геномов, начавшимся в 1980–1990-е гг. В ходе синтеза теории естественного отбора, молекулярной генетики, геномики и биоинформатики было доказано, что материалом для эволюции могут служить такие случайные наследственные вариации, как крупные перестройки генома, частичные или полные дупликации, потери генов, инвазии мобильных

генов, горизонтальные переносы генов и геномов, ведущие к симбиогенезу. Механизмом формирования генома служит нормализирующий отбор последовательностей полинуклеотидов, предшествующий дарвиновскому классическому отбору по фенотипу. Он отметает вредные и сохраняет нейтральные мутации, способные стать основой формирования крупных инноваций, подобно гену FOXP2, ответственному за вербальные способности, с мутацией которого сейчас связывают становление речи, а значит, и сознания у предков человека.

На основе сходного набора генов в ходе эволюции возникало удивительное разнообразие форм и функций, что подтвердило положение о решающей эволюционной роли малых мутаций в регуляторных областях генов. Модифицируя уровень транскрипции генов, время и место их включения и выключения, такие мутации, опосредованные естественным отбором, суммируются в поколениях и постепенно приводят к инновациям, лежащим в основе различий крупных таксонов. Это убедительно показали сравнительные исследования последовательностей аминокислот в белках и полинуклеотидов в генах шимпанзе и человека. Из их общих белков 80 % по меньшей мере отличаются хотя бы одной аминокислотой. Это означает отличия в последовательности нуклеотидов у 20 000 генов из 25 000, установленных у человека. У человека есть 1400 генов, которых нет у шимпанзе. Существуют различия и по числу копий одного и того же гена, времени и месту их экспрессии в онтогенезе. В результате были установлены гены, связанные с иммунитетом, формированием гамет и нервов, чувственным восприятием, передачей информации и т. д.

К настоящему времени расшифрованы геномы сотен видов, включая человека. Полученные данные, уточнившие генеалогические отношения в макро- и микротаксономии, потребовали существенной перестройки схем взаимоотношений между типами и царствами. Интенсивно исследуется проблема происхождения архитектуры генома (Lynch, 2007). Были построены различного рода «рибосомальные» и «белковые древа». Стали доступны анализу и геномы ископаемых видов, включая ближайшего родственника *H. sapiens* — европейского неандертальца, что позволило сравнивать его геном с геномом человека. Возросла точность датировок ископаемых остатков и точек расхождения филогенетических линий. На базе анализа митохондриальной ДНК и ДНК Y-хромосомы определены время и место появления современного человека (примерно 165–195 тыс. лет тому назад в Восточной Африке) и начало его экспансии с Ближнего Востока (примерно 70–80 тыс. лет тому назад). При этом молекулярные данные согласуются с антропологическими находками. Так было с недавней находкой вероятного предка шимпанзе и человека *Sahelanthropus tchadensis*, жившего примерно 6,5 млн лет тому назад, как и предсказывали молекулярные данные. Число ископаемых видов гоминин сегодня превысило 20; многие из них вымерли в результате жесткой конкуренции с более прогрессивными формами примитивного человека.

Геномика показала, что повышение сложности и размера генома у многоклеточных эукариот есть не столько результат увеличения их адаптивности, сколько последствие неэффективности отбора в малочисленных популяциях. В пределах крупных групп организмов невозможно выявить тенденцию к повышению уровня организации. С точки зрения геномики и биоинформации

человек не венец творения и не вершина филогенетического древа, а одна из ветвей в эволюции млекопитающих. В пределах царства прокариот бесполезно строить филогенетические схемы, учитывая огромные отличия геномов у клонов даже одного вида, например *Escherichia coli*. У возбудителя проказы *Mycobacterium leprae* геном содержит в 2,5 раза меньше белок-кодирующих генов по сравнению с его сородичем, возбудителем туберкулеза *M. tuberculosis*. Аналогичная картина наблюдается в родах других патогенных бактерий. Для описания эволюции прокариот лучше подходит сеть или лес с переплетенными ветвями, а филогенетические древа отныне используются только для графического изображения отдельных генов и родственных групп организмов. Тем самым окончательно опровергнуты ортогенетические концепции эволюции.

Очевиднее стала необходимость создавать частные теории эволюции, учитывающие особенности действия общих причин эволюции в отдельных крупных таксонах, о чем мы с К. М. Завадским писали более 30 лет назад (Завадский, Колчинский, 1977). Прежде всего это относится к разработке теории эволюции микробов, где молекулярно-генетические и биохимические исследования последних десятилетий вскрыли механизмы эволюции, которые невозможно было даже предположить в период создания СТЭ (Margulis, 1993; Margulis et al., 2002, 2005, 2006, 2007). Сравнительная геномика доказала, что все современные организмы происходят из небольшого числа анцестральных форм и даже, возможно, от одного протоорганизма. Установлено, что жизнь на Земле возникла 3,8 млрд лет тому назад и более двух миллиардов лет существуют эукариоты.

Палеонтологические находки в Китае, Пакистане и по всему миру исчисляются сотнями, заполняя с огромной скоростью пробелы в палеонтологической летописи, особенно среди основных классов, отрядов и семейств позвоночных животных. Подробно изучены пути становления амфибий, рептилий, млекопитающих и птиц, демонстрирующие асинхронное формирование признаков ароморфной организации, что обеспечивало выигрыш в борьбе близкородственных форм. Рухнул один из главных аргументов против теории Ч. Дарвина — якобы внезапное появление основных типов животных на границе фанерозоя и отсутствие переходных форм между ними. Открытие вендской фауны и тщательное изучение раннего кембрия выявили предков основных типов беспозвоночных животных.

Селективные интерпретации стали доминировать в гипотезах об эволюции надвидовых уровней организации жизни. Предлагаются гипотезы о недарвиновских формах отбора (отбор видов, консорций, биоценозов и т. д.). Интересные попытки с позиций теории естественного отбора связать эволюцию всех уровней организации живого, включая биосферу, были предложены еще в 1970–1980-е гг. в трудах С. С. Шварца, М. М. Камшилова и А. М. Уголева.

Таким образом, достижения биологии двух последних десятилетий, особенно в области молекулярной биологии, палеонтологии и антропологии, коренным образом изменили ситуацию. В области эволюционной теории идет новый синтез, связанный, прежде всего, с объединением молекулярной генетики, геномики, биоинформатики, биологии развития, палебиологии, антропологии, термодинамики и теории естественного отбора (Depew, Weber, 1995). Сейчас невозможно назвать архитекторов грядущего синтеза, создаваемого трудами огромного «не-

видимого колледжа» ученых разных стран и разных специальностей. Лишь в последние пять лет появились первые обобщающие статьи и книги. Контуры современного синтеза очерчены в ряде публикаций (Margulis, 1993; Kuchera, 2001; Gould, 2002; Margulis, Sagan, 2002; Sapp, 2003; Langanke, 2003; Vincent, Brown, 2005; Татаринов, 2007; Колчинский, 2009, 2010; Малахов, 2009; Чарльз Дарвин..., 2010; Lynch, 2007; Barton et al., 2007; Coyne, 2009; Evolution, 2009; Evolution: Molecular Landscape, 2009; Experimental Evolution Concepts..., 2009; Margulis, Chapman, 2010; и др.). Однако написание уже его истории — дело будущего.

Конкретизация задачи

Учитывая все вышесказанное, к важным работам, положившим начало формированию современного дарвинизма, следует отнести не только книги Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937), Дж. Хаксли «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1942), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Simpson, 1944), Б. Ренша «Новые проблемы эволюционного учения» (Rensch, 1947), Дж. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (Stebbins; 1950), но и серию широких обобщающих трудов И. И. Шмальгаузена: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Факторы эволюции» (1946). Биографии этих авторов составляют ядро предпринятого нами исследования. Большой вклад в становление СТЭ в рамках немецкоязычного пространства сыграли труд Н. В. Тимофеева-Ресовского «Мутационные исследования в учении о наследственности» (1937) и особенно три издания коллективной монографии «Эволюция организмов», подготовленной по инициативе и под редакцией Г. Геберера (Die Evolution..., 1943).

Вместе с тем мы считаем необходимым уделить особое внимание авторам, чьи труды или готовили грядущий синтез (А. С. Фаминцын, А. Н. Северцов, Н. И. Вавилов, С. Райт), или внесли вклад в синтез теории естественного отбора с той или иной отраслью биологии и в ее развитие (Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадский, Е. И. Лукин, С. А. Северцов). Конечно, их число слишком велико, и мы старались выбрать наиболее характерные фигуры, чьи заслуги перед СТЭ недостаточно оценены, хотя и были важны для развития СТЭ в немецкоязычном, русскоязычном или франкоязычном пространствах. Это труды А. Н. Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1931), Н. И. Вавилова «Центры происхождения культурных растений» (1925) и «Линнеевский вид как система» (1931), Г. Ф. Гаузе «Борьба за существование» (1934) и «Экология и происхождение видов» (1941), Е. И. Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940); А. С. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941), К. М. Завадского «Учение о виде» (1961) и «Вид и видообразование» (1968), а также серия статей Ж. Тессье.

Кроме того, будет дан анализ работ некоторых архитекторов недарвиновских синтетических концепций эволюции (это Л. С. Берг, Д. Н. Соболев, О. Шиндефольф, А. Ремане, Р. Гольдшмидт, П. Тейяр де Шарден). Все эти концепции

воздействовали на развитие эволюционной теории, часть из них была стимулом для формирования дарвинистских вариантов синтеза, а сделанные в их рамках обобщения и богатый фактический материал стали основой для интенсивного поиска их селекционистских интерпретаций. В связи с этим предлагаемая книга посвящена создателям эволюционного синтеза или, точнее, выдающимся биологам и палеонтологам XX в., которые уловили требования времени, названного недавно Д. Кэйном «синтетическим периодом в эволюционных исследованиях» (Cain, 2009), и которые старались ответить на его вызовы.

Литература

Белозерский А. Н., Медников Б. М. Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М. : Знание, 1972. 48 с.

Берг Л. С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг. : Госиздат, 1922. 306 с.

Бухарин Н. И. Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм (К 50-летию со дня смерти Дарвина) / ред. П. И. Валескалн и Б. П. Токин. М. : Партиздат, 1932. С. 34–61.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов : Губполиграфотдел, 1920. 16 с.

Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции. М., 1935. Т. 1. С. 17–74.

Галл Я. М., Колчинский Э. И. Синтетические концепции эволюции и проблемы макроэволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту : АН ЭССР, 1980. С. 12–17.

Галл Я. М., Колчинский Э. И. Исследования по эволюционной теории в СССР // Вопр. ист. естествозн. и техн. 1984. № 1. С. 14–24.

Галл Я. М., Конашев М. Б. Джулиан Хаксли в советской Академии наук // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Вып. XV. СПб. : Политех, 1999. С. 40–41.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 743 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.

Завадский К. М. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму). Ч. II. М. : Наука, Гл. ред. вост. лит., 1971. С. 4–30.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. С. 7–42.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т. Главные этапы развития эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.). Л. : Наука, 1983. 613 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 398 с.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-е — начале 30-х гг.). СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 273 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Биология Германии и России–СССР в условиях социально-политических кризисов первой половины XX века. СПб. : Нестор-История, 2007. 637 с.

Колчинский Э. И. Эволюция эволюционных взглядов // Эксперт. 2009. № 29 (667). С. 80–85.

Колчинский Э. И. Юбилеи Чарльза Дарвина и эволюции дарвинизма (1909–2009) // Чарльз Дарвин и современная биология / отв. ред. Э. И. Колчинский ; ред.-сост. А. А. Федотова. СПб. : Нестор-История, 2010. С. 542–560.

Лукин Е. И. Проблема типов животного мира и теория ароморфозов // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1972. С. 124–143.

Малахов В. В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–54.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. : Мир, 1973. 227 с.

Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 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.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Киев : Имп. Ун-т св. Владимира, 1912. VI + 300 с.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М. : Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь : Госиздат Украины, 1924. 203 с.

Современные проблемы эволюционной теории / ред. В. И. Полянский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1967. 489 с.

Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции // Новые идеи в биологии. Пг., 1915. Вып. 8. С. 1–39.

Татаринов Л.П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 407 с.

Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организма // Зап. Имп. Акад. наук. 1907. Сер. 8. Т. 20. № 3. С. 1–14.

Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э. И. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // Вопр. ист. естествозн. и техн. 2000. № 1. С. 69–95.

Чарльз Дарвин и современная биология / отв. ред. Э. И. Колчинский ; ред.-сост. А. А. Федотова. СПб. : Нестор-История, 2010. 820 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных // Труды Института экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып. 65. Свердловск, 1969. 199 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. 138 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М. : Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Шмальгаузен И.И. Проблема приспособления у Дарвина и у антидарвинистов // Философские проблемы современной биологии. Л. : Наука, 1966. С. 14–18.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л. : Наука, 1969. 493 с.

Absolute Ernst Haeckel / Hrsg. U. Hossfeld. Freiburg : Orange-Press, 2010. 107 S.

Adams M. B. Severtsov and Schmalhausen: Russian Morphology and the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge (Mass); London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 193–225.

Adams M. B. Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America // The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1994. P. 3–28.

Agassiz L. Prof. L. Agassiz on the origin of species // Amer. J. Science and Art. 1860. Vol. 30. P. 142–154.

Antonovich J. The evolutionary synthesis: which bottle for which wine? // Amer. Nat. 1987. Vol. 129. P. 321–331.

Ayala F. J. A note on evolution and religion in light of Teilhard's "Divine milieu" // Zygon. 1968. Vol. 5. P. 426–431.

Ayala F. J. The evolutionary thought of Teilhard de Chardin // Biology, history, and natural philosophy / eds. A. D. Breck, W. Yourgrau. New York : Plenum, 1972. P. 207–216.

Ayala F. Introduction. Ernst Mayr and the theory of evolution // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. № 21. P. 3–12.

Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. Evolution. New York : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.

Bauer H. Rezension zu Dobzhansky's «Genetics and the Origin of Species» // Die Naturwissenschaften. 1938. Bd. 26. S. 367–368.

Bauer H. Rezension zu Dobzhansky's «Genetics...» (Die Fassung «Die genetischen Grundlagen der Artbildung») // Die Naturwissenschaften. 1940. Bd. 28. S. 208–209.

Beatty J. The Synthesis and the Synthetic Theory // Integrating Scientific Disciplines / ed. W. Bechtel. Dordrecht: Martinus Nijhoff, 1986. P. 125–135.

Beatty J. The proximate-ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 333–356.

Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm / eds. M. W. Ho, P. T. Saunders. London ; Orlando : Academic press, 1984. XIV + 376 p.

Boesiger E., Dobzhansky Th. Essais sur l'évolution. Paris : Masson & Cie, 1968. X + 182 p.

Bowler P. The Non-Darwinian Revolution. Baltimore : Johns Hopkins Univ. Press, 1988. X + 238 p.

Browne J. Darwin in Caricature: A Study in the Popularization and Dissemination of Evolution // Proc. of the Amer. Philos. Soc. 2001. № 4. P. 494–509.

Bucharin N. I. Darwinismus und Marxismus // Darwinismus und / als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie / Hrsg. U. Hossfeld, R. Brömer. 2001. Bd. 6. S. 127–156.

Cain J. Rethinking the Synthesis Period in Evolutionary Studies// J. Hist. Biol. 2009. Vol. 42. № 4. P. 621–648.

Coyne J. A. Why Evolution is true? Oxford : Oxford Univ. Press, 2009. 309 p.

Darwinismus und / als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie / Hrsg. U. Hossfeld, R. Brömer. 2001. Bd. 6. 387 S.

Delisle R. C. The uncertain foundation of neo-Darwinism: metaphysical and epistemological pluralism in the evolutionary synthesis // Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 2009. Vol. 40. P. 119–132.

Depew D., Weber B. Darwinism Evolving: System Dynamics and the Genealogy of Natural Selection. Cambridge (Mass.); London : Bradword Book, 1995. 588 p.

Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution. Vol. 1–3 / éd. P. Tort. Paris : PUF, 1996. 4862 p.

Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M.Engels (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 2). Berlin: Verlag für Wiss. und Bildung, 1999. 380 S.

Die Evolution der Organismen, Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. H. Heberer. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1943. 774 S.

Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2., erw. Aufl., 2 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1959. XVI + 1326 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 3. Völlig neu bearb. und erw. Aufl., 3 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1967–1974.

Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert / Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt-am-Main: Suhrkampf, 1995. 448 S.

Dimensions of Darwinism. Themes and Counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory / ed. M. Grene. Cambridge et al. : Cambridge Univ. Press, 1983. 334 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 321 p.

Dobzhansky Th. Catastrophism versus Evolutionism // Science. 1940. Vol. 97. P. 356–358.

Dobzhansky Th. Foreword // Schmalhausen I. I. Factors of evolution: The theory of stabilizing selection. Philadelphia; Toronto : Blakiston Co, 1949. P. IX–XIV.

Dobzhansky Th. Pierre Teilhard de Chardin as a scientist // Teilhard de Chardin P. Letters to two friends, 1926–1952. New York : New American Library, 1968. P. 219–227.

Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York ; London: Columbia University Press, 1970. XIII + 505 p.

Dobzhansky Th. Theilhard de Chardin and the orientation of evolution // Process theology / ed. E. F Cousions. New York : Newman Press, 1971. P. 229–248.

Dobzhansky Th. The Birth of the Genetic Theory of Evolution in the Soviet Union in the 1920s // The Evolutionary Synthesis. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 229–242.

Eldredge N. Macroevolutionary Dynamics. Species, Niches and Adaptive Peaks. New York; St. Louis; San Francisco : McGraw-Hill Publishing Company, 1989. 228 p.

Evolution: Molecular Landscape. 74th Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. May 27 — June 1, 2009. New York : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2009. 264 p.

Evolution. The First Four Billion Years / eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London : The Belknap Press, 2009. 979 p.

Evolutionary processes and metaphors / eds. M.W. Ho, S. W. Fox. New York : Wiley, 1988. IX + 333 p.

Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hossfeld, N. Rupke. Berlin : Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologen. 2000. Bd. 4. 425 S.

Experimental Evolution. Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments / ed. Th. Garland, Jr. Rose. Berkeley ; Los-Angeles ; London : Univ. of California Press, 2009. 730 p.

Fisher R. A. The Genetical Theorie of Natural Selection. Oxford : Claredon Press, 1930. 273 p.

Forber P. Confirmation and explaining how possible // Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 2010. Vol. 41. № 1. P. 32–40.

Genetics, Paleontology and Evolution / eds. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.

Goldschmidt R. A preliminary report on some genetics experiments concerning evolution // Amer. Natur. 1917. Vol. 52. P. 28–50.

Goldschmidt R. Some aspects of evolution // Science. 1933. Vol. 78. P. 539–547.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1940. (2nd ed. 1982). 436 p.

Gould S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge (Mass.) ; London : Univ. Press, 1977. XV + 501 p.

Gould S. The hardening of the modern synthesis // Dimension of Darwinism: themes and counterthemes in twentieth century evolutionary theory. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1983. P. 71–93.

Gould S. The structure of evolutionary theory. Harvard : Harvard Univ. Press, 2002. 1443 p.

Gregorio M. From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht, 2005. 636 p.

Haffer J. (with contribution by E. Mayr). "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, 1997. 980 S.

Haffer J. 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 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin : Verlag für Wiss. und Bildung, 1999. S. 121–150.

Haffer J. Ornithology, Evolution, and Philosophy: the Life and Science of Ernst Mayr 1904–2005. Berlin et al.: Springer; 2007. IX + 464 p.

Haldane J. B. S. The Cause of Evolution. London ; New York : Longmans, Green & Co, 1932. VII + 234 p.

Hartmann M. Geleitwort // Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung / Übers. von Lerche. Jena : G. Fischer, 1939. S. III–IV.

Heberer G. Stammesgeschichte und Rassengeschichte des Menschen // Jahreskurse f. ärztliche Fortbildung. 1939. Bd. 30. S. 41–56.

Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. von G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart : G. Fischer, 1960. 458 S.

Huxley J. Introduction // Pierre Teilhard de Chardin. The Phenomenon of Man. London : Collins, 1959. P. 11–28.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen and Unwin, 1963. (1st ed. 1942). 652 p.

Junker Th. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924-bis 1950. Marburg : Basilisken-Presse, 2004. 635 S.

Kuchera U. Evolutionsbiologie. Eine allgemeine Einführung. Berlin : Parey Buchverlag, 2001. 275 S.

Langanke M. Wege der Evolutionsgeschichtsschreibung. Wissenschaftstheoretischen Untersuchungen zu den Methoden der phylogenischen Systematik und der Konstruktionsmorphologie. Berlin : VWB, 2003. 224 S.

Laporte L. E. George Gaylord Simpson. Paleontologist and evolutionist. New York : Columbia Univ. Press, 2000. XIV + 332 p.

Lynch M. The Origins of Genome Architecture. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates, 2007. 494 p.

Margulis L. Origins of species: acquired genomes and individuality // Biosystems. 1993. Vol. 31. № 2–3. P. 121–125.

Margulis L., Dolan M., Whiteside J. «Imperfections and oddities» in the origin of the nucleus // Paleobiology. 2005. Vol. 31. Suppl. 2. (Special issue in memory of Stephen J. Gould: Macroevolution: Diversity and Disparity) / eds. E. S. Vrba, N. Eldredge. P. 175–191.

Margulis L., Chapman M. J., Guerrero R., Hall J. L. The Last Eukaryotic Common Ancestor (LECA): Acquisition of cytoskeletal motility from aerotolerant spirochetes in the Proterozoic eon // Proc. of the Natl. Acad. of Sci. of USA. 2006. Vol. 103. P. 13080–13085.

Margulis L., Chapman M. J. Kingdoms and Domains. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. San Diego ; London : Elsevier, 2010. 659 p.

Margulis L., Sagan D. Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species. New York : Basic Books, 2002. XVI + 240 p.

Margulis L., Sagan D. Dazzle Gradually: Reflections on the Nature of Nature. Chelsea: Chelsea Green Publishing, 2007. 392 p.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Prologue. Some Thoughts on the History // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980a. P. 1–48.

Mayr E. Systematics // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980b. P. 123–136.

Mayr E. Introduction // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980c. P. 279–284.

Mayr E. How I became Darwinian // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980d. P. 413–423.

Mayr E. Curt Stern // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980e. P. 424–430.

Mayr E. G. G. Simpson // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980f. P. 453–463.

Mayr E. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, Inheritance. Cambridge (Mass.) : Belknap Press, 1982. IX + 974 p.

Mayr E. Towards a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist. Cambridge (Mass.); London : Harvard Univ. Press, 1988. VII + 564 p.

Mayr E. Controversies in retrospect // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. Vol. 8 / eds. D. Futuyma, J. Antonovich. London : Oxford Univ. Press, 1992. P. 1–34.

Mayr E. What was the evolutionary synthesis // Trends in Ecology and Evolution. 1993. № 8. P. 31–34.

Mayr E. Response to Walter Bock // Biol. Phil. 1994a. Vol. 9. № 3. P. 329–331.

Mayr E. Response to John Beatty // Biol. Phil. 1994b. Vol. 9. № 3. P. 357–358.

Mayr E. Response to Richard Burkhard // Biol. Phil. 1994c. Vol. 9. № 3. P. 373–374.

Peters G. Der Beitrag der sowjetischen Wissenschaft zum Ausbau der modernen Evolutionstheorie // Urania-Heft. Sektion Biologie. 1985. S. 2–13.

Provine W. Epilogue // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 399–411.

Provine W. Progress in evolution and meaning of life // Evolutionary Progress. Chicago : Chicago Univ. Press. 1988. P. 53–70.

Provine W. Progress in evolution and meaning in life // Julian Huxley. Biologist and statesman of science. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 165–180.

Reif W.-E. Evoluionary theory in German paleontology // Dimensions of Darwinism. Themes and Couterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory / ed. M. Grene. Cambridge; Paris: Univ Press & Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, 1983. P. 173–203.

Reif W.-E. The search for a macroevolutionary theory in German paleontology // J. Hist. Biol. 1986. Vol. 19. № 1. P. 79–130.

Reif W.-E. Afterwords // Schindewolf O. H. N. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics. Chicago ; London : The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII. P. 435–454.

Reif W.-E. Deutschsprachige Paläontologie im Spannungsfeld zwischen Macroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920–1950) // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beitrage zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deuschland 1930–1950 / Hrsg.

T. Junker, E.-M. Engels (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2). Berlin: VWB, 1999. S. 151–188.

Reif W.-E. Deutschsprachige Evolution-Diskussion im Darwin-Jahr 1959 // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hossfeld, N. Rupke // Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. 2000. Bd. 4. S. 361–395.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1947. 436 S. (erweiterte Aufl., 1972).

Sapp J. Genesis: The Evolution of Biology. New York ; Oxford : Oxford Univ. Press, 2003. 364 p.

Sapp J. The structure of microbial evolutionary theory // Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 2007. Vol. 38. H. 4. P. 119–132.

Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie // Abhandl. der preuss. geol. Landesanst., n. F. 115. 1929. 102 S.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwicklunglehre und Genetik: Kritik und Synthese. Berlin : G. Börnträger. 1936. 108 S.

Schindewolf O.H. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1950. 505 S.

Schindewolf O. H. Über den «Typus» in morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz ; Wiesbaden : F. Steiner, 1969. 77 S.

Sepkoski D. Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the «Quantitative Revolution» in American Paleobiology // J. Hist. Biol. 2005. Vol. 38. № 2. P. 209–237.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G. G. Review of: Schmalhausen I. I. Factors of evolution. The Theory of Stabilizing Selection. Philadelphia; Toronto: Blakiston Co, 1949 // J. Heredity. 1949a. Vol. 40. № 12. P. 322–324.

Simpson G. G. The Meaning of Evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1949b. 364 p.

Simpson G. G. The Major Features of Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Simpson G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky. New York, 1970. P. 44–90.

Simpson G. G. Introduction : Forty years later // Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia Univ. Press, 1984. P. XIII–XXVI.

Smocovitis V. Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton ; New Jersey : Princeton Univ. Press, 1996. 230 p.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. New York : Columbia Univ. Press, 1950. XIX + 643 p.

Stegmann U. E. What can natural selection explain? // Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 2010. Vol. 41. H. 1. P. 61–66.

Stresemann E. Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart. Berlin : F. W. Peters, 1951. 431 S.

Takhtajan A. Evolutionary Trends in Flowering Plants. New York : Columbia Univ. Press, 1991. 241 p.

The Comparative Reception of Darwinism / ed. T. Glick. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1988. 534 p.

The Darwinian Heritage / ed. D. Kohn. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. 1152 p.

The Evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. M.B. Adams. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1994. 249 p.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p.; 2nd ed., 1998. XVII + 487 p.

The New Systematics / ed. J. Huxley. London ; Oxford : Claredon Press, 1940. 584 p.

The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski, M. Ruse. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2009. 584 p.

The Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 1–2 / ed. E.-M. Engels, T.V. Glick. New York ; London : Continuum, 2009. 659 p.

Todes D. Darwin without Malthus. The 'Struggle for Existence' and Russian Evolutionary Thought, 1819–1917. New York ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1989. 221 p.

Villee C. The phenomenon of homoeosis // Amer. Natur. 1942. Vol. 76. P. 494–506.

Vincent T., Brown J. Evolutionary Game Theory. Narural Selection and Darwinian Dynamics. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2005. 382 p.

Vucinich A. Darwin in Russian Thought. Berkeley: Univ. Of California Press, 1988. X + 468p.

Wright S. Evolution of mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. № 1. P. 97–159.

Zimmermann W. Vererbung «erworbener Eigenschaften» und Auslese. Jena : Fischer, 1938. XII + 346 S.

Часть I
ПРЕДТЕЧИ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Глава 1
А. С. ФАМИНЦЫН И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

К. В. Манойленко

Эта работа посвящена памятной дате — 100-летию со дня рождения известного ботаника, биолога-эволюциониста Кирилла Михайловича Завадского (1910–1977).

К. М. Завадский вошел в науку не только блестящими работами в области проблем вида и видообразования, движущих сил эволюции, прогресса, форм организации живого, но и раскрытием значения физиологии растений для эволюционной теории (1935, 1974). В публикации 1971 г., обращенной к вопросам синтетической теории эволюции, К. М. Завадский с определенностью говорит об участии в ее формировании и развитии ученых разных специальностей из многих стран мира.

Проанализировав особенности синтетической теории эволюции, определив ее ключевые задачи, Завадский заострил внимание на путях ее становления. «Эта теория, — считал он, — создается в течение последних десятилетий путем объединения данных многих отраслей биологии на базе дарвинизма, так как стержневой, цементирующей ее концепцией является учение о развитии на основе естественного отбора (селектогенез)» (1971а, с. 6).

Обоснование этого утверждения К. М. Завадского дают материалы о научной и организационной деятельности академика А. С. Фаминцына (1835–1918).

Ботаник-физиолог Фаминцын одним из первых не только в России, но и в мире вступил на путь соединения науки о функциональной активности растительных организмов с задачами эволюционной теории. Он обнаружил новые подходы к осмыслению и развитию эволюционного учения Ч. Дарвина, его идей в области ботаники. Изучая процесс фотосинтеза и его аппарат, функцию дыхания и особенно регуляторную систему растения, Фаминцын использовал идеи и методы Дарвина при проведении эксперимента и анализа его результатов. Фаминцын стремился к раскрытию адаптивного значения функциональной системы растения, ее отдельных звеньев, к выяснению степени совершенствования и распространенности той или иной функции в эволюционном ряду растений. Многолетние исследования Фаминцына по изучению симбиоза, обоснованию его роли в эволюции были направлены на углубление эволюционной теории Дарвина, в частности вопроса о прогрессивном развитии организмов.

Фаминцын проложил путь к синтезу физиологии растений с эволюционной теорией. Сочетая историко-научные и биографические методы исследования, постараемся определить истоки научных разработок А. С. Фаминцына и способы их исполнения, а также механизмы вхождения полученных им результатов в биологическую науку и прежде всего в ее ядро — эволюционную теорию. Его многообразная экспериментальная деятельность, ее побудительные мотивы, итоги демонстрируют, что их основа была всегда соединена с эволюционной идеей.

Время накопления знаний

Андрей Сергеевич Фаминцын родился 17 (29) июня 1835 г. близ Москвы, в Сокольниках. Он принадлежал к дворянскому роду, представители которого своими корнями были связаны с Шотландией, Польшей. Но более всего их жизнь и деятельность проходила в России, где они и были «жалованы» вотчинами, «знатными чинами»[1]. Отец ученого — Сергей Андреевич Фаминцын (1803–1879) прошел военную службу, участвовал в Турецкой и Польской кампаниях. Мать — Вильгельмина Федоровна Фаминцына (1812–1853), урожденная баронесса Местмахер.

Андрей Сергеевич Фаминцын получил хорошее домашнее воспитание, которое включало обучение иностранным языкам (немецкий, французский). Его детские годы прошли в имении отца в Калужской губернии, где и состоялось знакомство с природой, миром растений. В двенадцатилетнем возрасте Андрей Фаминцын вместе с родителями, братьями и сестрами переехал в Санкт-Петербург. Его природные дарования получили развитие в 3-й гимназии, которая пользовалась популярностью в городе благодаря сильному составу ее преподавателей, организационным качествам директора. Она имела свои традиции, заложенные еще при ее основании инспектором — видным педагогом Ф. И. Миддендорфом (1776–1856), сторонником соединения теоретического знания с практическими навыками. В разные годы, до и после Фаминцына, в этой гимназии учились С. С. Куторга, К. Ф. Кесслер, писатель Д. С. Мережковский, В. Д. Набоков, отец известного писателя В. В. Набокова, и др. А. С. Фаминцын закончил гимназию с серебряной медалью в 1853 г.[2]

Дальнейшее образование его проходило в Петербургском университете на физико-математическом отделении (разряд естественных наук). На формирование его естественнонаучных интересов значительное влияние оказали университетские профессора того времени: химик А. А. Воскресенский, специалист в области земледелия и лесоводства С. М. Усов, зоолог С. С. Куторга. Кафедру ботаники в университете, после кончины И. И. Шиховского, со второй половины 1855 г. возглавлял Л. С. Ценковский (1822–1887). Широкую известность получили его исследования в области протистологии, ботаники, микробиологии. Э. Геккель (1834–1919) и Ю. Сакс (1832–1897) высоко оце-

[1] Герб рода Фаминцыных // Общий гербовник дворянских родов Российской империи. СПб., 1798. Ч. 2. № 129.

[2] Более полные сведения: *Аничков Н.* Историческая записка Пятидесятилетия Третьей Санкт-Петербургской гимназии. СПб., 1873. 153 с.

нили деятельность своего современника. Сакс называл его основателем научной бактериологии. Еще до выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) Ценковский доказывал отсутствие принципиальных различий между растительными и животными организмами[3]. Именно под его влиянием студент Фаминцын решил специализироваться по ботанике. На втором курсе университета он выполнил анатомическую работу «Естественная история хвойных С.-Петербургской флоры». В сравнительном плане Фаминцын изучал особенности развития верхушечных и пазушных почек у ряда хвойных (сосна, ель, можжевельник). При этом им учитывалась среда обитания растений. За эту работу в 1855 г. начинающий исследователь был награжден университетом золотой медалью.

В русле эволюционных идей учителя выполнял Фаминцын и свою дипломную работу — «Организмы на границе животного и растительного царства». Работа была опубликована в 1860 г. в сборнике, издаваемом студентами Петербургского университета. Автор исследования ставил и обсуждал вопрос о единстве органического мира. Обосновать это положение, подтвердить его фактами Фаминцын стремился все последующие годы своей деятельности.

Формированию личности Фаминцына, его характера, интеллекта во многом способствовала дружба с М. С. Ворониным (1838–1903), выдающимся ученым, микологом и фитопатологом. Их дружба зародилась в студенческие годы, в 1854 г., и продолжалась до преждевременной кончины последнего. Фаминцыну импонировали человеческие качества Воронина — отсутствие в нем тщеславия, злобы, отзывчивость[4]. В 1858–1860 гг. два друга находились за пределами России. Они совершенствовали знания в крупнейших ботанических лабораториях Германии и Франции. Поездка для приготовления к профессорскому званию осуществлялась ими за собственный счет[5].

Фаминцын и Воронин овладевали новейшими методами ботанического исследования, техникой экспериментирования в университетах Гейдельберга и Фрейбурга. Фаминцын стажировался по морфологии и анатомии растений у Антона де Бари (1831–1888). Будущие ученые побывали на побережье Средиземного моря, в Антибе, где изучали пресноводные и морские водоросли под руководством знаменитого французского альголога Г. Тюре (1817–1875). Поездка в Европу способствовала накоплению и углублению знаний Фаминцына в областях химии, физики, биохимии. Существенную помощь ему оказали Г. Р. Кирхгоф (1824–1887) и Р. В. Бунзен (1811–1899), открывшие в 1859 г. метод спектрального анализа.

Пребывание в зарубежных лабораториях, непосредственное общение с известными учеными помогли Фаминцыну окончательно утвердиться в избранной науке — физиологии растений, посвятить ей свой исследовательский труд.

---

[3] Представление о жизни и трудах Л. С. Ценковского можно получить в очерке: *Райков Б. Е.* Лев Семенович Ценковский // Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Т. IV. М. ; Л., 1959. С. 552–611.

[4] См.: *Фаминцын А. С.* М. С. Воронин (некролог) // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспыт. 1903–1904. Т. 34. Вып. 1. С. 210–222.

[5] Петербургский филиал Архива Российской академии наук (СПФ АРАН). Ф. 4. Оп. 4. Д. 625. Л. 27.

Деятельность в Петербургском университете и Императорской Академии наук

По возвращении в 1860 г. в Петербург Фаминцын приступил к работе в университете. Он был зачислен внештатным старшим преподавателем в ботанический кабинет. В 1861 г. Фаминцын защитил диссертацию на степень магистра — «Опыт химико-физиологического исследования над созреванием винограда». Оппонентами выступили ботаник А. Н. Бекетов и химик Н. Н. Соколов. Экспериментальная часть работы была выполнена диссертантом в Высшей винодельческой школе у профессора Г. Л. Бабо (Фрейбург–Бресгау). Присуждение степени магистра ботаники укрепило служебное положение молодого преподавателя. Он был принят в штат университета и по разрешению Министерства народного просвещения начал чтение курса физиологии растений. В 1863 г. курс был узаконен как самостоятельный. Это было знаковое событие для всей России. По утверждению К. А. Тимирязева, оно произошло в Петербургском университете «не только ранее, чем в других русских университетах, но и ранее, чем где-либо на свете»[6].

Факторами дальнейшей успешной деятельности Фаминцына в университете, карьерного роста явились его способности, увлеченность наукой, трудолюбие. Свою работу он характеризовал как «крайне напряженную и беспрерывную». Этому благоприятствовала также окружающая Фаминцына профессорская среда, с характерным для нее в начале 1860-х гг. научным и общественным энтузиазмом, стимулированным реформами Александра II (1818–1881) по освобождению крестьян от крепостной зависимости.

В Петербургском университете в 60–80-е гг. вместе с Фаминцыным работали крупнейшие биологи, математики, физики, химики: А. Н. Бекетов, А. М. Бутлеров, В. В. Докучаев, А. А. Иностранцев, К. Ф. Кесслер, А. О. Ковалевский, Д. И. Менделеев, И. И. Мечников, Н. А. Меншуткин, Ф. В. Овсянников, И. М. Сеченов, П. Л. Чебышев и др.

В 1866 г. Фаминцыну была присуждена ученая степень доктора ботаники за работу «Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы». Через год, в 1867 г., он был утвержден экстраординарным профессором по кафедре анатомии и физиологии растений.

Студенты университета с интересом слушали лекции Фаминцына, обстоятельные по содержанию, яркие по изложению. Он читал три курса: «Общий курс физиологии растений», «Анатомия растений», «Краткий очерк споровых растений»[7].

Лекционный материал, насыщенный новейшими научными данными, он закреплял на практических занятиях. Применяемые им методы преподавания

---

[6] Подробнее см.: *Тимирязев К. А.* Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов // Тимирязев К. А. Соч. М., 1939. Т. VIII. С. 159. Следует отметить, что годы учебы Тимирязева в Петербургском университете по естественному разряду (1860–1865) совпали с началом преподавательской деятельности А. С. Фаминцына (Райков, 1956).

[7] Более развернутые сведения содержатся в очерке: *Полевой В. В.* А. С. Фаминцын и физиология растений в Петербургском–Ленинградском университете // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность : [сб. ст.]. Л., 1981. С. 56–85.

приучали студентов мыслить, проводить эксперимент, анализировать полученные результаты.

Важной составляющей педагогической деятельности Фаминцына была работа по созданию учебной литературы. Он подготовил и опубликовал учебники: «Анатомия и физиология растений» (1880), «Анатомия растений» (1881), знаменитое руководство «Учебник физиологии растений» (1887), первый в России обстоятельный курс для высшей школы. Этот учебник отличался от других, в частности от руководства Ю. Сакса (1867), логикой изложения материала, подводящего читателя к пониманию взаимосвязей процессов в жизнедеятельности растений, экологическим походом.

По свидетельству И. П. Бородина, ученика, сотрудника, а позднее и друга, Фаминцын был прекрасным лектором, вдумчивым, заботливым преподавателем. Он воспитал ряд поколений ботаников. Многие из них стали видными учеными, основателями собственных научных ботанических школ в различных регионах России. Среди них О. В. Баранецкий, А. Ф. Баталин, С. Н. Виноградский, Х. Я. Гоби, Д. И. Ивановский, В. В. Лепешкин, Н. А. Монтеверде, Г. А. Надсон, Д. Н. Нелюбов, В. В. Половцов, А. А. Рихтер, В. А. Ротерт и др. По словам И. П. Бородина, кафедра физиологии растений в Петербургском университете была для Фаминцына «алтарем в храме науки» (1919, с. 135).

В университетский период деятельности Фаминцына, на рубеже 1867–1868 гг., в России прошел Первый съезд русских естествоиспытателей. Съезд преследовал цель объединения разрозненных, рассредоточенных по стране научных сил в области естествознания, ставил задачу включения его в общую систему образования. Об актуальности этой задачи на Первом съезде говорили А. Н. Бекетов, К. Ф. Кесслер, Г. Е. Щуровский: «Общим интересом к естественным наукам, — отмечал Фаминцын, — отличается новая эпоха в развитии человечества» (Фаминцын, 1868а, с. 43). Он выступил на съезде с докладом, посвященном воспитательному значению естественных наук, в котором оттенил значение естественных наук для развития общества, поставил вопрос об их распространении в широких кругах населения. «Развитый ум, — говорил Фаминцын, — составляет неотъемлемый капитал, которым должна по возможности снабдить каждого школа» (там же, с. 45). В 1889 г. Фаминцын покинул Петербургский университет, где преподавал около тридцати лет. Это был его протест против введения в учебные заведения России полицейского режима. Однако он не остался в стороне от университетских дел, проблем студенческой молодежи и неоднократно выступал в защиту ее демократических прав. Известны инициативы Фаминцына в вопросах борьбы за расширение академической свободы, автономию университетов, улучшение быта студенческой молодежи. Еще в начале своей преподавательской деятельности, осенью 1861 г., он пришел на помощь студентам, когда в ответ на их справедливые требования власти закрыли университет. В числе других профессоров он принял участие в чтении лекций в здании Петербургской городской думы (Пантелеев, 1905, с. 208)[8].

[8] Этот малоизвестный факт — свидетельство тесной духовной и научной связи Фаминцына с петербургским студенчеством.

В последующие годы Фаминцын также принимал сторону студентов. Он был непримиримым противником мер, которые применяло Министерство народного просвещения в целях усмирения студенческих волнений. Будучи многолетним членом университетского суда, он знал изнутри жизнь и потребности студенческой молодежи. Он не мог оставаться равнодушным, когда в ходе волнений студентов гибли «наиболее талантливые и выдающиеся по нравственным качествам натуры»[9].

В 1900 г. в связи с очередными студенческими волнениями, ставшими «как бы органическим недугом русского общества»[10], «Фаминцын направил в Академию наук Записку в защиту студентов и профессоров. Он считал необходимым придать ее гласности, зачитать на Общем собрании Академии наук. Однако тогдашний вице-президент П. В. Никитин отклонил предложение Фаминцына. Обращаем внимание историков науки на эти малоизвестные материалы, характеризующие принципиальность ученого, твердость его убеждений. Фаминцын бросал упрек Министерству народного просвещения. Он отмечал, что в Министерстве господствует «ничем не обузданный произвол, не изменяющийся и по отношению к наиболее выдающимся представителям университетской ученой коллегии»[11]. Фаминцын выступал за «любовное отношение к юношеству», за «уважение к учебному персоналу»[12]. Наиболее ярко его гражданская позиция, демократические убеждения проявились также в революционные дни 1905 г. и последующие периоды истории России (Строгонов, 1996).

Общественная, преподавательская и организационная деятельность Фаминцына успешно сочеталась с его научной работой. Императорская Академия наук оценила эти его заслуги и в 1878 г. избрала адъюнктом по физико-математическому отделению — по ботанике. Следует заметить, что сотрудничество Фаминцына с «первенствующим ученым сословием в России» началось намного раньше его избрания адъюнктом. Академики Н. И. Железнов (1816–1877) и К. И. Максимович (1827–1891), начиная со второй половины 60-х гг. XIX в., информировали членов физико-математического отделения о результатах его экспериментальных исследований, рекомендовали их к публикации в академических изданиях. По представлению К. И. Максимовича, в Бюллетенях Академии увидели свет статьи Фаминцына о воздействии света на водоросли, на распределение зерен хлорофилла в листьях мха, на рост кресса. В 1867 г. Максимович сообщил об открытии Фаминцыным совместно с О. В. Баранецким зооспор у лишайников.

В 1884 г. Фаминцын становится экстраординарным академиком. В представлении к избранию подчеркивалась его «неутомимая» ученая деятельность. В новом статусе ученый активизировал свою работу в Академии наук. Он завоевывал имя не только в России, но и в ученых кругах Европы. Наиболее значимые работы ученого публиковались в известных зарубежных ботанических журналах. Следуя идеям Н. Т. Соссюра (1767–1845) и Ж. Б. Буссенго (1802–1887), одновременно с Ю. Саксом (1832–1897) Фаминцын развивал экспериментальное

[9] СПФ АРАН. Ф. 39. Оп. 1. Д. 63. Л. 22.

[10] Там же.

[11] Там же Л. 27.

[12] Там же.

направление в ботанике. Он утверждал в Академии наук физиологию растений. По его инициативе в этом научном учреждении была основана Лаборатория по анатомии и физиологии растений. Это был первый в России специализированный научно-исследовательский центр, ставший в XX в. Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН.

Документальные материалы, хранящиеся в архивном фонде Фаминцына, позволяют сегодня восстановить события создания лаборатории. Считаем важным отметить, что представление о ее основании Фаминцын внес в физико-математическое отделение в октябре 1888 г. На заседании отделения обсуждалось это представление. Признавая актуальность проекта, члены отделения дискутировали в отношении его финансирования, помещения для будущей лаборатории. Вопрос был вынесен на рассмотрение специально организованной комиссии в составе академиков: Ф. В. Овсянникова, Л. И. Шренка, Г. И. Вильда, К. И. Максимовича, А. А. Штрауха, Ф. Б. Шмидта, Ф. Ф. Бейльштейна, Н. Н. Бекетова, А. С. Фаминцына. В течение последующих месяцев конца 1888 г., 1889 г. и начала 1890 г. представление рассматривалось президентом Академии наук, министром народного просвещения. В министерстве были изысканы необходимые суммы на содержание проектируемого кабинета. В марте 1890 г. экстраординарный академик Фаминцын получил копию с отношения министра народного просвещения И. Д. Делянова, направленного президенту Академии наук[13], в котором говорилось об учреждении Кабинета с лабораторией по анатомии и физиологии растений. В архиве хранится этот знаковый документ с уведомлением: «Государь Император мнение Государственного совета в 12 день февраля 1890 г. Высочайше утверждать соизволил и повелел исполнить»[14].

Спустя год, в марте 1891 г., в жизни ученого произошло еще одно знаменательное событие. Он был избран ординарным академиком по физико-математическому отделению Императорской Академии наук. В представлении к избранию учитывались не только его теоретические работы, но и их практическое применение. «Фаминцын, — отмечалось в представлении, — занимаясь совершенно самостоятельно другою в недавнее время возникшею частью ботаники, именно физиологией и анатомией растений, в продолжение своей службы при Академии оказал науке весьма существенные услуги. Достигнутые им путем многочисленных опытов и наблюдений результаты, кроме высокого теоретического интереса, имеют и важное практическое значение: те сведения, которые удалось добыть г. Фаминцыну, уже применяются к сельскому хозяйству и приносят ему ныне значительную пользу»[15].

Соединяя фундаментальные исследования с прикладными задачами, что отвечало требованиям времени пореформенной России, Фаминцын продолжал традиции своего предшественника по Академии наук Н. И. Железнова (1816–1877). В январе 1900 г. на Первом метеорологическом съезде он выступил

---

[13] Императорскую Академию наук 3 мая 1889 г., после смерти одиннадцатого ее президента графа Д. А. Толстого, возглавил Великий князь Константин Константинович Романов (1858–1915).

[14] СПФ АРАН. Ф. 39. Оп. 1. Д. 63. Л. 4 об.

[15] Там же. Ф. 4. Оп. 4. Д. 625. Л. 67 об.

с программной речью, говорил о развитии агрономического опытного дела. Фаминцын предложил проект учреждения в стране Центрального агрономического института с подведомственными ему сельскохозяйственными опытными станциями и полями. Он разработал структуру будущего института, предполагал соединить в его работе исследовательские и образовательные функции. Его идеи о развитии научно-прикладных знаний нашли понимание у деятелей сельского хозяйства его времени.

В последующие годы Фаминцын проводил в Академии многоплановую научную и организационную работу. Возглавляемая им лаборатория стала координирующим центром фитофизиологических исследований. Совершенствовать свои знания, перенимать опыт экспериментальных исследований к Фаминцыну приезжали многие ученые из разных городов России — А. И. Набоких, В. В. Половцов, В. А. Ротерт, А. М. Сижинский, М. С. Цвет и др. Фаминцын завоевывает имя в ученых кругах мира, избирается почетным членом и членом-корреспондентом многих научных обществ России и Европы. В академический период деятельности он неоднократно выезжал за границу — в Англию, Германию, Италию, Финляндию, Францию[16], Швейцарию. Он участвует в международных конференциях, выставках садоводства, проводит исследования в зарубежных лабораториях.

Фаминцын был активным членом Императорского Вольного экономического общества, основанного в 1765 г. В 1867 г. по приглашению общества прочитал свою знаменитую лекцию о питании растений. 1903 г. отмечен его избранием вице-президентом Вольного экономического общества, а 1907 г. — президентом.

В Академии наук, как ранее и в Петербургском университете, Фаминцын — инициатор, вдохновитель, убежденный борец за свободу научного творчества, преподавания, развитие просвещения. Его имя вошло в историю протестного движения ученых 1905 г. Фаминцын был в числе авторов знаменитой статьи «Нужды просвещения». Резонансные события в Академии наук, последовавшие за публикацией этой статьи в газете «Русь» 27 января 1905 г., нашли освещение в литературе (Строгонов, 1996; Манойленко, 2005; Колчинский, 2007). Здесь же уместно отметить твердость нравственной позиции Фаминцына, которая ярко проявилась в период выборов Д. И. Менделеева в Академию наук. Выборы известного химика происходили дважды — в 1874 и 1880 гг. Оба раза Менделеев был забаллотирован. В 1904 г., в связи с кончиной А. М. Бутлерова, предстояли выборы на вакантное кресло. Фаминцын вошел в Академию с ходатайством об избрании Менделеева: «Он занимает первенствующее место среди русских химиков, — писал Фаминцын. — Ему и никому другому *должно бесспорно принадлежать*, (курсив наш. — *К. М.*) сделавшееся за кончиной А. М. Бутлерова вакантным кресло по чистой химии»[17]. Фаминцын отмечал, что за Менделеева «горячее всех стоял покойный сочлен наш А. М. Бутлеров»[18]. Это и понятно, отмечал Фаминцын, ибо «Менделеев

[16] Подр. см.: Б. П. Строгонов (1996).

[17] СПФ АРАН. Ф. 39. Оп. 1. Д. 63. Л. 6.

[18] Там же.

снискал себе всеобщее уважение и любовь; он составляет славу и гордость С.-Петербургского университета»[19].

Вспоминая прошлые неизбрания известного химика в Академию, Фаминцын четко выразил свое резко отрицательное отношение к этому акту. Он подчеркивал, что забаллотирование Д. И. Менделеева, не только «умалило расположение к главнейшему из ученых учреждений России, но и в значительной степени уронило прежнее к ней уважение. Стало ясным, что не оценкой ученых трудов и не научными заслугами кандидата, а какими-то посторонними соображениями руководствовалось большинство академического собрания, забаллотировавшее проф. Менделеева. До сих пор русские ученые не могут простить Академии этого проступка»[20]. Фаминцын заявлял, что новое забаллотирование Д. И. Менделеева «было бы новым оскорбительным вызовом Академии по отношению не только ко всем русским химикам, но и ко всему вне Академии находящемуся ученому сословию»[21].

В феврале 1904 г. в адрес Фаминцына пришло письмо следующего содержания:

«Многоуважаемый друг Андрей Сергеевич,

Старый друг лучше новых двух. Глубоко благодарен за память и привет.

Преданный Вам Менделеев»[22].

Фаминцын по праву занимал видное место в мировом научном сообществе биологов конца XIX — начала XX в. Поэтому он был делегирован Академией наук в Международную ассоциацию академий, присутствовал при ее открытии в Париже в 1901 г. Он приветствовал создание ассоциации, призванной содействовать развитию знаний усилиями ученых из разных стран. Он выражал надежду, что Международная ассоциация академий откроет путь к «разрешению самых крупных и настоятельных запросов человеческой мысли» (Фаминцын, 1902). Ученый из России разрабатывал тематику предстоящих совместных исследований учеными из различных университетов, академий и научных обществ мира. Фаминцын участвовал в формировании института иностранных почетных членов Петербургской академии наук, в частности в декабре 1908 г. при его содействии состоялось избрание членами-корреспондентами по разряду биологических наук Физико-математического отделения известных физиологов В. Пфеффера (1845–1920) и Ф. Дарвина (1848–1925).

Первая мировая война (1914–1918) внесла коррективы в деятельность академика. Свои усилия он обратил, как говорил сам, на «помощь отечеству», его нужды, на устранение «нашей вопиющей экономической отсталости» (Фаминцын, 1915б, с. 1). Фаминцын возглавил работу комиссии по изучению вредного влияния мокрой головни пшеницы на организм человека и домашних животных. В 1915 г. он совместно с В. И. Вернадским, И. П. Бородиным, Б. Б. Голицыным, А. П. Карпинским обратился к организации Комиссии по изучению естественных производительных сил России (КЕПС),

[19] Там же. Л. 7.

[20] Там же. Л. 6.

[21] Там же. Л. 7.

[22] Там же. Л. 13.

обосновал своевременность ее создания, сформулировал задачи. В этом его начинании он стремился объединить интересы государства, науки, общества. В 1916 г. Фаминцын был утвержден председателем КЕПС. Он принял непосредственное участие в основании Русского ботанического общества и был избран в 1916 г. его почетным пожизненным президентом (подр. см.: Манойленко, 1997).

Фаминцын скончался 8 декабря 1918 г. Похоронен в Санкт-Петербурге на Смоленском православном кладбище.

От физиологического эксперимента к общебиологическим выводам

А. С. Фаминцын сочетал мастерство экспериментатора с талантом теоретика. Он отличался умением поставить задачу, определить направление исследований, осмыслить, обобщить собранный фактический материал. Исследовательской работой он занимался более шестидесяти лет, начиная со студенческой скамьи. В научной деятельности Фаминцына, по заключению его первого биографа И. П. Бородина (1919), могут быть выделены три периода. Их хронологические рамки: I. 1861–1874; II. 1874–1889; III. 1889–1918. Каждый из них имеет свои ключевые моменты отсчета, характеризуется своеобразием направлений исследования, технологией ведения эксперимента, его объектом.

Преимущественное внимание на первом этапе он уделил водорослям, хотя некоторое время в начале деятельности работал с хвойными и виноградом. Обращаясь к винограду, Фаминцын, в известной степени, следовал А. Н. Бекетову, который ранее изучал эту культуру и определил северные границы ее распространения в России (Бекетов, 1858). Фаминцын преследовал иные задачи — физиолого-биохимические. Он изучал динамику созревания винограда, распределения и превращения органических кислот в его ягодах. В этой работе он шел инновационным путем, применил динамический подход к изучению процессов жизнедеятельности. Предшественники Фаминцына, работая в области химической физиологии, основное внимание обращали на выяснение и описание химического состава растения. Он же поставил и решил задачу определения изменений химических свойств растений в процессе его роста и развития. Фаминцын установил, что по мере созревания винограда в его ягодах происходит уменьшение органических кислот и накопление сахаров. Он с убежденностью говорил о своеобразии физиологических процессов у растений, о несводимости их лишь к физическим и химическим явлениям. Его работа «Опыт химико-физиологического исследования над созреванием винограда» (1861) заложила основы развития динамической биохимии, обосновала новые принципы изучения процессов функциональной активности растения.

Спустя шесть лет Фаминцын сделал еще один шаг в познании сущности функциональной системы растений, в ее связях со средой. На этот раз в центре его интересов находился свет и его воздействие на растительные организмы. Его докторская диссертация «Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы» (1866) содержала вывод о том, что водоросли

(по признаку образования крахмала и деления клеток) относятся к свету так же, как и покрытосеменные растения. Установленный Фаминцыным факт имел общебиологическое значение, он обосновывал положение об универсальности физиологических процессов в мире растений, создавал предпосылку для изучения возникновения фотосинтеза на Земле, построения филогении фотосинтезирующих организмов. Главный объект этого исследования — водоросль спирогира — была использована Фаминцыным и в других работах. И. П. Бородин в связи с этим отмечал: «Исследование влияния света на образование крахмала в водоросли *Spirogyra*, открывшее нам новый, изящный плодотворный метод экспериментального изучения одной и той же растительной клеточки, был быстро подхвачен и введен в научный обиход и на Западе» (Бородин, 1919, с. 136).

Позднее Фаминцын выполнил цикл работ по изучению влияния света на образование хлорофилла, его расположение в клетке разных растений, в частности мха, ряски. Он, по сути дела, влился в широкий поток работ отечественных ботаников 60–70-х гг. XIX в. во главе с А. Н. Бекетовым по исследованию влияния света на структуру и функции растения. Фаминцын (1867) установил, что в листьях цветковых растений, как и у водорослей, образование хлорофилла лучше всего идет при свете средней интенсивности. Эта его работа нашла отклик и развитие в трудах К. А. Тимирязева[23].

Потребность расширить рамки изучения фотосинтеза с использованием новых методик привели Фаминцына к изобретательству. Он сконструировал прибор для изучения влияния искусственного света на растения. С помощью этого прибора, в конструкцию которого входила керосиновая лампа, он установил факт фотосинтеза при искусственном освещении. Он убедительно доказал, что ассимиляция углерода и образование крахмала могут иметь место не только при естественном дневном свете, но и при освещении керосиновой лампой.

Историю этого изобретения и его следствия Фаминцын изложил в докладе в январе 1868 г. на Первом съезде русских естествоиспытателей и врачей (1868б). В 1869 г. Академия наук Франции присудила ему престижную премию Монтиона за серию исследований по выяснению влияния искусственного и естественного света на растения. Результаты этих исследований Фаминцына нашли практическую реализацию, стали могучим фактором развития растениеводства на севере. Последователи — Н. А. Максимов, А. Ф. Клешнин, В. М. Леман, Б. С. Мошков, В. И. Разумов, Р. Харви (R. Harvey) — многое сделали для применения его идей и открытия при создании фитотронов, развитии светотехники.

В своих экспериментальных исследованиях Фаминцын широко пользовался сравнительным методом. Именно благодаря ему он смог получить результаты общебиологического, эволюционного значения. Много позже сущность этого метода определил К. М. Завадский. Он показал, что сравнительный метод предполагает «анализ привлеченного физиологического материала, рас-

[23] Эти воззрения изложены К. А. Тимирязевым в работе «Действие света на хлорофилловое зерно». (Соч. Т. 1. М., 1937. С. 341).

положенного в виде сравнительного ряда, построенного в порядке возрастающей сложности функциональной деятельности какого-либо органа или в виде ряда, гипотетически воспроизводящего эволюцию данной функции в филогенетическом ряду какой-либо группы или нескольких групп»[24]. Именно таким путем Фаминцын шел в опытах по изучению устойчивости водорослей, мхов, зарослков папоротников и некоторых видов покрытосеменных растений к воздействию растворов неорганических солей разной концентрации.

Оказалось, что представители первых трех типов мира растений выдерживают гораздо большую концентрацию солей, чем представители покрытосеменных. Эти фактические результаты исследования способствовали постановке самой проблемы солеустойчивости, имели значение для познания способов адаптации растений, указывали на их разнообразие в зависимости от систематического положения растительного организма (Famintzin, 1871; Фаминцын, 1873).

О перспективах развития проблемы солеустойчивости растений Фаминцын говорил на III съезде русских естествоиспытателей и врачей, который проходил в Киеве в 1873 г. Он заострил внимание ботаников на различиях в реагировании растений разного уровня эволюционного развития на засоление, что имело значение для понимания механизмов устойчивости, столь необходимого как в плане теории вопроса, так и при его практическом воплощении, создании рациональных приемов агротехники. В параллель с Фаминцыным шел его ученик А. Ф. Баталин в исследованиях с галофитами (Манойленко, 1962).

В первый период деятельности, целиком связанный с Петербургским университетом, Фаминцын выполнил еще ряд ценных исследований. Он разработал метод культуры низших растений, в частности водорослей, на растворах минеральных солей (Famintzin, 1871). Сущность этого метода, расширившего возможности экспериментатора, была изложена автором на страницах журнала «Botanische Zeitung». Используя этот метод, изменяя концентрацию солевых растворов, Фаминцын установил зависимость способа размножения одноклеточных зеленых водорослей (протококка и хлорококка) от условий их жизни.

В эти же годы совместно с М. С. Ворониным он провел изучение двух видов слизевиков с целью определения их систематического положения (Famintzin, Woronin, 1872).

Интерес к низшим растениям, изучение их разных типов привело Фаминцына к сенсационному открытию — в совместной с О. В. Баранецким работе он установил двойственную природу лишайников. Исследователи показали, что эти растительные организмы состоят из двух компонентов — гриба и водоросли.

Важно свидетельство современника этого открытия И. П. Бородина: «В 1867 г. появилась одна из капитальнейших работ А. С., обратившая на себя всеобщее внимание ученого мира, произведшая своего рода переворот в науке и *впоследствии сыгравшая в известном смысле роковую роль в ученой деятельности ее автора* (курсив наш. — *К. М.*), — это открытие зооспор у лишайников»[25].

---

[24] Данный вопрос К. М. Завадский обсудил в дискуссии на тему «К теории приспособления растений к свету» (Сов. ботан. 1935. № 6. С. 27–32).

[25] Бородин И. П. (1919, с. 136). Последующие события в жизни Фаминцына подтвердили правоту этих слов Бородина. Однако лишь на короткий период истории науки. Как будет показано

С середины 1870-х гг. начался второй период научной деятельности Фаминцына, в течение которого он уделяет много внимания морфолого-анатомическим исследованиям, проводит их на высших растениях. Помимо микроскопа, по меткому выражению И. П. Бородина, его «орудием» труда в этот период становится бритва анатома.

Фаминцын, как и многие его современники — А. Н. Бекетов, О. В. Баранецкий, Н. И. Железнов, В. А. Ротерт — структуру растения изучал в динамике ее развития. Именно так он работал с листом, колеоптилем, почками. Существенно то, что в анатомических исследованиях присутствовали разные уровни организации — клетка, ткани, органы, целостный растительный организм. Исследования шли в сравнительном плане, на объектах высших растений разного положения в системе и жизненной формы. Продолжатели дела Фаминцына, известные ботаники Е. А. Кондратьева-Мельвиль и В. К. Василевская (1981), отмечали высокий уровень изысканий своего предшественника по Петербургскому (Ленинградскому) университету. Они подчеркивали, что в силу своей точности, тщательности и достоверности фактический материал Фаминцына по морфологии и анатомии растений сохраняет не только исторический интерес. Он лег в основу ряда последующих исследований.

Структуру и функцию растения Фаминцын рассматривал в их единении и был ориентирован на поиск общих закономерностей у растений и животных организмов. В русле этой идеи находилась и его работа «О зародышевых пластах в растительном царстве», результаты которой он сообщил в 1876 г. на V съезде русских естествоиспытателей и врачей в Варшаве. Фаминцын поставил перед собой задачу — выяснить, нет ли и у растений зародышевых пластов, как у животных организмов. И. П. Бородин считал, что возможный стимул этой работе дали эмбриологические труды А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, а также концепция немецкого ученого И. Ганштейна о развитии меристемы.

В поисках зародышевых пластов Фаминцын провел изучение листьев — как вегетативных, так и входящих в состав цветка, исследовал пазушные почки, зародыши. Бородин писал: «Хотя в общем эта попытка должна быть признана неудачною, но эти исследования А. С. открыли много новых и интересных фактов» (1919, с. 138).

В 1883 г. увидела свет монография Фаминцына «Обмен веществ и превращение энергии в растениях». Это был результат его многолетнего обобщающего труда по вопросам физиологии и биохимии растений, ставшего классическим. Спустя сто лет, в 1989 г., было осуществлено переиздание этой монографии. Ученый собрал и проанализировал фактические данные, накопленные в науке к 80-м годам XIX в. по вопросам химического состава растений, распределения органических сведений в их клетках и органах, сопоставил особенности питания животных и растений.

В предисловии к монографии автор четко обозначил ее задачи. Первая состояла в критическом обзоре материалов о питании растений. Вторая была обращена к сравнительному анализу с общебиологической точки зрения процессов

ниже, в последней четверти XX в. концепция Фаминцына о симбиозе как факторе эволюции получила подтверждение и стимул для дальнейшего развития.

питания растений и животных. Она была логически связана с работами прежних лет и подчинена общей цели — поиску единства в многообразии живого. Мысль о единстве органического мира была ключевой, своего рода доминантой в экспериментальных и теоретических работах Фаминцына.

При создании монографии он максимально использовал мировую литературу, учел работы своих соотечественников (И. П. Бородин, А. Н. Волков, А. Е. Зайкевич, Л. А. Ришави), популяризировал их. «Отдавая дань уважения трудам немецких ученых, — писал автор книги, — я обращаю внимание еще на одну поправку, сделанную мною в изложении питания растений: я выставил гораздо рельефнее участие русских ученых в разработке данной отрасли знания, чем это делают Сакс[26] и его школа» (Фаминцын, 1989, с. 9).

В книге «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» Фаминцын заострил внимание на процессах питания, ибо придавал им «первенствующее» значение в жизни растительных и животных организмов. Он показал своеобразие этой функции у растений, констатировал у них двухфазность процесса: 1) синтез органических соединений; 2) переработку в «организованные образования» — клетки, ткани, органы. Фаминцын обосновал сходство, аналогию второй фазы питания у растений и животных. Он уточнял: «Одни только процессы второй фазы питания, присущие всем растениям без исключения *представляют полнейшее сходство с процессами питания животных организмов»* (курсив наш. — *К. М.*) (Фаминцын, 1989, с. 529) Развивая концепцию дальше, автор не преминул сообщить читателям и о различиях животных и растений. Обе фазы, отмечал он, свойственны лишь последним. Только фототрофные, зеленые растения обладают способностью синтеза органических веществ. К этому уже хорошо известному в науке факту Фаминцын добавил новый — сходство второй фазы питания у растений и животных. И в этом его величайшая заслуга. Данное *сходство,* объяснял он, «не есть только кажущееся». Раскрывая его сущность, Фаминцын писал: «Для построения тела потребляется как теми, так и другими пластический материал одинакового состава; не растворимые в воде составные части его и в растениях переводятся в раствор при посредстве ферментов, частью тождественных, частью сходных с ферментами животных. Эта фаза питания сопровождается обменом газов организма с окружающею атмосферой; и *этот обмен является тождественным у растений и животных;* как те, так и другие поглощают из атмосферы кислород и выделяют углекислоту, проявляя процесс, называемый *дыханием*» (Фаминцын, 1898, с. 205). В этом выводе содержится новаторская для конца XIX в. мысль о взаимодействии функций питания и дыхания, обусловленность их проявления факторами среды.

Не работая лично экспериментально в области проблемы дыхания, Фаминцын смог на основе предвидения, обобщения массива фактических данных, имеющихся в литературе, наметить направления дальнейшего изучения этой важнейшей функции растения. Актуальность его труда была очевидна, поскольку среди ученых того времени ещё не существовало единого мнения в отношении тождества главнейших процессов жизнедеятельности у животных и растений. Хотя по этому вопросу уже имелись сообщения в литературе,

[26] См.: *Sachs J.* Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865. 514 S.

количество примеров сходств увеличивалось, а в 1865 г. Ю. Сакс присоединил к ним дыхание, отрицательные суждения удерживались в науке. В частности, Ж. Дюма и Ж. Буссенго говорили о резких различиях животных и растений по признаку питания. Д. Г. Джильберт вообще ставил под сомнение всю проблему: «Еще очень сомнительно, чтобы была какая-нибудь польза от установления параллелизма между растительными и животными организмами» (Джильберт, 1881, с. 13). В числе своих предшественников на пути опровержения этого взгляда Фаминцын назвал немецкого физиолога и биохимика Ф. Гоппе-Зейлера и выдающегося французского физиолога К. Бернара.

В книге «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» он привел в систему современные ему знания о питании растений, связал функцию дыхания с ростом, отграничил ее от фотосинтеза. «По моему мнению, — писал ученый, — наиболее существенную роль в питании растений должно признать не за вышеозначенным процессом, сопровождаемым поглощением световой энергии, а за процессами диаметрально противоположенного характера, неразрывно связанными с поглощением кислорода и с тратой тепловой энергии» (Фаминцын, 1989, с. 528). В этом заключении просматривается оригинальность, новизна подхода Фаминцына к трактовке процесса питания у растений. Он обнаружил четкость позиции в объяснении биологического значения процесса выделения тепла при дыхании. На этом обстоятельстве он акцентировал внимание и в учебном руководстве по физиологии растений, первом университетском курсе по этому предмету в России (Полевой, 1987). «Затрата эта, — писал Фаминцын, — оказывается необходимою для растения; через сжигание части пищи развивается внутри растения *тепловая энергия,* без которой немыслимо проявление жизненных отправлений; смотря по условиям, в которых растение находится, освобождаемая тепловая энергия тратится вся без остатка или только частью» (Фаминцын, 1887, с. 224).

Для конца XIX в. это была новаторская трактовка вопроса. Спустя сто лет на это обстоятельство особое внимание обратила О. А. Семихатова[27]. Установив связь между дыханием, фотосинтезом и ростом, Фаминцын заложил, как это подчеркивал О. В. Заленский, «самостоятельное научное направление», ведущее к раскрытию сущности продукционного процесса растений (Заленский, 1981, с. 120).

Отсчет третьего, последнего, этапа научной деятельности Фаминцына следует вести с 1889 г., когда он по собственному желанию завершил преподавание в Санкт-Петербургском университете и целиком сосредоточился на работе в Академии наук. В этот период он, как это наблюдал И. П. Бородин, с «изумительным упорством» изучал явление симбиоза. Кроме того, его внимание обращалось к пигментной системе растения. Он включился в исследование дискуссионного тогда вопроса о состоянии хлорофилла в семенах и проростках (Фаминцын, 1893, 1894б).

---

[27] О. А. Семихатова внесла ценный вклад в развитие проблемы дыхания. Оценивая труды своего предшественника А. С. Фаминцына, она отметила: «Его представления о характере взаимосвязи фотосинтеза, метаболизма и дыхания полностью ассимилированы современными учеными» (1981, с. 120).

Будучи ученым разносторонних интересов, стремясь к синтезу наук, Фаминцын выступал за сближение биологии с психологией. В 1890 г. на VIII съезде русских естествоиспытателей и врачей он прочитал доклад на тему: «О психической жизни простейших представителей живых существ» (1890а). Доклад вызвал сенсацию. Приводимые в докладе наблюдения и выводы, говорил Фаминцын, при поверхностном наблюдении могут показаться «миражом», рожденным «разгоряченным воображением» (Фаминцын, 1890б, с. 12).

Фаминцын собрал фактические данные относительно сложной организации ресничных инфузорий, их функциональной активности. Ученый считал, что ресничным инфузориям свойственно проявление волевых актов адаптивного характера. Позднее, в 1898 г., он опубликовал книгу «Современное естествознание и психология», в которой отстаивал идеи фитопсихологии, обозначил свое негативное отношение к витализму (1898, с. 207).

Фаминцын выражал протест против механистической трактовки жизненных явлений, что имело место в науке второй половины XIX в. В этом стремлении он антропоморфизировал термины: «психика», «психические процессы» применительно к растениям. Фаминцын указывал на общие черты в функционировании животных и растительных организмов — периодичность развития, координация функций. Он считал, что хотя у растений и нет нервной системы, но зато ярко выражена взаимосвязь функций, разнообразие форм реагирования на воздействие внешней среды. Фаминцын считал, что психика подлежит внимательному изучению биологов. «Какое важное значение в толковании биологических явлений можно ожидать от слияния биологии с психологией», — с убежденностью говорил он, определяя задачи биологии на пороге XX в. (Фаминцын, 1894а, с. 149). Идея исторического развития органического мира лежала в основе фитопсихологических размышлений ученого. Его мысли, работы, суждения этого плана встретили неприязненное отношение со стороны биологов, резкую критику К. А. Тимирязева[28].

Однако последующее изучение глубоких физиологических и биохимических основ свойства раздражимости, чувствительно-двигательных реакций у растений показало, что ход рассуждений Фаминцына не был лишен логики, и он проложил путь к познанию систем регуляции у растений.

Выводы Фаминцына на основании его экспериментальных работ не были застывшей догмой. Они постоянно уточнялись, дополнялись новыми фактическими материалами. Если в публикациях 70–80-х гг. XIX в. он утверждал положение о физиологическом и биохимическом сходстве животных и растений, то позднее, в 90-х гг. выдвигал тезис о единстве их происхождения. В программной статье «Ближайшие задачи биологии», перечисляя примеры сходств, Фаминцын писал о вероятности «генетического родства всех живых существ» (1894а, с. 138).

Следует признать, что фактические материалы, полученные Фаминцыным в ходе его сравнительно-физиологических и сравнительно-анатомических ис-

[28] Его отрицательные отзывы нашли отражение в работах «Жизнь растения», «Насущные задачи современного естествознания», «Исторический метод в биологии» и др. — См.: *Тимирязев К. А.* Соч. М., 1938. Т. 4. С. 264, 293 ; Т. 5. С. 25, 419 ; 1939. Т. 6. С. 111.

следований, имели значение для доказательства структурного и функционального сходства между растительными и животными организмами, обоснования адаптивного содержания эволюционного процесса. Они способствовали осуществлению синтеза физиологии растений с эволюционной теорией.

Постигая и развивая учение Ч. Дарвина

К осмыслению эволюционной теории Ч. Дарвина, ее распространению и защите Фаминцын обращался неоднократно на протяжении своей научной деятельности. Первое его выступление под заглавием «Дарвин и его значение в биологии» состоялось в феврале 1874 г. на акте в С.-Петербургском университете. Заметим, что это событие произошло в приближающуюся 15-летнюю годовщину с момента выхода в свет (ноябрь 1859 г.) книги «Происхождение видов». Представители просвещенных кругов России к этому времени уже ознакомились с основными положениями книги через статьи, которые публиковались на страницах широко известных в ту пору журналов — «Знание», «Натуралист», «Отечественные записки», «Русский вестник», «Русская мысль», «Русское слово», «Современник». Среди авторов публикаций о Ч. Дарвине и его теории были М. А. Антонович, К. Э. фон Бэр, Н. П. Вагнер, Н. Я. Данилевский, С. С. Куторга, Д. Н. Писарев, Н. А. Северцов, К. А. Тимирязев, К. Д. Ушинский. Кроме того, «Происхождение видов» в 1864 г. было переведено на русский язык. Перевод осуществил ботаник-физиолог С. А. Рачинский. В 1867 г. в России произошло важное событие — состоялось избрание Ч. Дарвина членом-корреспондентом Императорской Академии наук. Инициаторами избрания и авторами записки-представления выступили: ботаник Ф. И. Рупрехт, физиолог Ф. В. Овсянников, зоологи Ф. Ф. Брандт, Л. И. Шренк, А. А. Штраух. Таким образом, выступление Фаминцына перед слушателями столичного университета, что называется, упало на информационно подготовленную почву. Теперь, в начале 70-х гг. XIX в., перед учеными-естественниками стояла задача не столько популяризации эволюционного учения Ч. Дарвина, сколько осознанного принятия заключенных в нем идей и фактов, их всестороннего анализа, поскольку были ее противники (Колчинский, 2009; Манойленко, 2009). Эта цель более всего и привлекала Фаминцына. Он говорил о величайшем перевороте, произведенном Дарвином в естествознании. Докладчик особо отметил, что выводы знаменитого естествоиспытателя, «вполне оцененные современниками, вошли в науку и вызвали появление сотни новых исследований, подтверждающих и расширяющих заветные убеждения ученого» (Фаминцын, 1874, с. 1). Чтобы оттенить новизну и ценность теории английского ученого, превосходство его доказательств в отношении факта изменяемости видов, он сравнил теорию Дарвина с эволюционными представлениями Ж. Б. Ламарка (1744–1829), выявил их слабые стороны, подчеркнул недоказанность концепции французского ученого.

В числе «выдающихся результатов» работ Дарвина Фаминцын называл установление большой пластичности организмов, теорию естественного отбора, введение в биологию исторического метода. Фаминцын приветствовал

усилия Дарвина по обоснованию необходимости каузального подхода к исследованиям явлений природы. Вместе с тем, по его собственному признанию, он не принадлежал к числу «безусловных» поклонников учения Дарвина. Заняв четкую позицию в высокой общей оценке трудов Дарвина и их значения для биологических наук, признав борьбу за существование и естественный отбор за факторы эволюции, Фаминцын наряду с этим выделил недостаточно разработанные места в дарвинизме. Он считал, что проблема прогрессивного развития составляет «самую слабую сторону» этого учения (Фаминцын, 1874, с. 17–18). Позднее, уже в 90-х гг. XIX в., в работах «Ближайшие задачи биологии» (1894а) и «Современное естествознание и психология» (1898), Фаминцын вновь обсуждал этот вопрос. Он уточнял: «Нельзя не сознаться, что ближайшие причины происхождения высших форм из низших нимало не выяснены Дарвином и по-прежнему остаются неразрешенною загадкою» (Фаминцын, 1894а, с. 136). Спустя четыре года российский академик вновь возвращался к теме прогресса, повторял замечание: прогрессивное развитие как животных, так и растительных форм не подтверждено фактическими данными (1898, с. 138). Упреки Фаминцына объективно не были лишены справедливости. Действительно, вопрос о причинах прогресса в «Происхождении видов» не получил достаточного объяснения. Сам Дарвин в 1862 г. обращал внимание на малую разработанность этого вопроса, указывал на существующие трудности, что и зафиксировал в работе «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми»[29]. Фаминцын одним из первых среди фитофизиологов обратился к экспериментальной разработке проблемы прогресса, характеризовал ее как одну из первоочередных и перспективных задач биологии. Актуальность вопроса с эволюционных позиций позднее проанализировал К. М. Завадский (1971а, б).

Несмотря на то что Фаминцын, как отмечал сам, по ряду пунктов расходился с Ч. Дарвином, он никогда не упускал случая высказать ему свое уважение, высоко оценить его эволюционную теорию, встать на ее защиту. Он писал: «Всегда считал своею священною обязанностью защищать значение Дарвина и его учение в науке от нелепых нареканий, признавая в нем одного из величайших натуралистов настоящего столетия» (Фаминцын, 1889, с. 627). Фаминцын принял живейшее участие в дискуссии вокруг книги Н. Я. Данилевского «Дарвинизм. Критическое исследование» (1885). Он резко отрицательно и решительно отреагировал на позицию Данилевского, отвергавшего теорию естественного отбора, на полемическую статью его сторонника Н. Н. Страхова. Фаминцын утверждал: «Главное обвинение дарвинизма и ожесточенная против него полемика Данилевского неосновательна, ошибочна и поэтому должна быть отвергнута» (1889, с. 638). Свои слова он подтвердил глубоким анализом теории Дарвина, четкой характеристикой его вклада в науку, в обоснование им факта изменяемости видов. Фаминцын вынес вердикт книге Н. Я. Данилевского: «Основа учения

[29] В заключительной главе этой работы, опубликованной в 1862 г., Дарвин писал: «В естествознании едва ли существует вопрос, который был бы более неопределенным и на который труднее было бы ответить, чем на вопрос о том, какие формы следует считать высшими в той или другой обширной группе, потому что все они хорошо приспособлены к условиям своего существования» (*Дарвин Ч.* Собр. соч. М. ; Л., 1950. Т. 6. С. 236–237).

Дарвина истолкована в ней неверно. Это представляется мне явлением крайне прискорбным, нежелательным и вредным» (1889, с. 643).

Фаминцын сыграл видную роль в истолковании, распространении и развитии ботанических трудов Ч. Дарвина. Его фактические материалы о биологии цветка, пола и оплодотворения у покрытосеменных, насекомоядности, движения и раздражимости растений Фаминцын вводил в свои учебные курсы по фитофизиологии, обсуждал на заседаниях Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. При этом он не просто разбирал данные опытов и наблюдений английского естествоиспытателя, комментировал их, давал оценку, сопоставлял с исследованиями других ученых, но главное — раскрывал их эволюционную направленность. Раздел о питании насекомоядных растений в монографии Фаминцына «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883) с многочисленными ссылками на исследования Ч. Дарвина и его сына Френсиса Дарвина убедительно обосновывает это заключение. С этой точки зрения вызывает интерес и изложение Фаминцыным на страницах «Учебника физиологии растений» (1887) материалов по движению растений. Автор учебника обстоятельно рассмотрел открытие Ч. Дарвином существования у растений пространственного разграничения сенсорной и моторной зон, данное им объяснение передачи раздражения с помощью особых активных веществ[30].

Фаминцын обратил внимание читателей на возникший разброс мнений ученых в отношении общей оценки этого открытия Дарвина, высказал прогностические суждения: «Принятое объяснение, по всему вероятию, должно оказаться применимым и к реакциям растения на все остальные внешние раздражения» (Фаминцын, 1887, с. 64).

Таким образом, Фаминцын распространил дарвиновскую идею передачи раздражения силы тяжести и на воздействия других факторов среды. Так совместными усилиями ученых создавались предпосылки для формирования представлений о механизмах регуляции процессов жизнедеятельности растений (Подр. см.: Манойленко, 1969; Полевой, 1981; Höxtermann, 2009).

Фаминцын справедливо отмечал, что исследования Дарвина «являются постоянно как бы сигналом для разработки вопросов, на которые он первый обратил внимание» (1874, с. 3). В изучении одного из них — проблемы адаптации — он принял деятельное участие. Приспособление Фаминцын трактовал как одно из фундаментальных свойств живого, а определение живого связывал с его эволюцией. В понятие адаптации он вводил критерий биологической полезности, которую усматривал в жизнеспособности организма. Эти положения Фаминцын развивал в статье «Ближайшие задачи биологии» (1894а), а также в заключительной главе книги «Современное естествознание и психология» (Фаминцын, 1898). Развивая идеи Дарвина, Фаминцын говорил, что адаптивность структур и функций является результатом исторического развития организма. Характерно его напоминание: «Я уже с достаточною обстоятельностью останавливался неоднократно на выяснении этого положения, поясняя постепенную

[30] Известно, что вывод Ч. Дарвина о разграничении в растительном организме зоны реакции и зоны восприятия фото- и геотропического стимула подтвердил ученик А. С. Фаминцына В. А. Ротерт (1863–1916). См.: Манойленко, 1978.

выработку каждого органа в отдельности и совокупности всей организации путем последовательной эволюции сложных животных и растительных форм из простейших» (там же, с. 207). Фаминцын говорил об относительном характере адаптаций. Он четко разграничивал непосредственные морфологофизиологические реакции растений на факторы среды от филогенетических адаптаций.

Фаминцын затрагивал вопрос о возникновении приспособлений, связывая этот процесс с действием естественного отбора. Он высказал передовые для своего времени взгляды в отношении тенденций эволюционного развития адаптаций, организма в целом: «Следуя по пути постепенного совершенствования приспособлений, организм вырабатывается в маленький микрокосм, всё более и более индивидуализирующийся по отношению к окружающим его условиям» (1898, с. 208).

Эти мысли Фаминцына перекликаются с убеждениями крупнейшего теоретика-эволюциониста И. И. Шмальгаузена об автономизации онтогенеза. В книге «Факторы эволюции» Шмальгаузен отмечал: «Можно говорить об автономизации онтогенеза как об одном из направленных (в общем) процессов эволюции органического мира» (1968, с. 348).

Анализируя научную деятельность Фаминцына в плане распространения и развития трудов Ч. Дарвина, следует признать, что он выполнил требование времени и, согласно своим убеждениям, принял активное участие в борьбе за дарвинизм.

Симбиоз в эволюции организмов: идеи, исследования

На завершающем этапе жизни А. С. Фаминцын, как говорилось выше, последовательно занимался изучением симбиоза, выяснением его значения в эволюции организмов[31]. В своих исследованиях он руководствовался стремлением углубить эволюционное учение Ч. Дарвина, возвести его в «недоступную возражениям истину» (Фаминцын, 1907б, с. 141). Ученый стремился дополнить дарвинизм, разработать, как ему мыслилось, наиболее слабый его раздел — представление о прогрессивном развитии организмов, в его формулировке: провести «непосредственное наблюдение над образованием более сложной формы из простой» (там же). И. П. Бородин, обсуждая побудительные мотивы исследований своего учителя, писал: «По его мнению, дарвинизм, в сущности не объяснял нам самого важного в эволюции — ее поступательного движения, образования более сложного из более простого» (1919, с. 140).

Исходной точкой работ Фаминцына по проблеме симбиоза, их истоком, побудительным импульсом явились результаты его наблюдений и опытов над образованием зооспор и развитием гонидий у лишайников. В 1867 г. он и его ученик, тогда студент Петербургского университета, О. В. Баранецкий (1843–1905) экспериментально показали, что тело лишайника состоит из двух компонентов: гриба и водоросли. Культивируя разрезы лишайника в струе воды, они следили за постепенным разрушением ткани гриба. Они

[31] Развернутый анализ исследований А. С. Фаминцына по проблеме симбиоза дан Л. Н. Хахиной (1979, 1981).

не только выделили из лишайников одноклеточные водоросли, но и установили их способность размножаться как простым делением, так и зооспорами (Famintzin, Baranetzky, 1867).

Фаминцын считал, что обнаруженный им и Баранецким лишайниковый симбиоз имеет «особенный интерес, как первый непосредственно наблюденный факт происхождения более сложной растительной формы через соединение и взаимодействие более простых» (Фаминцын, 1907а, с. 11). Фаминцын считал, что это *«первое неопровержимое фактическое доказательство теории эволюции организмов»* (там же). Именно эволюционная составляющая открытия двойственной природы лишайников стала лейтмотивом научных изысканий Фаминцына. В постановке задачи этих исследований — рассмотрение роли синтеза органических форм в эволюции — он был новатором. Это обстоятельство Фаминцын не преминул подчеркнуть и сам. В 1907 г. Фаминцын писал: «Синтез этот был открыт уже в шестидесятых годах прошедшего столетия, но до сих пор никем не использован в отношении учения об эволюции организмов» (1907б, с. 142). Вместе с тем, как отмечали ученые той эпохи, Фаминцын и Баранецкий, а также М. С. Воронин, подтвердивший их результаты, отошли в сторону от полемики вокруг вопроса о природе лишайников, отстаивания своего приоритета. М. Бейеринк и Р. Шода высказали критические замечания в адрес исследований Фаминцына. А. А. Еленкин констатировал: «А. С. оставался совершенно в стороне от этого спора, да это и понятно, так как его интересовал не столько частный вопрос о лишайниках, сколько общая идея о развитии органического мира путем симбиоза» (Еленкин, 1921, с. 72).

Вместе с тем Фаминцын стремился уяснить мотивацию критических выступлений, устранить нападки на методы его работы с лишайниками. Показательна его статья 1914 г., опубликованная в «Известиях Императорской Академии наук». Ученый сообщал: «Я счастлив, что могу опровергнуть» критику М. Б. Бейеринка (Beyerinck) и Р. Шода (R. Chodat). Фаминцын привел новые доказательства развития зооспор в гонидиях лишайников, не прибегая к методу чистых культур (Фаминцын, 1914, с. 433; 1916).

В последней, опубликованной в 1918 г., статье «Что такое лишайники?» Фаминцын вновь изложил сущность совместных с Баранецким исследований, подчеркнул, что именно тогда *впервые* в изучение лишайников они ввели опыт. Фаминцын вновь напомнил, что опытным путем он и Баранецкий доказали тождество гонидий лишайников с водорослью *Cystococcus humicola*. Ученый писал: «Судьба этой работы очень трагична: вплоть до 1915 г. она подвергалась жестокой критике авторитетных представителей, специалистов по исследованию простейших Beyrink'a и Chodat. Но в последней работе, проведенной в сообществе с талантливым ботаником В. Серком (Фаминцын, Серк, 1915а. — *К. В.*), удалось шаг за шагом проследить образование и выход зооспор у лишайника *Usnea florida* из гонидий, сращенных еще с его гифами, и этим вполне восстановить ее *научное значение* (курсив наш. — *К. М.*)» (Фаминцын, 1918, с. 272).

Фаминцын ревниво относился к своим исследованиям. Его удручало негативное отношение ряда современников к его работам. Он с горечью замечал, что его стремление проводить наблюдения над образованием сложной формы из более простой ими считается «желанием почти абсурдным» (Фаминцын, 1907а, с. 1).

Особое внимание привлекает связь исследований Фаминцына с работами немецкого ученого С. Швенденера (S. Schwendener, 1829–1919) в области лихенологии (Schwendener, 1869). Приветствуя взгляд немецкого ботаника на природу лишайника как на сожительство гриба и водоросли, он отрицательно отнесся к его предположению о паразитическом характере этого сожительства. Одновременно Фаминцын выразил сожаление в связи с фактом умолчания своего капитального открытия: Швенденеру «поставили на вид неприличие замалчивания нашего открытия два специалиста по лишайникам: профессор Гельсингфорского университета Эльфвинг (Elfving) и известный своей работою по лишайникам А. Меллер (Möller)» (Фаминцын, 1918, с. 273).

Отталкиваясь от работы 1867 г., открывшей зооспоры у лишайников, Фаминцын вел исследование по ряду связанных между собою направлений. В основе их лежала объединяющая идея единства органического мира: «Предположение существования в природе коренного различия в развитии между лишайниками, с одной стороны, и остальными организмами, с другой, мне кажется немыслимым» (Фаминцын, 1907а, с. 3).

Занимаясь эволюционными аспектами симбиотической природы лишайников, он обращал внимание на широкое распространение этих представителей группы низших растений — от полюсов до экватора: на земле, коре деревьев, скалах, в сыпучих песках пустынь. Таким образом Фаминцын подчеркивал своеобразие этих организмов, их высокую степень нетребовательности к среде обитания, широкую адаптивность.

Возникший у него, как говорил И. П. Бородин, «культ идеи симбиоза», сосредоточивал его усилия на изучении симбиоза водорослей с инфузориями, на проведении опытов с радиоляриями. Фаминцын уяснял функциональную составляющую совместного существования симбионтов. Так, в работе 1891 г., посвященной симбиозу водорослей с инфузориями, он описал три формы водорослей (*Zoochlorella parasitica Z. conductrix и Z. maxima*), существующих совместно с инфузориями, объяснил биологическое значение этого явления: «Развиваясь роскошно внутри инфузорий, водоросль эта может служить им пищею» (Фаминцын, 1891, с. 21).

Фаминцын обращал внимание ботаников на чрезвычайно большое разнообразие форм сожительства организмов, дал свое толкование термину «симбиоз», который впервые был введен в науку немецким ученым А. де Бари (A. De Bary, 1831–1888). Интересы Фаминцына были сосредоточены на формативном симбиозе.

Центральный раздел его исследовательской программы составляли опыты по разложению клетки растения на составные, самостоятельные части. Он пытался дать ответ на вопрос: «Не есть ли клетка симбиотический комплекс из организмов более простых, и нельзя ли, подыскав подходящие условия, сохранить последние живыми и способными к самостоятельной жизни вне клетки?» (Фаминцын, 1912б, с. 708).

Фаминцын был хорошо информирован о состоянии знаний о клетке, ее структуре, органоидах. Новейшие данные по этим вопросам поддерживали его интерес, настойчивость в постановке опытов. Он с энтузиазмом встретил работы, опровергавшие взгляд на «первенствующую» роль плазмы в жизни клетки.

Его внимание привлекли цитологические исследования А. Ф. В. Шимпера (A. F. W. Schimper, 1856–1901), его материалы о развитии пластид и особенно хлоропластов (Schimper, 1883, 1885).

Стремление разложить клетку на отдельные компоненты для подтверждения гипотезы о ее симбиотическом происхождении возникло у Фаминцына, по его признанию, в 1868 г. В последующие пятьдесят лет он упорно работал экспериментально в этом направлении. Он пытался выделить хлоропласты, добиться их самостоятельной жизни помимо клетки. Однако ожидаемого результата не получалось. Ученый ставил все новые и новые опыты, воодушевляемый появлением новейших сведений о морфологической и функциональной структурах клетки. Он считал, что открытие микрозом дало основание формированию нового направления в биологии, которому прочил блестящее будущее.

Вопрос об автономии хлоропластов, происхождении клетки входил в сферу научных интересов М. С. Цвета (1872–1919). Эксперименты он проводил в Петербурге, в лаборатории Фаминцына. В декабре 1896 г. он сообщал коллегам в Женеву: «Г-н Фаминцын уже десять лет занимается проблемой, которую я поставил перед собой, приступая к своей диссертации: заставить жить хлоропласты в изолированной культуре. До настоящего времени ему этого еще не удалось осуществить» (Цит.: Сенченкова, 1997, с. 212). Цвет пытался разработать приемы культуры хлоропластов вне клетки растения (1910). Он разделял взгляды Фаминцына на индивидуальность пластид, но фактических доказательств в пользу самостоятельной жизни хлоропластов вне клетки также не смог представить. Фаминцын учел работы Цвета, обратил внимание на его предположение — «не возникла ли растительная клетка в давнее время путем ассоциации двух организмов различного происхождения: бесцветной плазмы с ядром и хлороплазмы» (Фаминцын, 1907а, с. 5).

В первом десятилетии XX в. проблемой симбиоза также занимался К. С. Мережковский (1855–1921). Он был выпускником Санкт-Петербургского университета, который закончил в 1880 г. В 1883–1885 гг. читал в университете курс зоологии. Далее ряд лет работал в Казанском университете, изучая лишайники различных регионов России, водоросли, хлоропласты, разрабатывал симбиотическую гипотезу их происхождения. Получила известность его книга «Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов» (1909). Мы разделяем точку зрения С. С. Хохлова (1977) на то, что идея о роли симбиоза в эволюции организмов была воспринята Мережковским от Фаминцына. Это обстоятельство подтверждает переписка ученых. Мережковский писал Фаминцыну в 1905 г.: «Я весьма интересуюсь вопросом о значении хроматофоровых зерен (органы ли это или самостоятельные организмы) и думаю работать в этом направлении. Зная, что Вы немало работали по этому вопросу и даже кажется пытались культивировать их в изолированном виде, я покорнейше просил бы Вас прислать мне оттиски Ваших работ по этому вопросу»[32]. Фаминцын исполнил просьбу коллеги: «Я с удовольствием исполняю Ваши просьбы: мои статьи, касающиеся симбиоза, я Вам уже отправил» (см.: примеч. 32, л. 9).

[32] ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 2. Д. 18. Л. 5, 5 об.

В эпистолярном наследии Фаминцына сохраняются и другие письма Мережковского. Последний просил академика содействовать публикации его статьи о диатомовых водорослях в изданиях Императорской Академии наук. Согласие было получено. В январе 1904 г. Фаминцын поздравил Мережковского с получением им степени магистра. Одновременно он сообщил о возникших финансовых затруднениях в издательском деле: «Нет денег на печатание таблиц. Спешу прибавить, что ни мое отношение, ни И. П. Бородина к Вашей работе не изменилось. Мы готовы, по-прежнему напечатать, когда минует денежный кризис Академии» (см.: примеч. 32, л. 12).

В своих статьях по симбиозу Фаминцын учитывал последнюю литературу в этой области, в том числе материалы Мережковского, давал им оценку. Он, в частности, отмечал: «Наконец в 1905 г. появилась статья Мережковского о природе и происхождении хроматофор в растительном царстве. В ней изложены мысли, в некоторых чертах сходные с развиваемыми мною в предлагаемой статье, но в искаженном виде, свидетельствующем о легковесном отношении автора к предмету» (Фаминцын, 1907а, с. 6).

Мережковский (1909, с. 8) заботился о своем престиже, первенстве в разработке теории происхождения организмов с участием симбиоза. В сентябре 1903 г. в письме из Казани он уведомил Фаминцына о том, что Х. Я. Гоби опубликовал его предварительный отчет. «Это важно, — подчеркивал Мережковский, — если даже моя работа и будет принята Академией, то пройдет немало времени, пока она выйдет в свет, и необходимо было обеспечить за собой приоритет многочисленных новых факторов мною открытых» (см.: примеч. 32, л. 6; Mereschkowsky, 1905).

Приводимые фрагменты переписки двух исследователей по проблеме симбиоза публикуются впервые. Они являются ценным историческим источником для уяснения степени их очередности в раскрытии эволюционной роли явления симбиоза.

Современный взгляд на этот вопрос представлен в монографии Ю. В. Гамалея «Транспортная система сосудистых растений». Рассматривая развитие эндосимбиотической гипотезы происхождения эукариотов, автор монографии высоко оценил вклад А. С. Фаминцына и К. С. Мережковского. «Их роль в становлении этих идей очень велика. А. С. Фаминцын (1907) наряду с A. de Bary (1879) и A. Schimper (1883) был основоположником этих представлений. К. С. Мережковский дополнил их концепцией двух плазм» (Гамалей, 2004, с. 57).

Развивая идею об участии симбиоза в эволюционном развитии организмов, Фаминцын действительно вел поиск способов культуры вне клетки ее главнейших органоидов, проявивших себя, в его формулировке, «очагами ее жизнедеятельности». Работу биолога в этом случае ученый сравнивал с деятельностью химика, анализирующего состав сложного соединения. Фаминцын считал, что биолог должен стремиться овладеть подобными приемами. При удаче он надеялся «на получение еще одного крупного научного приобретения, которое представляет в настоящее время лишь *pium desiderium,* — именно естественной, основанной на кровном родстве системы как для растительного, так и для животного царства» (Фаминцын, 1912б, с. 714).

К наиболее подходящим объектам исследований Фаминцын относил инфузории, водоросли, грибы, бактерии. Постановку опытов рекомендовал проводить

в широком диапазоне внешних условий, комбинируя свет, температуру, состав пищи. Экспериментальная работа осуществлялась им не только в академической лаборатории в Петербурге, но и в исследовательских центрах Европы. Стояла задача: «изучить различнейшие проявления симбиоза, останавливаясь преимущественно на тех, в которых в наибольшей степени проявляется осложнение в организации и в функциях синтезируемой формы» (Фаминцын, 1907а, с. 11).

Фаминцын изучал симбиоз животных и растений на Неаполитанской зоологической станции в 1887–1888 гг. (Фокин, 2006). Позднее, уже в начале XX в., в 1902 и 1909 г. изучал морские водоросли на станции Вилла-Франка, на Биологической станции г. Роскофа. Своими впечатлениями о работе на этих станциях Фаминцын делился в письмах к И. П. Бородину. Он сообщал последнему о состоянии своих исследовательских дел. Из Монако писал в Россию: «Я занимаюсь губками, со своей точки зрения имею целью выделить из них более простые организмы, из которых они построены. Уставшими очами вижу отсюда, как Вы пожимаете плечами; но поживем увидим»[33]. В Монако, на побережье Средиземного моря, в Океанографическом музее, в 1909 г. Фаминцын изучал морские водоросли. «К 9 часам спешу в музей, где занимаюсь до заката»[34]. «Единственным убежищем, где я еще чувствую себя хорошо, служит наука и разработка вопросов *общечеловеческого интереса* (курсив наш. — *К. М.*)»[35]. Однако положительных результатов Фаминцыну получать не удавалось. В 1910 г. он писал Бородину: «К сожалению, о результатах моей работы ничего не могу сообщить определенного»[36].

До последних дней жизни он упорно пытался культивировать пластиды в искусственной среде. «Я опять сижу целый почти день за микроскопом, влекомый к нему желанием положить первый и незыблемый фундамент в учение об эволюции организмов как растений, так и животных»[37]. Настойчиво добиваясь достижения поставленной цели, Фаминцын полемизировал с Ч. Дарвином. В письме к Бородину он уточнял свою позицию: «...завершением нескольких еще работ, долженствующих воочию показать, в противоположность взглядам Дарвина и Вейсмана, построение более сложных организмов при посредстве симбиоза из простых, а не только способами, которые теперь пользуются всеобщим признанием»[38].

В 1918 г. Бородин сообщил: «На этих попытках разложения, увы тщетных, на этих мечтах о будущем синтезе застигла А. С. неумолимая смерть. Кто решится поставить в вину исследователю такое упорство? С своей стороны могу лишь повторить цитированные покойным учителем, товарищем и другом слова из моего “Курса анатомии растений”: “Это воззрение теоретически довольно вероятно, но фактически оно недостаточно обосновано, и решение вопроса нужно предоставить будущему”» (Бородин, 1919, с. 140).

---

[33] СПФ АРАН. Ф. 125. Оп. 1. Д. 387. Л. 4 об.

[34] Там же. Л. 11 об.

[35] Там же. Л. 13 об.

[36] Там же. Л. 25.

[37] Там же. Л. 28.

[38] Там же.

Судьба научного наследия

Фаминцын отчетливо сознавал объективную сложность разработки проблемы симбиоза с эволюционных позиций. Она возможна и продуктивна, считал он, лишь при участии ученых нескольких поколений из многих стран мира. Об этом он говорил в 1901 г. на XI съезде русских естествоиспытателей и врачей в Петербурге. Свои соображения на этот счет в развернутом виде Фаминцын изложил и на Первом съезде Международной ассоциации академий в Париже в 1901 г.[39]

Изучение случаев симбиоза Фаминцын соотносил с выяснением путей эволюции. Примечательно его предвидение: симбиоз «может оказаться одним из *могущественных факторов* в эволюции, как растений, так и животных» (1902, с. 171). Он льстил себя надеждой, что фактическое подтверждение этой концепции «может наступить не в очень далеком будущем» (1902, с. 171). Однако шло время, а его предвидение, наряду с идеями К. С. Мережковского о симбиогенезе, большинством ученых рассматривались, по меткому выражению А. Л. Тахтаджяна, как «фантастичные и ненаучные» (1973, с. 23). На это обстоятельство указывали также Б. М. Медников и Э. Хатчинсон в предисловии к монографии Л. Маргулис «Роль симбиоза в эволюции клетки» (1983).

Тем не менее, даже в тот период и позднее, когда происходило отторжение биологами (Еленкин 1907, 1921; Данилов 1921, 1933; Генкель 1977) новаторских устремлений Фаминцына, появлялись отдельные продолжатели развиваемого им научного направления. В их числе был, несомненно, В. Н. Любименко (1873–1937). В письме Фаминцыну в Петербург из Парижа в 1907 г. он, в частности, писал: «Очень благодарен Вам за присланный Вами оттиск статьи “О роли симбиоза”, который я прочел с большим интересом. ...Вопрос, без сомнения, трудный, и только тщательная чистая культура симбионтов в состоянии его разрешить. Набросанный Вами в заключение план произвел на меня впечатление смелостью мысли и стройностью»[40].

Любименко провел серию исследований по изучению физиологической самостоятельности пластид (1916, 1917, 1935). Он рассматривал пластиду как своеобразный организм, адаптированный к жизни внутри клетки, и разделял идею о ее биологической самостоятельности. Он склонялся к мысли о симбиотическом происхождении пластид. Стремясь обосновать свои взгляды экспериментально и учитывая попытки Фаминцына культивировать пластиды в искусственной среде, Любименко разработал новый метод выделения их из ткани высших растений, подобрал наиболее подходящие среды для сохранения пластид, наблюдал за их функционированием. Оценивая направление своих работ, он заключал: «Описанные мной опыты, однако, имеют, мне кажется, большой

[39] Официальное открытие Международной ассоциации академий, включившей в себя 19 академий мира, состоялось в Париже в апреле 1901 г. До этого момента Фаминцын неоднократно выезжал за границу (1899 г. Висбаден, 1900 г. Париж) как делегат Императорской Академии наук для участия в работе конференций по вопросам организации МАА. В 1903 г. он был в Лондоне на заседаниях Международного совета Ассоциации академий. Фаминцын придавал большое значение МАА, содействующей «рациональному развитию человеческих знаний и разрешению самых крупных и настоятельных запросов человеческой мысли» (Фаминцын, 1902, с. 172).

[40] СПФ АРАН. Ф. 39. Оп. 2. Д. 17. Л. 1.

интерес с чисто физиологической точки зрения, так как вполне подтверждают глубокое различие между пластидами и остальными составными частями протопласта живой клетки, различие, которое может быть использовано с успехом в дальнейших исследованиях по микрофизиологии» (1917, с. 55).

Спустя три года после кончины А. С. Фаминцына, в 1921 г. в Петрограде состоялся I Всероссийский съезд русских ботаников. В связи с этим событием известный ботаник Б. М. Козо-Полянский (1890–1957) опубликовал тезисы под названием «Теория симбиогенеза и “пангенезис”, временная гипотеза». В лапидарном стиле, в контексте воззрений К. Линнея и Ч. Дарвина автор высказал свои взгляды на развитие органического мира. Козо-Полянский, основные научные работы которого были посвящены филогенетической систематике и морфологии растений, поддержал концепцию Фаминцына, разделил его взгляды на эволюционную роль симбиоза. «Представление о родословном дереве, как о подобии настоящего дерева, — считал он, — ошибочны, так как родословие выражается *не только расхождением линий, но и схождением и сращением их* (курсив наш. — *К. М.*)» (Козо-Полянский, 1921, с. 101). Козо-Полянский мыслил системно. Формообразование организмов по типу симбиоза он отождествлял с аналогичными процессами, происходящими в окружающей природе. Такие представления он назвал «теорией симбиогенеза», рассматривая ее как универсальную, самобытную, открывающую новое направление в биологии.

В 1924 г. вышла в свет книга Козо-Полянского «Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза» с посвящением памяти А. С. Фаминцына. Ученый собрал в литературе большой фактический материал о случаях симбиоза, подчеркнул его значение для разрешения многих частных вопросов эволюции органического мира. Собранные фактические данные, подтверждающие правильность принципа симбиогенеза, его универсальность, были распределены им по категориям, проанализированы. Козо-Полянский был убежден, что этот принцип, у истоков которого стоял Фаминцын, выдвигает перед биологией новую и обширную программу исследований. Центральная задача программы, по его мнению, состоит в перенесении «внимания исследователя живых тел с целого на части» (1924, с. 130).

Назвав имена ученых, начавших разработку проблемы симбиогенеза в XIX в. и продолживших ее в XX в., Козо-Полянский[41] учитывал трудности на пути ее дальнейшего развития. Он заключал: «Многим, конечно, и в настоящее время теория симбиогенеза покажется парадоксальной, даже, более того, — невероятной. Но ведь и когда впервые была высказана идея, что солнце стоит, а земля движется, здравый человеческий смысл объявил ее ложной. А все-таки — она движется!» (Козо-Полянский, 1924, с. 136).

Действительно, концепция симбиогенеза, как отмечал Б. М. Медников (см.: Маргулис, 1983), долгое время оставалась непопулярной, игнорировалась

[41] Ныне к научному наследию Б. М. Козо-Полянского, к его воззрениям на проблему симбиогенеза привлечено пристальное внимание не только в России (Агафонов, Негробов, 2010), но и в Америке. Теоретическое истолкование его идей предложено В. Фетом и Л. Маргулис (2008). Ныне благодаря труду этих ученых осуществлен перевод на английский язык книги Б. М. Козо-Полянского «Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза» (Kozo-Polianskii, 2010).

большинством биологов. В тени забвения оказались и труды А. С. Фаминцына, вся его многоплановая научная, организационная, просветительская и общественная деятельность. Прорыв своеобразной блокады произошел в связи с 40-летием со дня смерти академика А. С. Фаминцына благодаря усилиям Е. М. Сенченковой (1960).

В 1978 г. в Ленинграде состоялось совещание, посвященное памяти А. С. Фаминцына, участниками которого явились ботаники-физиологи из многих городов нашей страны, студенческая молодежь. Традиция подобных заседаний была продолжена и в последующие годы. По итогам первого совещания, в 1981 г. был опубликован сборник «Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность», подготовленный физиологами растений, историками науки, философами. Большая заслуга в увековечении памяти А. С. Фаминцына принадлежит ученым Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН (А. Л. Курсанов, А. Ф. Клешнин, Вл. В. Кузнецов), Санкт-Петербургского государственного университета (В. В. Полевой, С. С. Медведев), историкам биологии Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН. Неоценимый, подвижнический вклад по возвращению в научное сообщество имени и деяний выдающегося физиолога-эволюциониста, безусловно, внес Б. П. Строгонов (1996).

Интерес к научному наследию А. С. Фаминцына ныне не иссякает. К его трудам обращались и обращаются ученые России, Америки, Германии (Ю. В. Гамалей, Л. Маргулис, А. Л. Тахтаджян, Э. Хёкстерманн). Развитие науки подтвердило справедливость воззрений Фаминцына на проблему симбиогенеза, привнесло новые аспекты и направления в ее изучение (Бутенко, 1971, 1975, 1981; Вайнштейн, 1988; Силаева, 1978; Терехин, 1965, 1977; Хахина, 1979, 1981; Хесин, 1984; Hoβfeld, 2007; Höxtermann, 1980, 2007a, b; Kozo-Polianskii, 2010; Manojlenko, 2007; Margulis, 1993, 2009, 2010).

Здесь уместно привести заключительные слова Б. М. Козо-Полянского из предисловия к книге «Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза» о восприятии нового в науке: «Сначала масса говорит: это просто нелепость. Затем уже начинают твердить: это противоречит установившимся взглядам. А в конце концов утверждают: да мы все это давно уже знали!» (1924, с. 6).

По сути дела, так все и происходило с трудами Фаминцына. В конце XX — начале XXI в. новые, более совершенные методы биологического исследования, новые опытные объекты позволили ученым принять его идеи, получить фактические доказательства в пользу гипотезы симбиогенеза, которая, по сути дела, стала одной из центральных в современном эволюционном синтезе, формирующемся в наши дни. В литературе появляются более уточненные, расширенные данные о природе и происхождении важнейших органелл эукариотических клеток — хлоропластов и митохондрий (Клюйвер, Ван-Ниль, 1959; Кулаев, 1996, 1998; Geus, 2007; Kutschera, Karl, 2005; Kutschera, 2009; Levit, Krumbein, 2007; Margulis, 1993, 2010; Sapp, 2005; Schnepf, 2007; Scutt et al., 2007; Takemura, 2001; Woese et al., 1990).

Мысли и дела А. С. Фаминцына находят воплощение в исследованиях современных биологов, используются ими при изучении структуры и функций

растительного организма, их взаимодействий, способствуют пониманию сущности продукционного процесса растений, их адаптивных перестроек в ответ на меняющиеся факторы среды.

Заключение

Приведя в систему и проанализировав физиологические исследования А. С. Фаминцына, его работы теоретического, мировоззренческого направления, научно-организационную деятельность, приходим к выводу, что он принял реальное участие в развитии эволюционной теории на протяжении ее первых трех этапов в периодизации К. М. Завадского (1973).

Фаминцын не принадлежал к сторонникам антидарвинизма, что было отмечено уже его современниками. Ярый противник учения Ч. Дарвина П. Я. Светлов писал: «Никто не затруднится назвать дарвинистов известными в науке именами» — К. А. Тимирязев, И. И. Мечников, А. С. Фаминцын, А. Н. Бекетов (1912, с. 9). Однако в биологической литературе известны и другие, противоположные суждения. Анализ естественнонаучных взглядов Фаминцына, его осторожное отношение к теории Ч. Дарвина, стремление устранить ее слабые места, позволяют констатировать сложность и своеобразие его позиции, допустившей возможность неоднозначных характеристик.

Заняв в 1870-х гг. четкую позицию в высокой общей оценке трудов Ч. Дарвина, их значения для биологической науки, признав борьбу за существование и естественный отбор основными факторами эволюции, Фаминцын наряду с этим выделил недостаточно разработанные места в дарвинизме — проблему прогрессивного развития. Размышляя о судьбах эволюционной теории, ее задачах, перспективах развития, создавая собственную концепцию роли симбиоза в эволюции, Фаминцын никогда не упускал случая встать на защиту учения Ч. Дарвина. Его идеи и эксперименты по доказательству самостоятельности отдельных органелл клетки растения в конце XX — начале XXI в. вылились в успешно разрабатываемое направление — проблему симбиогенеза.

Значителен вклад Фаминцына в познание корреляционных систем органов и функций растения, изучение их адаптивного значения. Он описал ряд конкретных приспособлений (к перекрестному опылению, водообмену и др.), предложил опыт их классификации, затронул вопросы теоретического характера с выходом на общебиологическую трактовку причин и закономерностей адаптациогенеза.

Приспособление Фаминцын рассматривал как одно из фундаментальных свойств живого, а определение живого связывал с его эволюцией. В понятие адаптации он вводил критерий биологической полезности, которую усматривал в жизнеспособности организма. Фаминцын подчеркивал относительный характер адаптаций, их происхождение связывал с действием естественного отбора. Он высказал новаторские суждения о тенденциях эволюционного развития адаптаций, организма в целом на путях приобретения всё большей способности независимого развития от факторов внешней среды. Нельзя не отметить, что эти представления Фаминцына перекликаются с воззрениями одного из создателей

СТЭ И. И. Шмальгаузена на автономизацию онтогенеза. Существенно и то обстоятельство, что в трудах Шмальгаузена нашли подтверждение мысли Фаминцына об эволюционной сущности симбиоза. Шмальгаузен раскрыл этот вопрос и указал на особое значение симбиоза и его форм для «доказательства правильности дарвиновской теории естественного отбора» (Шмальгаузен, 1969, с. 114).

Есть все основания учитывать и высоко оценивать участие А. С. Фаминцына в создании предпосылок для широкого синтеза знаний в области эволюции. Однако значение его вклада в этот синтез стали адекватно оцениваться только в последние десятилетия.

Выдающиеся заслуги А. С. Фаминцына перед наукой были отмечены в Санкт-Петербурге на конференциях, посвященных его памяти, в 1995, 1999 и 2006 гг.

Литература

Агафонов В. А., Негробов В. В. Борис Михайлович Козо-Полянский. К 120-летию со дня рождения (20.01.1890–21.04.1957) // Вест. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Геогр., геоэкол. 2010. № 2. С. 163–166.

Бекетов А. Н. О винограде и вине, преимущественно с целью определить виноградную полосу в России // Вест. Имп. Рус. геогр. о-ва. 1858. Т. 22. С. 1–22.

Бородин И. П. Андрей Сергеевич Фаминцын (1835–1918): некролог // Изв. Рос. акад. наук. Сер. VI. 1919. Т. 13. 12/18. Ч. 2. С. 553–566 ; То же // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1919. Т. 4. № 1/4. С. 132–151.

Бутенко Р. Г. От свободноживущей клетки — к растению. М., 1971. 95 с.

Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М., 1975. 51 с.

Бутенко Р. Г. Предисловие. Андрей Сергеевич Фаминцын: Жизнь и научная деятельность. Л. : Наука, 1981. С. 3–5.

Вайнштейн Е. А. Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1988. 45 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2004. 419 с.

Генкель П. А. О симбиозе в растительном мире // Успехи совр. биол. 1977. Т. 84. Вып. 1 (4). С. 138–151.

Данилевский Н. Я. Дарвинизм. Критическое исследование. СПб., 1885. Т. 1. Ч. I. 519 с. ; Т. 1. Ч. II. 530 с.

Данилов А. Н. Симбиоз как фактор эволюции // Изв. Глав. ботан. сада РСФСР. 1921. Т. 20. Вып. 2. С. 122–135.

Данилов А. Н. Лишайниковый симбиоз // Природа. 1933. № 11. С. 34–44.

Джильберт Д. Г. Развитие земледельческой химии со времен Либиха. СПб., 1881. 39 с.

Еленкин А. А. Отношение лишайникового симбиоза к эволюции организмов // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1907. Т. 38. Вып. 1. № 4. С. 160–175.

Еленкин А. А. Научная и общественная деятельность А. С. Фаминцына // Изв. Глав. ботан. сада РСФСР. 1921. Т. 20. Вып. 2. С. 67–74.

Завадский К. М. Основные установки и пути развития советской экологии (участие в дискуссии) // Сов. ботан. 1934. № 3. С. 46–50.

Завадский К. М. Теории приспособления растений к свету (участие в дискуссии) // Сов. ботан. 1935. № 6. С. 27–32.

Завадский К. М. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм // Философские проблемы эволюционной теории. Ч. II. М. 1971а. С. 4–26.

Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза // Журн. общ. биол. 1971б. № 5. С. 515–529.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с.

Завадский К. М. Эволюционная биология и ее отношение с эволюционной теорией // Проблемы эволюционной физиологии растений : мат-лы симп. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. С. 5–8.

Заленский О. В. Развитие наследия А. С. Фаминцына в области проблемы фотосинтеза в современной науке // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л. : Наука, 1981. С. 110–111.

Клюйвер А., Ван-Ниль К. Вклад микробов в биологию. М. : Изд. иностр. лит., 1959. 194 с.

Козо-Полянский Б. М. Теория симбиогенеза и «пангенезис», временная гипотеза // Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Пг., 1921. С. 101.

Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л. ; М. : Изд. Пучина, 1924. 147 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 553 с.

Колчинский Э. И. Биология Германии и России–СССР. СПб. : Нестор-История, 2007. 636 с.

Колчинский Э. И. Юбилеи Ч. Дарвина в социально-культурных и когнитивных контекстах // Ист.-биол. исслед. 2009. Т. 1. № 1. С. 15–48.

Кондратьева-Мельвиль Е. А., Василевская В. К. Работы А. С. Фаминцына по морфологии и анатомии растений // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. М. : Наука, 1981. С. 122–130.

Кулаев И. С. Неорганические полифосфаты и их роль на разных этапах клеточной эволюции // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 2. С. 28–35.

Кулаев И. С. Происхождение эукариотических клеток // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 5. С. 17–22.

Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. акад. наук. 1916. Сер. 8. Т. 33. № 12. С. 1–274.

Любименко В. Н. К вопросу о физиологической самостоятельности пластид // Журн. рус. ботан. о-ва. 1917. Т. 2. 1–2. С. 46–56.

Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л., 1935. 321 с.

Манойленко К. В. А. Ф. Баталин — выдающийся русский ботаник XIX века. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 131 с.

Манойленко К. В. Очерки из истории изучения фитогормонов в отечественной науке. Л. : Наука, 1969. 272 с.

Манойленко К. В. Владислав Адольфович Ротерт. Л. : Наука, 1978. 141 с.

Манойленко К. В. Роль А. С. Фаминцына в формировании эволюционного направления в физиологии растений // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л. : Наука, 1981. С. 131–149.

Манойленко К. В. А. С. Фаминцын — первый Почетный президент Русского ботанического общества. // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 119–125.

Манойленко К. В. Иван Парфеньевич Бородин. 1847–1930. М. : Наука, 2005. 272 с.

Манойленко К. В. За и Против: Отношение к чествованию памяти Чарльза Дарвина в 1909 г. // Ист.-биол. исслед. 2009. Т. 1. № 1. С. 104–107.

Маргулис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М. : Мир, 1983. 351 с.

Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.

Пантелеев Л. Ф. Из воспоминаний прошлого. Кн. 1. СПб. : Тип. М. Меркушева, 1905. IV +. 340 с.

Полевой В. В. Системы регуляции у растений // Вестн. ЛГУ. 1981. № 21. С. 105–109.

Полевой В. В. К столетию выхода в свет первого отечественного «Учебника физиологии растений» А. С. Фаминцына // Физиология растений. 1987. Т. 34. Вып. 6. С. 1212–1214.

Райков Б. Е. К. А. Тимирязев в Петербургском университете // Вопр. ист. естествозн. и техн. 1956. Вып. 1. С. 232–234.

Сакс Ю. Руководство к опытной физиологии растений. СПб., 1867. 494 с.

Светайло Э. Н. Некоторые биологические аспекты проблемы происхождения хлоропластов // Проблемы возникновения и сущности жизни. М. : Наука, 1973. С. 238.

Светлов П. Я. Перед разбитым кумиром (по поводу просветительной деятельности «сидящих во тьме» дарвинистов). СПб. : Тип. Александр.-Нев. общ. трезв., 1912. 32 с.

Семихатова О. А. А. С. Фаминцын и современные представления о дыхании растений // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л. : Наука, 1981. С. 112–121.

Сенченкова Е. М. Андрей Сергеевич Фаминцын : (К 40-летию со дня смерти) // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 2. С. 309–317.

Сенченкова Е. М. М. С. Цвет — создатель хроматографии. М. : Янус-К, 1997. 438 с.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.

Строгонов Б. П. Андрей Сергеевич Фаминцын. 1835–1918. М. : Наука, 1996. 176 с.

Тахтаджян А. Л. Пути приспособительной эволюции растений // Ботан. журн. 1951. Т. 37. 3. С. 231–239.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22–32.

Терехин Э. С. Лишайники. Их происхождение и роль симбиогенеза в эволюции // Наука и жизнь. 1965. № 1. С. 94–96.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977. 219 с.

Фаминцын А. С. Опыт химико-физиологического исследования над созреванием винограда : дис. ... магистра ботаники. СПб., 1861. 27 с.

Фаминцын А. С. Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы. СПб., 1866. 56 с.

Фаминцын А. С. Действие света на образование хлорофилла в цветковых растениях // Натуралист. 1867. № 10–12. С. 158–159.

Фаминцын А. С. О воспитательном значении естественных наук // Тр. I съезда рус. естествоисп. Общ. отд. СПб., 1968а. С. 40–48.

Фаминцын А. С. Описание аппарата для исследования действия искусственного света на растения // Тр. I съезда рус. естествоисп. Отд. ботан. СПб., 1868б. С. 95–97.

Фаминцын А. С. О новейших разысканиях над водорослями в растворах неорганических солей // Тр. III съезда рус. естествоисп. Отд. ботан. Киев, 1873. С. 5–6. (Протоколы).

Фаминцын А. С. Дарвин и его значение в биологии. СПб., 1874. 22 с.

Фаминцын А. С. О зародышевых пластах в растительном царстве // Протоколы секц. засед. V съезда рус. естествоисп. и врачей в Варшаве. Протоколы секц. ботан. 1876. С. 1–2.

Фаминцын А. С. Анатомия и физиология растений. СПб., 1880. 96 с.

Фаминцын А. С. Анатомия растений. СПб. 1881. 203 с.

Фаминцын А. С. Обмен веществ и превращение энергии в растениях. СПб. : С.-Петерб. Тип. Имп. акад. наук, 1883. 816 с.

Фаминцын А. С. Учебник физиологии растений. СПб. : С.-Петерб. Тип. Имп. акад. наук, 1887. 304 с.

Фаминцын А. С. Данилевский и дарвинизм. Опровергнут ли дарвинизм Данилевским? // Вест. Европы. 1889. Кн. 2. Февраль. С. 616–643.

Фаминцын А. С. О психической жизни простейших представителей живых существ // VIII съезд рус. естествоисп. и врачей в С.-Петербурге от 28 декабря 1889 г. до 7 января 1890 г. СПб., 1890а. Общий отдел. С. 32–39.

Фаминцын А. С. О психической жизни простейших представителей живых существ // Дневник VIII съезд рус. естествоисп. и врачей. 1890б. № 6. С. 12–18.

Фаминцын А. С. О симбиозе водорослей с животными // Тр. Ботан. лаб. Акад. наук. 1891. № 1. С. 1–22 (Прилож. к 66 тому Зап. Акад. наук).

Фаминцын А. С. О судьбе зерен хлорофилла в семенах и проростках // Тр. Ботан. лаб. Акад. наук. 1893. № 3–6. С. 1–16.

Фаминцын А. С. Ближайшие задачи биологии // Вест. Европы. 1894а. Кн. 5. Май. С. 132–153.

Фаминцын А. С. О хромогене семян подсолнечника и двух полученных из него растворимых в воде пигментах: желтом и зеленом // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1894б. Т. 24. Вып. 3. С. 11.

Фаминцын А. С. Современное естествознание и психология. СПб. : Мир Божий, 1898. IV+ 216 с.

Фаминцын А. С. О Международной Ассоциации академий // Дневник XI съезда рус. естествоисп. и врачей. 1901. № 11. С. 690–699.

Фаминцын А. С. Первый съезд Международной Ассоциации академий // Мир Божий. 1902. № 1. С. 158–172.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Акад. наук. Сер. 8. 1907а. Т. 20. № 3. С. 1–14.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоисп. 1907б. Т. 38. Вып. 1. С. 141–143.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Акад. наук. Сер. 6. 1912а. Т. 6. № 1. С. 51–68.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Акад. Наук. Сер. 6. 1912б. Т. 6. № 11. С. 707–714.

Фаминцын А. С. К вопросу о зооспорах у лишайников // Изв. Акад. наук. Сер. 6. 1914. Т. 8. № 6. С. 429–433.

Фаминцын А. С., Серк В. Еще о зооспорах у лишайников // Изв. Акад. наук. Сер. 6. 1915а. Т. 9. № 11. С. 1203–1208.

Фаминцын А. С. Записка «Постоянная комиссия по изучению естественных производительных сил России, состоящая при Имп. Академии наук». Пг., 1915б. 14 с.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Петрогр. биол. лаб. 1916. Т. 15. Вып. 3–4. С. 3–4.

Фаминцын А. С. Что такое лишайники? // Природа. 1918. Апрель–июнь. С. 266–282.

Фаминцын А. С. Обмен веществ и превращение энергии в растениях / ред. акад. А. Л. Курсанов, изд. подгот. проф. А.С. Клешнин. М.: Наука, 1989. 637 с.

Фет В., Маргулис Л. Симбиогенез и Б. М. Козо-Полянский // Современное состояние, проблемы и перспективы региональных ботанических исследований : мат-лы междунар. науч. конф. г. Воронеж, 6–7 февр. 2008 г. Воронеж, 2008. С. 6–9.

Фокин С. И. Русские ученые в Неаполе. СПб. : Алетейя, 2006. 378 с.

Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза. Л. : Наука, 1979. 154 с.

Хахина Л. Н. Концепция А. С. Фаминцына о значении симбиоза в эволюции // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л. : Наука, 1981. С. 165–181.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984. 472 с.

Хохлов С. С. Симбиогенез. История проблемы происхождения клетки и организмов путем симбиоза. Саратов, 1977. 44 с.

Цвет М. С. Хромофиллы в растительном и животном мире. Варшава, 1910. 322 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., 1968. 451 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 492 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции = снижения энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 5–24.

Famintzin A. Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hülfsmittel zum Studium der Entwickelungsgeschichte der niederen Pflanzenformen // Bot. Ztg. 1871. № 46. S. 781–785.

Famintzin A. Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen // Biol. Centralblatt. 1907. Bd. XXVII. 12. S. 353–364.

Famintzin A., Baranetzky J. Zur Entwickelungsgeschichte der Conidien und Zoosporen bildung der Flechten // Mem. Acad. Sci. St. P. Ser. VII. 1867. T. XI. 9. S. 1–6.

Famintzin A., Woronin M. Ceratium hypnoides Alb. et Schrw. und Polysticha reticulata Fr. als zwei neue Formen von Schleimpilzen // Bot. Ztg. 1872. Jg. 30. № 34. S. 613–617.

Geus A. Über Zoochlorellen und Zooxanthellen — Fruhe Beitrage zur Kenntnis symbiontischer Algen // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007. S. 315–326.

Guerrero R., Margulis L., Fet V. Darwin — Wallace paradigm shift. Ten days that failed to shake the world // Studies of the History of Biology. 2010. Vol. 2. № 1. P. 85–90.

Hoßfeld U. Zur Entdeckung der cytoplasmatischen Vererbung // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007. S. 505–542.

Höxtermann E. Zur Geschichte der Chlorophyllisolation // NTM — Schriftenreihe Gesch. Naturw. Techn. Med. 1980. 17. S. 80–107.

Höxtermann E., Mollenhauer D. Symbiose und Symbiogenese — Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007a. S. 227–284.

Höxtermann E. Genetische Kontinuität und physiologische Autonomie der Plastiden // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007b. S. 285–313.

Höxtermann E. Darwin und das Bewegungsvermogen der Pflanzen // Stocklin J. und Hoxtermann E. Darwin und die Botanik. Rangsdorf. 2009. S. 133–157.

Khakhina L. N. Concepts of Symbiogenesis. A Historical and Critical Study of the Research of Russian Botanists. New Haven and London. 1992. 177 p.

Kozo-Polianskii B. M. Symbiogenesis. A New Principle of Evolution / eds. V. Fet. & L. Margulis. Cambridge : Harvard Univ. Press, 2010. 184 p.

Kutschera U., Karl J. N. Endosymbiosis, cell evolution, and speciation // Theory in Biosciences. 2005. Vol. 124. P. 1–24 .

Kutschera U. Tatsache Evolution. Munchen. 2009. 339 S.

Levit G. S., Krumbein W. E. Zur Diskussion der Sumbiogenesetheorie unter sowjetischen Zoologen und Biologietheoreitikern der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007. S. 477–503.

Manojlenko K. Andrej Sergeevic Famincyn (1835–1918) — Ein biographischer Abriss // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007. S. 127–157.

Margulis L. Symbiosis in cell evolution : Microbial communities in the Archean and Proterozoic eons. 2nd ed. New York : WH Freeman, 1993. 452 p.

Margulis L. Symbiogenesis: Source of evolutionary novelty // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. СПб., 2009. С. 205–206.

Margulis L. Simbiogenesis. A New principle of Evolution Rediscovery of Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890–1957) // Charles Darwin and Modern Biology. Proceedings of the International Academic Conference 21–23 September, 2009. S.-Petersburg, 2010. P. 34–48.

Mereschkowsky C. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreihe // Biol. Centralblatt. 1905. Bd. XXV. № 18. S. 593–604.

Sapp J. The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology // Microbiology and Molecular Biology Reviews. 2005. Vol. 69. № 2. P. 292–305.

Schimper A. F. Uber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper // Bot. Zeit. 1883. № 41. S. 105–113.

Schimper A. F. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen pomologen gebilde. // Jb. Wiss. Bot. 1885. № 16. S. 1–247.

Schnepf E. Ultrastruktur und Evolution der Plastiden // Evolution durch Kooperation und Integration. Marburg an der Lahn. 2007. S. 593–635.

Schwendener S. Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel. 1869. 42 S.

Scutt Ch. P., Günter Th., Ferrandiz C. The Evolution of Plant Development: Past, Present and Future // Annals of Botany. 2007. Vol. 100. P. 599–601.

Takemura M. Poxviruses and the Origin of the Eukaryotic Nucleus // J. Mol. Evol. 2001. 52. P. 419–425.

Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya // Proc. of the Nat. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. P. 4576–4579.

Глава 2
А. Н. СЕВЕРЦОВ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

А. С. Северцов

Среди ученых, сыгравших важную роль в подготовке синтетической теории эволюции в континентальной Европе, особая роль принадлежит крупнейшему российскому сравнительному анатому, эмбриологу и морфологу Алексею Николаевичу Северцову (1866–1936) (Adams, 1980; Wake, 1996; Levit, Hoßfeld, Olsson, 2004; Levit at al., 2010). Его фундаментальные труды по морфологическим закономерностям эволюции, выполненные в первой трети XX в. (Северцов, 1912, 1925, 1934, 1939; Sewertzoff, 1931), в значительной степени предопределили все последующие исследования в области макроэволюции и стали фактически первой попыткой последовательного объяснения ее адаптивного характера. Осуществив грандиозный синтез данных сравнительной анатомии, эмбриологии и морфологии, Северцов способствовал окончательному оформлению эволюционной морфологии как важнейшей отрасли в познании эволюции.

Его учение о филэмбриогене позволило создать принципиально новое понимание взаимосвязи онто- и филогенеза, согласно которому разнообразные преобразования индивидуального развития являются основой филогенетических перестроек. Огромное значение этого учения, по существу, стало осознаваться в мировом научном сообществе в конце XX — начале XXI в., когда в связи с успехами в изучении молекулярных основ индивидуального развития на передний план выдвинулась проблема «Evo-Devo». Важным разделом учения о макроэволюции стала разработка вопросов о модусах органообразования, о роли координации и корреляции в преобразовании органов в филогенезе и онтогенезе. Широкое признание получила концепция Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, о неравноценности и разных типах преобразования структур и функций. Северцов показал морфофизиологический прогресс (ароморфоз) как один из путей достижения биологического прогресса и разработал систему его критериев.

Сыграв исключительно важную роль в подготовке ряда важных блоков синтетической теории эволюции, Северцов вместе с тем не был непосредственно ее

архитектором. Его идеи и положения вошли в СТЭ прежде всего благодаря трудам его многочисленных учеников и последователей в области зоологии, и прежде всего И. И. Шмальгаузена (1938, 1939, 1946а), и приобрели общебиологическое значение в работах ботаников Б. М. Козо-Полянского (1937), А. Л. Тахтаджяна (1954) и К. М. Завадского (1958).

Биография А. Н. Северцова[1]

Алексей Николаевич Северцов родился в Москве 11 сентября 1866 г. Раннее детство, до поступления в гимназию, он провел в родовом имении, в селе Петровском Бобровского уезда Воронежской губернии. В эти годы он находился под сильнейшим влиянием своего отца, Николая Алексеевича Северцова — крупнейшего зоолога и географа своего времени, основателя отечественной экологии и биогеографии. В тогдашнем обществе Н. А. Северцов был более известен как исследователь Средней Азии[2]. В период жизни в деревне Н. А. Северцов занимался коллекционированием птиц Воронежской губернии и приобщил к охоте своего сына. Согласно семейному преданию, отец давал Алексею Николаевичу один заряд к его шомпольному ружью и проверял результаты охоты. В 1876 г. семья Северцовых переехала в Москву и Алексей Николаевич поступил в лучшую в то время Поливановскую гимназию. Л. И. Поливанов привил Алексею Николаевичу любовь к русской литературе, особенно к поэзии. Гимназия дала хорошее знание европейских языков. Тогда важнейшими считались французский и немецкий. В гимназии Алексей Николаевич был «троечником». Серьезно учился только в последних классах. В гимназические годы большое влияние на Алексея Николаевича оказал профессор зоологии Московского университета С. А. Усов, близкий друг Н. А. Северцова и большой знаток изобразительного искусства. На квартире Поливанова он читал лекции по истории искусства, которые регулярно слушал Алексей Николаевич.

По окончании гимназии А. Н. Северцов поступил на физико-математическое отделение Московского университета. Зоология как профессия была для него предопределена всей предыдущей его жизнью — отцом и С. А. Усовым. Зоологию позвоночных преподавали С. А. Усов, затем М. А. Мензбир, которого А. Н. Северцов считал своим Учителем. Зоологию беспозвоночных читал А. П. Богданов, ботанику — И. Н. Горожанкин и К. А. Тимирязев, анатомию Д. П. Зернов, геологию — А. П. Павлов. Практической работой в кабинете сравнительной анатомии руководил В. Н. Львов, из «рук» которого кроме А. Н. Северцова вышли П. П. Сушкин, Н. А. Иванцов, Н. К. Кольцов.

Выбор профессии, а тем самым и жизненного пути для интеллигентного молодого человека конца 80-х гг. XIX в. был непростым решением. Восьмидесятые годы — период реакции и в ответ на нее усиления свободолюбивых настроений среди молодежи и студенчества. А. Н. Северцов даже принимал

[1] Биографические сведения о А. Н. Северцове приведены в ряде публикаций (Дружинин, 1937; Матвеев, 1937; Матвеев, Дружинин, 1939; Северцова, 1946; и др.), подробная библиография — И. Г. Белих и О. Я. Пилипчук (Алексей..., 1994).

[2] Биография Н. А. Северцова подробно изложена Р. Л. Золотинской (1953).

участие в уличных студенческих волнениях. Однако именно в этот период он решил посвятить себя науке и никогда в дальнейшем не отступал от этого решения.

В студенческие годы Алексей Николаевич не только все светлое время работал в кабинете сравнительной анатомии. По совету М. А. Мензбира, считавшего, что рисунок — неотъемлемая часть анатомических и эмбриологических исследований, А. Н. Северцов учился рисованию в студии художника Н. А. Мартынова. У Алексея Николаевича оказались хорошие способности к рисованию. В дальнейшем он не только сам делал рисунки ко всем своим публикациям, но и до конца жизни прекрасно рисовал пером или сепией шутливые и сказочные картинки, например монаха и черта, беседующих за кубком вина, или Пьеро, лезущего на балкон к прекрасной даме.

В 1899 г. А. Н. Северцов закончил университет, но вместе с П. П. Сушкиным отложил на год сдачу государственного экзамена, чтобы подготовиться к нему. Сдав экзамен с оценкой «весьма» в 1890 г., А. Н. Северцов женился на М. С. Усовой, которую знал с детства. В 1891 г. опубликована первая статья А. Н. Северцова по морфологии черепа чесночницы (*Pelobates fuscus*). Продолжение сравнительно-морфологических исследований по метамерии головы бесхвостых амфибий стало основой магистерской диссертации А. Н. Северцова (Северцов, 1895). После защиты магистерской диссертации, в 1896 г., А. Н. Северцов поехал в заграничную командировку, в течение которой занимался в основном сбором материала по акуловым рыбам на средиземноморских биостанциях. Затем работал в Мюнхене, в лаборатории К. В. Купфера, где освоил гистологическую микротехнику и провел сравнительный анализ развития головы акул и осетровых. Из Мюнхена Алексей Николаевич переехал на Неаполитанскую биостанцию, а затем в Киль, где осваивал цитологические методики.

Параллельно была завершена работа по метамерии головы хрящевых рыб (Северцов, 1898). После публикации этой работы в Ученых записках Московского университета А. Н. Северцов защитил по ней докторскую диссертацию. Оппонентами выступили М. А. Мензбир и А. А. Тихомиров. Надо заметить, что работа на биостанциях и в немецких лабораториях свела А. Н. Северцова со многими ведущими зоологами того времени от А. Дорна до В. Флемминга.

Для дальнейшей работы в университете не было условий. Продолжалась постройка здания на Большой Никитской, в котором сейчас размещается Зоологический музей МГУ. А. Н. Северцов принял предложение возглавить кафедру зоологии в Юрьевском (ныне Тартуском) университете. В этом, одном из старейших университетов Прибалтики преподавание велось на немецком. Правительство старалось русифицировать прибалтийские народы, поэтому в Юрьеве был открыт параллельный поток с преподаванием на русском языке. На кафедру зоологии с русскоязычным преподаванием и был в 1899 г. избран А. Н. Северцов. Параллельно с преподаванием была оборудована небольшая лаборатория, где Алексей Николаевич продолжил свои сравнительно-эмбриологические исследования при помощи первого своего ученика — ассистента М. М. Воскобойникова.

В 1902 г. А. Н. Северцов покинул Юрьев ради кафедры зоологии Киевского университета. В Киеве снова пришлось создавать лабораторию, и опять при помощи М. М. Воскобойникова.

В Киеве А. Н. Северцов начал исследование морфологии парных конечностей. Впоследствии эта работа была опубликована в виде монографии. В Киеве же сформировалась первая школа учеников А. Н. Северцова. Наиболее ярким ее представителем стал И. И. Шмальгаузен. В Киеве произошло важное изменение в задачах, которые ставил себе А. Н. Северцов. До 1907 г. это были тщательные исследования эволюции головы низших позвоночных, парных конечностей и ряда других морфологических структур. Однако эти исследования неизбежно затрагивали явление рекапитуляции и тем самым биогенетический закон Э. Геккеля. В 1897 г. Алексей Николаевич прочел на эту тему доклад в Киевском обществе естествоиспытателей. Затем в 1910 г. он сделал более широкий доклад на XII съезде естествоиспытателей и врачей в Москве (Северцов, 1910).

Уже после переезда в Москву, в 1912 г. была опубликована первая теоретическая монография А. Н. Северцова «Этюды по теории эволюции» с изложением первой редакции теории филэмбриогенеза. Теперь трудно судить о том, что послужило толчком к переходу от чисто сравнительно-морфологических исследований, вносивших вклад в изучение филогенеза позвоночных, к инвертированию задачи исследования — выяснению собственных закономерностей эволюции морфологических структур. Возможно, это было переосмысление огромного накопленного А. Н. Северцовым материала. Может быть, какую-то роль сыграла тяжелая болезнь. В 1904 г. Алексей Николаевич заболел ангиной, осложнившейся нефритом. В дальнейшем нефрит привел к склеротизации почек — болезни, которая в конце концов свела его в могилу. Так или иначе, в 1907–1912 гг. была сформулирована программа эволюционной морфологии.

В ее разработке А. Н. Северцов неукоснительно придерживался тщательно проверенных обоснований фактами, в основном из собственных исследований и исследований своих учеников. Этот строго продуманный подход в значительной степени определил широкое признание и убедительность морфобиологической теории эволюции. В устной передаче профессора Б. С. Матвеева, ближайшего сотрудника А. Н. Северцова после его переезда в Москву в 1911 г., Алексей Николаевич говорил, что единственный способ не отстать от моды в науке — это не следовать моде. Правда, в другой раз Б. С. Матвеев несколько изменил эту фразу: «Единственный способ не отстать от моды в науке — нужно самому создавать моду». Моду А. Н. Северцов не создал, но и не следовал ей и добился блестящих результатов.

В 1910 г. М. А. Мензбир предложил Алексею Николаевичу перейти в Московский университет. В том же году А. Н. Северцов был избран профессором зоологии Московского университета, но смог переехать в Москву только в 1911 г., закончив все курсы, которые он читал в Киевском университете, и подобрав преемников этих курсов, в первую очередь М. М. Воскобойникова.

Преемственность школ иногда удивительна. Академик М. С. Гиляров, создатель почвенной зоологии, учился в Киевском университете у М. М. Воскобойникова и лишь потом перешел к изучению почвенной энтомологии. Не случайно еще в конце 1940-х гг. М. С. Гиляров (1949), по-видимому, первым показал, что предками ароморфных таксонов являются специализированные формы.

Вместе с А. Н. Северцовым в Москву переехали И. И. Шмальгаузен и М. Е. Макушок. Первыми московскими сотрудниками стали С. Н. Боголюбский и Д. П. Филатов — основатель кафедры эмбриологии Московского университета и первый эмбриолог-экспериментатор, привнесший в эту науку сравнительный метод и первые эволюционные обобщения. Вскоре по проблемам, поставленным А. Н. Северцовым после переезда в Москву, работали 15 учеников-сотрудников. Сам Алексей Николаевич тоже не оставлял работы со сравнительно-эмбриологическим материалом по бесчелюстным, рыбам и рептилиям. Сохраняется и теоретическое направление, основанное на обобщении материала. В 1914 г. была издана небольшая книжка «Современные задачи эволюционной теории» (Северцов, 1914). В 1916 г. Алексей Николаевич организовал «Русский зоологический журнал», ныне «Зоологический журнал» РАН.

Первая мировая война застала А. Н. Северцова в Швейцарии. Возвращаться на родину пришлось кружным путем, на пароходе через Черное море. Война принесла и ряд тяжелых утрат. В начале 1917 г. умер друг и наставник профессор П. С. Усов, скончалась и жена Алексея Николаевича, дочь П. С. Усова, Мария Сергеевна. В 1917 г. погиб младший сын Алексея Николаевича — Николай Алексеевич. Он был убит неизвестно кем выпущенной пулей, когда выходил из ворот Московского университета на Большую Никитскую улицу. Несмотря на войну и Октябрьскую революцию, А. Н. Северцов продолжал преподавать и вести научную работу. В период революции и Гражданской войны в неотапливаемых аудиториях и лабораториях приходилось сидеть в пальто и валенках, но работа продолжалась.

В 1917–1919 гг. Северцов заканчивает работу по эволюции челюстного аппарата рыб, а в 1918–1919 гг. — исследование эволюции чешуй осетровых и костных ганоидов. Затем следует изучение парных плавников осетровых, костных ганоидов и костистых рыб. В 1922 г. выходят в свет второе издание «Этюдов по теории эволюции» (Северцов, 1922а) и небольшая книжка «Эволюция и психика» (Северцов, 1922б) — опередившая свое время попытка рассмотрения «разумного поведения» как адаптации к быстрым изменениям окружающей среды. Эту работу цитировал Л. В. Крушинский (1977) в своей монографии «Биологические основы рассудочной деятельности».

В 1919 г. А. Н. Северцов был избран членом Российской академии наук, но отказался переезжать в Петроград и ездил туда только на собрания академии. По окончании Гражданской войны возникла возможность снова выезжать за границу. Алексей Николаевич пользовался этой возможностью и для лечения почек на курортах минеральных вод и для поддержания контактов с европейскими зоологами. Большое значение он придавал исследованиям шведских палеонтологов Э. Стеншио и Н. Хольмгрена по палеонтологии бесчелюстных. Тесно взаимодействовал Северцов и с немецкими учеными.

В СССР авторитет А. Н. Северцова был очень высок. При Московском университете он создал научно-исследовательский Институт зоологии, которым руководил несколько лет. В 1930 г. им создана лаборатория эволюционной морфологии Академии наук. Эта лаборатория затем была преобразована в Институт эволюционной морфологии (ИЭМ АН СССР), ныне Институт

проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ РАН) им. А. Н. Северцова РАН. Имя А. Н. Северцова было присвоено Институту постановлением ВЦИК к юбилею Алексея Николаевича в 1936 г.

С 1925 и до 1935 г. А. Н. Северцов ежегодно бывал за границей. Больные почки требовали регулярного лечения на курортах минеральных вод. Однако эти поездки он сочетал с участием в международных конгрессах, работой на средиземноморских биостанциях и в различных лабораториях и институтах. Параллельно завершалась работа над первым изданием «Морфологических закономерностей эволюции» (Sewertzoff, 1931). Они были изданы в Йене понемецки, и Алексей Николаевич прожил в Йене весь период подготовки книги к печати, включая правку корректуры.

В 1934 г. вышло в свет второе издание «Главных направлений эволюционного процесса». Параллельно А. Н. Северцов работал над русским текстом «Морфологических закономерностей эволюции» (Северцов, 1939).

Конец жизни А. Н. Северцова прошел в борьбе с болезнью и в подведении итогов работы. С 1931 г. он передал преподавание в университете проф. Б. С. Матвееву. Однако и в этот период продолжал работать с материалом, изучал онтогенез черепа и чешуй рыб. Алексей Николаевич скончался 19 декабря 1936 г.

Морфологические закономерности эволюции А. Н. Северцова и их значение для развития теории эволюции

Разработка морфологических закономерностей эволюции была начата А. Н. Северцовым в начале XX в. Первая обобщающая книга «Этюды по теории эволюции» была опубликована им в 1912 г. (второе издание 1922 г.). В основном она была посвящена анализу pro et contra биогенетического закона и изложению первой редакции теории филэмбриогенеза. Итогом эволюционных исследований А. Н. Северцова стала монография «Морфологические закономерности эволюции», изданная сперва на немецком (Sewertzoff, 1931), а позднее и на русском (Северцов, 1939) языках.

Предваряя рассмотрение теоретических обобщений А. Н. Северцова, их влияние на дальнейшее развитие эволюционной теории и их судьбу в контексте дальнейшего развития биологии, полезно обсудить методологию А. Н. Северцова на фоне уровня биологии первой трети XX в. По сравнению с современным состоянием количество фактических данных, накопленных палеонтологией, было очень незначительным. Оно еще не позволяло реконструировать филогенез даже позвоночных животных на основе палеонтологического материала, как это во многих случаях удается делать теперь (см., напр., Татаринов, 1976, 2009; Агаджанян, 2009 и др.). Между тем, дарвиновская теория, особенно последние главы «Происхождения видов...», поставила задачу изучения путей эволюции, точнее, исторического развития таксонов. Наиболее четко эту задачу сформулировал Э. Геккель в своей «Generelle Morphologie der Organismen...» (Haeckel, 1866). Созданный им «метод тройного параллелизма» — сочетание и взаимная проверка данных сравнительной

анатомии, эмбриологии и палеонтологии — дал методическую основу для реконструкций филогенезов. Теоретической основой служил «основной биогенетический закон», согласно которому онтогенез представляет собой «быстрое и краткое повторение филогенеза».

Недостаток палеонтологических данных диктовал по возможности полное использование данных сравнительной анатомии рецентных форм и сравнительной эмбриологии. Несмотря на критику биогенетического закона, звучавшую с момента его опубликования и продолжающуюся до сих пор, им пользовались, так как любая реконструкция анцестрального состояния признаков в онтогенезе потомков была важным вкладом в реконструкцию филогенеза. Достаточно напомнить теории гастреи самого Э. Геккеля и паренхимеллы И. И. Мечникова. В результате реконструкция филогенеза, в первую очередь филогенеза позвоночных животных, подтипа наиболее морфологически изученного, стала к началу XX в. основной задачей эволюционных исследований. Примером могут служить учебники и монографии М. А. Мензбира.

Свою программу исследований, начатую в Киеве, Северцов четко сформулировал в предисловии к «Этюдам по теории эволюции» (Северцов, 1912, с. III–IV): «Исследования морфологических закономерностей при процессе эволюции и составляют задачу настоящей работы. Предпосылкой для меня служит теория эволюции, т. е. тот общий факт, что все современные животные и растения произошли путем медленных, постепенных и закономерных изменений от иначе и в общем более просто организованных предков, живших в прежние геологические эпохи. Задачей своего исследования я ставлю вопрос об отношениях между онтогенетическим индивидуальным развитием и эволюцией организации животных, так что центр тяжести его лежит на морфологических закономерностях индивидуального и эволюционного развития, а не на соотношениях между организмами и средой». Из приведенной цитаты ясно, что задачу исследования Северцов видел не в реконструкции филогенезов, а в изучении закономерностей преобразования организации. Основой для этого подхода служили уже существующие представления о филогенезе позвоночных.

Основой для реализации этой программы послужили исследования самого Северцова и его учеников по сравнительной эмбриологии и сравнительной анатомии низших позвоночных, главным образом рыб, в меньшей степени амфибий и рептилий. Выбор этого круга объектов позволял детально прослеживать гисто- и органогенезы, что значительно труднее делать на млекопитающих с их внутриутробным развитием и на птицах по причине далеко зашедшей эмбрионизации последних. На основе эмпирических данных Северцов сформулировал общетеоретические построения, которые в «Морфологических закономерностях эволюции» (Sewertzoff, 1931; Северцов, 1939) сгруппированы в три основных раздела: теорию главных направлений эволюционного процесса, теорию функциональной эволюции морфологических структур, включающую теорию филетических корреляций, и теорию филэмбриогенеза. Поскольку разработка морфобиологической теории эволюции была начата Северцовым именно с теории филэмбриогенеза, рационально начать с обсуждения этой теории.

Теория филэмбриогенезов

Предыстория биогенетического закона Геккеля детально рассмотрена И. И. Ежиковым (1940). Здесь можно лишь кратко упомянуть об основном противоречии во взглядах Ф. Мюллера и Э. Геккеля. Мюллер в знаменитой статье «За Дарвина» (Müller, 1864) на материале по развитию высших ракообразных показал, что формирование строения взрослых животных происходит в результате изменений хода их онтогенеза. Подход Геккеля был противоположным. Он считал, что филогенез — это эволюция взрослых организмов, а онтогенез (оба термина принадлежат Геккелю) — лишь краткая запись эволюционных преобразований. Для реконструкции филогенеза важны рекапитуляции — повторения в онтогенезе потомков состояний признаков их взрослых предков. Палингенетическое развитие, при котором наблюдаются рекапитуляции, нарушается рядом вторичных изменений — ценогенезами, включающими гетерохронии — изменения времени закладки и темпы развития органов; гетеротопии — изменения места развития органов, и вторичными адаптивными изменениями хода развития.

Явление рекапитуляции действительно существует. Северцов иллюстрировал его сравнением закладки костей задней конечности лягушки со строением этой конечности у стегоцефалов. У стегоцефалов существовали самостоятельные большая и малая берцовые кости. У взрослых лягушек голень образована одной костью, но в онтогенезе закладываются обе кости, которые затем срастаются в единое целое. Независимые закладки большой и малой берцовых костей и есть рекапитуляция.

Уместно задать вопрос: чем обусловлено явление рекапитуляции и что вызывает нарушение палингенеза? Ответы на эти вопросы нашел Северцов. Рассматривая процессы онтогенеза, он вернулся к представлениям Мюллера, согласно которым изменения процессов онтогенеза являются причиной эволюционных изменений взрослых организмов. Однако Северцов детально разработал эту проблему и выделил три основных способа прогрессивной эволюции процессов онтогенеза: анаболию, или надставку конечных стадий развития, девиацию — уклонения хода онтогенеза на промежуточных стадиях, и архаллаксис, или изменения первичных зачатков.

Один из северцовских примеров анаболии — развитие челюстей у морской пелагической рыбы саргана. Челюсти у этой рыбы представляют собой длинный острый пинцет, приспособленный для схватывания мелкой добычи. У только что вылупившегося малька саргана челюсти короткие, как у взрослой атерины — тоже морской рыбы-планктофага. Затем у мальков саргана начинает расти нижняя челюсть, а верхняя остается короткой. Происходит первая анаболия, рекапитулирующая строение челюстей у взрослой рыбы полурыла. Наконец происходит вторая анаболия. Удлиняется и верхняя челюсть, то есть формируется морфология челюстей взрослого саргана. Таким образом, каждая следующая надставка конечных стадий развития приводит к тому, что стадия, бывшая последней у предков, становится предпоследней стадией органогенеза и рекапитулирует дефинитивное состояние, свойственное предкам. Северцов подчеркивал, что анаболии возникают не на дефинитивной стадии развития,

свойственной взрослым предкам, а на основе незавершенного морфогенеза, когда орган еще не вполне сформирован.

При помощи явления анаболии получила объяснение не только рекапитуляция. Был объяснен и закон специализации развития Бэра. Как известно, К. Э. фон Бэр (Baer, 1828) сформулировал два закона онтогенеза: закон зародышевого сходства и закон специализации развития. Согласно закону зародышевого сходства ранние стадии онтогенеза разных животных в пределах большого таксона (например, позвоночных) больше похожи друг на друга, чем более поздние стадии. Это наблюдение было использовано Ч. Дарвином для обоснования общности происхождения разных групп животных. Согласно закону специализации, в онтогенезе каждого животного по мере развития формируются все более специальные признаки: отряда, семейства, рода, вида. До работ Северцова эволюционный механизм специализации был непонятен. Объясняется он тем, что в процессе дивергентной эволюции в разных линиях филогенеза, возникших от общего предка и обладающих зародышевым сходством, возникают разные анаболии, что постепенно и приводит к специализации развития.

Девиация — уклонение развития на промежуточных стадиях, нарушает палингенез. По терминологии Э. Геккеля — это ценогенез. На самом деле посредством девиации формируются новые признаки взрослого организма потомков. Одним из примеров резкой девиации, приведенным Северцовым, служит развитие чешуй у акуловых рыб и у рептилий. У акуловых плакоидные чешуи имеют строение, напоминающее таковое зубов позвоночных. Наружный слой чешуи образован зубной эмалью. Тело чешуи дентиновое, внутри — полость с сосудами и нервами. У рептилий чешуи роговые, иногда укрепленные снизу костной, но не дентиновой пластинкой, имеющей соединительнотканное происхождение, тогда как роговая чешуйка — производное эпидермиса. Однако ранние стадии развития чешуй у акуловых рыб и у рептилий, таксонов филогенетически очень далеких друг от друга, одинаковы. Развитие начинается с утолщения эпидермиса и сгущения под ним клеток соединительной ткани. Затем участок утолщенного эпидермиса и продолжающая утолщаться соединительная ткань выгибаются бугром к поверхности тела. С этого момента начинается девиация. У акул эпидермис отмирает, а соединительная ткань дифференцируется на эмалевый и дентиновый слои. Параллельно она приобретает зубовидную форму с острым концом. У рептилий, напротив, ороговевает эпидермис, тогда как соединительная ткань может преобразовываться, но может и не преобразовываться в костную бляшку. Палингенетическое развитие при девиации прослеживается только до начала уклонения органогенеза потомков по сравнению с предками. Нетрудно заметить, что в данном случае (и во многих других) отношения потомков и предков очень далекие.

Архаллаксис — ситуация, когда развитие органа у потомков с самого начала происходит иначе, чем у предков. Примером может служить закладка туловищных сомитов в онтогенезе у ящериц и змей. Метамерные сомиты закладываются последовательно от головы к хвосту. Каждый сомит затем образует позвонок, ребро и туловищную мускулатуру. Северцов сравнивал развитие сомитов

у геккона и ужа. Соответствие стадий развития этих двух видов определялось по развитию головы эмбрионов. На одной и той же стадии у геккона заложилось 28 сомитов, а у ужа 34. На следующей стадии — соответственно 42 и 142. Другими словами, увеличение числа сомитов у змей, обладающих по сравнению с ящерицами длинным позвоночником, с самого начала идет быстрее. При архаллаксисе на уровне органогенезов рекапитуляции отсутствуют.

Три выделенные Северцовым модуса филэмбриогенеза, определяющие прогрессивную эволюцию взрослых животных, исчерпывают теоретически возможные перестройки органогенезов. Действительно, развитие данного органа может продолжаться после той стадии, на которой оно оканчивалось у предков, может уклоняться на тех или иных промежуточных стадиях, может меняться с самого начала органогенеза. Частота возникновения модусов неодинакова. Чаще всего наблюдаются анаболии, реже — девиации и еще реже — архаллаксисы.

Кроме положительных модусов филэмбриогенеза, определяющих прогрессивное развитие, Северцов рассмотрел онтогенетические механизмы редукции органов. Он различал два типа редукции: рудиментацию и афанизию. При рудиментации происходит филогенетически медленное, постепенное исчезновение органа, утратившего у потомков свое функциональное значение. У потомков может долго существовать рудимент — недоразвитый зачаток органа. При афанизии орган развивается до определенной стадии, а затем быстро и без остатка редуцируется. Примером афанизии может служить закладка жаберных дуг у рептилий, птиц и млекопитающих. Эта закладка вскоре полностью резорбируется. Сохранение у высших позвоночных этой закладки обусловлено тем, что у амниот ее временное существование необходимо для правильного формирования кровеносных сосудов головы — сонных артерий и яремных вен. Эти сосуды филогенетически представляют собой производные жаберных артерий и вен рыб и личинок амфибий, а также ряда скелетных и мышечных структур, возникающих в ходе филогенеза из жаберных дуг. Когда эти структуры заложились, закладки жаберных дуг становятся не только бесполезными, но и вредными. Они резорбируются.

Рудиментацию Северцов иллюстрировал редукцией конечностей при переходе от четвероногих к безногим ящерицам. Редукция начинается с укорочения скелета пальцев и уменьшения их числа. Затем она захватывает запястье и плюсну, затем кости локтя и голени, плеча и бедра. В конце концов, остается рудимент — недоразвитый зачаток таза. Редукция происходит от конца органогенеза к его началу, путем выпадения все более ранних стадий развития. Этот процесс Северцов назвал отрицательной анаболией. У ящериц, да и у всех позвоночных, развитие скелета конечностей начинается с проксимальных отделов и заканчивается дистальными — лучами плавников или пальцами. Северцов обратил внимание на то, что у безногих ящериц закладка рудимента таза с самого начала неполная. Из нее формируется именно рудимент. Это явление он назвал отрицательным архаллаксисом. Выделение отрицательного архаллаксиса едва ли оправдано. Уменьшение количества скелетогенной мезенхимы, идущей на формирование рудимента, можно рассматривать как дальнейшее выпадение стадий органогенеза.

Наиболее важным в теории редукции органов представляется разграничение рудиментации и афанизии. В этом разграничении Северцов вплотную подошел к проблеме морфогенетических корреляций (закладка дуг определяет закладку кровеносных сосудов и других структур головы). Теорию морфогенетических корреляций разработал ученик, сотрудник и друг А. Н. Северцова И. И. Шмальгаузен.

Из краткого обзора теории филэмбриогенеза видно, что Северцов четко ограничил свои исследования сравнительным анализом отдельных органогенезов у сравниваемых организмов независимо от степени их филогенетической близости. Одновременно он сузил геккелевскую трактовку ценогенеза до современного значения этого термина: провизорные приспособления промежуточных стадий онтогенеза, формирующиеся и исчезающие до дефинитивной стадии развития, до того как сформируется взрослый организм. Механизм эволюции ценогенезов Северцов не рассматривал. В теории филэмбриогенеза практически не рассмотрено и явление гетерохронии. При изучении единичных органогенезов темповые характеристики развития остаются вне поля зрения. Лишь на склоне лет, опираясь на изучение гетерохроний его учениками Б. С. Матвеевым, С. В. Емельяновым и др., он стал обращать внимание на роль гетерохроний в развитии ценогенезов.

Основным ограничением теории филэмбриогенеза надо признать унаследованное от Геккеля противопоставление индивидуального и исторического развития. Филэмбриогенезы, меняя ход индивидуального развития органов, создают эволюционные изменения взрослого организма. Эволюция онтогенеза как такового не рассматривается. В отечественной биологии это противопоставление было преодолено Шмальгаузеном в его небольшой книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938). Однако в большинстве современных руководств сохранилось название: «Соотношение индивидуального и исторического развития».

Ограничений, вызванных рассмотрением единичных органогенезов, избежал де Бер (De Beer, 1930, 1958), обсуждавший эволюцию онтогенеза на уровне целостного организма. Два сформулированных им модуса: геронтоморфоз — продление онтогенеза потомков, и педоморфоз — уклонение хода онтогенеза на промежуточных стадиях, созвучны модусам филэмбриогенеза. Этот подход привел де Бера к признанию важного эволюционного значения гетерохроний индивидуального развития. Представление о важном эволюционном значении гетерохроний было воспринято С. Гулдом (Gould, 1977) и получило через него широкую поддержку в англоязычной литературе.

Теория филэмбриогенеза оказала существенное влияние на отечественных биологов. Ограниченность применимости биогенетического закона и его теоретическое несовершенство были ясны большинству ботаников и зоологов. Более строгая и хорошо обоснованная фактами теория филэмбриогенеза позволяла строже подходить к явлениям рекапитуляции и механизмам эволюционных преобразований организации по ходу филогенеза. Среди ботаников к обсуждению теории филэмбриогенеза в связи с критикой биогенетического закона обратился Б. М. Козо-Полянский (1937). А. Л. Тахтаджян (1943, 1945 и др.) применил теорию филэмбриогенеза к эволюции высших растений. Гистологов

и цитологов интересовала применимость теории филэмбриогенеза на тканевом и клеточном уровнях организации. А. Г. Кнорре (1946) и А. В. Румянцев (1958) показали справедливость теории филэмбриогенеза на гистологическом уровне. Я. О. Винников (1959) при изучении зрительного анализатора показал, что светочувствительные элементы сетчатки глаза эволюционировали посредством анаболии. Выяснилось, что ценогенезы, так же как и признаки взрослых организмов, эволюционируют посредством филэмбриогенезов. Увеличение числа вторичных жаберных лепестков у личинок высших хвостатых амфибий по сравнению с личинками низших происходит путем анаболии. Изменение морфологии подъязычно-жаберного аппарата головастиков бесхвостых амфибий по сравнению с личинками стегоцефалов и хвостатых амфибий происходит путем девиации (А. С. Северцов, 1968).

Таким образом, к концу 1960-х годов стало ясно, что теория филэмбриогенеза охватывает не только органогенезы, формирующие дефинитивные стадии развития позвоночных животных, но и эволюцию провизорных приспособлений, тканевой и клеточный уровни организации и приложима к эволюции высших растений. По-видимому, этим очерчен круг применимости теории филэмбриогенеза.

Угасание интереса к теории филэмбриогенеза стало заметно к началу шестидесятых годов прошлого века. Этому можно выделить три основные причины. Во-первых, наметились границы применения этой теории. Трудно было ожидать дальнейшего ее развития. Во-вторых, изучение онтогенеза рыб, проводившееся учениками Северцова С. Г. Крыжановским, В. В. Васнецовым, С. В. Емельяновым и др., привлекло их внимание к проблеме этапности (стадийности) развития и изучению гетерохроний. Нельзя утверждать, что эти исследования, несомненно имевшие важное практическое значение, внесли существенный вклад в разработку проблем эволюции онтогенеза. Однако в результате этих исследований стали понятны два момента: во-первых, адаптивность организации существует на каждом этапе индивидуального развития, а не только у взрослого организма, во-вторых, что новое сочетание признаков, возникающее в результате гетерохронии, само по себе является новым признаком, то есть основой для дальнейшей эволюции. Третья причина угасания интереса к теории филэмбриогенеза состояла во влиянии теории онтогенетических корреляций И. И. Шмальгаузена и его теории стабилизирующего отбора как причины эволюции морфогенеза (см. подробнее гл. 7). Как уже сказано, теория морфогенетических корреляций была сформулирована Шмальгаузеном в 1938 г., через два года после смерти Северцова, в монографии «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии». В последующих книгах «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)» (1946а) Шмальгаузен опирался на теорию корреляций, но в первой из этих монографий основное внимание уделено закономерностям филогенеза в связи с естественным отбором. Во второй — стабилизирующему отбору как причине эволюционного совершенствования морфогенеза без изменения конечного результата развития — функционирующих дефинитивных признаков организма. Только в конце жизни Шмальгаузен вернулся к проблеме морфогенеза как такового, написав небольшую книжку

«Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (Шмальгаузен, 1964). Книга была издана после его смерти. Ее основная идея состоит в обосновании значения обратных связей в процессах морфогенетических взаимодействий развивающихся зачатков.

Поскольку тема данной работы — анализ эволюционных исследований Северцова и их влияния на развитие теории эволюции, анализ теоретических разработок Шмальгаузена выходит за ее пределы. Можно только добавить, что в обобщающей сводке по теории эволюции «Проблемы дарвинизма» (1946б, 1969 — второе исправленное и переработанное автором издание) Шмальгаузен уделил теории филэмбриогенеза две с половиной страницы (во втором издании). В этом тексте кратко охарактеризованы положительные модусы филэмбриогенеза вне связи с теорией корреляций.

Принципы и типы филогенетических изменений органов в связи с их функцией

В этом разделе морфобиологической теории эволюции Северцов сделал основной целью обсуждение функциональных причин эволюционных преобразований организации: «Отметим, прежде всего, что проблему эволюции различных типов (modi) приспособлений мы рассматриваем с биологической точки зрения и что поэтому мы переносим центр тяжести с анатомических изменений органов на их физиологическую сущность, т. е. оцениваем каждое морфологическое изменение органа как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для всего организма направлении.

С этой точки зрения морфологическое изменение какого-либо органа имеет для нас значение лишь постольку, поскольку оно является усовершенствованием функции этого органа и поскольку обусловливает собою выживание организма в борьбе за существование и биологическое процветание вида. Для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция у потомков тем же органом, что и у предков, или же она выполняется каким-либо другим органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков. Этим собственно и отличается наша точка зрения от точки зрения физиологов: они исследуют функции органов как таковые, мы же рассматриваем их как средство, с помощью которого виды сохраняются и выживают в борьбе за существование. Биологически образованный морфолог имеет, конечно, право говорить об изменениях в строении органов (и в последующем мы сами будем широко пользоваться этим правом), но при этом надо постоянно иметь в виду, что изменяющиеся органы являются лишь орудиями, благодаря которым у потомков данной формы образуются биологически важные активные или пассивные приспособления» (Северцов, 1939, с. 244–245).

Из приведенной цитаты видно, что Северцов впервые в мировой литературе вплотную подошел к реальному соотношению процессов микро- и макроэволюции и макроэволюции.

Ряд принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией был описан до его исследований (см. ниже). Северцову принадлежит

первенство в интерпретации этих изменений как адаптаций, обеспечивающих существование и биологический прогресс видов.

Рассмотрение двенадцати типов функциональной эволюции морфологических структур, описанных Северцовым и его предшественниками, потребовало их систематизации. В «Морфологических закономерностях...» проведено двоякое разделение этих типов: на активные функции (например, функция локомоции), то есть функции, для осуществления которых необходимо действие, и на пассивные приспособления (например, панцирь черепахи), для осуществления которых не нужны специальные действия. Второе разграничение относится непосредственно к типизации процессов функциональной эволюции. Северцов различал случаи, когда функция меняется количественно и когда она меняется качественно. Это формальное разграничение не имеет собственного эволюционного значения, так как в обоих случаях речь идет о повышении приспособленности.

Ниже приведено краткое изложение типов функциональной эволюции в той последовательности, в которой они рассмотрены в «Морфологических закономерностях эволюции...». Это изложение полезно для сопоставления с дальнейшим развитием представлений о функциональной эволюции.

Первые шесть принципов характеризуют количественные изменения функций.

I. Принцип интенсификации функций (Plate, 1924; Северцов, 1939) относится и к активным и к пассивным функциям (пассивным приспособлениям). Он выражается в усилении, совершенствовании механизма осуществления данной функции, то есть прогрессивного развития той структуры, которая осуществляет эту функцию. Примерами могут служить переход от гладкой к поперечно-полосатой мускулатуре; увеличение дыхательной поверхности легких в ряду наземных позвоночных; совершенствование покровительственной окраски или любых других органов пассивной защиты.

II. Принцип фиксации фаз. Ситуация, когда усиливается и затем сохраняется одна из нескольких фаз движения органа, например при переходе от стопохождения к пальцехождению у млекопитающих. Фиксация фаз — частный случай интенсификации функций. Интенсифицируется один из компонентов движения *(А. С.)*.

III. Принцип выпадения промежуточных стадий (Северцов, 1939). Малораспространенный тип изменений структуры и функции. У низших позвоночных квадратная кость обеспечивала сочленение нижней челюсти с черепом. Редукция квадратной кости привела к упрочению челюстного сустава, то есть к интенсификации его функции.

IV. Принцип субституции органов (Kleinenberg, 1886; Северцов, 1939). Замещение одного органа другим в филогенезе (и в онтогенезе). Например, замещение хорды позвоночником, зубов — роговым клювом у птиц и т. п. Субституция органов тоже связана с интенсификацией функции замещающего органа по сравнению с замещаемым.

V. Принцип физиологической субституции (Федотов, 1927; Северцов, 1939). Замещающий орган уподобляется замещаемому, но замещаемый не редуцируется. У офиур бурсы сохранили значение половых и дыхательных органов, но

выводковыми камерами стали целомические полости. Функция размножения, целиком сосредоточенная у предков в бурсах, была распределена между двумя типами полостей.

VI. Принцип уменьшения числа функций (Северцов, 1939). При интенсификации главной функции происходит специализация выполняющего ее органа. Это влечет за собой уменьшение числа второстепенных функций (см. ниже). Примером может служить клюв колибри, непригодный для питания ни насекомыми, ни семенами растений.

Следующие семь принципов характеризуют качественные изменения функций.

VII. Принцип расширения функций (Plate, 1906; Северцов, 1939). Согласно этому принципу, прогрессивное развитие органа в ряде случаев приводит к тому, что он может брать на себя новые функции, отсутствовавшие у предков. Согласно Северцову, парные плавники кистеперых рыб приобрели дополнительную функцию опоры на грунт, что в дальнейшем обусловило возможность формирования конечностей наземных позвоночных.

VIII. Принцип смены функций (Dohrn, 1875; Северцов, 1939). При ослаблении главной функции и усилении одной из второстепенных эта функция становится главной, а орган меняется в соответствии с этой функциональной перестройкой. Примеров смены функций много. Преобразование ходильных конечностей в ласты у морских млекопитающих; превращение яйцеклада в жало у рабочих пчел и т. п.

IX. Принцип субституции функций (Северцов, 1939). «Функция органа предков, эволюционирующих согласно этому принципу филогенетического развития, замещается (субституируется) у потомков другой функцией, биологически ей равноценной, но выполняемой другим органом, расположенным в другой части тела животного и развивающимся из другого зародышевого зачатка» (с. 394). Одним из примеров служит замена ходильных конечностей движениями позвоночника и ребер в процессе возникновения змей от четвероногих лацертилий.

X. Принцип активации функций (Северцов, 1939). Этот, по-видимому, редкий принцип означает превращение пассивного приспособления в активную функцию. Например, превращение hyomandibulare в слуховую косточку — stapes. У предков наземных позвоночных — кистеперых рыб hyomandibulare соединяло заднюю часть верхней челюсти с осевым черепом.

XI. Принцип иммобилизации функций (Северцов, 1939). Принцип, альтернативный принципу активации. Например, у акуловых рыб верхняя челюсть palatoquadratum подвижна относительно осевого черепа. У химеровых рыб, родственных акуловым, верхняя часть приросла к осевому черепу и утратила подвижность.

XII. Принцип симиляции (уподобления) функций (Северцов, 1939). Примером может служить уподобление шейных, поясничных и тазовых позвонков туловищным позвонкам у змей в результате приспособления их к ползанию.

XIII. Принцип разделения органов и функций (Северцов, 1939). Этот принцип описывает дифференциацию органов и их систем. Примером может служить разделение непрерывной плавниковой складки на спинной и хвостовой плавники или разделение боковых складок тела на грудные и брюшные плавники у рыб.

В дополнение к принципам и типам прогрессивных функциональных преобразований строения органов Северцов рассмотрел функциональные причины редукции. Бóльшая часть этих причин связана с прогрессивной эволюцией. При субституции органов редуцируется орган, выполнявший у предков данную функцию, но утративший ее в результате прогрессивного развития замещающего органа. Как отметил Северцов, несущественно, насколько сходны функции замещающего и замещаемого органов. Важно, чтобы новая функция биологически, то есть с точки зрения адаптации, была не хуже, чем утраченная. К частичной редукции приводит и смена функций. Например, у водных млекопитающих на ластах редуцируются когти и утолщения эпидермиса, свойственные соприкасающимся с грунтом частям ходильных конечностей. Специализация органов через уменьшение числа функций тоже ведет к редукции. У копытных редуцируются боковые пальцы. Еще одна причина редукции — утрата функционального значения органов при переходе в другую среду обитания. У скатов на брюшной стороне тела редуцируется чешуя. Чешуя — защитное приспособление. Прилегающая к грунту брюшная сторона не нуждается в защите. В заключение можно отметить, что любые способы редукции, как и способы прогрессивной функциональной эволюции всегда обусловлены изменениями условий существования по ходу филогенеза.

Подводя итог краткому обзору принципов и типов прогрессивного филогенетического развития органов в связи с их функцией, надо прежде всего остановиться на сформулированном еще в 1875 г. А. Дорном принципе мультифункциональности (в современной литературе чаще употребляют термин «полифункциональность»). Обсуждению этого принципа Северцов посвятил отдельную подглавку, вставленную им после изложения принципа смены функций, и снова вернулся к нему в заключении к главе о «принципах и типах». Принцип мультифункциональности означает, что любой орган, по Северцову, и любая клетка организма выполняют несколько функций. Минимальная мультифункциональность — две функции, вход и выход, будет рассмотрена ниже, в связи с теорией эволюции функциональных блоков А. М. Уголева. Северцов справедливо считал мультифункциональность первичным свойством подсистем организма. Теперь можно сказать, что этот принцип характеризует статику состояния этих подсистем, тогда как все остальные принципы и типы — их динамику. То, что каждая функциональная часть организма выполняет несколько функций, означает, что она может в ходе филогенеза меняться в разных направлениях. Число функций данной клетки, органа или системы органов равно числу потенциально возможных направлений его дальнейшей эволюции. Мультифункциональность определяет эволюционную пластичность, необходимую при изменении условий существования организмов. Вместе с расширением функций, то есть увеличением мультифункциональности, она противодействует уменьшению числа функций, приводящему к специализации органов при интенсификации их главной функции.

Таким образом, рассмотренные Северцовым принципы и типы филогенетических изменений органов в связи с их функцией объяснили адаптивность преобразований организации в ходе филогенеза, многовариантность этих

преобразований и многовариантность дальнейшей эволюции каждой подсистемы организма в зависимости от тех внешних условий, в которых организм может оказаться.

Вместе с тем тринадцать выделенных принципов и типов столь разнообразны по частоте встречаемости в процессе эволюции и по своему адаптивному значению, что их трудно считать принципами. Скорее, это более или менее распространенные типы адаптивных изменений подсистем организма. Действительно, принцип фиксации фаз можно интерпретировать как частный случай уменьшения числа функций. Стопоходящая лапа медведя или обезьяны более мультифункциональна, чем пальцеходящая конечность копытных (примеры Северцова). Трудно провести четкую грань между принципами субституции, физиологической субституции и симиляции функций и т. д. и т. п.

Тем не менее, рассматривая всю совокупность «принципов и типов...» с современных позиций, необходимо отметить, что Северцов вплотную подошел к анализу роли естественного отбора в прогрессивной эволюции морфологических структур. Из его построений следует, что через функции осуществляются связи подсистем организма с внешней средой и между подсистемами внутри организма. Генетическая изменчивость, меняя признаки организма, тем самым меняет их функционирование, что и служит причиной дифференциальной элиминации и дифференциального выживания, то есть естественного отбора.

Дальнейшее развитие проблемы функциональной эволюции происходило, главным образом, по пути выявления все новых способов функциональных преобразований. В. А. Догель (1938) сформулировал принцип полимеризации органов. Увеличение числа сериально гомологичных подсистем обусловливает интенсификацию функций полимерной системы. Примером может служить вторичная сегментация тела пиявок. Альтернативой полимеризации является олигомеризация, обычно связанная со сменой функций частей полимерной системы и интенсификацией главной функции оставшихся компонентов. В связи с этой перестройкой В. А. Догель (1954) ввел принцип компенсации функций. Оставшиеся части первично полимерной системы компенсируют смену функций частей, вышедших из ее состава. Принцип компенсации функций смягчает действие специализации, уменьшающей мультифункциональность. Наиболее ярко его значение проявляется при расширительном толковании компенсации. Согласно Н. Н. Воронцову (1967), компенсация происходит не только при олигомеризации полимерных органов, но и между различными органами. Например, развитие мускулистого желудка у птиц, в который они заглатывают камешки, перетирающие грубую пищу, компенсировало утрату зубов.

Шмальгаузен (1946а) экстраполировал принцип смены функций на изменения целостного организма, сформулировав принцип смены адаптивных норм реагирования. Согласно этому принципу, при изменении условий существования меняются не отдельные подсистемы организма, а весь организм. Это бесспорное положение отличается от подхода Северцова, его предшественников и последователей тем, что не позволяет анализировать вопрос о преобразованиях подсистем организма, обеспечивающих смену адаптивных норм реагирования.

Н. В. Кокшайский (Kokshaysky, 1973; Кокшайский, 1980) сформулировал принцип эволюционной стабилизации функций и принцип их концентрации. Согласно первому из них, при изменении условий функционирования изменяются и другие части системы, обеспечивающие нормальное функционирование. Например, при изменениях формы крыла птиц меняются и грудные мышцы и киль грудной кости, к которому эти мышцы прикрепляются. Согласно второму — основное обеспечение выполняемой функции концентрируется в одной ее части. Примером может служить концентрация брюшных нервных ганглиев у Diptera.

С. П. Маслов (1980) сформулировал принцип множественного обеспечения биологически важных функций. Согласно этому принципу, в выполнении таких функций участвуют несколько подсистем, разных по положению в организме, физиологии и морфологии. Примером может служить терморегуляция у млекопитающих, обеспечивающая гомеостаз гомойотермного животного. При расширении капилляров кожи усиливается теплоотдача в окружающую среду. При высокой внешней температуре это способствует предотвращению перегрева организма, на холоде — обогреву покровов. При дальнейшем понижении внешней температуры сосуды сжимаются, сохраняя тепло внутри тела. Усиление или уменьшение потоотделения тоже регулирует теплоотдачу. Второй механизм увеличения или уменьшения теплоотдачи — регуляция дыхания. При усилении дыхания, например, при увеличении физической нагрузки на мускулатуру. Выдыхаемый воздух при усилении механической работы выносит больше тепла, при ослаблении — меньше. Усиление или уменьшение теплопродукции достигается регуляцией интенсивности окислительного фосфорилирования, которое, в свою очередь, основано на сжигании гликогена, а при больших или длительных нагрузках — с расходованием жировых запасов. Окислительное фосфорилирование регулируется и биохимически, и через усиление или ослабление механической работы. Сохранению тепла в организме служат и две системы термоизоляции — шерсть и подкожная жировая клетчатка. Существуют и специальные системы терморегуляции, например, система охлаждения вдыхаемого воздуха у овец и ряда африканских антилоп. Включение, выключение, усиление или ослабление каждого из перечисленных механизмов обеспечивает, с одной стороны, адаптацию к условиям существования, а с другой — поддержание постоянной температуры тела, то есть гомеостаза организма при колебаниях внешних условий.

Множественное обеспечение биологически важных функций наряду с мультифункциональностью служит важнейшим механизмом, повышающим эволюционную пластичность организмов в ходе филогенеза. При изменении условий существования те или иные компоненты множественного обеспечения могут либо редуцироваться, либо менять функции без ущерба для гомеостаза организма. Так, у китообразных редуцировался шерстный покров, но путем интенсификации функций увеличился подкожный слой жировой соединительной ткани, ставший основной термоизоляцией их тела. У псовых редуцировались потовые железы всей поверхности тела, кроме подушечек пальцев. Эти оставшиеся железы сменили функцию, став средством не терморегуляции, а хемокоммуникации (запах следов).

Основным достижением теории функциональной эволюции после Северцова стала теория эволюции функциональных блоков А. М. Уголева (1982, 1983, 1985). Уголев рассмотрел функциональную организацию и эволюцию на биохимическом, внутриклеточном уровне и показал чрезвычайную эволюционную стабильность взаимодействий ферментных систем, которые он назвал функциональными блоками. Примерами таких блоков служат Na^+, K^+ -АТФаза, цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса), гликоксилатный цикл и т. п. Эти блоки существуют во многих тканях и у очень разных таксонов от бактерий и грибов до млекопитающих. Мульфункциональность блоков минимальна — две функции — вход и выход. Если рассматривать только выход, их можно назвать монофункциональными. Так, гликоксилатный цикл превращает две молекулы ацетата в одну молекулу сукцината. Эволюционные преобразования блоков происходят, согласно Уголеву, либо перекомбинацией блоков, либо изменением условий их функционирования, что приводит к их дестабилизации и смене функций.

Подводя итог развитию теории принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией, надо отметить, что развитие этой теории со времен Дорна и до 80-х гг. XX в. шло по пути выделения все новых типов функциональной эволюции макроморфологических структур. Можно ожидать, что будут выделены и другие принципы. Другими словами, описываются более или менее распространенные и более или менее важные с точки зрения их адаптивного и эволюционного значения ситуации функциональной эволюции подсистем организма. Поскольку пути филогенеза разных таксонов очень многообразны, едва ли следует говорить о принципах функциональной эволюции. Принцип один — адаптивность преобразований организации, а типов адаптивных преобразований много.

Среди того, что было сделано после Северцова по проблеме функциональной эволюции, можно выделить два момента, важных для развития этого направления: принцип множественного обеспечения биологически важных функций и, особенно, эволюцию функциональных блоков. Примечательно, что оба эти достижения основаны на физиологическом подходе. Основы этого подхода были заложены Северцовым, и они не утратили своего значения. Северцовым впервые сформулировано представление об адаптивном значении функциональных преобразований в ходе филогенеза и о многовариантности этих изменений, то есть об эволюционной пластичности организации.

В «Морфологических закономерностях эволюции» теорию функциональной эволюции дополняет небольшая по объему, но очень важная глава о филетических корреляциях (координациях по терминологии Шмальгаузена). Представление о коррелированности частей организма восходит к Ж. Кювье. Л. Плате (Plate, 1910) ввел разграничение онтогенетических и филетических корреляций. Северцов подчеркнул, что он рассматривает именно коррелированные преобразования органов в ходе филогенеза. Отправной точкой этого рассмотрения послужило представление о различиях во взаимодействии с окружающей средой экто- и энтосоматических органов. Суть этого введенного Северцовым различения состоит в том, что эктосоматические органы непосредственно взаимодействуют с окружающей средой, а энтосоматические — опосредованно, через эктосоматические.

При этом филетические корреляции рассмотрены в тесной связи с функциональными преобразованиями органов в ходе филогенеза. Северцов различил два типа филетических корреляций: морфофизиологические и топографические. В подстраничном примечании он отметил третий тип филетических корреляций, введенный Шмальгаузеном, — биологические координации. Однако указал, что Шмальгаузен опубликовал это дополнение в 1935 г., когда «Морфологические закономерности эволюции» были совершенно окончены.

Морфофизиологические филетические корреляции — это функциональные связи подсистем организма. Изменения эктосоматического органа приводят к изменениям связанных с ними энтосоматических органов. В анализе координаций продолжается разделение на качественные и количественные изменения функций, в данном случае эктосоматических органов. Примером количественных изменений служит интенсификация функции мышц — их усиление. Соответственно этому изменению изменяется кость, к которой прикрепляется данная мышца. На ней появляются шероховатости, разрастаются гребни, создающие дополнительную опору увеличенной мышце и т. п. Пример качественного изменения функции эктосоматического органа — разрастание грудных плавников у скатов, ставших у этих рыб основным органом движения. Соответственно развитию грудных плавников по сравнению с акуловыми рыбами у скатов изменились плечевой пояс и грудной отдел позвоночника. Лопаточный отдел плечевого пояса разросся вдоль позвоночника, к которому он плотно прилегает, а позвонки этого отдела срослись в единую трубку, что дает прочную опору поясу грудных плавников. Можно привести еще множество примеров морфофизиологических филетических корреляций, связанных с изменениями функций, вызывающих изменения энтосоматических органов.

Примером топографических филетических корреляций может служить изменение соотношения расположения головного мозга и глаз, обусловливающее строение черепа. У многих рептилий череп платибазальный. Глазницы (и глаза) расположены по бокам от мозга и мозговой коробки. У птиц увеличение размера глаз обусловило оттеснение мозга назад. Череп стал тропибазальным с узким основанием впереди мозга.

В разделе о филетических корреляциях Северцов не ограничился морфологическим анализом дефинитивных признаков. Он обратил внимание на то, что формирование коррелированных структур, совместно меняющихся в процессе эволюции, в онтогенезе часто достигается посредством гетерохроний, ускорений (акцеллераций) или замедлений (ретардаций) коррелированных признаков. Это наблюдение предвосхищает сформулированное Шмальгаузеном положение, согласно которому координации (филетические корреляции) эволюционируют на основе эволюционных изменений онтогенетических корреляций.

Развивая теорию координаций (филетических корреляций), Шмальгаузен добавил третий тип к двум выявленным Северцовым — биологические координации — ситуации, когда взаимосвязанное изменение органов в ходе филогенеза обусловлено не функциональными или топографическими взаимными влияниями внутри организма, а положением организма в окружающей среде. Примером может служить удлинение шеи и передних ног у жирафа, обусловленное способом добывания пищи этим видом парнокопытных.

Теория главных направлений эволюционного процесса

Морфология и сравнительная эмбриология были после Геккеля ведущими, но не единственными областями эволюционной биологии, бурно развивавшимися в течение конца XIX — первой трети XX в. Систематика, учение о виде, биогеография, палеонтология, генетика (после работы Четверикова 1926 г.) имели ярко выраженную эволюционную направленность. Поэтому теория главных направлений эволюционного процесса оказала, пожалуй, наибольшее влияние на биологию последующего периода. Это влияние продолжается и в настоящее время. В теории «главных направлений...» Северцов вышел за пределы чисто морфологического подхода. Он рассмотрел общие принципы адаптивной эволюции.

Различение разных путей адаптации восходит к теории Ж.-Б. Ламарка. Он первым выделил градацию — эволюцию по пути усложнения организации и формирование разнообразия на каждой граде. Не касаясь предложенных Ламарком механизмов эволюции, надо отметить, что идея двух основных направлений эволюции: по вертикали и по горизонтали, была воспринята Реншем (Rensch, 1947) и Дж. Хаксли (Huxley, 1957). Оба эти автора использовали термины «анагенез» (для обозначения эволюции по пути усложнения организации) и «кладогенез» (для формирования частных приспособлений). Хаксли ввел третий термин — «стазигенез», для обозначения отсутствия прогрессивной эволюции, существования персистентных форм — живых ископаемых. Он же вернулся к ламарковскому термину «града» для различения уровней сложности организации и крупных этапов эволюции. Например, сборная группа стегоцефалы — града на пути эволюции амфибий. Разграничение клад и град воспринято современной палеонтологией (Татаринов, 2009).

Развивая представления об анагенезе и кладогенезе, Хаксли сформулировал теорию ограниченного и неограниченного прогресса. В качестве неограниченного прогресса рассматривается путь от возникновения жизни до возникновения человека разумного. С возникновением *Homo sapiens* эволюция биологическая сменилась социальной. Вместе с тем прогресс каждого таксона ограничен. Таксон возникает, прогрессивно развивается, но затем либо полностью вымирает, либо части его переходят к стазигенезу. Этот подход послужил Хаксли основой для формулирования его знаменитого парадокса: кто более прогрессивен — человек или палочка Коха, вызывающая туберкулез? Ответ на этот парадокс дает теория главных направлений эволюционного процесса. Однако прежде чем перейти к ее изложению, надо подчеркнуть, что Северцов основывался не на ламарковском, а на дарвиновском представлении о причинах усложнения организации. Дарвин, как известно, считал, что усложнение является частным случаем прогрессивной эволюции. Усложнение организации происходит в тех случаях, когда среда обитания потомков становится более сложной, чем у предков, в частности усложняется конкуренция (Происхождение видов..., гл. XI).

Первое издание «Главных направлений эволюционного процесса» вышло в свет в 1925 г., второе — в 1934, третье — в 1967. Здесь использован соответствующий раздел в «Морфологических закономерностях эволюции» (Sewertzoff, 1931; Северцов, 1939).

В качестве наиболее общего направления эволюции Северцов сформулировал понятие биологического прогресса — возрастания приспособленности потомков по сравнению с предками. Критериями биологического прогресса являются: 1) увеличение численности вида; 2) расширение ареала; 3) увеличение таксономического разнообразия: числа видов в роде, родов в семействе, семейств в отряде и т. д. Два первых критерия — чисто экологические, третий — таксономический. Экологический смысл двух первых критериев состоит в том, что увеличение приспособленности приводит к снижению смертности и тем самым к увеличению численности. Увеличение численности совокупно с повышением приспособленности обеспечивает возможность освоения новых местообитаний. Столкновение с новыми условиями среды при расширении ареала ведет к видообразованию и к увеличению числа дочерних таксонов. В терминах современной экологии расширение ареала, видимо, надо трактовать как расширение экологической ниши вида. Ареал — проекция ниши на поверхность Земли.

Поскольку критерии биологического прогресса экологические и таксономические, а не строго эволюционные, они допускают сравнение видов и надвидовых таксонов, не связанных филогенетически. Неправильно считать, что все виды, составляющие биосферу, одинаково приспособленны. Это мнение основано на точке зрения, согласно которой все, что живет, адаптировано достаточно для того, чтобы выдержать конкуренцию и влияние любых других биотических и абиотических факторов. Напротив, реликтовые виды приспособлены хуже широкоареальных. Таксоны с малым количеством дочерних систематических групп — хуже, чем многочисленные. Например, класс костистые рыбы составляет 95 % современной мировой ихтиофауны — 32 отряда. Класс двоякодышащие рыбы включает всего 7 видов. Можно сказать, что костистые рыбы биологически более прогрессивны, чем сумчатые млекопитающие, которых в биосфере около 30 видов.

Подход с позиций теории биологического прогресса позволяет ответить на парадокс Хаксли. Сравнение биомассы человечества и биомассы туберкулезной бациллы однозначно показывает, что человек более прогрессивен, чем бактерия, вызывающая одно из тяжелых его заболеваний. Сравнение по биомассе в данном случае (как и во многих других) корректнее, чем сравнение по численности. Биомасса точнее характеризует значение вида в круговороте вещества и энергии.

Антитезой биологического прогресса является биологический регресс — утрата потомками приспособленности, свойственной их предкам. Биологический регресс выражается в сокращении численности, сужении ареала (реликтовый эндемизм) и уменьшении числа дочерних таксонов, обусловленного их вымиранием.

Главные направления эволюции, выделенные Северцовым, — лишь пути достижения биологического прогресса. Северцов выделил их четыре: ароморфоз, идиоадаптацию, с частным случаем специализации, общую дегенерацию и ценогенез. Ароморфоз — морфофизиологический прогресс — усложнение организации потомков по сравнению с предками. Это понятие эквивалентно анагенезу в теории ограниченного и неограниченного прогресса. Идиоадаптация —

эволюция по пути формирования частных приспособлений, не повышающих уровня организации — эквивалент кладогенеза. Общая дегенерация — вторичное упрощение организации потомков по сравнению с предками. Ценогенез — формирование адаптаций на провизорных стадиях онтогенеза. Теория главных направлений биологического прогресса шире, а потому точнее, чем теория ограниченного и неограниченного прогресса, характеризует способы повышения приспособленности потомков по сравнению с их предками. Однако в разграничении путей достижения биологического прогресса явно выражен подход не эколога, а морфолога. Организация может усложняться или не усложняться, или упрощаться. Возможна и эволюционная перестройка стадий развития до окончания онтогенеза. При этом Северцов подчеркивал, что любые перестройки организации в ходе прогрессивной эволюции имеют приспособительное значение. Они формируются постепенно: «Мы займемся при этом не теми мелкими изменениями структуры, которые генетики обозначают как наследственные вариации или мутации, но теми крупными изменениями в строении и функциях организмов, которые имеют биологическое значение для вида. Эти изменения образуются, главным образом, путем суммирования упомянутых выше элементарных вариаций» (Северцов, 1939, с. 273).

Северцов подчеркнул значение ароморфозов как изменений морфологии органов, имеющих общее значение, полезных для выживания организмов «при многих неблагоприятных изменениях» условий существования. При этом он писал, что ароморфозы поднимают энергию жизнедеятельности животных. По-видимому, энергию жизнедеятельности в данном случае надо понимать не как прямое указание на совершенствование энергетического метаболизма, а как метафору, характеризующую более широкие адаптивные возможности ароморфных приспособлений. Среди примеров ароморфозов, приведенных в «Морфологических закономерностях...», только эволюция сердца позвоночных, от двухкамерного сердца рыб до четырехкамерного сердца млекопитающих может быть связана с формированием гомойотермии, и то только на последнем этапе эволюции этого органа. Другой пример — концентрация брюшных нервных ганглиев у высших двукрылых насекомых по сравнению с брюшной нервной цепочкой у низших влияет на регуляцию физиологических функций и поведение, но не на энергетику. Один из приведенных Тахтаджяном (1966) примеров ароморфозов (арогенезов по его терминологии) у высших растений — формирование проводящей системы, устьиц и эпидермы, никак не связан с энергетикой.

Северцов рассмотрел с точки зрения морфофизиологического прогресса эволюцию позвоночных. В этом процессе в качестве ароморфозов им объединены как частные, так и общие, несомненно ароморфные, изменения организации. В заключении к разделу, посвященному ароморфозу, Северцов еще раз подчеркнул, что в процессе ароморфной эволюции преобразуется вся организация, а не отдельные признаки. В этой трактовке проявилось двойственное значение термина. Ароморфоз — это и формирование отдельных признаков, определяющих повышение уровня организации и направление эволюции. Второе значение подчеркнул Тахтаджян, заменивший ароморфоз формы (усложнение формы) на арогенез (усложнение развития), то есть с отдельной адаптации — на процесс

эволюции. С современных позиций к частным адаптациям следует отнести совершенствование хвостового и парных плавников рыб, совершенствование челюстей, усложнение легких. К ароморфным — «развитие высших психических способностей». Очень важный вывод из рассмотрения формирования сложного поведения млекопитающих, по-видимому, первое в отечественной эволюционной литературе разграничение: 1) наследственные приспособления к очень медленным изменениям условий среды — наследственные изменения поведения без изменений строения (рефлексы и инстинкты); 2) ненаследственные приспособления к сравнительно быстрым, но не очень значительным изменениям среды — ненаследственные изменения «разумного типа» (Северцов, 1939, с. 293). Это различение — кратко повторяющее результаты небольшой книжки Северцова «Эволюция и психика» (1922б) — основа очень важного направления физиологических исследований по происхождению, эволюции и адаптивному значению высших направлений нервной деятельности (см., напр., Анохин, 1963; Крушинский, 1977; Резникова, Рябко, 1995 и др.).

Идиоадаптации, согласно Северцову, представляют собой частные приспособления, не повышающие уровень организации, но повышающие приспособленность к условиям существования, влияющим на них в процессе онтогенеза. Примерами идиоадаптаций могут служить черепахи — своеобразная, но и очень разнообразная группа рептилий (парарептилий), освоившая очень разные среды, от пустынь до пелагиали Мирового океана. Аналогично у змей произошли по сравнению с ящерицами глубокие изменения всей организации: позвоночника и ребер, по сути всей системы локомоции, топографии внутренних органов, челюстей, органов чувств и т. п. Однако их организация не выше, чем организация ящериц.

Северцов отметил, что идиоадаптация — широко распространенное направление эволюции. Диапазон идиоадаптаций чрезвычайно широк, от глубоких морфологических преобразований, таких как у черепах, змей, камбаловых рыб и т. п., до очень частных — тех или иных покровительственных окрасок, частных изменений парных конечностей или любых других приспособлений к конкретным условиям существования.

Как сказано выше, Северцов считал специализацию частным случаем идиоадаптации на том основании, что в процессе специализации, как и в процессе идиоадаптации, не повышается уровень организации. Специализация формируется при приспособлении к «строго определенным условиям своеобразной среды» (там же, с. 306), причем эта среда стабильна. Примерами специализации служат хамелеоны среди рептилий или ленивцы среди млекопитающих.

Сравнивая ароморфозы и идиоадаптации, Северцов отметил, что морфофизиологический прогресс имеет прерывистый характер. Периоды ароморфоза сменяются периодами идиоадаптации. В этом положении можно увидеть некоторое сходство с представлениями Ламарка и с теорией ограниченного и неограниченного прогресса. Однако Северцов исходил не из общих представлений, а из накопленных к тридцатым годам прошлого века данных палеонтологии, из концепции адаптивной радиации Г. Осборна: ароморфоз создает новый, более высокий уровень организации, и на его основе начинается адаптивная радиация — идиоадаптивная эволюция, идущая по пути формирования

частных приспособлений. При этом ароморфозы остаются неизменными. Они сохраняют свое адаптивное значение. Поэтому в чередовании периодов ароморфной и идиоадаптивной эволюции правильнее видеть основу теории типичной смены фаз адаптациоморфоза, разработанной Шмальгаузеном (1939).

Вместе с тем Северцов подчеркнул, что формирование ароморфозов обычно сочетается с формированием идиоадаптаций, что противоречит отмеченной выше трактовке эволюции всех признаков позвоночных как ароморфных. Идиоадаптация — самое распространенное направление эволюции. Специализация многообразна. В ряде случаев она препятствует возникновению новых ароморфозов. Примером такой специализации, по мнению Северцова, служат хамелеоны. В других случаях — не препятствует: например, специализация обезьян к древесному образу жизни.

Общая дегенерация или морфофизиологический регресс — направление эволюции, противоположное ароморфозу. При общей дегенерации утрачиваются ароморфные признаки, свойственные предкам. Северцов понимал под общей дегенерацией вторичное упрощение организации у седентарных форм, например у асцидий, и у эндопаразитов, например у ленточных червей. Редукция тех или иных органов всегда происходит в процессе прогрессивной эволюции, морфофизиологический регресс отличается тем, что редуцируются или упрощаются важнейшие системы органов: нервная, кровеносная, мышечная. Вместе с тем прогрессивно развиваются органы, обеспечивающие существование в той стабильной и упрощенной среде, в которой обитают седентарные или паразитические таксоны. Северцов подчеркнул, что морфофизиологический регресс — один из путей биологического прогресса. Разнообразие и высокая численность цестод или гидроидных полипов — примеры такого прогресса.

Эмбриональные приспособления или ценогенезы — четвертое из главных направлений эволюции, выделенных Северцовым. Он употреблял термин «ценогенез» только по отношению к провизорным приспособлениям от защитных оболочек яиц до плаценты млекопитающих, включая разнообразные адаптации личинок, такие как желточные кровеносные сосуды, наружные жабры амфибий и тому подобные адаптации, формирующиеся и резорбирующиеся в течение онтогенеза. Основой для выделения ценогенеза как самостоятельного пути биологического прогресса послужило представление о том, что ценогенезы обеспечивают приспособленность ранних и промежуточных стадий индивидуального развития, а тем самым успех в борьбе за существование. Однако в известную трехуровневую схему соотношения главных направлений эволюции, иллюстрирующую соотношение ароморфоза, идиоадаптации и общей дегенерации, Северцов не включил ценогенезы. Возможно, это было сделано специально. Шмальгаузен (1939) по умолчанию исключил ценогенез из модернизированной им теории главных направлений эволюции. Это исключение вполне оправданно. Часть ценогенезов должны рассматриваться как ароморфозы. Примером могут служить вторичные зародышевые оболочки амниот: амнион, хорион и аллантоис. Другая часть — как идиоадаптации — алломорфозы, по терминологии Шмальгаузена. Пример — яйцевой зуб эмбрионов крокодилов и многих птиц: твердый вырост на конце морды или клюва, служащий

для вспарывания плотной скорлупы яйца при вылуплении. После вылупления яйцевой зуб резорбируется.

Теория биологического прогресса оказала большое влияние на развитие отечественной эволюционной мысли. Прежде всего, надо отметить ее дальнейшую разработку Шмальгаузеном и С. А. Северцовым (см. гл. 7 и 19). Шмальгаузен (1939, 1969) разграничил алломорфоз (идиоадаптацию) и специализацию. Основываясь на накопленных к концу 30-х гг. данных палеонтологии и морфологии рецентных форм, Шмальгаузен выделил четыре формы специализации: теломорфоз, гиперморфоз, гипоморфоз и катаморфоз. Катаморфоз — синоним общей дегенерации. Основное изменение, внесенное Шмальгаузеном в теорию главных направлений эволюционного процесса, состояло в придании этой теории не столько морфологического звучания, что характерно для построений Северцова, сколько биологического смысла преобразований организации по ходу филогенеза. Это ясно выразилось в концепции типичной смены фаз адаптациоморфоза. Во многих линиях филогенеза эволюция начинается ароморфозом. Примерами могут служить рептилии по сравнению с амфибиями, птицы и млекопитающие по сравнению с рептилиями и т. п. Затем таксон переходит к алломорфозу, соответствующему периоду адаптивной радиации ароморфной группы. Алломорфоз может длиться неограниченно долго. Организация алломорфных филумов меняется по мере изменения условий их существования, но не повышается. Примером могут служить хрящевые рыбы, существующие с палеозоя до современности.

Однако в ряде случаев дочерние таксоны переходят к одной из форм специализации, приспосабливаясь к более узким и часто более константным условиям существования.

Теломорфоз — специализация по питанию. Например, муравьед или панголин, питающиеся исключительно термитами. Та же форма специализации свойственна и таксонам, адаптировавшимся к аберрантным местообитаниям. Примерами могут служить хамелеоны среди рептилий или ленивцы среди млекопитающих, ведущие исключительно древесный образ жизни. Гиперморфоз — гигантизм или, по Шмальгаузену, переразвитие отдельных органов. Гигантские динозавры мезозоя, усатые киты и др. — примеры гигантизма. Клыки саблезубых кошек третичного периода, рога плейстоценового гигантского оленя (*Megaloceros euryceros*), клыки самцов бабируссы и т. п. — тоже случаи гиперморфоза. Катаморфоз — вторичное упрощение организации, возникающее при переходе к седентарному образу жизни или к эндопаразитизму. Упрощение организации у катаморфных таксонов выражается, прежде всего, в утрате ароморфозов, свойственных их предкам. Так, у асцидий (пример седентарных форм) существенно редуцированы кровеносная и нервная системы, полностью исчезла хорда. У цестод — эндопаразитов, исчезла пищеварительная система. Гипоморфоз — это неотения — выпадение взрослого организма, экологически связанное со специализацией, а морфологически — с деспециализацией. Экологическая специализация выражается в утрате той части среды обитания, в которой существовал взрослый организм. Морфологическая деспециализация — в утрате всех тех филэмбриогенезов, в результате которых формировался взрослый организм.

С. А. Северцов (1941) рассмотрел теорию биологического прогресса своего отца с позиций динамики численности популяций позвоночных животных в сопоставлении с новейшими для того времени данными, накопленными палеонтологией. Было выведено строгое количественное соотношение плодовитости как видовой константы размножения и долговечности взрослых птиц и млекопитающих. Этот подход на четверть века опередил концепцию K- и r-стратегий естественного отбора Р. Мак-Артура и Э. Уилсона (MacArtur, Wilson, 1967). В сопоставлении с концепцией адаптивной радиации Осборна это дало экологическую интерпретацию биологического прогресса. Стойкое увеличение численности вида может достигаться как через увеличение плодовитости, компенсирующей смертность у короткоживущих видов, так и через сокращение плодовитости и увеличение продолжительности жизни. Оба способа повышения устойчивости видов в борьбе за существование ведут к адаптивной радиации — увеличению таксономического разнообразия биологически прогрессивных форм. Причину биологического прогресса рептилий в мезозое, птиц и млекопитающих в кайнозое С. А. Северцов видел в морфофизиологическом прогрессе способов размножения. В формировании вторичных зародышевых оболочек, защищающих эмбриогенез, у всех амниот, во внутриутробном развитии у плацентарных млекопитающих и в сложных и совершенных механизмах заботы о постэмбриональном развитии потомства у млекопитающих и птиц. Совершенствование механизмов, снижающих эмбриональную и постэмбриональную смертность, С. А. Северцов рассматривал в качестве ароморфозов. Другими словами, как и Шмальгаузен, он вывел ценогенез из состава главных направлений биологического прогресса.

Одна из посмертно опубликованных статей С. А. Северцова (1951) посвящена проблеме биологического регресса. А. Н. Северцов только обозначил эту проблему, сказав, что критерии биологического регресса — уменьшение числа дочерних таксонов, сокращение ареалов и уменьшение численности, противоположны критериям биологического прогресса. С. А. Северцов показал, что обострение межвидовой конкуренции, особенно при расширении ареалов биологически прогрессивных видов, ведет к биологическому регрессу более слабых конкурентов. Они вытесняются в худшие местообитания, куда не расселяются сильные конкуренты. В качестве одного из примеров С. А. Северцов привел вымирание непарнокопытных Equidae на фоне биологического прогресса жвачных парнокопытных. Bovidae и Cervidae обладают сложным желудком, что дает им преимущество в усвоении целлюлозы, обогащаемой белком бактериями и простейшими, разлагающими целлюлозу. Кроме того, наличие сложного желудка облегчает избегание хищников. Время пастьбы сокращается, так как затем животное может пережевывать жвачку в укромном месте, не экспонируя себя хищникам. У лошадей, зебр и ослов клетчатка разлагается в слепой кишке, в заднем конце пищеварительного тракта, что делает ее усвоение менее эффективным. Непарнокопытные вынуждены проводить на пастбище значительно больше времени, чем жвачные.

При такой интерпретации биологического регресса концепция инадаптивной эволюции В. О. Ковалевского интерпретируется как частный случай биологического регресса, обусловленного дискоординацией подсистем организма.

Предпринятая Шмальгаузеном и С. А. Северцовым разработка теории главных направлений эволюционного процесса проходила практически одновременно с завершением работы А. Н. Северцова над «Морфологическими закономерностями эволюции». «Пути и закономерности эволюции» Шмальгаузена вышли в свет в 1939 г., «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» С. А. Северцова — в 1941 г. Дальнейшее развитие морфобиологической теории эволюции А. Н. Северцова выходит за рамки исторического очерка, посвященного значению работ автора этой теории для создания эволюционного синтеза в первой половине XX в.

Литература

Агаджанян А. К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины. М., 2009. 675 с. (Тр. ПИН РАН, т. 289).

Алексей Николаевич Северцов (1866–1936) / Рос. Акад. наук ; авт. введ. О. Я. Пилипчук ; сост. И. Г. Бебих, О. Я. Пилипчук ; ред. А. А. Логунов, В. А. Виноградов. М.: Наука, 1994. 74 с. (Мат-лы к биобиблиографии ученых. Сер. биол. наук. Зоология ; вып. 2).

Анохин П. К. 1963. Методологический анализ узловых проблем условного рефлекса // Философские проблемы высшей нервной деятельности и психологии. М.: Наука, 1963. С. 156–214.

Винников Я. А. Проблема эволюционной цито- и гистохимии // Цитология. 1959. Т.1. № 2. С. 141–152.

Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 240 с.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949; 280 с.

Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Л.: Учпедгиз. Т. 1. 1938. 600 с.; Т. 2. 1940. 496 с.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 368 с.

Дружинин А. Н. Алексей Николаевич Северцов — человек и учёный (1866–1936)// Природа. 1937. № 7. С. 119–130.

Ежиков И. И. Основной биогенетический закон. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 291 с.

Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 79–120.

Золотинская Р. Л. Н. А. Северцов. Географ и путешественник. М.: Географгиз, 1953. 211 с.

Кнорре А. Г. Вопросы сравнительной гистологии в свете работ А.Н. Северцова // Успехи совр. биол. 1946. Т. 21. № 3. С. 357–378.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Коммуна, 1937. 253 с.

Кокшайский Н. В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 37–52.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.; Изд-во МГУ. 1977. 270 с.

Маслов С. П. Ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода // Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980. С. 8–20.

Матвеев Б. С. Жизнь и творчество академика А. Н. Северцова // Зоол. журн. 1937. Т. XVI. Вып. 2. С. 38–54.

Матвеев Б. С., Дружинин А. Н. Жизнь и творчество А. Н. Северцова // Памяти академика А. Н. Северцова : сб. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1939. Т. I. С. 7–30.

Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высш. нервной деятельности. 1995. № 3. С. 500–509.

Румянцев А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М.: Изд-во АН СССР. 1958. 375 с.

Северцов А. Н. Развитие затылочной области низших позвоночных в связи с вопросом о метамерии головы // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. Отд. естеств.-истор. 1895. Вып. II. 95 с.

Северцов А. Н. Очерки по истории развития головы позвоночных. I. Метамерия головы электрического ската / Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. Отд. естеств.-истор, 1898. Вып. XIII. 120 с.

Северцов А. Н. Эволюция и эмбриология. М.: Тип. Имп. Моск. ун-та , 1910. 16 с.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Кіев; Тип. Ун-та Св. Владимира, 1912. IV + 300 с.

Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М.: Наука, 1914. 155 с.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин: Гос. изд-во РСФСР. 1922а. X + 309 с.

Северцов А. Н. Эволюция и психика. М.: М. и С. Сабашниковы. 1922б. 54 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. (Прогресс, регресс и адаптация). М.: Т-во А. В. Думнова и Ко. 1925. 84 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. 2-е изд., изм. и доп. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 150 с.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1939. 610 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. 3-е изд. М. : Изд-во МГУ, 1967. 202 с.

Северцов А. С. Эволюция гиобранхиального аппарата личинок амфибий. М., 1968. 44 с. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 46).

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М. : Изд-во АН СССР, 1941. 314 с.

Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 171 с.

Северцова Л. Б. Алексей Николаевич Северцов, М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. 369 с.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. : Наука, 1976. 256 с.

Татаринов Л. П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверозубые. М., 2009. 376 с. (Тр. ПИН РАН, т. 291).

Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Этюды по эволюционной морфологии // Тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. XXII. С. 71–176.

Тахтаджян А. Л. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению происхождения зародыша однодольных // Докл. АН Арм. ССР. 1945. Т. III. № 2. С. 49–53.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 215 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука. 1966. 611 с.

Уголев А. М. Некоторые общие закономерности эволюции функций на примере эволюции пищеварения // Развитие научного наследия акад. Л.А. Орбели. Л.: Наука, 1982. С. 194–212.

Уголев А. М. Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1983. Т. 19. С. 390–399.

Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.

Федотов Д. М. О некоторых случаях морфологической и физиологической субституции // Тр. II съезда зоологов, анатомов, гистологов. М., 1927. С. 94–95.

Шмальгаузен И. И..Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938.144 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 230 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946а. 396 с. (2-е изд. – 1968).

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М.: Сов. наука, 1946б. 528 с. (2-е изд., перераб. и доп., – 1969)

Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М. : Изд-во АН СССР, 1964. 132 с.

Adams M. B. Severtsov and Schmalhausen: Russian Morphology and the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge (Mass); London: Harvard Univ. Press, 1980. P. 193–225.

Baer Karl E. v. Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Th. 1. Königsberg : bei den Gebrüdern Borntträger, 1828, XXII + 271 S.

Beer G. de. Embryology and Evolution. Oxford: Claredon Press, , 1930. 116 p.

Beer G. de. Embryos and Ancestors. Oxford: Oxford Univ. press., 1958. 141 p.

Gould S. I. Onthogeny and phylogeny // Cambridge (Mass.) ; London : Belknap press, 1977. 501 p.

Dohrn A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels: genealogische Skizzen, Leipzig : Engelmann, 1875. XVI + 87 S.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Deszendenz-Theorie. Berlin : Georger Reimer, Bd. 1–2. 1866. Bd. 1. XXXII + 575 S.; Bd. 2. CLX + 476 S.

Huxley J. S. The three types of evolution // Nature. 1957. Vol. 180. № 4884. P. 454–455.

Kleinenberg N. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus // Zs. wiss. Zool. 1886. Bd. 44. S. 1–227.

Kokshaysky N. V. Functional aspects of some details of bird wing configuration // Syst. Zool. 1973. Vol. 22. № 4. P. 229–239.

Levit G. S., Hoßfeld U., Olsson L. The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change // *J. of Experim. Zool.* 2004. Vol. 302. № 4. P. 343–354.

Levit G. S., Hoßfeld U., Olsson L., Breidbach O. Einleitung – von der "Modernen Synthese" zur Kybernetik: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) und sein Forschungsprogramm zur Synthese der Evolutions- und Entwicklungsbiologie // Ivan I. Schmalhausen: Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabilisierenden Auslese. Stuttgart: Franz Steiner Verlag, 2010. LIX + 434 S.

MacArtur R .H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. press, 1967. 202 p.

Matveev B. S., Druzinin A. N. The Life and Work of Professor A. N. Severtsov // Памяти академика А. Н. Северцова, 1866–1936: Сб. ст.: В 2 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. Т. 1. С. 31–54.

Müller F. Für Darwin. Leipzig : W. Engelmann, *1864*. 91 S.

Olsson L; Levit G. S; Hoßfeld U. Evolutionary developmental biology: its concepts and history with a focus on Russian and German contributions // Die Naturwissenschaften. 2010. Bd. 97. № 11. S. 551–569.

Plate L. Über Vererbung und die Notwendigkeit der Gründung einer Versuchsanstalt für vererbungs- und Züchtungskunde // Archiv Rassen- und Ges. Biol. 1906. III. 6. S. 777–796.

Plate L. Allgemeine Zoologie und die Abstammungslehre. Bd. 2. Die Sinnesorgane der Tiere. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1924. 806 S.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1947. 436 S.

Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1931. XIV + 371 S.

Wake D. Schmalhausen's evolutionary morphology and its value in formulating research strategies // Systematic Biology as a Historical Science. Memor. della Soc. Ital. di Sci. Natur., e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. 1996. Vol. 27. P. 129–132.

Глава 3
ЧЕТВЕРИКОВ — ОСНОВАТЕЛЬ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

М. Д. Голубовский

Нечасто в истории науки встречаются случаи, когда одна статья порождает целую область исследований и открывает программу работ на десятилетия. Таковой в биологии была, к примеру, статья Грегора Менделя «Опыты над растительными гибридами» (1865), определившая рождение новой науки — генетики.

Подобно менделевской работе, опубликованная в 1926 г. статья С. С. Четверикова (1880–1959) «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения генетики» ознаменовала новый подход к изучению процесса эволюции на основе синтеза менделевской генетики и теории Ч. Дарвина. Именно с этого момента началось экспериментальное исследование эволюционных явлений с использованием точных генетических методов. О важности идей С. С. Четверикова свидетельствует и награждение его в 1959 г. Германской академией натуралистов «Леопольдина» Почетной медалью «Плакетка Дарвина», которая была присуждена до этого во всем мире всего 28 биологам. Научной деятельности С. С. Четверикова и его школы посвящены многие исследования (Adams, 1968; Golubovsky, 2001; Астауров, 1974; Рокицкий, 1975; Тимофеев-Ресовский, Глотов, 1980; Артемов, Калинина, 1994; Четвериков, 2002; и др.)

Вехи жизненного пути

Сергей Сергеевич Четвериков родился 24 апреля 1880 г. в Москве. Его отец, Сергей Иванович Четвериков (1850–1929), был богатым промышленником, владельцем больших текстильных фабрик. Из семьи матери, Марии Александровны Алексеевой, вышло много талантливых личностей. Ее родной брат был долгое время губернатором Москвы. Двоюродный брат Константин Сергеевич Алексеев (театральный псевдоним — Станиславский) основал Московский художественный театр. К материнской линии родословной относится и чемпион мира по шахматам А. А. Алехин. У Сергея были два брата и сестра. Младший брат Николай стал впоследствии математиком, видным специалистом в области статистики и биометрии.

Отец отдал Сергея учиться в реальное училище К. П. Воскресенского в Москве, о котором Четвериков впоследствии вспоминал как «о совершенно исключительном и прекрасном учебном заведении». Училище, по его мнению, оставляло далеко позади не только правительственные реальные училища, но и многие гимназии. Часть учителей имела ученое звание магистра. «Живую природу» преподавал И. А. Каблуков, будущий всемирно известный химик и академик. Большое влияние на Сергея оказал доцент Московского университета В. П. Зотов, преподававший физическую географию. С особой признательностью вспоминал Четвериков об учителе математики П. М. Иванове, учившем строго последовательному логическому мышлению и изложению своих мыслей.

Жизненный путь Четверикова сложился во многом драматически. У него рано проявился врожденный интерес к живой природе, яркий натуралистический склад ума и личности. Об этом имеются впечатляющие строки в его воспоминаниях: «*Сколько могу себя вспомнить, я с какой-то болезненной чуткостью и привязанностью относился к окружающей меня природе, будь то растения или животные. Каждая березка, каждый дуб, росший вблизи нашей дачи, где мы проводили лето, были мне не только знакомы и близки, но были мне родные, любимые... Когда мне было тринадцать-четырнадцать лет, я очень полюбил ночные прогулки в лес. Когда наступала полная темнота, я уходил в лес километра за полтора, сворачивал на какую-нибудь знакомую мне лесную тропу и уходил в самую гущу, пробираясь ощупью между кустами и стволами и только защищая рукой глаза... И вот, забившись в непролазную глушь, я садился на кочку и слушал, слушал всякие шумы, всякие шорохи, как вблизи, так и вдали, и старался представить себе, почему тот или иной зверек или птичка пискнет или свистнет*» (Четвериков, 2002, с. 14).

Здесь мы находим поразительное описание проявления врожденного влечения к живой природе, к ее изучению и познанию. Оно сродни врожденному влечению к музыке, живописи, математике. Оно сходным образом проявляется в детстве и юности у многих крупных естествоиспытателей. Так, Джулиан Хаксли в своей автобиографии описывает минуты экстатического слияния с Природой в период обучения в Итонском колледже: «*Я смотрел на звезды и чувствовал какую-то сопричастность их безмерности. Радость наполняла мое сердце подобно откровению, убеждая, что красота природы как-то важна и для меня, и для мира... Особо ценными были минуты, когда я ощущал мистическое единение с Природой... Меня постигало странное космическое видение, будто я способен заглянуть в центр земли и вобрать в себя ее содержимое, со всеми растениями и животными... В эти мгновения я словно растворялся во вселенной*» (Huxley, 1973, p. 55).

Отец Четверикова, желавший, чтобы сын стал предпринимателем, был совершенно потрясен, когда Сергей в 15 лет твердо заявил, что хочет стать профессором зоологии. Возник серьезный конфликт. Отец пытался доказать нелепость устремлений сына, считая их блажью, — зоология, мол, это «бесхлебное искусство». Кроме того, есть опасность потерять самостоятельность, право распоряжаться самим собой, стать чиновником, «человеком 20-го числа» (день выдачи жалованья). Но сын оставался тверд. Тогда отец решил послать его после окончания училища в Германию учиться в инженерном техникуме.

Однако заграница не повлияла на натуралистический выбор юноши. В ответ отец заявил, что будет помогать сыну денежно, но ставит непременным условием, что Сергей, дабы оградить младшего брата Николая от своего влияния после возвращения в Россию, может жить везде, кроме Москвы и родной семьи. Это не помогло, ибо Николай также поступил в университет и посвятил себя науке (математическая статистика, биометрия).

В возрасте 18 лет Четвериков едет в Киев для поступления на естественное отделение Университета св. Владимира. Для этого ему необходимо было сдать экзамены на аттестат зрелости в рамках гимназического курса, включая древние языки — латынь и греческий, которые не изучались в реальных училищах. Сергей блестяще справляется с этой трудной задачей и через полтора года в течение месяца сдает все 18 экзаменов на «отлично»! Однако заминка вышла с экстемпорале — письменным переводом с русского на греческий. Юноша, заболев брюшным тифом, физически не смог сдать этот экзамен. Тем не менее ему все же выдают аттестат зрелости. Мать отвозит больного сына в Москву, где он в 1900 г. становится студентом Императорского Московского университета, а спустя несколько лет, как и мечтал, — профессором зоологии.

Он изучает зоологию под руководством известных московских профессоров Н. Ю. Зографа (1854–1919), М. А. Мензбира (1855–1935), Г. А. Кожевникова (1866–1930). В университете Четвериков становится активным членом Московского фаунистического общества и публикует несколько фаунистических заметок. Как энтомолог он участвует в ряде зоологических экспедиций под руководством биолога П. П. Сушкина (1868–1928). Открывает несколько видов и подвидов бабочек. В 1905 г. печатает свое первое важное теоретическое обобщение «Волны жизни» (Четвериков, 1905).

После окончания в 1906 г. университета Четверикова оставляют на три года на кафедре сравнительной анатомии, руководимой Мензбиром, для подготовки к званию профессора. В 1911 г. он представляет магистерскую диссертацию об анатомии пресноводного ракообразного «водяного ослика *Asellus aquaticus* L. (Tschetverikov, 1910), изданную в 1911 г. в Германии; русский перевод был сделан З. С. Никоро и вошел в сборник его работ (Четвериков, 1983).

В 1909 г. Николай Константинович Кольцов (1872–1940) приглашает Четверикова преподавать энтомологию на Московских женских курсах. В этот период молодой зоолог активно участвовал в организации Московского общества энтомологов и на первом его заседании выступил с теоретическим докладом «Основной фактор эволюции насекомых» (Четвериков, 1915), а через четыре года опубликовал научно-популярную инструкцию по сбору насекомых (Четвериков, 1919).

В 1919 г. Четвериков возвращается в Московский университет на кафедру экспериментальной зоологии, возглавляемую Кольцовым, где читает курсы энтомологии и теоретической систематики, включая основы биометрии и генетики. Одновременно он становится главой Лаборатории генетики в организованном Кольцовым в 1917 г. Институте экспериментальной биологии. С 1920 г. Институт был отнесен к системе Наркомздрава. Здесь Четвериков плодотворно проработал 9 лет (1921–1929), создав московскую школу эволюционной генетики (Бабков, 1985). Штат лаборатории составили талантливые выпускники

Московского университета, ученики Кольцова и Четверикова. Среди них были Б. Л. Астауров (1904–1974), Е. И. Балкашина (1899–1981), Н. К. Беляев (1899–1937), С. М. Гершензон (1906–1998), А. Н. Промптов (1998–1963), П. Ф. Рокицкий (1899–1977), Д. Д. Ромашов (1899–1963), Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900–1981), Е. А. Тимофеева-Ресовская (урожд. Фидлер, 1898–1973), С. С. Царапкин (1892–1960). Исследования этой группы на природных популяциях дрозофил, начатые в 1920-е гг., заложили экспериментальные основы синтеза генетики и эволюции. Данные первых экспериментов были представлены Четвериковым в 1927 г. на V Международном генетическом конгрессе в Берлине.

В 1920 г. Четвериков организует регулярные заседания знаменитого кружка-семинара под названием «Дрозсоор» («совместное орание»), в которых помимо его десяти учеников принимали участие Н. К. Кольцов, генетики и цитологи А. С. Серебровский, С. Л. Фролова, П. И. Живаго, ученик Кольцова В. В. Сахаров (1902–1969). Заседания проходили в неформальной домашней обстановке на одной из трех квартир ее участников. Прием в «Соор» новых членов был ограничен суровым условием — полным согласием всех кружковцев, чтобы поддерживать состояние эмпатии, взаимной привязанности. Кружок-семинар «Соор», несомненно, можно сравнить со знаменитой «дрозофильной комнатой» Томаса Моргана, где в атмосфере коллективного энтузиазма и взаимного со-творчества молодые ученики Моргана экспериментально обосновали хромосомную теорию наследственности.

Четвериков также активно участвовал в работе организованной Кольцовым в рамках Наркомата земледелия под Москвой Центральной генетической станции (ЦГС) для внедрения идей генетики в практику. Здесь начинали свои исследования многие участники «Соора». Как вспоминала З. С. Никоро, эта станция была *«уникальным научным учреждением, (...) где царили мир и дружба, горячий интерес к науке, прекрасная организация научной работы и высокая продуктивность при полном отсутствии формальной дисциплины»* (Никоро, 2005, с. 106–107).

В 1927 г. на V Международном генетическом конгрессе в Берлине Четвериков сделал доклад «К генетической характеристике популяций в природных условиях». Доклад был встречен с большим интересом. Затем на Третьем съезде зоологов, анатомов и гистологов СССР, который состоялся в Ленинграде 14–20 декабря 1927 г., Четвериков выступил на одном из пленарных заседаний с докладом «Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы» (Четвериков, 1928). В январе 1929 г. в Ленинграде состоялся Всесоюзный съезд по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Четвериков выступил на пленарном заседании с концептуальным докладом «Мутационная изменчивость». В это время он не оставлял занятия бабочками и написал большую статью о них для первого издания БСЭ (Четвериков, 1926б), а также статью о биометрии (Четвериков, 1926в).

Однако на самом взлете блистательные исследования Четверикова и его учеников были прерваны. Возможно, аура полузакрытого кружка-семинара «Соор» послужила одним из поводов к открытой травле Четверикова в коммунистической печати в атмосфере «перелома» 1929 г., поисков классовых врагов, «стукачества» и усиления идеологического контроля над наукой. Его имя

безосновательно связали с издевательской открыткой по случаю смерти австрийского биолога П. Каммерера, приглашенного для работы в Комакадемию для проведения опытов по доказательству наследования благоприобретенных признаков (ламаркизм). Четвериков в ту пору резко и открыто критиковал постановку подобных опытов и их выводы как необоснованные (Астауров 1974; Никоро, 2005). В 1929 г. он был арестован и после двух месяцев Бутырской тюрьмы без суда и следствия сослан в ссылку в Екатеринбург (тогда Свердловск). Коллектив лаборатории распался, часть сотрудников уехала на периферию (среди них Н. К. Беляев, репрессированный в 1937 г.). Четвериков никогда уже не возобновил работы на дрозофиле.

В 1932 г. срок административной высылки закончился, и Четвериков получил меру пресечения «минус шесть» — право жить в любом городе СССР, кроме шести самых крупных включая Москву, Ленинград, Киев. Он выбрал Владимир и стал преподавать энтомологию в сельхозтехникуме. Формально весь срок высылки кончался в 1934 г. и Кольцов приглашал его обратно в Москву. Однако в 1934 г. группа профессоров — биологов университета г. Горького (ныне Нижний Новгород), прежде всего И. И. Пузанов, затем С. С. Станков и А. Д. Некрасов (редактор первого академического издания книги Дарвина «Происхождение видов»), выступили с инициативой пригласить Четверикова в Горький. Зоя Софрониевна Никоро (она в то время вела курс генетики в Горьковском университете), человек необычайных душевных и интеллектуальных качеств, с радостью восприняла эту идею и поехала во Владимир лично передать приглашение Четверикову заведовать кафедрой генетики. Растроганный таким вниманием Четвериков решил не ехать в Москву и согласился принять заведование кафедрой генетики в Горьком (подр. см.: Никоро, 2005, с. 193–195).

В период с 1935 по 1948 г. Четвериков успешно работал в Горьковском университете, занимаясь генетикой и селекцией китайского дубового шелкопряда *Antheraca pernyi* и получением из его коконов особого вида шелка (чесуча) для аэростатов и парашютов. Предстояла задача акклиматизации китайского шелкопряда и селекции моновольтинной породы из обычной бивольтинной у данного вида. Эта задача была в целом выполнена (Никоро, 2005). С 1940 по 1947 г. Четвериков был деканом биофака. Однако в августе 1948 г. после погромной сессии ВАСХНИЛ, когда к власти в биологии пришел Лысенко, Четвериков известным приказом министра просвещения был уволен с работы (в числе других 300 профессоров и доцентов разных вузов).

Уйдя на пенсию, Четвериков продолжал заниматься систематизацией своей огромной коллекции бабочек. Он написал обширную статью «Бабочки» в Большой советской энциклопедии. Однако его здоровье стало стремительно ухудшаться, он практически ослеп. После смерти жены Анны Ивановны Сушкиной Сергей Сергеевич жил в последние годы в Горьком вместе со своим братом Николаем. Об этих годах есть подробные воспоминания В. Н. Сойфера, который в то время тесно общался с ученым (Сойфер, 1993, 2009). По инициативе Сойфера в 1959 г. классическая статья Четверикова 1926 г. была переиздана в журнале МОИП, затем по инициативе Ф. Г. Добржанского появился перевод на английский язык в журнале Американского философского общества (Chetverikov, 1961).

Умер С. С. Четвериков 2 июля 1959 г. Он был женат дважды. От его первого короткого романтического брака в возрасте 18 лет осталась дочь (умерла в 1966 г.). В 1911 г. Сергей Сергеевич развелся со своей первой женой и женился на Анне Ивановне Сушкиной (1881–1947) (урожденной Кулаковой, ранее она была женой академика П. П. Сушкина). У нее была дочь Ася (Анна Петровна Сушкина), которая с трехлетнего возраста воспитывалась в его семье. Она стала знаменитым путешественником-гидробиологом, участвовала в плавании «Челюскина» в 1932 г. (Виталь, 2008).

Исследования Четверикова по эволюционной биологии

Четвериков был страстным коллекционером бабочек всю жизнь. Как лепидоптеролог он участвовал в экспедициях в разные районы России, от Средней Азии до Крыма. Трижды совершал экспедиции на Кольский полуостров. Даже будучи в ссылке, Четвериков собирал бабочек на Урале и во Владимире. К концу жизни его огромная коллекция насчитывала более ста тысяч образцов. Им были открыты несколько новых видов и подвидов бабочек. Среди них особенно важен практически вид бабочки-шелкопряда, вредителя хвойных лесов *Dendrolinus sibiricus Tshtv.*

В натуралистических исследованиях Четверикова доминировал интерес к экологии и эволюции. В 1905 г. он ввел в популяционную биологию концепцию «волн жизни». Это явление состоит во внезапном массовом появлении, а затем уменьшении численности определенных видов. Колебания в распространении видов подобны морским волнам. Они меняют границы ареалов видов, соотношение в численности разных видов в биоценозе и характер взаимодействия видов между собой и со средой. Волны жизни могут быть короткими (один-два сезона) или длинными (десятки и сотни лет). Волны жизни рассматриваются ныне как одно из фундаментальных явлений в эволюционной биологии и экологии (Воронцов, 1999).

1 марта 1914 г. состоялось открытие Московского энтомологического общества. Одним из его организаторов был Четвериков. Он выступил с докладом «Основной фактор эволюции насекомых» (опубликован на русском языке в 1915 г. и на английском в США в 1918 г.).

Сравнивая эволюционный успех насекомых и наземных позвоночных, Четвериков пришел к заключению, что «*мы имем перед собой один из тех характерных, полных глубокого значения случаев, когда природа, стремясь к одной и той же цели, идет и достигает ее противоположными путями*». У различных групп позвоночных наблюдаются эволюционные тренды (направления) от форм малого размера к большим, и наконец, к гигантским, которые, как правило, вымирают. Эволюция у позвоночных обычно продолжается за счет выживания небольших по размеру неспециализированных видов. Напротив, насекомые эволюировали от гигантских палеозойских до небольших по размеру, неспециализированных форм, достигающих большой высоты организации и численности. Здесь возникновение наиболее совершенных форм сопровождалось уменьшением их размеров. В результате насекомые заняли все воз-

можные экологические ниши на Земле. Число их видов по крайней мере в 6 раз больше числа видов всех остальных животных вместе взятых. При этом начиная с 1907 г., ежегодно открывают в среднем около 6000 новых видов.

Четвериков пришел к выводу о существовании двух основных причин, которые могут объяснить резкое различие в направлении путей эволюции позвоночных и насекомых: расположение скелета и его материальная структура. У позвоночных — внутренний костный скелет, у насекомых — наружный, хитиновый. Используя теорию сопротивления материалов, Четвериков сделал расчеты, согласно которым внешний скелет способствует оптимальному расположению и силе мускулов. Эволюционное новшество в виде хитина и образованный на его основе хитиновый скелет обеспечивают эволюционное преимущество — пластичность и прочность при меньшем объеме — по сравнению с внутренним скелетом позвоночных. Приведем эволюционное обобщение ученого, сделанное в прекрасном стиле: «*Только благодаря этим преимуществам своего наружного скелета насекомые могли развить те мелкие, стройные и изящные формы, совершенством которых мы так часто любуемся, и куда за ними, конечно, не могли следовать позвоночные с их тяжелым, неуклюжим внутренним скелетом*» (Четвериков, 1983).

Основание генетики популяций

Первые два десятилетия после рождения генетики в 1900 г. отмечены резким конфликтом между менделевской генетикой и дарвиновской теорией эволюции. Дело в том, что практически каждое новое открытие в генетике приводило к ограничению классической дарвиновской концепции. Работа Менделя ограничила представление о бесконечной пластичности и изменчивости, которая у гибридов следует определенным законам.

Автор концепции мутаций Гуго де Фриз в своих исследованиях на энотере обнаружил, что новые формы видового ранга могут возникать внезапно, спонтанно, а не только путем мелких адаптивных изменений в ходе отбора. Сходным образом ограничивали сферу естественного отбора исследования В. Иогансена по чистым линиям и введенные им концепции генотипа и фенотипа. Отбор по фенотипу в чистых линиях неэффективен.

Наконец, в этом же антиселекционистском плане можно воспринимать и закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленный в 1922 г. Н. И. Вавиловым. Сходные ряды наследственных изменений основаны и на сходстве в генах, и на закономерностях онтогенеза, но не определяются адаптивным отбором.

Эти и другие открытия вызвали у генетиков обоснованный скептицизм в отношении концепции естественного отбора как основного звена в теории Дарвина о происхождении новых видов (селектогенез). С другой стороны, многие дарвинисты считали законы Менделя и основанные на них открытия второстепенными и незначительными для теории эволюции. Именно об этой атмосфере конфликта пишет Четвериков в начале своей статьи «О некоторых моментах...» (1926): «*Генетика в своих выводах слишком резко и определенно*

затрагивает уже давно сложившиеся общие теоретические взгляды, слишком жестко ломает привычные, глубоко гнездящиеся представления, а наша теоретическая мысль неохотно меняет хорошо накатанные колеи привычных логических обобщений на неровную дорогу новых, хотя бы и соответствующих нашим современным взглядам построений» (Четвериков, 1926а, 1965, с. 171). История науки показывает, что такого рода конфликты — постоянное и по-видимому закономерное явление в развитии любой науки.

Четвериков поставил задачу проанализировать три важных момента:

1) возникновение мутаций (или, по его терминологии, геновариаций) в природе;

2) поведение мутаций в условиях свободного скрещивания;

3) роль отбора в распространении генных вариантов.

Следует напомнить (теперь это трудно даже представить!), что до статьи Четверикова в 1926 г. многие биологи выражали глубокий скепсис по поводу эволюционного значения мутаций. Предполагалось, что мутации, возникая лишь в лабораторных условиях, приводят к уродствам, нарушениям фенотипа и редко или вовсе не наблюдаются в природе.

Четвериков прежде всего обращает внимание на сходство между фенотипическим проявлением спонтанных мутаций, найденных в лаборатории Т. Моргана у дрозофилы, и морфологическими отличиями близких видов двукрылых. Тем самым он обосновывает эволюционную значимость мутаций. Он делает пророческое предсказание, что возникновение мутаций — это постоянный и вечный процесс. Новые мутации в большинстве случаев рецессивны, они возникают год за годом, поколение за поколением. Они адсорбируются видом в гетерозиготном состоянии. Вследствие рецессивности мутаций особи одного вида по фенотипу выглядят относительно однородными, будучи в массе своей гетерозиготны. Таким образом, в теоретической статье в 1926 г. Четвериков вводит представление о непрерывном *мутационном давлении*. Лишь двумя годами позже, в 1928 г., будущий нобелевский лауреат Г. Мёллер впервые опубликовал работу, где экспериментально показал возможность увеличения частоты мутаций под действием облучения в десятки и сотни раз. На основе хромосомной инженерии он создал изящный метод количественного учета вновь возникающих мутаций. До этого метода трудно было отделить мутации, уже накопленные в гетерозиготе, от вновь возникающих. Одновременно на высших растениях (ячмень, кукуруза) искусственный радиационный мутагенез продемонстрировал Л. Стадлер, установив (как и Мёллер) линейную зависимость выхода мутантов от дозы облучения (однако Стадлер ошибочно полагал, что полученные им мутации не имеют эволюционного значения).

Статья Четверикова вводила в популяционную биологию и другие концептуальные новации — представление о генных частотах и генофонде. Дарвин, придерживаясь представления о слитной наследственности (наследственность как кровь), испытывал определенную трудность в своей теории, что в условиях свободного скрещивания вновь возникающие адаптивные мутации как бы поглощаются. Четвериков, базируясь на анализе математиков К. Пирсона и Г. Харди, подчеркивает принцип стабилизирующего скрещивания. Каковы бы ни были исходные частоты мутантных вариантов гена,

в менделевской популяции в условиях свободного скрещивания в первом же скрещивании устанавливается равновесие между частотами нормального и мутантного аллеля, которое при отсутствии внешних сил может поддерживаться сколь угодно долго (равновесие Харди–Вейнберга).

Согласно известной метафоре из оригинальной статьи Четверикова, *вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные вариации, оставаясь при этом внешне (фенотипически) однородным*. Инбридинг, наиболее часто встречаясь в изолятах или островных популяциях, резко увеличивает вероятность перехода гетерозиготных мутаций в гомозиготное состояние. Этому переходу также способствует любой вид изоляции — географической или экологической. Отсюда Четвериков пришел к выводу, что именно изоляция, а не естественнывй отбор есть основной фактор генетической дифференциации и внутривидового разнообразия. Последующие десятилетия популяционно-генетических исследований полностью подтвердили пионерский вывод Четверикова. Из этих же посылок он сделал вывод, что косвенным следствием изоляции может быть появление множества форм внутри вида, не связанных с процессом адаптации (неадаптивная эволюция). Этот аналитический вывод дает возможность, по мнению Четверикова, объяснить *бесчисленные случаи безразличных видовых различий*.

Основы феногенетики, эволюция и онтогенез

Базируясь на открытом в лаборатории Моргана множественном действии мутаций одного гена и на исследованиях своего ученика Н. В. Тимофеева-Ресовского (1925), Четвериков вводит представление о «генотипической среде», от которой зависит внешнее проявление гена. Выражение одного и того же генного варианта (мутации) зависит и от внешних условий, и от генотипической среды, в которую тот или иной ген попадает в данной популяции. «*Такое понимание значений генотипической среды для наследственных колебаний признаков*, — писал Четвериков, — *открывает совершенно новые перспективы для понимания целого ряда явлений из области генетики и эволюции*» (Четвериков, 1965, с. 211). Поскольку в реальности большинство генных вариаций в своем выражении зависит от множества генов-модификаторов, а естественный отбор оценивает генотип в целом, то его действие не прекращается и при переходе данной геновариации в гомозиготное состояние. Далее Четвериков делает еще один пророческий, полностью оправдавшийся вывод: «*Отбирая один признак, один ген, отбор косвенно отбирает и определенную, наиболее благоприятную для проявления данного признака генотипическую среду-генотип*» (Четвериков, 1965, с. 214). В этом смысле отбор активно участвует в эволюционном процессе.

Кратко остановимся на исследованиях в этом отношении трех учеников Четверикова — Е. И. Балкашиной, Д. Д. Ромашова и Н. В. Тимофеева-Ресовского, работы которых по проблеме «ген–признак», пожалуй, впервые соединили генетику развития и теорию эволюции. Балкашина и Ромашов установили, что основу популяционной наследственной изменчивости составляют не «хорошие» мутации, а группа наследственных изменений со сложным и нерегулярным характером наследования. При этом сходные фенотипы (исследовалась

неполная поперечная жилка крыла) развивались на основе разных генотипов (Ромашов, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932).

Понять причины аномалий наследования таких признаков помогли удивительные по ясности и глубине исследования Тимофеева-Ресовского, изучавшего с 1925 по 1934 г. проявление и выражение мутаций нарушения жилкования крыла. Уже в первой опубликованной статье он сделал вывод о том, что доминантность или рецессивность не являются специфическими свойствами самого гена, а зависят от того, на какую генотипическую почву попадает этот ген. Тот или иной генотип делает, так сказать, данный ген или рецессивным или доминантным» (Тимофеев-Ресовский, 1925; Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Ressovsky N. W., 1927). Была предложена общая схема проявления гена, необходимость анализировать три координаты его проявления: пенетрантность, экспрессивность и специфичность. Каждый из этих модусов фенотипического проявления зависит от генотипической среды и может быть изменен независимо друг от друга. Линии, выделенные из географически удаленных популяций, различны по наборам генов-модификаторов, влияющих на параметры проявления генов.

Изучая механизмы проявления генов, Тимофеев-Ресовский выяснил, что действие температуры эффективно лишь в определенный критический период онтогенеза, причем этот период различен для пенетрантности и для экспрессивности. При этом характер эффекта может не совпадать по знаку! Эти исследования заложили основы феногенетики и послужили предтечей последующего молекулярного понимания действия гена. Уже в то время был сделан вывод, что в онтогенезе любого признака есть две основные цепочки событий: 1) образование определенного «формативного вещества» как первопричины появления данного признака в онтогенезе и 2) конечный этап формирования признака, который зависит от реакционной способности данной ткани или органа. В современных терминах мы говорим о детерминации и дифференциации, соотнося их с транскрипцией, трансляцией и критическими стадиями межтканевых взаимодействий.

Тимофеев-Ресовский указал на возможное значение своих модельных опытов на дрозофиле для данных по генетике человека (нормы и патологии). Он ввел важное понятие «наследственная конституция» — наследственное предрасположение к определенной форме фенотипического проявления признака и определенной реакции на то или иное воздействие (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966).

Другим важным концептуальным положением феногенетики явилось экспериментальное обоснование его учеником Б. Л. Астауровым принципа автономности в изменчивости билатеральных структур одного и того же индивида. Проявление признака на разных сторонах тела несимметрично, в детерминации признака есть вероятностная компонента, место для случайных событий. Симметричное проявление признаков в норме, согласно выводу Астаурова, не дано от природы. Оно есть итог стабилизации эволюционного развития в ходе онтогенеза. Как заключил Астауров, *симметрия, точная регуляция онтогенетических процессов не есть некое незыблемое проявление изначальной целесообразности. Каждое мгновение симметрия может быть нарушена мутационным процессом и вновь отвоевываться под непрестанным контролем естественного*

отбора (Астауров, 1927). Справедливость этого концептуального положения была подтверждена в рамках теории стабилизирующего отбора, развитой в конце 1930-х гг. И. И. Шмальгаузеном.

Б. Л. Астаурову, Е. Н. Балкашиной и еще одному участнику эволюционного семинара «Соор» — Н. К. Кольцову, принадлежит приоритет открытия гомеозисных мутаций, которые переключают развитие с одного пути дифференциации на другой, — мутации *tetraptera* и *aristopedia* (Астауров, 1927; Balkaschina, 1929). Эти открытия привели Н. К. Кольцова к выводу о большом значении неотении в эволюции. По существу, эти исследования создавали основу для гармоничного сочетания теории онтогенеза и теории эволюции. Однако, к сожалению, они были на самом взлете прерваны. Линия развития этих идей школы Четверикова под названием «Evo-Devo» (Evolution-Development) возобновилась лишь десятилетия спустя.

Концептуальные и экспериментальные открытия Четверикова и его школы

В своей классической работе (1926а) Четвериков представил программу, каковы должны быть методология, материал, цели и задачи генетики популяций и ее связь с проблемами эволюции и концепцией естественного отбора. В исследованиях его школы работы в области генетики популяций органично сочетались с проблемами феногенетики и эволюционной генетики. Всесторонний и глубокий анализ этих исследований, сложившихся в Московскую школу эволюционной генетики, был сделан Бабковым (1985).

С точки зрения истории науки имеет смысл выделять три модуса ее поступательного развития в определенной области: 1) теоретические открытия и феноменологические обобщения; 2) концептуальные открытия и новации; 3) экспериментальные открытия и новации, включая новые методы исследования.

Примером крупного феноменологического обобщения служит концепция Вернадского о биосфере. В 1960-х гг. физико-химик, а впоследствии логик и историк науки М. Полани ввел понятие «концептуальные открытия» и показал их важность для прогресса научных знаний. Они представляют собой удачные способы выразить неявное знание или неявные допущения в ясной, доступной для других знаковой форме. Сюда следует отнести введение новых терминов, понятий, новых способов представления опытных данных, символику, а также весь концептуальный конструкт в целом.

В истории генетики роль концептуальных открытий и новаций очень велика. Грегор Мендель не только установил всем известные законы наследования признаков. Он сделал важные концептуальные новации: ввел буквенную символику для обозначения разных пар наследственных факторов и обозначения доминантных и рецессивных форм одного и того же фактора. Это дало возможность представить в ясной форме характер расщеплений в ряду поколений, установить их количественные соотношения и анализировать сложные случаи наследования. Стоит подчеркнуть, что концептуальные нововведения Менделя оказались инвариантны для всех живых организмов, включая бакте-

рии и фаги. Тогда как менделевские закономерности наследования признаков в чистом виде применимы лишь к организмам с половым процессом. Кроме того, уже хромосомная теория наследственности и обнаружение сцепления ограничили закон независимого наследования, а последующее развитие генетики привело и к другим ограничениям или нарушениям законов Менделя (Голубовский, 2000). В то же время принципы буквенной символики, менделевская методология анализа наследования признаков в ряду поколений, оказались гораздо устойчивее конкретного выражения законов. Стоит вспомнить, что ключевое в генетике понятие «ген» было введено В. Иогансеном лишь для удобства введения новых понятий «генотип» и «фенотип». Впоследствии оказалось, что ген материализовался в структуре хромосом и ДНК.

В этом смысле статьей Четверикова была введена в генетику целая серия концептуальных новаций. Они вводились большей частью параллельно с оригинальными экспериментальным открытием новых фактов и явлений и исследованиями. Кратко суммируем те и другие открытия Четверикова и его учеников и последователей.

А. **Концептуальные новации**

1. Создана понятийная и концептуальная основа генетики популяций: представление о мутационном давлении, наследственной гетерогенности вида, генотипической среде.

2. Концепция генетического дрейфа как результат изоляции.

3. Принципы фенотипической реализации фенотипа: пенетрантность, экспрессивность, специфичность действия гена; понятие генетической конституции.

4. Концепция генофонда и геногеографии.

Б. **Основные экспериментальные открытия**

1. Доказательства гетерозиготности и генетического полиморфизма природных популяций.

2. Открытие высокой концентрации летальных мутаций в природе.

3. Генотипический контроль мутабильности.

4. Открытие независимого характера в проявлении и выражении признаков в билатеральных структурах организма (левая и правая части тела).

5. Открытие гомеозисных мутаций, переключающих программы развития.

Идеи и исследовательская программа Четверикова были затем перенесены в европейскую генетику Н. В. Тимофеевым-Ресовским. Многие направления исследований были успешно развиты в США российским генетиком-эмигрантом Ф. Г. Добржанским, который в 1958 г. впервые сделал краткий перевод статьи Четверикова на английский язык.

Представляются интересными размышления С. С. Четверикова о важности математического мышления и философии в научной работе (из писем С. С. Четверикова В. Н. Сойферу, 1958 г.)[1].

[1] Четвериков С. С. Документы к биографии / сост. Т. Е. Калинина ; отв. ред. И. А. Захаров. М. : Наука, 2002. 641 с.; *Сойфер В. Н.* Очень личная книга // Новый мир. 2009. № 3. С. 127–148 ; № 4. С. 141–164 (URL: http://magazines.russ.ru/novyi_mi/ (дата обращения: 20.02.2012)).

Из письма к В. Сойферу от 2 апреля 1958 г.

Дорогой Валерий, знаю, что могу Вам надоесть, но не боюсь этого. Помните, что я Вам говорил про математику — время такой же обязательный фактор для усвоения математики, как, например, для усвоения иностранного языка. Ведь нельзя же выучить иностранный язык в один присест: для его усвоения нужно повторное, часто подсознательное упражнение, а ведь математика — это тот же своеобразный иностранный язык, и мало запомнить различные термины или слова, надо научиться не только знать, но и мыслить на математическом языке! Запомните же это и никогда не штурмуйте! (Сойфер, 2009, с. 134).

9 апреля 1958 г.

Я, безусловно, согласен с Вами, что философия — это не начало, а конец научной работы; но не надо забывать, что мы живем не в мире с полной личной свободой, а, напротив, в условиях крайнего принуждения во всех сферах своей деятельности, и в научной работе сейчас немыслимо обойтись без «философии», вернее, без достаточного знания работ Маркса, Энгельса и Ленина. Ведь Вы идете сражаться на передовых позициях, под самым жестоким обстрелом, и здесь «философия» будет играть одну из главнейших ролей, поэтому совершенно Вам необходимо держать при себе известный запас цитат, изречений, афоризмов и т. п., чтобы при их помощи можно было бы парировать наиболее грубые выходки противников. А в общем я скажу так: я очень мало сведущ в истории развития философии, но я не могу припомнить ни одного случая, когда бы философия являлась инициатором появления и развития новых плодотворных научных исследований, а ведь та область, в которой хотите работать Вы, находится еще на заре своего развития (Сойфер, 2009, с. 135–136).

Литература

Артемов Н. И., Калинина Т. Е. Сергей Сергеевич Четвериков. М. : Наука, 1994. 160 с.

Астауров Б. Л. Жизнь С. С. Четверикова // Природа. 1974. № 2. С. 57–67.

Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1927. Т. 3. С. 1–61.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 216 с.

Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Генетическое строение популяций Drosophila. Генетический анализ звенигородских (Московской обл.) популяций *Drosophila phalerata Meig., transversa Fall.* и *vibrissina Duda* // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 1. С. 81–106.

Виталь А.Д. Неисправимый романтик // Природа. 2008. № 10. С. 67–78 (статья дочери А. П. Сушкиной с редкими фотографиями С. С. Четверикова).

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.

Воронцов Н. Н., Голубовский М. Д. Популяционная и эволюционная генетика в СССР в вавиловское время (1917–1941) // Вавиловское наследие в современной биологии / отв. ред. В. К. Шумный. М. : Наука, 1989. С. 270–298.

Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике. № 9. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. С. 85–105.

Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб. : Борей, 2000. 262 с.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция. 1. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биол. журн. 1932. Т. 1. № 5/6. С. 52–95.

Никоро З. С. Это моя неповторимая жизнь. Воспоминания генетика. М. : Academia, 2005. 288 с.

Рокицкий П. Ф. С. С. Четвериков и развитие эволюционной генетики // Из истории биологии. Вып. 5. М., 1975. С. 63–75.

Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяции // Журн. эксперим. биол. 1931. Сер. А. Т. 7. № 4. С. 442–454.

Сойфер В. Н. Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. М. : Лазурь, 1993. 706 с.

Сойфер В. Н. Очень личная книга. Воспоминания о великих российских ученых Сергее Четверикове и Николае Тимофееве-Ресовском // Новый мир. 2009. № 3. С. 127–148 ; № 4. С. 141–164 (URL: http://magazines.russ.ru/novyi_mi/ (дата обращения: 20.02.2012)).

Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. 1. Геновариация radius incompletus у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1925. Т. 1. Вып. 3–4. С. 93–142.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Глотов Н. В. Сергей Сергеевич Четвериков // Выдающиеся советские генетики. М. : Наука, 1980. С. 60–76.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики / ред. С. И. Алиханян. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1966. С. 114–130.

Четвериков С. С. Волны жизни: (Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.) // Дневник Зоол. отд-я Имп. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1905. Т. 3. № 6. С. 106–111.

Четвериков С. С. Основной фактор эволюции насекомых // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1915. Т. 1. С. 14–24.

Четвериков С. С. Краткое наставление к собиранию насекомых. М. : Госиздат, 1919. 15 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926а. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54. (Дополненный вариант: Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол. 1965. Т. 10. № 4. С. 170–226.)

Четвериков С. С. Бабочки // БСЭ. М., 1926б. Т. 4. С. 264–275.

Четвериков С. С. Биометрия // БСЭ. М., 1926в. Т. 6. С. 338–344.

Четвериков С. С. Теоретическая предпосылка генотипического анализа видов в роде Drosophila // Тр. II съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в Москве 4–10 мая 1925 г. М. : Главнаука, 1927. С. 163–164.

Четвериков С. С. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы // Труды III Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 14–20 дек. 1927 г. Л., 1928. С. 52–54.

Четвериков С. С. Проблемы общей биологии и генетики: (Воспоминания, статьи, лекции) / отв. ред. З. С. Никоро. Новосибирск : Наука, 1983. 273 с.

Четвериков С. С. Документы к биографии. Неизданные работы. Переписка и воспоминания / сост. Т. Е. Калинина ; отв. ред. И. А. Захаров. М. : Наука, 2002. 641 с. (Научное наследство, т. 28).

Adams M. B. The Founding of Population Genetics: Contributions of the Chetverikov School, 1924–1934 // J. of the Hist. of Biol. 1968. Vol. 1. P. 23–39.

Balkaschina E. I. Ein Fall Erbhomeosis (die Genovaration «Aristopedia») bei *Drosophila melanogaster* // Roux' Arch. Entwicklingmech. Org. 1929. Bd. 115. S. 448–453.

Chetverikov S. S. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics // Proc. of the Amer. Philos. Soc. 1961. Vol. 105. № 2. P. 167–195.

Golubovsky M. D. Sergei S. Chetverikov // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. München : Verlag, 2001. Band 2. P. 65–76.

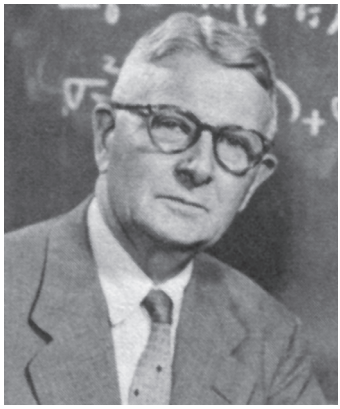
Huxley J. Memories II. London: Allen and Unwin, 1973. 269 p.

Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* — Population // Roux. Arch. Entw. Mech. Organ., 1927. Bd. 109. № 1. S. 70–109.

Tschetverikov S. S. Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (Asellus aquaticus L.) // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1910. Bd. 24. № 4. S. 377–509.

Глава 4
СЬЮЭЛ РАЙТ И ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

А. И. Ермолаев



Известный американский генетик Сьюэл Райт (Sewall Wright) скончался 3 марта 1988 г. Джеймс Кроу в некрологе (Crow, 1988) называет смерть Райта «несвоевременной». Несколько странное высказывание о смерти человека на девяносто девятом году жизни, но Райт — это особый случай. Сьюэл Райт собирался жить очень долго. Он надеялся, что летом 1988 г. будет участвовать в заседаниях Международного генетического конгресса в Торонто, и любил пошучивать на тему о том, что он будет делать, когда начнется второе столетие его жизни.

Как пишет Кроу, смерть Райта ознаменовала конец эры. Много лет он был чуть ли не единственным оставшимся в живых из тех биологов, кто сделал генетику точной наукой. По мнению Кроу, заслуги Райта наряду с заслугами таких ученых, как Г. Мёллер, Л. Стадлер, А. Стертевант, К. Бриджес, Р. Фишер и Дж. Б. С. Холдейн, переоценить невозможно. Вместе с двумя последними Райт заложил основы популяционной генетики и стал математически рассчитывать эффекты естественного и искусственного отбора. Его научная жизнь — от первой статьи в 1912 и до последней в 1988 г. — растянулась на семьдесят шесть лет.

Райт всегда любил историю и биографическую литературу, хотя лишь в старости у него появилось время для удовлетворения своего интереса в этом направлении. По словам Кроу, за несколько последних недель жизни он прочитал биографии Т. Джеферсона, П. И. Чайковского, А. Эйнштейна, А. Кеннеди и Ф. С. Фицджеральда. Биографией Эйнштейна он остался неудовлетворен и попросил принести ему книгу, где личная жизнь великого физика не заслоняла бы научных достижений, связанных с теорией относительности.

Не только Кроу, но и другие историки науки вспоминают об интересе Райта как к собственной биографии, так и биографиям других известных людей. Ничего удивительного в этом, пожалуй, нет. С генеалогического древа Райта, с его «корней» и начнем рассказ об этом ученом и человеке.

Краткий генеалогический экскурс

Личность Сьюэла Райта — это в какой-то степени персонифицированная история Соединенных Штатов Америки. Как с отцовской, так и с материнской

стороны следы его предков восходят ко времени первых поселенцев Америки и тянутся дальше — так и хочется сказать «в глубь веков». В своей книге о Райте Провайн[1] пишет, что со стороны отца фамильное древо Райта восходило к началу XVI в. истории Англии. Со стороны же матери — еще дальше, в VII в., за несколько поколений до Карла Великого. Впрочем, для данной статьи все эти предки не слишком интересны, важно лишь, что Сьюэл Райт всегда ощущал себя частью мировой истории, и в первую очередь — истории американской.

Так, два его предка — Елизер Райт III (1804–1885) и Реверенд Бери Грин (1795–1874) — были коллегами по работе в Западном колледже в Хадсоне (Огайо), первый был профессором математики и естественной философии, а второй занимался древними языками. В 1830-х гг. обоим пришлось подать в отставку из-за своих взглядов — они были деятельными противниками рабства. Родственникам они не были, и лишь позднее линии их потомков пересеклись.

Есть и еще более удивительные «пересечения» в жизни предков Райта. Марта Кори, третья жена Джайлса Кори (1612–1692), была повешена как ведьма в 1692 г. (в ходе печально знаменитого «процесса ведьм» в Салеме), после чего на смерть осудили и самого Джайлса, так как он протестовал против этого решения. Судьей на этих процессах был Самуил Сьюэл (1652–1729). В 1860 г. прямые потомки Джайлса Кори и Самуила Сьюэла вступили в брак, это были Мэри Райт (1838–1879) и Джозеф Сьюэл (1827–1917). От этого брака родилась мать Сьюэла Райта — Элизабет Квинси Сьюэл (1865–1952).

Кроме того, упомянутая Мэри Райт, как явствует из ее фамилии, принадлежала к семье Райтов, так что отец Сьюэла — Филипп Райт (1861–1934) — был ее племянником. В 1884 г. Филипп Райт окончил колледж в Медфорде (Массачусетс) с дипломом инженера-строителя, позже учился в Гарварде и получил степень магистра по экономике в 1887 г. Потом он пошел работать в фирму своего дяди Джозефа Сьюэла, который также был инженером-строителем и занимался конструированием мостов и железных дорог. Как раз в 1887 г. они возводили мост через Миссисипи. Через два года Филипп Райт женился на своей кузине Элизабет Сьюэл, произошло это в феврале 1889 г.

Молодые годы Райта

Сьюэл Грин Райт (свое среднее имя он никогда не использовал) родился 21 декабря 1889 г. А год спустя, 28 декабря 1890 г., появился на свет его брат Квинси.

В 1892 г. семья переехала из Массачусетса в город Гейлсберг, штат Иллинойс. Там отец занял место преподавателя в маленьком общеобразовательном колледже, который назывался «Ломбард». В Ломбарде обучалось менее сотни человек, и поэтому у преподавателей не могло быть узкой специализации. Филипп Райт преподавал экономику, математику, астрономию и другие предметы. Сьюэл и Квинси прослушали многие курсы, которые читал их отец, когда они позднее поступили в Ломбард.

[1] Большинство событий личной жизни С. Райта взято из фундаментальной книги У. Провайна «Сьюэл Райт и эволюционная биология» (Provine, 1986).

Третий и последний ребенок в семье Райтов родился 25 мая 1895 г., его назвали Тэд (Теодор Пол). Родители скептически относились к качеству образования в местной начальной школе, так что Элизабет сама учила детей арифметике и чтению. В результате Сьюэл и Квинси научились читать и писать прежде, чем им исполнилось шесть лет.

Можно назвать момент, когда Сьюэл Райт впервые заинтересовался наукой. Когда ему было шесть или семь лет, он увидел, как мама на кухне пользуется весами, и был заинтригован этим процессом. После того как родители объяснили ему принцип уравновешивания сил, мальчик нашел на дворе толстую палку, взял гири и стал уравновешивать их при разных длинах плеча. Ему очень понравилось, что правила элементарной арифметики могут быть применены к жизненным ситуациям.

В возрасте семи с половиной лет из двенадцати сшитых в буклет листков бумаги Сьюэл сделал самодельную брошюру, которую озаглавил «Чудеса природы». Этот написанный детским угловатым почерком и печатными буквами документ сохранился в домашнем архиве Райта, он свидетельствует, что уже в этом возрасте Сьюэл читал книги по естествознанию и сумел понять и оценить некоторые проблемы, стоящие перед этой наукой. Что еще более важно, он уже делал свои первые собственные наблюдения — за пчелами в саду и за звездами в маленький телескоп.

При этом нельзя сказать, что отец поощрял интерес сына к естествознанию. Он пытался приучить мальчика любить поэзию, требовал декламации стихов и очень возмущался, когда на прогулках сыновья проявляли больше интереса к бабочкам, чем к поэзии. Мать в этом отношении оказала на Сьюэла намного больше влияния. Именно она рекомендовала ему сначала повести о животных Э. Сетона-Томсона и других писателей, а позже и труды Ч. Дарвина.

В начальную школу Сьюэл Райт пошел в 1897 г. и потратил на нее пять лет вместо положенных восьми, ему там было скучно и неинтересно. Очень многое он знал намного глубже одноклассников, от которых в результате приходилось скрывать свои знания, чтобы они не сочли его занудливым выскочкой. Активного общения со сверстниками Сьюэл сторонился. Правда, на третий год обучения он, Квинси и еще несколько мальчиков организовали свой школьный клуб, который на некоторое время стал для них центром общественной жизни — они вместе ставили спектакли, выезжали на пикники, участвовали в спортивных соревнованиях. Защитником футбольной команды Сьюэл оставался даже после того, как клуб прекратил свое существование.

В 1902 г. Сьюэл пошел в среднюю школу. Среднее образование не было обязательным, и многие юноши, закончив восьмилетний курс начальной школы, шли работать или начинали думать об обзаведении семьей. Про семью Сьюэлу думать было рано, школу он закончил, когда ему не исполнилось еще и 14 лет, белоручкой он тоже не был (они с Квинси зарабатывали летом, продавая лимонад, подстригая газоны и выполняя другие садовые работы). Ему просто хотелось продолжить обучение, тем более что уровень подготовки учителей и учеников в средней школе был намного выше, чем в начальной, и насыщенность интеллектуальной жизни соответственно тоже.

В Гейлсбергской средней школе Сьюэл проучился четыре года и получил хорошие знания по латинскому и немецкому языкам, мировой литературе и другим гуманитарным предметам. Естественные науки были представлены намного хуже. Ни химию, ни зоологию не преподавали, зато был курс физики, и Райт с наслаждением возился с аккумуляторными батареями и электромагнитами. Еще больший восторг он испытывал от занятий алгеброй и геометрией; позднее Райт вспоминал, как очаровала его мысль, что кривые могут быть представлены (точно или хотя бы приблизительно) математическими уравнениями. Так что Сьюэл Райт с равным успехом мог бы стать математиком, физиком или инженером.

Но биология влекла его сильнее. Единственное, что могла предложить ему в этом отношении школа, — это краткий, чисто описательный курс ботаники. Сьюэл, естественно, прошел его и на всю жизнь сохранил интерес к собиранию гербариев полевых цветов, но этого было мало для его пытливого ума. Интерес к естествознанию у обоих братьев Райт не угасал, в результате чего летом 1903 г. Сьюэл и Квинси вместе с еще двумя девушками получили первые навыки «полевой работы» под руководством Герберта Нейла из Нокс-колледжа, одного из приятелей Филиппа Райта. Нейл был докторантом в Гарварде и работал под руководством Чарлза Девенпорта. В поездках с Нейлом подростки собирали жуков, бабочек и морских беспозвоночных, наблюдали за повадками птиц, а из его рассказов многое узнали об эволюционной теории Дарвина. Само «Происхождение видов» Дарвина Сьюэл Райт прочитал в последний год своей учебы в Гейлсбергской средней школе. Ее он окончил в мае 1906 г. со средним баллом 98.35 — в своем классе он был на пятом месте.

В том же 1906 г. Сьюэл поступил в Ломбард-колледж, где одним из наиболее активных преподавателей был его отец — Филипп Райт. Сьюэл прослушал многие из читавшихся им курсов, например, общий курс экономики и спецкурс по финансовой истории Соединенных Штатов. Что более важно, от отца Сьюэл получил основные знания по высшей математике, включая стереометрию, математический анализ, тригонометрию, аналитическую геометрию, дифференциальное и интегральное исчисление. Конечно, Филипп Райт не был профессиональным математиком, но он был единственным, кто мог вести эти курсы в Ломбарде. И хотя в дальнейшей жизни Сьюэлу Райту предстояло встретиться со значительно более одаренными математиками, но основы своих математических знаний он получил, безусловно, в Ломбарде.

Отец его был разочарован тем, что сын не проявлял должного, по его мнению, интереса к предметам, которые больше всего занимали его самого, — поэзии, музыке, экономическим и политическим наукам. Возможно, одной из причин столь большого рвения Сьюэла в биологических изысканиях являлось то, что ему хотелось доказать отцу: естествознание не менее гуманитарных предметов достойно быть предметом интеллектуальных устремлений человека.

Его брат Квинси, напротив, продолжил дело отца. Он стал всемирно известным ученым, специализировавшимся по проблемам международных отношений, и издал много книг на эту тему. Их младший брат Тэд сначала сделал карьеру спортсмена, а позже — карьеру администратора и руководителя в авиационной промышленности.

Помимо математики в Ломбарде Сьюэл много занимался химией, прослушал курсы по общей химии, качественному и количественному анализу, органической химии и прошел несколько практикумов. На третьем году учебы в колледже Сьюэл все еще не мог решить, чем он будет заниматься в жизни. Летом 1909 г. он работал в компании, занимавшейся картографированием Южной Дакоты, и получил предложение перейти на постоянную должность. Он принял предложение, но к весне 1910 г. развившийся плеврит и боли в груди вынудили его вернуться в колледж.

Именно в последний год учебы в колледже (1910–1911) Райт прошел там курс биологии. Предыдущие три года ему чем-то не нравился преподаватель, но к этому времени там появилась Вильгельмина Кей. Она и стала для Райта главным Учителем в биологии. Ей было 38 лет, она окончила Чикагский университет и работала там вместе с Ч. Девенпортом и другими известными биологами. Кей была не столько преподавателем, сколько исследователем, и иногда теряла терпение по отношению к несообразительным студентам, переходя на сарказм. Райт на всю жизнь сохранил благодарность к этой высокой, изящной и умной женщине с живым чувством юмора.

Помимо традиционных курсов Райт прошел у нее спецсеминар, посвященный вопросам генетики, цитологии и эволюции. В процессе учебы Райту пришлось прочитать множество биологической литературы, в частности книгу Р. Пеннета «Менделизм». Впервые в своей жизни Райт не просто увидел «решетку Пеннета», знакомую теперь каждому школьнику, но и вообще впервые узнал о менделевской теории наследственности. Всеми предшествующими годами обучения воображение Райта было подготовлено к тому, чтобы восхититься математической основой генетических закономерностей. С этого момента начался интерес Райта к генетике, далее сопровождавший его всю жизнь.

Вильгельмина Кей убедила Райта после окончания Ломбарда пойти в магистратуру. Чтобы лучше подготовить его к поступлению, она договорилась со своим бывшим учителем Ч. Б. Девенпортом, что тот возьмет Райта на лето в Колд Спринг Харбор, это давало возможность работать и общаться с известными исследователями. Филипп Райт не особенно обрадовался академический карьере своего сына, он к этому времени уже был сыт по горло преподавательской работой в маленьком колледже; в 1912 г. он оставил Ломбард и возвратился в Гарвард, а позже стал сотрудником различных экономических учреждений и автором книг по экономике. Но Сьюэл Райт к этому времени уже был убежден, что единственное, чего ему хочется, — это карьера биолога.

Становление Райта как биолога

1911–1912 гг. были временем пребывания Райта в магистратуре университета в Иллинойсе. Он учился эмбриологии и анатомии позвоночных у Ф. В. Карпентера, полевой зоологии — у Франка Смита, паразитологии — у Генри Варда. Единственным курсом, где частично разбирались вопросы генетики, был курс профессора Чарльза Грина по экспериментальной зоологии. Так что в плане становления Райта как генетика и эволюциониста Иллинойс ему мало что дал. Его первая статья (Wright, 1912) была посвящена анатомии трематоды.

Намного важнее в этом плане были летние месяцы 1911 и 1912 гг. По рекомендации Кей Райт провел их у Девенпорта, который с 1904 по 1934 г. был директором отдела экспериментальной эволюции в Колд Спринг Харборе и директором летней школы там же.

Девенпорт (1866–1944), получивший докторскую степень в 1892 г., сначала стал известен своими работами в области экспериментальной морфологии, эмбриологии и физиологии. Вскоре он заинтересовался новой наукой — биометрией, встретился в 1902 г. с ее создателями (Карлом Пирсоном и Френсисом Гальтоном), издал в 1899 одну из первых в мире книг по биометрии. В начале XX в. Девенпорт заинтересовался также проблемами эволюции, он был убежден, что постулируемый Дарвином естественный отбор не является единственным движущим механизмом эволюции. Вторым «двигателем» эволюционного процесса он считал мутации, которые, по его мнению, не просто поставляли материал для отбора, а заставляли организм с необычной мутацией активно выбирать для себя новую и более подходящую окружающую среду.

К тому времени, когда Райт прибыл в Колд Спринг Харбор, интересы Девенпорта уже переместились от генетики птиц и овец к наследственности человека. Он стал одним из отцов американской евгеники и основал Евгенический архив в Колд Спринг Харборе в 1910 г. Впрочем, как раз Райта Девенпорту не удалось увлечь евгеническими проблемами, да и вообще вряд ли последнего можно назвать подлинным учителем Райта, так как его взгляды, видимо, не оказали на Райта какого-либо серьезного влияния.

Помимо лекций Девенпорта Райт прослушал в 1911 г. в Колд Спринг Харборе курсы лекций Артура Харриса и Джона Хариссона Шелла. Харрис был чистым биометриком, работавшим с К. Пирсоном и В. Уэлдоном в Англии, и он с недоверием продолжал относиться к менделизму. Райт понимал, что Харрис неправ как в отношении менделизма, так и в отношении теории чистых линий В. Иоганнсена, но лично Харрис ему понравился и он нашел его лекции весьма интересными. Общение с Шеллом было для Райта еще более полезным. Его лекции были посвящены вопросам селекции и межпородного скрещивания. Райт проделал эксперимент по скрещиванию морских свинок. Позже Райт во многом использовал в своих эволюционных построениях то понимание межпородного скрещивания, к которому он пришел именно тогда.

Летом 1912 г. Райт познакомился в Колд Спринг Харборе со студентом Колумбийского университета Альфредом Генри Стертевантом. Из первых рук, если так можно выразиться, Райт услышал о той работе, которую проводил в Колумбийском университете Нью-Йорка Томас Хант Морган вместе со своими учениками, в том числе и со Стертевантом. В 1910 г. там были начаты исследования по генетике дрозофилы, которые впоследствии стали одним из краеугольных камней генетической науки XX в. Большую часть лета Стертевант потратил, собирая дрозофил вокруг Колд Спринг Харбора. Они с Райтом стали хорошими друзьями. Двадцать четыре года спустя эта дружба вылилась в сотрудничество Райта, Стертеванта и Ф. Г. Добржанского при исследовании природных популяций *Drosophila pseudoobscura*.

Весной 1912 г. жизнь Райта в очередной раз сделала поворот. В Колледж сельского хозяйства Университета Иллинойса приехал один из прежних учеников Девенпорта — Уильям Эрнест Касл. Он прибыл, чтобы прочесть несколько лекций о своих экспериментах, посвященных генетике крыс. Райт был настолько очарован Каслом, что подошел к нему и сказал, что хочет принимать участие в его экспериментах. Впечатленный способностями Райта и его энтузиазмом, Касл дал согласие сделать Райта своим новым помощником в Гарварде и аспирантом.

Исследования по генетике животных

Три года в Гарварде (а Райт покинул его в 1915 г. как опытный исследователь) имели огромное значение для развития Райта как генетика[2]. Работая с Каслом, он начал свою первую экспериментальную работу по физиологической генетике с морской свинкой. Позже Райт работал в Американском департаменте сельского хозяйства (USDA) в Вашингтоне, округ Колумбия (1915–1925), в Чикагском университете (1926–1954), в университете Висконсина (с 1955 г.), но ни одно из этих заведений не дало Райту так много, как Гарвард. Здесь началась его карьера в области физиологической генетики, которая оставалась его главным научным занятием вплоть до отставки в 1954 г.

Поэтому необходимо сказать несколько слов о У. Э. Касле (1867–1962). Он окончил Гарвардский университет в 1893 и до 1936 г. преподавал там же. Вместе с Девенпортом они опубликовали в 1895 г. работу об акклиматизации организмов к высоким температурам. После 1900 г. интересы Касла переместились с морфологии и эмбриологии на вопросы наследственности. Касл не единственный пример такого поворота научной карьеры; тогда же или несколько позже то же самое произошло с Т. Морганом, Ч. Девенпортом и многими другими. Интерес к генетике у Касла разожгли не статьи переоткрывателей Менделя — Г. де Фриза, К. Корренса и Э. Чермака, — а изданная в 1902 г. зажигательная книга У. Бэтсона «Менделевские принципы наследственности: В защиту». Касл занимался опытами на мышах и морских свинках с целью исследования их сексуального поведения, но когда прочитал эту книгу, сразу бросил опыты, чтобы на тех же объектах исследовать менделевские соотношения. В первую очередь его интересовало, насколько открытые Менделем закономерности приложимы к животным, а также — правильно ли утверждение Вейсмана о том, что зародышевые и соматические клетки тела принципиально различны и потому приобретенные в процессе жизни признаки не могут быть унаследованы.

Уже в своих первых опытах 1903 г. Касл доказал, что наследование альбинизма у животных идет по менделевской схеме. Далее он обнаружил явление взаимодействия генов, при котором на окраску влияет несколько генов морской свинки. В 1905 г. результаты исследований Касла были изложены им в

[2] Анализ становления Райта как генетика за годы работы в Гарварде и далее вплоть до 1921 г. провел Дэвид Стеффис (Steffes, 2007).

монографии на 78 страницах. Большая часть монографии была посвящена тем самым линиям морских свинок, с которыми Сьюэл Райт будет работать семь лет спустя, но также были изложены данные по мышам и кроликам. В работе проанализировано наследование многих признаков окраски и формы шерсти. Часть результатов автору не удалось уложить в простые менделевские схемы, поскольку многие скрещивания приводили к весьма неожиданным и непредсказуемым результатам, а механизмы взаимодействия генов тогда еще не были изучены. Позже Каслу и его ученикам (среди которых был и Райт) удалось построить четкую схему взаимодействия генов, отвечающих за окраску шерсти. Эту схему (см. рис. 1) приводили авторы многих учебников первой половины XX в., в том числе Э. Синнот, Л. Денн (1931, с. 95).

В то время, когда Касл начал свои генетические работы, кипел спор между У. Бэтсоном и представителями биометрии, которых возглавляли К. Пирсон и В. Уэлдон. Биометрики утверждали, что менделизм не объясняет наблюдаемых фактов наследственности, что основой развития в природе не являются резкие уклонения, исследованные Менделем, что естественный отбор действует на мелкие непрерывные изменения, ссылаясь при этом на труды Дарвина. Менделисты, с другой стороны, пропагандировали всеобщность генетических законов, а основой эволюции считали мутационную теорию Гуго де Фриза.

Касл сразу же примкнул к менделистам и попытался исследовать на своих лабораторных объектах наследование не только качественных, но и количественных признаков. В 1907 г. в его экспериментах было задействовано более 11 тыс. морских свинок, 1,5 тыс. кроликов и 4 тыс. крыс. В этих работах и принял непосредственное участие Райт, прибыв в Гарвард.

За годы аспирантуры (1912–1915) Райт вырос из увлеченного наукой студента в опытного исследователя-генетика. Его основным объектом были морские свинки, и любовь к этому лабораторному животному Райт пронес через всю свою жизнь: с морскими свинками он работал с 1912 г. до конца официальной научной карьеры — отставки из университета Чикаго в декабре 1954 г. В Гарварде Райт еще не занимался эволюционными проблемами, но без Гарварда не было бы Райта-эволюциониста, потому что именно здесь он начал свои работы по количественной популяционной генетике.

Его непосредственными соратниками стали более опытные ученики Касла — К. Литл и Дж. Детлефсен. У Детлефсена в тот момент были очень интересные данные по наследованию жизнеспособности межвидовых гибридов морской свинки *Cavia rufescens* и *Cavia porcellus,* но он затруднялся дать им объяснение. Математический же склад ума Райта позволил ему предположить, что перед ним случай количественного наследования, и проанализировать проблему с этой стороны. Предположение Райта заключалось в существовании взаимодействия нескольких генов, каждый из которых вносит одинаковый вклад в бесплодие гибридов. Дальнейший анализ привел его к мысли, что налицо восемь генов. Теоретически ожидаемые данные в этом случае оказались весьма близки к практическим, полученным в опытах Детлефсена.

Поскольку это произошло в первые же дни пребывания Райта в аспирантуре, его расчеты поначалу никто не принял всерьез, но впоследствии коллегам

пришлось поверить в то, что они верны. Сам же Райт был чрезвычайно удивлен тем, какое впечатление его расчеты произвели на Детлефсена, потому что для Райта это показалось простейшей проблемой.

В числе курсов, которые Райт был обязан прослушать как аспирант, были геология, ботаника, физиология, зоология. Курс генетики в числе обязательных

Факторы	Формула	Фенотипы
A — B — D — P — S	CABDPC	Дикий агути
A — B — D — P — s	CABDPs	Пятнистый дикий агути
A — B — D — p — S	CABDpS	Розовоглазый дикий агути
A — B — D — p — s	CABDps	Розовоглазый пятнистый дикий агути
A — B — d — P — S	CABdPS	Ослабленный дикий агути
A — B — d — P — s	CABdPs	Пятнистый ослабленный дикий агути
A — B — d — p — S	CABdpS	Розовоглазый ослаблен. дикий агути
A — B — d — p — s	CABdps	Розоглазый пятнистый ослабленный дикий агути
A — b — D — P — S	CAbDPS	Желтый агути (cinnamon)
A — b — D — P — s	CAbDPs	Пятнистый желтый агути
A — b — D — p — S	CAbDpS	Розоглазый желтый агути
A — b — D — p — s	CAbDps	Розоглазый пятнист. желтый агути
A — b — d — P — S	CAbdPS	Ослабленный желтый агути
A — b — d — P — s	CAbdPs	Пятнистый ослабленный желтый агути
A — b — d — p — S	CAbdpS	Розоглазый ослаблен. желтый агути
A — b — d — p — s	CAbdps	Розоглазый пятнистый ослаблен. желтый агути
C — a — B — D — P — S	CaBDPS	Черный
C — a — B — D — P — s	CaBDPs	Пятнистый черный
C — a — B — D — p — S	CaBDpS	Розоглазый черный
C — a — B — D — p — s	CaBDps	Розоглазый пятнистый черный
C — a — B — d — P — S	CaBdPS	Ослабленный черный
C — a — B — d — P — s	CaBdPs	Пятнистый ослабленный черный
C — a — B — d — p — S	CaBdpS	Розоглазый ослабленный черный
C — a — B — d — p — s	CaBdps	Розоглазый пятнист. ослаблен. черн.
C — a — b — D — P — S	CabDPS	Коричневый
C — a — b — D — P — s	CabDPs	Пятнистый коричневый
C — a — b — D — p — S	CabDpS	Розоглазый коричневый
C — a — b — D — p — s	CabDps	Розоглазый пятнистый коричневый
C — a — b — d — P — S	CabdPS	Ослабленный коричневый
C — a — b — d — P — s	CabdPs	Пятнистый ослабленный коричневый
C — a — b — d — p — S	CabdpS	Розоглазый ослаблен. коричневый
C — a — b — d — p — s	Cabdps	Розоглазый пятнистый ослабленный коричневый
c — с любыми факторами	c	Альбинос

Рис. 1. Взаимодействие факторов окраски шерсти у мышей

отсутствовал. Однако Райт глубоко изучил генетику, потому что Касл обязал Райта помогать ему при преподавании этого курса. Касл всегда рассматривал аспирантов как помощников по курсу, он читал лекции, а аспиранты вели со студентами лабораторные занятия.

Книга Касла «Генетика и евгеника» (Genetics and Eugenics), опубликованная в 1916 г., представляла собой изложение лекций Касла в Гарварде и сразу стала вровень с такими популярными в то время книгами, как «Менделевские принципы наследственности» У. Бэтсона, «Менделизм» Р. Пеннета, «Механизмы менделевской наследственности» Т. Моргана. Таким образом, хотя Райт не прослушал ни одного курса генетики как студент, он детально познакомился с этой наукой, помогая Каслу. Поскольку учебник Касла в годы его аспирантуры только создавался, настольными книгами Райта были «Mendel's Principles of Heredity» У. Бэтсона (очередное ее издание вышло в 1913 г.) и изданная на немецком языке книга Эрвина Баура «Введение в экспериментальную генетику» (Einfüuhrung in die experimentelle Vererbungslehre, 1911 г.).

Во время своей аспирантуры Райт проштудировал почти всю периодическую литературу, имеющую дело с генетикой. Одна работа, которую он прочитал, касалась генетики тетраплоидных растений примулы (*Primula sinensis)*. Это было сообщение Р. Грегори в «The Proceedings of the Royal Society of London» за 1914 год. Райту показалось, что Грегори дал неверное объяснение различиям результатов реципрокных скрещиваний двух сортов примулы. Практически ничего не зная о примулах, Райт тем не менее сделал предположение и опубликовал его в «American Naturalist». Там же Райт предложил схему эксперимента, который мог бы ответить, какая из гипотез верна. Получилось так, что статья Мёллера на ту же тему оказалась опубликована на два месяца раньше, так что Райт никогда не придавал никакого значения этой работе. Но вся эта ситуация иллюстрирует методы работы как Райта, так и его соратников по созданию математической популяционной генетики Р. Фишера и Дж. Б. С. Холдейна. Их методы кардинально отличались от методов их предшественников, ведь закономерности генетики едины для всех организмов.

Но главным направлением исследований Райта в лаборатории Касла было, как уже сказано, исследование физиологической генетики морских свинок. С. Райт изучил у морской свинки и других животных количество основного пигмента — меланина, обусловливающего окраску шерсти (Castle, Wrigth, 1915; Wrigth, 1915; 1917; 1923 и некоторые другие работы этого периода)[3]. Серия аллелей окраски этого гена состоит из гена *C* и его мутантных аллелей: c^k, c^d, c^r и c^a. Аллель *C* доминирует над всеми остальными, а c^a, обусловливающий альбинизм, является рецессивным по отношению ко всем остальным членам

[3] Предположения о биохимической природе действия наследственных факторов были высказаны уже на самых ранних этапах развития генетики (впервые это сделал А. Г. Гаррод в 1902–1908 гг.). В 1909–1920 гг. были проведены аналитические работы по наследованию процесса образования пигментов окраски у растений (антоцианов и антоксантинов) и меланинов у животных. В своей фундаментальной сводке «Зарождение и развитие генетики» А. Е. Гайсинович (1988, с. 341), разбирая этот этап, приводит две ссылки на работы по изучению биохимической генетики меланинов. Одна из этих работ принадлежит Райту.

серии, которые определяют промежуточную окраску шерсти. На основании колориметрического исследования экстрактов меланина из шерсти морских свинок разных компаундов этой серии удалось установить градуальное действие мутаций. Сводные данные экспериментов Райта приведены в табл. 1 (цит. по: Лобашев, 1969, с. 300).

Таблица 1. **Относительное количество меланина в шерстном покрове морских свинок**

Генотип	% меланина
$C-$ (c^+)	100
$c^k\ c^k$	88
$c^k\ c^d$	65
$c^k\ c^r$	54
$c^k\ c^a$	36
$c^d\ c^d$	31
$c^d c^r$	19
$c^d\ c^a$	14
$c^r\ c^r$	12
$c^r\ c^a$	3
$c^a\ c^a$	0

Уже из этого эксперимента видно, что к качественному признаку (окраска шерсти) Райт подошел с количественной стороны. В данной статье невозможно подробно описать все работы Сьюэла Райта. Достаточно важные для тогдашней генетики эксперименты Касла с капюшонными крысами, в которых принимал участие в том числе и Райт, описаны В. В. Бабковым (1985, с. 74–75).

Именно исследование количественных признаков стало главной задачей С. Райта, когда он, закончив Гарвард, поступил на работу в Американский департамент сельского хозяйства (USDA) в Вашингтоне. Изменился только объект исследований. Теперь это были различные породы крупного рогатого скота, а цель исследований приобрела вполне практический характер — добиться увеличения продуктивности сельскохозяйственных животных.

Работы Райта по этому вопросу считаются классическими для генетики животных наряду с работами Р. Фишера (см., напр.: Васильева, Забанов, 1989, с. 207). Термин «наследуемость» (Heritability) был предложен американским генетиком Дж. Лашем много позже, в 1939 г., но общепринятый теперь символ h^2 был заимствован у С. Райта, который в 1921 г. обозначил им детерминацию признака наследственностью (Wright, 1921). Сейчас его называют коэффициентом наследуемости. Коэффициент наследуемости есть отношение генотипической изменчивости к фенотипической, он выражается в процентах или долях единицы и широко используется при работе с сельскохозяйственными животными (см.: Лобашев, 1969, с. 666–667). П. Ф. Рокицкий, В. К. Савченко и А. И. Добина (1977, с. 96) пишут, что «Первые из экспериментальных методов (для оценки

генетической вариансы. — *А.Е.*) были разработаны Райтом [...], который ввел понятия "коэффициентов детерминации" и "коэффициентов пути"».

В 1922–1925 гг. Райт публикует серию статей «Менделевский анализ чистых пород домашнего скота». В большой степени они посвящены измерению степени инбридинга, что было важной проблемой для селекционеров в течение многих лет, но только после развития менделевской генетики стал возможным количественный анализ этой проблемы. Результаты экспериментов лаборатории Касла по селекции хохлатых крыс и морских свинок Райт приложил теперь к быкам шотгорнской породы и математически доказал, что массовый отбор значительно менее эффективен в деле изменения состава популяции коров, чем индивидуальный отбор и инбридинг. Собственно, опыт исследования эволюции домашних пород уже вытекал в какой-то мере из результатов скрещивания шотгорнов, выполненных Райтом и его ассистентом Хью Клайдом Макфи (McPhee, Wright, 1925).

Именно в период публикации этой статьи (июнь 1925 г.) Райт начал писать свою знаменитую работу по эволюции, хотя она не была опубликована до 1931 г.

Из событий личной жизни Сьюэла Райта в этот период нужно выделить его женитьбу на Луизе Вильямс в 1921 г. и рождение несколько позже двух сыновей — Ричарда и Роберта. В 1926 г. семья переезжает из Вашингтона в Чикаго, и Райт поступает на работу в Чикагский университет, в котором будет работать до своей отставки по возрасту в 1954 г.

Общее положение в генетике в 1920-е годы и возникновение популяционной генетики

Чтобы понять суть новаций, привнесенных Райтом в эволюционную теорию, необходимо остановиться на общих взаимоотношениях между дарвинизмом и генетикой в те годы, когда он учился в колледже и университете.

В 1920-е гг. в колледжах читались курсы лекций по теории эволюции органического мира. Самым популярным учебником в те времена, по мнению Дж. Г. Симпсона (1980), была книга Ричарда Суонна Лалла «Органическая эволюция» ("Organic Evolution"), представляющая собой изложение его лекций в Йельском университете. Одной из характерных черт этой книги (как и прочих в это время) является почти полное игнорирование генетических данных. В первом издании (1917 г.) Лалл дал лишь самое элементарное и краткое изложение «закона Менделя», сказав в заключение, что он «не имеет всеобщего значения и неприменим ко всем случаям наследования» (цит. по: Симпсон, 1980, с. 9). В переработанном издании (1929 г.) изложение было еще короче, но в заключение было сказано, что «законы Менделя» (на сей раз во множественном числе) «имеют универсальное значение и применимы ко всем случаям наследования». Но никакой связи между законами Менделя (и генетикой вообще) и эволюционной теорией Лалл в то время не видел.

По сути, генетика и дарвинизм в то время представляли две почти враждебные друг другу силы. Многие генетики предполагали, что эволюцией управляют мутации, в частности мутации со скачкообразным фенотипическим

проявлением, тогда как естественному отбору отводилась в лучшем случае негативная роль. Другая часть генетиков абсолютизировала комбинативную изменчивость. Тон здесь задал лидер первого периода развития генетики и инициатор введения самого термина «генетика» Уильям Бэтсон. На основании своей теории «присутствия–отсутствия» Бэтсон разработал теорию эволюции путем постепенного «развертывания» генотипа за счет гомозиготизации и потери генов. Его не смутило, что в этом случае предковые формы всегда генетически сложнее потомков. Эта теория, в частности, подверглась яростным обвинениям со стороны К. А. Тимирязева.

На совершенно антиэволюционных позициях стоял известный голландский ботаник и генетик Ян Лотси, предложивший в частности термины «линнеон» и «жорданон», что спровоцировало долгую научную дискуссию, которая привела в конце концов к пониманию сложной внутренней генетической структуры вида, что также явилось одной из необходимых предпосылок возникновения СТЭ. Лотси выдвинул умозрительную гипотезу «эволюции при постоянстве видов» (Lotsy, 1916). Он полностью отрицал существование мутаций, считал гены неизменяемыми, в результате чего постулировал постоянство и неизменяемость видов. При этом Лотси абсолютизировал роль комбинативной изменчивости, полагая, что эволюция не есть возникновение чего-то качественно нового, а лишь результат перекомбинаций «первозданного» генофонда при скрещиваниях. Творческую роль естественного отбора Лотси также отрицал.

На этом фоне и происходило рождение популяционной генетики, которую с тем же основанием можно назвать эволюционной генетикой. Общепринято, что «классическими работами теоретической популяционной генетики считаются работы С. С. Четверикова (1926), Р. А. Фишера “Генетическая теория естественного отбора” (Fisher, 1930), Дж. С. Холдейна “Факторы эволюции” (Haldane, 1932) и Сьюэла Райта “Эволюция в менделевских популяциях” (Wright, 1931)” (Юнкер, Хоссфельд, 2007, с. 152).

До сих пор изложение популяционной генетики во многих учебниках авторы ограничивают разбором закона Харди–Вейнберга. У студентов возникает впечатление, что это и есть самое главное, что лежит в основе популяционной генетики. А это на самом деле не так. Хотя закон был сформулирован в 1908 г. одновременно английским математиком Г. Харди и немецким врачом В. Вейнбергом, это не послужило стимулом ни к созданию генетики популяций, ни к созданию эволюционной генетики. И дело не в том, что генетическая мысль тогда была еще не готова к эволюционным обобщениям.

Из закона Харди (а в 1920-е гг. его назвали именно так, о роли В. Вейнберга в создании этой формулы вспомнили много позднее) никаких эволюционных обобщений просто не следует. Формула всего лишь описывает состояние статической популяции при полном отсутствии отбора. По сути, это всего лишь формулировка менделевских закономерностей, выраженная на популяционном уровне.

Закон Харди все же сыграл свою положительную роль в становлении дарвинизма. Он снял все стоявшие перед эволюционизмом проблемы, связанные с так называемым «поглощающим скрещиванием». Если, по мнению многих биологов того времени, скрещивающаяся популяция обязана была стремиться

к своему «среднему типу», что исключало для редких вновь возникающих отклонений шанс не только «завоевать» популяцию, но и просто сохраниться в ней, формула Харди математически строго демонстрировала, что при отсутствии отбора любая возникшая (или внесенная в популяцию) генетическая мутация будет сохраняться в ней сколь угодно долго, не меняя своей частоты. «Кошмар Дженкина», мучивший Дарвина, таким образом, сходил на нет.

Но для дальнейших шагов в эволюционном направлении формула Харди была непригодна. В ней просто «не запланированы» расчеты, учитывающие как отбор, так и любые другие факторы, нарушающие статическое равновесие панмиктической популяции.

Помимо Г. Харди и В. Вейнберга многие другие ученые занимались похожими математическими расчетами. По словам С. С. Четверикова (1926, с . 141–142), «начиная с замечательной работы Пирсона, относящейся к 1904 г., целый ряд лиц (список сносок нами опущен. — *А. Е.*) подвергли математическому анализу результаты исследования менделирующих факторов при всех мыслимых комбинациях скрещиваемых особей». В числе прочих Четвериков упоминает здесь и три статьи Райта, опубликованные в 1920–1921 гг. Стоит отметить, что Райт считал закон Харди самоочевидным и применял его не задумываясь.

Настоящий прорыв наступил только в конце 1920-х гг. Оставим за кадром подробный разбор новаций, внесенных в генетику С.С. Четвериковым в 1925–1926 гг., во-первых, потому что ему посвящена отдельная статья, а во-вторых, потому что для него математические расчеты всегда были лишь подспорьем, а главным оставался комплексный взгляд биолога-экспериментатора. На Западе резкий перелом наступил на рубеже 20-х и 30-х гг. XIX в. благодаря усилиям троих ученых — Р. Фишера, Дж. Холдейна и С. Райта.

Англичанин Рональд Фишер[4], математик и теоретический физик по образованию, в 1918 г. показал, что количественные признаки являются полигенными и полигены ведут себя по Менделю. Позже он математически доказал (Fisher, 1930) прямую взаимосвязь между степенью генетической изменчивости популяции и скоростью эволюции под действием естественного отбора. Фишер ввел понятие «приспособленности» и доказал, что скорость возрастания приспособленности популяций в любой момент времени равна дисперсии (или вариансе, как ее называли первоначально) приспособленности в тот же момент времени (приспособленность служит мерой относительного успеха при размножении). В результате мутации возникает новая аллель. Изначально ее частота очень мала. Согласно закону Харди частота новой мутантной аллели не может увеличиваться за счет одного лишь процесса воспроизведения.

За постулат в «генетической теории естественного отбора» Фишером было принято, что разные наследственные типы имеют «дифференциальное выживание», а потому и разное воспроизведение. Для изучения интенсивности отбора Фишером введено понятие о коэффициенте селекции *s*, с помощью которого измеряется степень преимущественного воспроизведения того или

[4] Научная судьба Р. А. Фишера (1890–1962) не слишком отличается от судьбы С. Райта. Фишер родился в Лондоне и в 1912 г. окончил Кембриджский университет. В 1919–1933 гг. работал на Ротамстедской опытной сельскохозяйственной станции; в 1935–1943 — профессор Лондонского, а в 1943–1957 — Кембриджского университетов. С 1959 г. жил в Австралии. См. : Neyman, 1967.

иного наследственного уклонения в следующем поколении. Если аллель *a* из 1000 исходных особей попадает только в 999 потомков, а аллель *A* сохраняется целиком, то коэффициент селекции равен 0,001. В этом случае отрицательный отбор против аллеля *a* сдвигает исходное соотношение концентраций аллелей на новый уровень в каждом последующем поколении.

Фишер вычислил вероятность сохранения новой мутации, возникшей у одной особи в обширной популяции. Как показывают его данные, шансы на сохранение единичной мутации заметно понижаются с каждым поколением. Если мутантная аллель в селективном отношении нейтральна, то вероятность ее исчезновения к 31-му поколению составляет 94, а к 127-му — 98 %. Если она обладает небольшим селективным преимуществом (порядка 1%), то вероятность ее исчезновения несколько снижается (93 и 97 % в поколениях 31 и 127 соответственно), но все еще остается высокой.

Другой важной проблемой, которую решал Фишер, была попытка создания теории происхождения доминантности. Он пытался ответить на вопрос: почему новые мутации в большинстве своем бывают рецессивными? Фишер высказал мнение, что естественный отбор создал у диплоидных организмов системы модификаторов, которые усиливают и стабилизуют действие нормальных аллелей дикого типа. Эти модификаторы доминантности будут благоприятными постольку, поскольку они защищают диплоидный организм от непосредственных вредных воздействий большинства новых мутаций. Модификаторы доминантности дают возможность популяции диплоидных организмов держать про запас как вредные, так и другие мутации в рецессивном состоянии; при этом такие мутации подвергаются медленному действию отбора, который оказывает влияние на относительно небольшое число гомозиготных рецессивных «выщепенцев».

Райт создавал свою теорию независимо от Фишера, но между учеными шла интенсивная дискуссия и переписка, которая будет рассмотрена ниже.

Создание Райтом популяционной концепции подвижного равновесия

На склоне лет Райт назвал (Wright, 1978)[5] те источники, из которых, по его мнению, произросла его эволюционная теория. Он считал, что для развития собственных эволюционных взглядов наибольшее значение имели четыре отдельных исследовательских проекта:

1) опыты У. Касла с капюшонными крысами;

2) исследование самого Райта по физиологической генетике окрасок у морских свинок;

3) анализ инбридинга, проведенный Райтом в департаменте сельского хозяйства, включая изобретение им методов расчета степени инбридинга;

4) анализ, который Райт и Макфи сделали для шотгорнского скота (McPhee, Wright, 1925).

[5] По мнению многих (Provine, 1986; Tabery, 2004), это весьма важная для историков науки статья, которая обрисовывает научную ситуацию в первой половине XX в.

Можно сказать, что теория подвижного равновесия, созданная Райтом, в определенной степени выросла из его расчетов изменчивости домашнего скота. Интересно здесь то, что все трое создателей теоретической популяционной генетики (и Райт, и Холдейн, и Фишер) строили свои эволюционные взгляды на изучении селекции домашних животных и растений. Сегодня главное внимание уделяется генетике и экологии природных популяций, но надо сознавать, что это недавнее явление. К началу 1930-х гг. биологи еще очень мало знали о генетике природных популяций. С. С. Четвериков, который начал именно с этого, таким образом, представляет собой исключение, а не правило.

Первые одностраничные тезисы, относящиеся к эволюционной теории, Райт опубликовал в 1929 г. (см.: Wright, 1986, p. 78), но Провайн пишет (Provine, 1986, p. 233–238), что большой текст по эволюции Райт написал еще в 1925 г. и не публиковал некоторое время. Он впервые обнародовал его на ежегодном собрании Американской ассоциации за прогресс науки (AAAS) в декабре 1929 г. Упомянутая публикация представляет собой тезисы этого доклада.

Одновременно с этим в печати шла дискуссия Райта и Фишера по поводу фишеровской теории происхождения доминантности. В 1928 г. Р. Фишер опубликовал на эту тему две работы в журнале "American Naturalist". В том же журнале в мае 1929 г. появилась статья С. Райта «Фишеровская теория доминантности» (Wright, 1986, p. 65–70), которая представляет собой прямой ответ на работы Фишера. Райт скептически отнесся к концепции Фишера и сомневался, в частности, в эффективности предлагаемого им механизма эволюции доминантности. В ноябрьском номере журнала "American Naturalist" Фишер ответил на статью Райта, а Райт опубликовал свой комментарий к ответу Фишера (Wright, 1986, p. 72–76). Если Фишер считал, что большинство видов являются панмиктическими в пределах своего ареала (даже если ареал — целый мир), то Райт был резко против такого подхода. После прочтения этой статьи Фишер написал Райту, что аргументы Райта его убедили и он поверил, что эффективный размер популяции является важным фактором. В этих полустатьях-полурецензиях Райт впервые обнародовал некоторые элементы своей теории изменчивого равновесия в природе.

Далее события развивались так. В 1930 г. вышла книга Рональда Фишера «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher, 1930), а Райт опубликовал в "Journal of Heredity" семистраничную рецензию на нее (Wright, 1986, p. 80–87), в которой высоко оценил значение книги Фишера, несмотря на различия в подходах к проблеме у Фишера и самого Райта.

Основополагающая работа Райта «Эволюция в менделевских популяциях» появилась годом позже (Wright, 1931). Хотя это статья, а не книга, ее часто называют монографией (см., напр.: Воронцов, 2004, с. 260). Объем статьи Райта составляет 63 страницы (Wright, 1986, p. 98–160)[6]. Именно в этой статье Райт подробно рассмотрел свою теорию изменчивого равновесия в природе (shifting

[6] Практически одновременно с ней вышла намного меньшая по размеру статья «Статистическая теория эволюции» (Wright, 1986, p. 89–96) в журнале Американской статистической ассоциации. Она представляет собой краткое изложение того, что, по мнению Райта, нужно знать статистикам об эволюции. Но на эту статью биологи почти никогда не ссылаются.

balance). Важное значение имеет также текст доклада Райта на VI Международном генетическом конгрессе в Итаке (США) в 1932 г. — «Роль мутаций, инбридинга, скрещивания и отбора в эволюции» (Wright, 1932).

Дрейф генов и поток генов

Концепция трехфазного подвижного равновесия, выдвинутая Райтом, включает дрейф генов, отбор внутри локальных популяций (при инбридинге) и отбор между популяциями (аутбридинг). При этом важнейшим для Райта был первоначальный этап этой конструкции — дрейф генов.

Дрейфом генов Райт назвал случайные изменения частот аллелей и генотипов из поколения в поколение в небольшой популяции. В небольшой полиморфной популяции дрейф приводит к двум характерным явлениям: сначала к флюктуациям частоты аллеля из поколения в поколение, а в конце концов к полному закреплению или элиминации данного аллеля.

Будет ли дрейф генов оказывать существенное влияние на частоты аллелей в данной популяции или нет, зависит от четырех факторов:

1) размеров популяции *(N);*

2) селективной ценности данного аллеля *(s)*;

3) давления мутаций *(u);*

4) величины потока генов *(m)*.

Поток генов, или миграция, возникает, когда особи из одной популяции перемещаются в другую и скрещиваются с ее представителями. Поток генов не изменяет частот аллелей у вида в целом, однако в локальных популяциях они могут сильно меняться, если у старожилов и пришельцев исходные частоты генов различны.

Отмеченные четыре фактора взаимодействуют друг с другом. Взаимоотношения этих факторов Райт (Wright, 1931) выразил в количественной форме. Опуская математические формулы и интегральный анализ, приведем некоторые из графиков, которые иллюстрируют выводы Райта.

На рис. 2 и 3 (Wright, 1931) ось абсцисс показывает концентрации наследуемого гена, которые колеблются от 0 (потеря аллеля из популяции) и до 1 (завоевание аллелем всей популяции). Ось ординат показывает относительную частоту этих событий и всех промежуточных состояний. Как показал Райт, теоретическое распространение частот аллелей в небольших популяциях описывается U-образной кривой[7].

Рассмотрим сначала случай без действия отбора (непрерывная кривая на рис. 2 и 3). Распределение частот аллелей в очень маленьких изолированных популяциях, величина которых равна N, где N — размножающаяся часть популяции (на рис. 2), можно сравнить с их распределением для более крупных популяций, величина которых в четыре раза больше и равна $4N$ (рис. 3). Если рассматриваемый аллель селективно нейтрален ($s = 0$) и представляет собой один

[7] Сейчас есть имитационные компьютерные программы, которые моделируют такие сценарии.

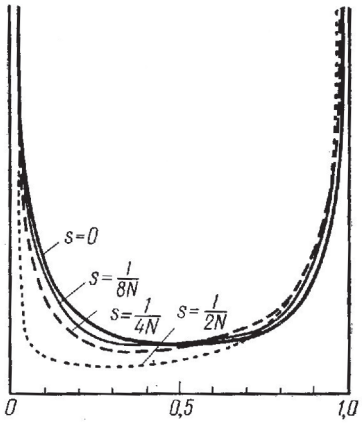


Рис. 2. Ожидаемое распределение частот аллелей в малой популяции (с численностью *N*) при разных значениях *s* (Wright, 1931)

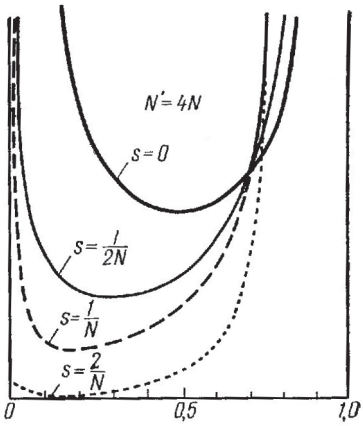


Рис. 3. Ожидаемое распределение частот аллелей в более крупной популяции (с численностью 4*N*) при разных значениях *s* (Wright, 1931)

из ряда полиморфных аллелей, это приводит к симметричности U-образных кривых. В больших популяциях случайные колебания численности аллеля (дрейф генов) сосредоточены в центре графика, то есть в большинстве популяций изучаемый аллель содержится со средней частотой, и хотя концентрация аллеля величина не постоянная, а колеблющаяся, это никогда не вызывает ни потери аллеля, ни его закрепления в популяции.

В большинстве полиморфных популяций малого размера состояние аллеля будет приближаться либо к исчезновению, либо к закреплению, и лишь в относительно немногих популяциях он будет сохраняться со средней частотой. Это видно из того, что непрерывная кривая на рис. 2 сместилась к границам графика и ее пики приходятся на частоты аллеля, близкие к нулю и единице.

Однако если аллель обладает небольшим селективным преимуществом в малых популяциях, то кривая сохраняет U-образную форму, но смещается и становится асимметричной. Направление, в котором происходит смещение кривой, зависит от того, благоприятен или неблагоприятен данный аллель в селективном отношении, а степень смещения — от величины селективной ценности (различные пунктирные кривые на рис. 2 и 3). В этом случае снова группы небольших популяций отличаются от групп больших по ожидаемому поведению генов. Отбор регулирует частоты аллелей в больших популяциях более эффективно, чем в малых, при эквивалентных значениях *s*.

In this formula, $a(=-s)$ is the selection coefficient, $p(=1-q)$ is frequency of mutant genes and dp may be taken as $1/2N$ numerically. This agrees with my previous formula for irreversible mutation, $y = Ce^{2Nsq}(1-q)^{-1}$ only when s is less than $1/2N$, above which value my formula rapidly leads to impossible results. On reexamination of my method, however, I find that the same degree of approximation can be reached by it. The expansion of $[1+s(1-q)]^{2Nq_1}[1-sq]^{2N(1-q_1)}$ yields series of terms which condense into the expression $e^{2Ns(q_1-q)}\{1-Ns^2[q_1(1-q_1)+(q_1-q)^2]\}$ taking into account terms in Ns^2, N^2s^3, N^3s^4, N^4s^5 as well as those in which N and s have the same exponent. Since the random deviations of q have a variance of $q_1(1-q_1)/2N$ the term (q_1-q) is of the order $\sqrt{1/2N}$. A second order approximation should be obtainable by retaining the term $Ns^2q_1(1-q_1)$ while that in $Ns^2(q_1-q)^2$ may be dropped. The equation to be solved can now be written.

$$\phi(q_1) = \frac{2N\,|\underline{2N}}{|\underline{2Nq_1}\;\;|\underline{2N(1-q_1)}} e^{2Nsq_1}[1 - Ns^2q_1(1-q_1)] \int_0^1 q^{2Nq_1}(1-q)^{2N(1-q_1)}e^{-2Nsq}\phi(q)dq.$$

Let $\phi(q) = e^{2Nsq}q^{-1}(1-q)^{-1}(a+bq+cq^2+dq^3\cdots)$.

The exponential term in the integral being cancelled, it becomes possible to carry out the integration by means of the approximate formula already used in the case of mutation (page 122).

$$\frac{2N\,|\underline{2N}}{|\underline{2Nq_1}\;\;|\underline{2N(1-q_1)}} \int_0^1 q^{2Nq_1+z-1}(1-q)^{2N(1-q_1)-1}dq = \frac{4N + z(z-1)q_1^{-1}}{4N + z(z-1)} q_1^{z-1}(1-q_1)^{-1}.$$

The resulting coefficients of the powers of q_1 on the right side of the equation may now be equated separately to those of $\phi(q_1)$. To a sufficient approximation it turns out that $c = \frac{(2Ns)^2}{|\underline{2}}a$, $d = \frac{(2Ns)^2}{|\underline{3}}b$, $e = \frac{(2Ns)^4}{|\underline{4}}a$, $f = \frac{(2Ns)^4}{|\underline{5}}b$, $g = \frac{(2Ns)^6}{|\underline{6}}a$, etc.

Letting $C_1 = a/2$ and $C_2 = \frac{b}{4Ns}$

$$\phi(q) = 2e^{2Nsq}q^{-1}(1-q)^{-1}[C_1\cosh 2Nsq + C_2 \sinh 2Nsq\,|.$$

Рис. 4. Страница из статьи Райта 1931 г.

Словесное описание кривых, представленных на рисунках, можно сформулировать и по-иному, сказав, что отбор теоретически оказывает относительно небольшое влияние на частоты аллелей в популяциях, величина которых ниже известного критического уровня, тогда как одна лишь случайность, по-видимому, способна весьма эффективно регулировать частоты генов при тех же самых условиях. Следует ожидать, что в маленькой популяции дрейф генов возьмет верх над слабым давлением отбора. Все вышеприведенные рассуждения не являются прямыми цитатами из статьи Райта, поскольку у него они представлены в первую очередь в виде формул как результат математического анализа (см. рис. 4).

Это заставляет поставить вопрос о том, сколь мала «маленькая» популяция и сколь велика «большая», когда речь идет о действии дрейфа генов. Критическое значение *N*, при котором дрейф становится эффективным, зависит от *s*. Райт приводит формулы, показывающие, что действие отбора будет эффективно только в том случае, если эффективная численность популяции *N* больше, чем $1/4s$, или (что то же самое) если селективная ценность *s* больше, чем $1/4N$. Действие же дрейфа генов превалирует в том случае, если эффективная численность популяции *N* меньше, чем $1/2s$, или если селективная ценность s меньше, чем $1/2N$. В промежутках между этими величинами дрейф и отбор действуют совместно.

Исследуя далее вопрос о соотношении эволюционных факторов, Райт (Wright, 1932) предложил ряд популяционных схем, иллюстрирующих,

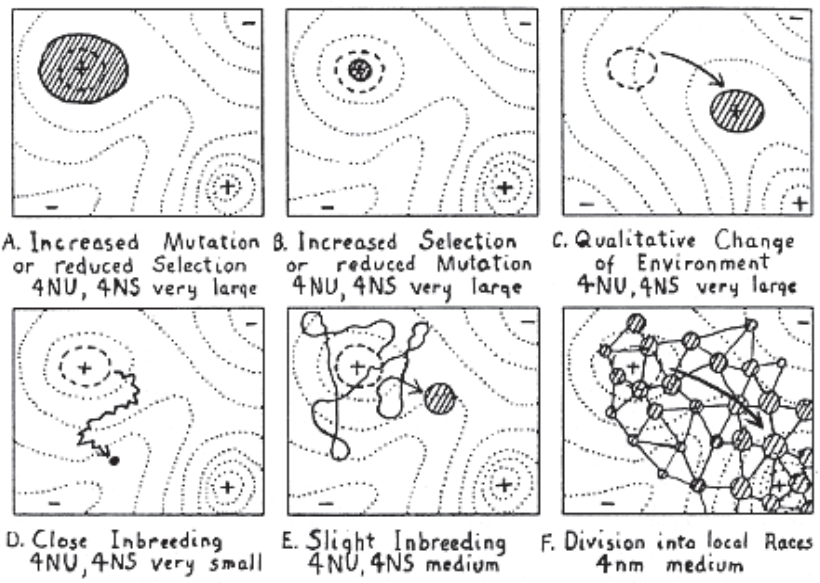


FIGURE 4.—Field of gene combinations occupied by a population within the general field of possible combinations. Type of history under specified conditions indicated by relation to initial field (heavy broken contour) and arrow.

Рис. 5. Рисунок из статьи Райта 1932 г.

в каких популяциях тот или другой фактор начинает превалировать над другими, нарушая оптимум соотношения (рис. 5). Райт указывает, что какой-либо благоприятный ген может гораздо быстрее закрепиться при помощи отбора и дрейфа в популяционной системе островного типа (то есть разбитой на ряд локальных скрещивающихся популяций), чем при помощи одного только отбора в непрерывной большой популяции такого же общего размера.

Развитие генетики популяций в 1930–1940-е годы

Открытие случайного дрейфа генов было закономерным в научном плане событием. Почти к тем же выводам в те же годы пришел ученик А. С. Серебровского Дмитрий Дмитриевич Ромашов (1899–1963). В работах 1931–1932 гг. он и другой ученик А. С. Серебровского Н. П. Дубинин (1907–1998) (см. гл. 16) исследовали явление, которое они назвали «генетико-автоматическими процессами» (ГАП). В своей основной работе на эту тему (Дубинин, Ромашов, 1932, с. 52) они писали: «Настоящая статья является первой из серии работ, которые авторы предполагают посвятить вопросу о генетическом строении вида и его эволюции. [...] В известной своей части настоящая работа оказалась параллельной, с одной стороны, работам Фишера и Райта, и с другой стороны, работе Гагедурн. [...] Обсуждению взглядов Фишера и Райта мы предполагаем посвятить особую статью». Надо сказать, что эта «особая статья» так и не была написана.

Математические расчеты в статьях Дубинина и Ромашова неизмеримо проще, чем использованные Райтом, но зато авторы применили «урновую» модель, намного более наглядную для биологов. Работы Ромашова и Дубинина и их вклад подробно рассмотрены в книгах В. В. Бабкова (1985) и Р. А. Фандо (2005).

Еще одним человеком, обратившимся в начале 1930-х гг. к исследованиям в области количественной популяционной генетики, был английский зоолог Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн (1892–1964). Он очень много сделал в самых разных областях биологии, в том числе генетике, биохимии, биометрии и математической статистике, подводной физиологии, участвовал в становлении молекулярной и биохимической генетики. В своей монографии «Энзимы» (была издана на английском языке в 1930 г., а на русском — в 1934) он математически обосновал теорию кинетики ферментативного катализа.

В интересующей нас области Холдейн исследовал темп естественного и искусственного отбора, показав, что элементарная единица эволюции — не особь, а популяция. Это началось с серии статей 1930–1932 гг. (среди которых, в том числе, как у и С. Райта, отклики на работы Р. Фишера), а в 1932 г. Холдейн опубликовал книгу «Факторы эволюции», через три года переведенную на русский язык (Холдэн, 1935). Позже он определил частоту мутирования генов у человека (1935), ввел понятие генетического груза (1937), вычислил вероятность возникновения мутаций в человеческих популяциях вследствие взрыва атомной бомбы (1947). Его биография описана Г. Э. Фельдманом (1976).

О теории Райта Холдейн писал в те годы: «Райт приходит к выводу, что эволюция должна идти медленно в популяциях, которые малы, так что $1/N$ больше, чем среднее значение p и k (мутационный и селекционный коэффициенты). Здесь он, несомненно, прав. В таких случаях изменчивость популяции, на которую может действовать отбор, будет малая. Он придерживается также того, что эволюция должна быть медленным процессом в очень больших популяциях, где $1/N$ мало сравнительно с p и k. С другой стороны, популяции среднего размера достаточно велики для того, чтобы быть изменчивыми, но не настолько велики для того, чтобы допустить большие изменения в концентрации генов, вызванные случайной выживаемостью. Райт принимает, что эта случайная выживаемость сыграла в эволюции гораздо более значительную роль, чем та, которая приписывается ей Фишером и мной. Только очень глубокий разбор этого вопроса, который почти еще не начался, может решить, кто из нас прав» (Холдэн, 1935, с. 117).

Хотя, как видим, многие вопросы были еще не изучены, в общем и целом для подавляющего большинства генетиков после 1932 г. не оставалось сомнений, что эволюционная генетика является неотъемлемой и важнейшей частью генетики.

Важное свидетельство настроений того времени можно найти в предисловии Г. Мёллера к книге Холдейна. Там сказано:

«Незнание процессов изменчивости и наследственности и их материальной основы во времена Дарвина не давало возможности сформулировать теорию естественного отбора, совершенно свободную от элементов ламаркизма и жоффруизма и других влияний, имеющих в конечном счете нематериалистическую сущность. Сомнения и трудности, смущавшие поборников теории естественного отбора, включая и самого Дарвина, имели именно это происхождение. Современной генетике оставалось получить экспериментальные доказательства ложности старых фактов и найти факты, недостающие для построения на прочной основе теории эволюции путем естественного отбора. [...] К несчастью, некоторые из современных генетиков [...] настолько попали под влияние пропаганды против дарвинизма, что не решаются назвать современную концепцию дарвиновской. Но их вкусы в области терминологии не имеют большого значения по сравнению с фактическими выводами генетики, приводимыми ими и представляющими основу для новой, ясно сформулированной теории естественного отбора» (Мёллер, 1935, с. IX–X).

Мёллеру вторит Н. П. Дубинин: «В дарвиновское представление о случайном проявлении наследственных уклонений мы можем теперь вложить конкретное содержание» (Дубинин, 1932, с. 139).

Данные С. Райта, как полученные в 1931 г., так и более поздние, развивающие отдельные положения статьи 1931 г., считаются классическими и приводятся практически во всех учебниках и фундаментальных сводках по генетике популяций (Дубинин, 1966; Provine, 1971; Ли, 1978; Грант, 1980; Кайданов, 1996; и др.). Одним из следствий статьи 1931 г. стало избрание С. Райта в Национальную академию наук США.

Для оценки значения исследований С. Райта в контексте общего развития науки интересно мнение Н. И. Вавилова. В 1938 г. в своей лекции по истории

генетики для аспирантов ВИРа он «назвал ряд имен, с которыми он связывал основные этапы развития генетики в XX в. Этими учеными, по Вавилову, были Бэтсон, Де Фриз, Лотси, Коржинский, Морган, Фишер, Райт, Веттштейн, Иоганнсен, Уолдон, Дженнингс, Герст» (Дубинин, 2002, с. 35–36). Как видим, в первой трети века Вавилов насчитал 12 основных имен, и Райт — один из двенадцати[8].

Не так давно другой российской академик — И. А. Захаров — решил вычленить «Основные вехи в истории генетики» (Захаров, 2003, с. 69–71). В двадцатом столетии он выделил 33 основных события, и одно из них: «1930–1932. Математическая теория эволюции популяций дана в работах Р. А. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна».

Надо сказать, что сам Райт с работами российских ученых в области популяционной генетики знаком, видимо, не был. В его статьях мне не удалось обнаружить ссылок ни на Четверикова, ни на Дубинина с Ромашовым. В основополагающей статье 1931 г. ссылок на российские работы нет вообще, а в дополняющей ее статье 1932 г. есть ссылка на «Изменчивость» Филипченко (немецкое издание 1929 г.). и статью А. С. Серебровского 1929 г., тоже на немецком языке (в то время как ссылки на работы Фишера и Холдейна в эти годы для Райта обычны). В 1938 г. у Райта (Wright, 1938) появляется ссылка на работу А. Н. Колмогорова «Уклонения от формул Харди при частичной изоляции» (Доклады АН СССР, 1935). Ссылку на эту же работу Райт повторяет в 1945 г. и в докладе 1947 в Принстоне (Wright, 1949). В обзоре «Генетика популяций», написанном Райтом для энциклопедии «Британика» (Wright, 1948), даны ссылки только на Фишера (1930), Холдейна (1932) и три работы самого Райта (Wright, 1931; 1942; 1943).

После 1932 г. Райт не только не потерял интереса к проблемам эволюции, но продолжал публиковать статьи на эти темы, развивающие и уточняющие отдельные положения своей теории. Дело в том, что анализ, проведенный Райтом, имел два больших недостатка. Во-первых, он был совершенно абстрактным и не имел никаких экспериментальных подтверждений, а во-вторых, при проведении этого анализа Райту неизбежно пришлось сделать большое количество допущений и упрощений. 1930-е гг. он посвятил тому, чтобы исследовать некоторые из этих упрощений. Такова, например, статья «Анализ дисперсии и корреляций между близкородственными формами в связи с отношениями отклонений от оптимума», опубликованная в 1935 г. в “Journal of Genetics” (Wright, 1986, с. 209–222). В ней он попытался проанализировать эффект взаимоотношений между генами, в том числе при условии доминантности, которая не учитывалась в его первоначальной модели.

Надо сказать, что теории доминантности в этот период посвящено несколько работ Райта. Главная из них — «Физиологическая и эволюционная теория доминантности», опубликованная в журнале “The American Naturalist”

[8] В воспоминаниях Н. П. Дубинина сквозит неизжитая обида на Н. И. Вавилова за недооценку отечественных (в том числе и своих) работ, так что он называет подход Вавилова «однобоким». Дубинин не обратил внимания, что Вавилов, видимо, намеренно не упомянул никого из генетиков, живших в одной с ним стране. В список, например, не попал и Г. Мёллер, работавший тогда в России.

в январе 1934 г. (Wright, 1986, p. 173–202). Эта статья привела к новому всплеску дискуссии между Райтом и Фишером. Вновь, как и за несколько лет до того на страницах «Американского натуралиста», последовательно появилось несколько статей. Сначала Фишеру не понравились идеи Райта и он в довольно сильных выражениях написал опровержение. В ответ на это Райт опубликовал трехстраничную заметку «Профессор Фишер о теории доминантности» (Wright, 1986, p. 203–206).

На самом деле проблема вовсе не в разных взглядах на эволюцию доминантности. Противоречия лежали намного глубже, речь шла о теориях эволюции вообще. Подход Райта включал развитие интегральных уравнений генных зависимостей, что противоречило подходу Фишера, который применял для этого дифференциальные уравнения. Оба сконцентрировались на анализе статистического равновесия генных частот, но теория изменчивого равновесия Райта и теория Фишера по-разному объясняли это равновесие. Конкретный спор возник из-за взглядов на доминантность, но мог бы начаться и по другому поводу. Итог спора был печален для науки: Фишер и Райт поссорились. После 1934 г. они никогда больше не переписывались и прекратили личные отношения, хотя и продолжали обмениваться репринтами статей, а также случайно пересекались на конференциях.

Забегая вперед, можно упомянуть, что позже, в конце 1940-х гг., в между Фишером и Райтом завязалась еще одна дискуссия с большим накалом страстей. Она началась с того, что Фишер и Форд в 1947 г. опубликовали в журнале “Heredity” статью, в которой утверждали, что случайный дрейф генов не играет никакой роли в природной эволюции. Райт напечатал в журнале “Evolution” ответную статью, в ответ на которую Фишер и Форд написали свою и представили ее на рассмотрение Э. Майру, редактору “Evolution”. Но статья была написана столь безапелляционно, что Майр отказался публиковать ее, если авторы не смягчат резких слов в адрес Райта. Тогда Фишер и Форд опубликовали эту статью в журнале “Heredity” (Fisher, Ford, 1950). Ну а Райт напечатал еще одну в журнале “The American Naturalist”. Эта дискуссия часто обсуждается историками науки (напр.: Hodge, 1992; Skipper, 2002; Wilkins, 2007). Но вернемся в тридцатые годы.

В сборнике избранных эволюционных работ Райта (Wright, 1986) приведены десять статей, написанных им за период с 1933 по 1939 г. В конце этого периода он издал монографию «Статистическая генетика в приложении к эволюции» (Wright, 1939). Эта книга, изданная в Париже, должна была стать наиболее доступным и полным изложением взглядов Райта на эволюционную теорию. К несчастью, Вторая мировая война разразилась раньше, чем книга успела разойтись из типографии. Даже сам Райт смог получить авторские экземпляры только после войны. Поэтому эта работа не стала широко известной, и большинство читателей смогли ознакомиться с ней только в 1986 г. (Wright, 1986, p. 283–341).

1940-е гг. — это уже годы расцвета экспериментальной генетики популяций. В это время появляется несколько работ, где соавторами выступают Райт и Добржанский. Это было очень эффективное содружество, в котором Ф. Г. Добржанский выступал как опытный генетик-дрозофилист, а Райт осуществлял построение математических моделей на основе данных, полученных

опытным путем. Сохранилась их переписка по этому поводу, которая была опубликована В. Провайном (Provine, 1986, p. 366–403). Благодаря этому можно восстановить ход данных экспериментов (коснемся только экспериментов на дрозофиле, хотя программа Добржанского была намного шире; но Добржанскому посвящена отдельная глава).

Авторы намеревались проследить судьбу некоторых мутаций в популяциях *Drosophila pseudoobscura*, так как опытные популяции в природе не были изолированы и потому судьба мутантных форм зависела не только от отбора, но и от влияния миграции. Этот проект первым предложил Н. В. Тимофеев-Ресовский в 1938 г., но из-за начала Второй мировой войны он не мог быть реализован в Европе. Добржанский осуществил его в Америке, опубликовав серию из 43 статей под общим названием "Genetics of Natural Population".

В начале мая 1941 г. Добржанский писал Райту, что предполагает разместить ловушки на опытном участке в вершинах равностороннего треугольника. В середине мая он предложил другое распределение — в виде концентрических кругов, с бóльшим числом ловушек в центре, чем на периферии. Райт ответил, что в этом случае неизбежные нерегулярности в расположении ловушек вызовут трудности с выяснением весов, которые следует придать частотам в разных ловушках, и посоветовал использовать распределение ловушек в квадратах, предложенное Н. В. Тимофеевым-Ресовским[9].

В результате Добржанский начал опыт с того, что расставил ловушки с кормом на участке, где было 45 десятиметровых квадратов, а ловушки находились в центре каждого. Было выпущено 2000 мух *D. pseudoobscura*, гомозиготных по рецессивной мутации оранжевых глаз. В первый же день выпущенные мухи разлетелись за границы опытного участка. Райт посоветовал перейти к квадратам со стороной 50 или 100 метров, но Добржанский поначалу не поверил, что мухи разлетятся так далеко (кроме того, ему не хотелось делать опыт слишком затратным, что было неизбежно в случае увеличения площади опытного участка на порядок). Он перешел к квадратам со стороной в 20 метров, и мухи снова вылетели за границы опытного участка.

Только тогда Добржанский перешел к модифицированной схеме Тимофеева-Ресовского и создал в лесу экспериментальный участок в виде креста из двух пересекающихся полос. По осям этого креста располагались 20-метровые квадраты с ловушками. Весь участок вмещал 120 ловушек: на одной полосе 70 ловушек (1400 м), а на второй — 50 (1000 м). Мух выпускали в центре креста. Через несколько дней, когда мутантные мухи достигли концов более короткой оси, она была упразднена, а вторая дополнялась, давая единую линию ловушек.

Всего в четырех опытах было выпущено 14 026 особей. В этом лесу имелась популяция диких мух, которые были равномерно распределены по всей территории, захваченной экспериментом, некоторое сгущение особей наблюдалось лишь около старых дубов и сосен. Спустя день после выпуска большинство мутантов находилось вблизи центра креста, но отдельные особи уже улетели

[9] Они были знакомы не только по публикациям, но и лично. 24 августа 1939 г. во время VII Генетического конгресса в Эдинбурге Н. В. Тимофеев-Ресовский пригласил Райта, которого чрезвычайно уважал, к себе. Райт вспоминал об этом проведенном совместно вечере много лет спустя (Provine, 1986, p. 192).

довольно далеко. Спустя еще несколько дней особи распределились по всей территории. Анализ соотношения нормальных мух и мутантов позволил определить примерную величину дикой популяции, которая в первых числах июля была равна 400 особям на 1000 м^2, а в конце июля — 800 особям. При этом выяснилось, что частота мутантных особей в пределах июля уменьшалась на 8–9 % ежедневно (Dobzhansky, Wright, 1943).

Через три года Добржанский расширил рамки этого опыта. Он выпустил мух в июле-августе 1945 г. и отловил на следующий сезон. Райт вычислил по этим данным, что около 95 % потомства выпущенных мух через год будет найдено в круге радиусом 1,76 км, а 99 % потомства окажется внутри круга с радиусом 2,2 км (Dobzhansky, Wright, 1947).

Теория изоляции Райта

Значительным вкладом Райта в современную биологию является количественная теория изоляции в пространстве. Райт создал ее в 1943 г. (Wright, 1943). Стимулом для написания этой статьи послужили наблюдения Карла Эплинга и его коллег над *Linanthus parryae*, сделанные весной 1941 г. и опубликованные Добржанским и Эплингом в 1942. В 1946 г. Райт расширил свою модель (Wright, 1946 — см. рис. 6).

Группу, в пределах которой происходит случайное скрещивание, Райт назвал панмиктической единицей (panmictic unit). Это реальная единица в популяциях с локальным свободным скрещиванием. Ее величина N зависит от плотности популяции и скорости миграции. Райт ввел и еще одну субпопуляционную единицу — «соседство» (neighborhood). Соседство — это то же самое, что и панмиктическая единица, там, где панмиксия носит локальный характер. Но во многих реальных ситуациях система скрещивания приводит к сильным отклонениям от локальной панмиксии. В таких случаях соседство соответствует деривату теоретической панмиктической единицы; или, выражаясь иными словами, теоретическая панмиктическая единица служит неким стандартом, из которого можно вывести величину соседства.

В основе концепции соседства лежат два допущения:

1) вероятность соединения гамет уменьшается с увеличением расстояния между родительскими особями;

2) в панмиктической популяции имеет место инбридинг, доля которого составляет $1/N$. Величина панмиктической единицы, в которой доля инбридинга из поколения в поколение одинакова, соответствует величине соседства.

Область, занимаемая соседством в непрерывной популяции, — это пространство, занимаемое в среднем N особями. Важный фактор, влияющий на эту величину, — среднее квадратичное отклонение расстояний, на которые происходит расселение популяции. Отсюда следует, что соседство при распределении особей в двумерном пространстве занимает площадь, имеющую форму окружности с радиусом 2σ. В этой окружности сосредоточено 86,5 % родителей особей, находящихся в центре этой области. Если популяция имеет линейную конфигурацию, то область соседства представляет собой полосу

by definition and (33) (34)

$$F = [h(N_p - 1) + (1 - h)(\sum t_A - 1)] / [(N_p - 1) + 3(1 - h)(N_p - \sum t_A)] \quad \text{from (26), (34)} \quad (35)$$

$$E = (N_p - 1)\sum t_A / \{N_p[(N_p - 1) + 3(1 - h)(N_p - \sum t_A)]\}$$

from 32, 26, 35 (36)

The amount of variation of gene frequency among neighborhoods is the same as that given in (20), $\sigma_q^2 = q_K(1-q_K)E$.

If brother-sister mating occurs at random at all times within neighborhoods, $h = 1/N_P$

$$E = \sum t_A / [4N_p - 3\sum t_A] \quad \text{from (36), } h = 1/N_P \quad (37)$$

A case which approximates that in a continuous human population of low mobility is that in which $h = 0$ (no brother-sister mating).

$$E = (N_p - 1)\sum t_A / [N_p(4N_p - 3\sum t_A - 1)] \quad \text{from (36), } h = 0 \quad (38)$$

With exclusive brother-sister mating ($h = 1$) all lines become homallelic, and the differentiation among neighborhoods becomes the same as under uniparental reproduction, except that pairs, instead of individuals, must be taken as the units.

$$E = \sum t_A / N_p \quad \text{from (36), } h = 1 \quad (39)$$

The correlation between random zygotes from the same neighborhood, assuming no dominance or factor interaction, is given in this case by E/b^2.

$$G = (N_p - 1)\sum t_A / \{N_p[(N_p - 1) + (1 - h)(N_p - \sum t_A)]\}. \quad (40)$$

In the case of a population with a linear range, it is necessary merely to substitute Σt_L for Σt_A in the preceding formulae.

The relation between effective number of pairs, standard deviation (σ_p) of distances between parent-offspring mating sites, and density of the pairs (d_p) can be found as in case 1.

$$N_p = 2\sqrt{\pi}\,\sigma_p d_p \quad \text{with linear continuity} \quad (41)$$

$$N_p = 4\pi\sigma_p^2 d_p \quad \text{with area continuity} \quad (42)$$

Since $N = 2N_p$ and $d = 2d_p$ and $\sigma = \sigma_p$ (if individuals are located at the site of first mating), formulae (41) and (42) apply to individuals by dropping all subscripts. They become identical with (3) and (6).

CASE 3. SEPARATE SEXES AND RANDOM MATING

Assume that males and females are both distributed uniformly but not necessarily with the same density over either an extensive linear range or an extensive area, that each offspring is produced by a separate random mating,

Рис. 6. Страница из статьи Райта
"Isolation by Distance under Diverse Systems of Mating" (1946)

длиной 3,5σ. Полоса такого размера включает в себя примерно 92,4 % родителей особей, находящихся в пределах этой полосы[10].

[10] При переводе формул Райта в словесные конструкции мной была использована книга: Грант, 1980, с. 60–63.

Обширную непрерывную популяцию можно рассматривать как ряд перекрывающихся соседств. Совершенно очевидно, что скорость миграции — это фактор, оказывающий влияние на величину соседства. С увеличением величины миграции увеличивается *N*. При высоких значениях миграции большая непрерывная популяция приближается к панмиксии в широких масштабах (хотя не обязательно достигает ее). При низких же значениях миграции большая непрерывная популяция распадается на скрещивающиеся внутри себя группы, то есть на небольшие соседства.

Теоретически в большой непрерывной популяции может возникнуть значительная локальная дифференциация, если размеры случайно скрещивающейся группы невелики. Представим себе непрерывную полиморфную популяцию со свободным скрещиванием при отсутствии отбора. Если $N = 1000$ или более, то следует ожидать возникновения небольшой региональной расовой дифференциации (помимо результатов действия отбора). Но если $N = 100$, то возможно образование региональных рас; если же $N = 10$, то локальные расы могут образоваться в отсутствие отбора. Оценивая величину соседства для конкретных видов, Райт вычисляет ее величину для *Linanthus parryae* (двудольные растения из семейства Синюховые) в 14–27 особей, а для *Drosophila pseudoobscura* — в 500–1000 особей.

Значение трудов Райта для становления эволюционного синтеза

Как известно, Ф. Добржанский описывал становление синтетической теории эволюции (СТЭ) таким образом: «С 1930-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, в 1930-е гг. Дж. Б. С. Холдейном и Р. Фишером в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов. [...] В результате возникла современная биологическая или синтетическая теория эволюции» (Dobzhansky, Boesiger, 1968, p. 61 — цит. по: Колчинский, 2007, p. 573).

Это, конечно, упрощенный взгляд на историю проблемы, и совершенно справедливо К. М. Завадский, Э. И. Колчинский и М. Т. Ермоленко (1983, с. 33) упрекают Добржанского в недооценке многих ученых, способствовавших становлению СТЭ, и в том, что математические модели отбора еще не есть, собственно, синтез.

Но несомненно, что создание популяционной генетики было важным этапом становления эволюционного синтеза. На работы Райта, Фишера и Холдейна по необходимости ссылаются все корифеи эволюционного синтеза. Даже И. И. Шмальгаузен, обосновывая свою теорию стабилизирующего отбора, не может обойтись без ссылок на них: «Математическая теория естественного отбора, разработанная Фишером, Холдейном, Райтом и др., исходит из теоретических предпосылок и по необходимости крайне упрощает стоящую перед нею задачу. Однако и при таком упрощении задачи большинство вопросов требует для своего разрешения чрезвычайного

напряжения математических средств. Мы можем в дальнейшем разборе принять во внимание лишь некоторые выводы этих авторов» (Шмальгаузен, 1946, с. 125).

Почему же все-таки именно рождение популяционной генетики оказалось тем «спусковым крючком», который запустил процесс создания СТЭ? На мой взгляд, ответ достаточно прост и тривиален.

Иногда возникает впечатление, что всё противоречие между генетикой и дарвинизмом в начале XX в. состояло в преувеличении эволюционного значения мутаций (Де Фриз) или комбинаций (Лотси, Бэтсон) в ущерб принципу естественного отбора. Но это только часть проблемы, точно так же как частью проблемы была убежденность генетиков (до открытия Мёллера в 1927 г.) в том, что мутационный процесс абсолютно независим от воздействия внешней среды.

Серьезное противоречие заключалось также и в том, что математическая стройность генетических расщеплений и логическая строгость выводов генетики касались чего угодно, но только не эволюционных построений. Как только заходил разговор об эволюционном процессе, математическая четкость сменялась уклончивыми фразами в сослагательном наклонении. Из логически строгих закономерностей генетика могла предложить эволюционистам разве что «закон Иоганнсена» (отбор в чистых линиях неэффективен) да упомянутый выше закон Харди–Вейнберга (скрещивающаяся популяция находится в состоянии равновесия). Закономерности изменения генных частот математическим расчетам поддавались плохо[11].

Революционная роль Райта, Фишера и Холдейна выразилась как раз в том, что им удалось в виде строгих математических формул отразить динамику изменения генных частот во времени. Примененный ими математический аппарат был намного сложнее, чем у Г. Харди и В. Вейнберга. Можно даже сказать, что он был настолько сложен, что стоял за уровнем восприятия многих биологов того времени (это создавало у биологов уважительное отношение, ведь к XX веку стала общепринятой уверенность в том, что «наука — это то, что можно описать математическими формулами»), в то же время выводы из этих формул были просты и понятны. Любопытное свидетельство по этому поводу приводит В. В. Бабков (1985, с. 126). М. В. Садовникова-Кольцова вела в ИЭБ «бригаду» обучения чтению английской научной литературы. Ей помогал в 1930-е гг. Г. Дж. Мёллер. На занятиях он обычно подходил к одному, к другому, спрашивал: «Что Вам непонятно?» Одна из участниц бригады указала в ответ формулу из статьи С. Райта: «Вот это!» Мёллер рассмеялся: «Это и мне непонятно!».

Дело было за малым — надо было убедить биологическое сообщество, что между «эволюционным изменением вида» и «динамикой частот генотипов» можно поставить знак равенства (или хотя бы приблизительного равенства). С моей точки зрения, именно это проделал Ф. Г. Добржанский

[11] Позволю себе сделать предположение. Не исключено, что в желании некоторых генетиков начала XX века придать главную эволюционную роль мутациям или комбинациям подсознательно отразилось как раз желание поставить во главу угла те процессы, которые им казались экспериментально познаваемыми и математически почти описанными.

в своей монографии 1937 г.[12] Возможность для «нового синтеза» была в немалой степени обусловлена тем, что был эффективно применен математический аппарат, которым стало возможно описывать сложные популяционные процессы.

Очень большое значение для становления «нового синтеза» имели события на рубеже 30-х и 40-х гг. В 1940 г. Джулиан Хаксли (1887–1975) решил объединить усилия генетиков и систематиков для построения новой системы эволюционных понятий. Для написания коллективной монографии «Новая систематика» Хаксли собрал интернациональный коллектив из 23 авторов. Одним из этих авторов был Сьюэл Райт, написавший для этой книги раздел «Статистические закономерности менделевской наследственности в связи с видообразованием» (Wright, 1940a). В этой работе Райт повторил основные тезисы своей концепции подвижного равновесия и снова, как в 1938 г., предположил, что важным фактором видообразования является изоляция (см. на рис. 7 страницу из этой работы со схемой взаимодействия отбора, мутагенеза и инбридинга).

В 1942 г. вышли две основополагающие работы по синтетической теории эволюции — «Эволюция: современный синтез» Дж. Хаксли и «Систематика и происхождение видов» Эрнста Майра. В обеих этих книгах авторы ссылались на Райта и включили постулированный им дрейф генов в качестве одного из эволюционных процессов. Хаксли в своей книге предложил называть случайный дрейф генов «эффектом Сьюэла Райта», указывая таким образом на заслуги Райта перед эволюционной биологией.

Райт был (наряду с Майром) одним из главных докладчиков на организованном в декабре 1939 г. Ф. Добржанским симпозиуме по видообразованию, который состоялся под эгидой Американской ассоциации за прогресс науки (AAAS), Американского зоологического общества и Генетического общества США (по итогам конференции последовала публикация: Wright, 1940b). Правда, ссылаясь на статью У. Бока, Э. И. Колчинский (2006, с. 32) сообщает, что Райт на этом симпозиуме «говорил нудно, долго, невнятно и уморил публику». Одним из последствий этого симпозиума было возникновение Общества по изучению видообразования, в руководство которого наряду с Добржанским, Майром и другими вошел Райт.

В январе 1947 г. в Принстоне состоялась знаменитая конференция «Генетика, палеонтология и эволюция» под эгидой Национального исследовательского совета Принстона (Нью-Джерси)[13]. С трибуны этой конференции Э. Майр во всеуслышание заявил, что в течение предшествующего десятилетия произошел эволюционный синтез и что современной версией дарвинизма является синтетическая теория эволюции. С. Райт сделал на этой конференции доклад «Адаптация и отбор», который был посвящен уже не случайному дрейфу генов и изоляции (Райт считал их разработку пройденным этапом),

[12] Джанет Браун (2009, p. 193), в частности, пишет: «Точка зрения Райта оказалась гораздо более распространенной благодаря успешным изданиям новаторского учебника Феодосия Добржанского “Генетика и происхождение видов” (1937)».

[13] О важности участия Райта в этой конференции пишет, в частности, Ким Кляйнман (Kleinman, 1999).

other. It tends to bring about random deviations in either direction from the equilibrium point. The resultant is a probability distribution relative to the scale of gene-frequencies (Fig. 3). The ordinates show how often, in the long run, the gene exhibits each frequency. The curve can also be interpreted as the frequency distribution at a given moment for all genes subject to the same conditions. A third interpretation is the distribution of frequencies for a given gene at a given moment in an array of completely isolated populations.

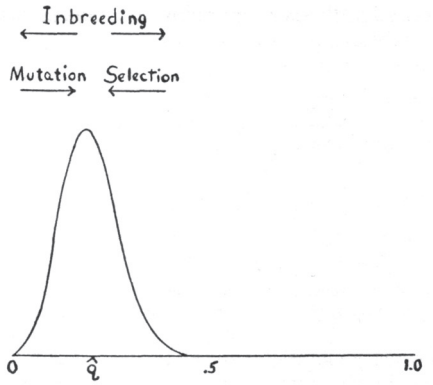


FIG. 3. Distribution ($\phi(q)$) of gene-frequencies for a recessive deleterious gene in a population of limited size (N). Mutation and selection-pressures as in Fig. 2 ($t = 25v$). $N = 1/v$. $\phi(q) = Ce^{-50q^2}q^3(1-q)^{-1}$.

As to the formula for this probability curve, it can be shown that it can be expressed in terms of the rate of directed change in gene-frequency (Δq) and the undirected sampling variance per generation ($\sigma^2_{\Delta q}$).

$$\phi(q) = (C/\sigma^2_{\Delta q})e^{2\int(\Delta q/\sigma^2_{\Delta q})dq}.$$

For the value of Δq given above and for a population of diploid individuals, this resolves into the following:

$$\phi(q) = C\overline{W}^{2N}q^{4Nv-1}(1-q)^{4Nu-1}.$$

Similar formulae can be developed for other cases such as sex-linked genes and polyploids.

The above expression brings together the effects of mutation,

Рис. 7. Страница из статьи Райта в «Новой систематике» (1940)

а проблемам эволюционного процесса в целом и месту, которое в этих проблемах занимает его теория изменчивого равновесия (Wright, 1949).

Примерно тогда же Райт написал две очень подробных статьи для Британской энциклопедии — «Эволюция органического мира» и «Генетика популяций» (Wright, 1948).

Таким образом, не являясь «отцом» эволюционного синтеза, Сьюэл Райт довольно много сделал для его становления[14].

[14] В литературе (Shanahan, 2004; Turner, 2006) встречается и такая схема истории эволюционизма: от Дарвина и Уоллеса — к Фишеру, Райту, Хаксли и Симпсону, а от них — к Докинсу и Гоулду.

Противоречия, связанные с теорией Райта

Как показано выше, Райту в 1930-х гг. удалось показать, что даже при отсутствии отбора «реальная» (если так можно выразиться о математической абстракции) биологическая популяция живет не по закону Харди–Вейнберга, то есть вовсе не воспроизводит себя в одних и тех же генных частотах из поколения в поколение, а подвержена случайным колебаниям генных частот, которые сказываются тем сильнее, чем меньше размер популяции. К похожим выводам пришли Фишер и Холдейн, но из троих именно Райт придавал случайным колебаниям наибольшее значение.

После работ Райта, Фишера и Холдейна степень эволюционного изменения вида стали количественно измерять как изменение частот генотипов в популяции. Следствием этого стала даже некоторая трансформация термина «естественный отбор». Для иллюстрации приведем слова В. Гранта: «Популяционная генетика и современная эволюционная теория приравнивают естественный отбор к дифференциальному размножению альтернативных форм генов, генотипов или других воспроизводимых единиц. Первоначальная дарвиновская концепция была несколько иной. Дарвин и его последователи подчеркивали важнейшее значение некоторых изменчивых видовых признаков, от которых зависит жизнь или смерть в борьбе за существование» (Грант, 1980, с. 74). С точки зрения такого важного архитектора эволюционного синтеза, как Э. Майр, «естественный отбор действует посредством любого фактора, влияющего на различия в воспроизводстве» (Майр, 1974, с. 122).

В этом крылась основа некоторого внутреннего противоречия, изначально заложенного в СТЭ. Для динамики генотипов адаптивность вовсе не является определяющим моментом, ведь адаптивностью по определению обладает фенотип, а не генотип. Поэтому с точки зрения формул Райта значение имеет только направление изменения генных частот и его скорость, а вовсе не те причины, которыми это изменение вызывается. Для Райта случайные и селективные процессы, в общем-то, равноправны. «Основной эволюционный механизм, таким образом, должен быть по существу неадаптивным» (Wright, 1932, p. 364).

Это привело впоследствии к ожесточенным спорам между Майром и Райтом. Майр, естественно, последовательно отстаивал примат естественного отбора перед прочими процессами. (При этом необходимо отметить, что Майр всегда аккуратно цитировал и ссылался на работы Райта и вообще относился к нему уважительно[15].) Майр, в частности, писал:

«Вместо того, чтобы довольствоваться такими точно определяемыми терминами, как “случайное закрепление”, в литературе о случайных явлениях в эволюции широко используются расплывчатые термины вроде “дрейфа генов”, которым, по-видимому, каждый автор обозначает разные генетические явления. Если называть дрейфом генов только случайное закрепление, то довольно легко доказать, что этот дрейф не имеет никакого эволюционного значения; если же называть дрейфом генов всякое изменение частоты генов, как это недавно

[15] Тесные личные взаимоотношения связывали Райта и Майра с 1940-х гг., когда оба часто проводили лето на биологической станции Колд Спринг Харбор под Нью-Йорком (Колчинский, 2006, p. 60).

сделал Райт (1955), то можно убедительно показать, что вся эволюция обусловлена дрейфом генов. [...] В период приблизительно с 1935 по 1955 г. было модным применять по отношению ко всем непонятным эволюционным изменениям термин “дрейф” или “эффект Сьюэла Райта”, подобно тому как у предыдущего поколения эволюционистов было принято объяснять все такие изменения “мутациями”» (Майр, 1968, с. 171, 172).

Приведенная цитата достаточно показательна. Для Дарвина была важна в первую очередь дифференцированная элиминация особей путем отбора. Для популяционных формул же нет никакой разницы между дифференцированной смертностью и дифференцированным размножением. Когда Райт и Ромашов с Дубининым открыли дрейф генов (генетико-автоматические процессы), в ходу было старое определение отбора, поэтому новизна открытия не вызывала сомнения. Сейчас им вряд ли удалось бы доказать оригинальность своих концепций. Им бы спокойно возразили, что если данные «процессы» изменяют генофонд популяции, то это не что иное как самый обычный и всем известный отбор по Дарвину. На это в свое время обратил внимание Ю. Т. Артемьев (1980, с. 22).

В другом месте Майр пишет: «Из вычислений Райта очевидно, что единственная флюктуация, несомненно имеющая “эволюционное значение”, — это полное закрепление. Такое закрепление действительно имеет место, например, в случае утраты группы крови В в некоторых колониях хаттеритов или генов окраски в колониях *Cepaea nemoralis*. Однако этого недостаточно. Такие малые изолированные колонии лишь временно исключаются из свободного обмена генами внутри данного вида. Как только их контакт с родительским видом восстановится, они вновь приобретут утерянный ген. На основании всего этого создается впечатление, что эволюционным значением случайных закреплений можно пренебречь» (Майр, 1968, с. 177).

Время от времени Майру казалось, что и Райт в конце концов пришел к тому же выводу, потому что кое-где у него написано, что «Случайности выборки могут быть ответственны за неадаптивную дифференциацию малых островных популяций, но они скорее приведут к полному вымиранию, чем к эволюционному прогрессу» (Wright, 1949). Но при этом Райт был абсолютно не готов согласиться, что «эволюционным значением случайных закреплений можно пренебречь», ибо именно они составляли сердцевину его теории.

Майр указывал, что исследования 1940-х гг. показали, что скорость отбора в природных популяциях в десятки или даже сотни раз выше, чем это предполагали Фишер, Райт и Холдейн в своих расчетах начала 1930-х гг. «В настоящее время показано, что различия в селективной ценности генотипов, встречающихся в естественных популяциях, могут достигать 30 или 50 %» (Майр, 1974, с. 126). По его мнению, это сводило на нет ценность эволюционных выводов Райта.

Пытаясь доказать реальное существование дрейфа, Райт в середине 1950-х гг. поставил (совместно с У. Керром) серию опытов с экспериментальными популяциями дрозофилы. Они создали 96 идентичных очень мелких популяций дрозофилы, полиморфных по одному из генов, детерминирующих щетинки, — forked (f). Для каждой из популяций было взято по 4 самки и 4 самца. Исходная частота мутантного аллеля forked в каждой линии была равна 50 %. Все эти 96 линий поддерживали в течение 16 поколений путем случайного выбора

в каждом поколении родительских особей (4 самок и 4 самцов) для следующего поколения. К 16-му поколению в 41 линии произошло закрепление аллеля дикого типа; в 29 линиях закрепился аллель forked, а 26 линий продолжали оставаться полиморфными (Kerr, Wright, 1954).

Был проведен также параллельный эксперимент с использованием мутантного аллеля Bar *(B),* обусловливающего полосковидные глаза у дрозофилы. Здесь было заложено 108 линий, поддерживавшихся таким же методом, как и в предыдущем эксперименте. Мутация Bar неблагоприятна в селективном отношении. К 10-му поколению аллель дикого типа закрепился в 95 линиях, аллель Bar — в 3 линиях, а 10 линий оставались полиморфными (Wright, Kerr, 1954).

Очевидно, что в небольшой экспериментальной популяции значительная доля полиморфных генов закрепляется в результате дрейфа. Иногда эти гены закрепляются, несмотря на противодействие со стороны отбора. Чаще закрепление происходит в результате совместного действия дрейфа и отбора, как в случае закрепления 95 линий дикого типа в эксперименте с мутацией Bar.

В 1970–1980-е гг. интерес биологического сообщества к концепции Райта вновь вырос (Wade, Goodnight, 1991; Coyne, Barton, Turelli, 1997) ввиду выдвижения М. Кимурой теории «нейтральной эволюции» (1968) и появления теории прерывистого эволюционного равновесия, которая была предложена С. Гоулдом и Н. Элдриджем в 1972 г. Однако их обсуждение выходит за рамки этой статьи. Видимо, вследствие этого к критикам СТЭ в 1980-е гг. присоединился У. Провайн, который до того был верным соратником Майра. Теперь он утверждал, что подлинный синтез произошел в 1920-х гг. в трудах Р. Фишера, Д. Холдейна и С. Райта. Майру пришлось дать отповедь и подчеркнуть, что эволюцию нельзя свести к изменению частот генов в популяции (Колчинский, 2006, с. 116–117).

Заключение

В 1955 г. Сьюэл Райт ушел в отставку с поста профессора Чикагского университета. Как это обычно водится в США, последующие годы он внештатно работал в отделе генетики университета Висконсина[16]. В 1956 г. Райту была вручена Кимберовская премия. Эта почетная награда, некоторое время считавшаяся для генетиков чем-то вроде Нобелевской премии (хотя и не такая денежная) была учреждена годом раньше. Первыми ее получили в 1955 г. У. Касл и Г. Мёллер, а на следующий год — Сьюэл Райт[17].

Главным трудом этого периода и всей жизни Райта стала четырехтомная «Эволюция и генетика популяций», опубликованная в издательстве Чикагского университета в 1968–1978 годах. Первый том (1968) посвящен основам генетики и биометрии; второй (1969) — теории генных частот; третий (1977) —

[16] Именно в этом отделе ближайшим коллегой и другом Райта был Джеймс Кроу, написавший некролог на его кончину, который уже процитирован во вступлении к данной статье. См. также: Crow, 1982; 1987.

[17] Среди лауреатов Кимберовской премии, которая вручалась с 1955 по 1967 г., много героев этой статьи. Ф. Добржанский получил ее в 1958 г., Дж. Холдейн — в 1961-м; В. Н. Тимофеев-Ресовский — в 1966-м.

экспериментальным результатам и эволюционным выводам из них; четвертый (1978) — изменчивости как внутри естественных популяций, так и между ними. В этих книгах он подвел итог своим многолетним исследованиям в области теории эволюции.

Пропагандистом научных заслуг Райта в этот период стал известный историк науки Уильям Провайн. В 1986 г. он издал фундаментальное жизнеописание Райта (Provine, 1986). В том же году вышел том избранных статей Райта по эволюционной биологии под редакцией Провайна (Wright, 1986).

Смерть Райта наступила, как я уже сказал, 3 марта 1988 г. И хотя ему было почти сто лет, нельзя сказать, что он «умер от старости». Он скончался от осложнений после перелома шейки бедра, который получил, поскользнувшись на льду во время одной из своих ежедневных длительных прогулок.

Некрологи на смерть Сьюэла Райта были опубликованы во многих журналах, как англоязычных (Crow, 1988; Hartl, 1988), так и в Японии (Dronamraju, 1990), Финляндии (Pamilo, Maki-Tanila, Muona, 1988) и других странах. Вот только в российских журналах некрологов не появилось (по крайней мере, в РЖ по биологии за 1988–1991 гг. найти упоминаний о таковых мне не удалось).

Это несколько странно, потому что нельзя сказать, что имя Райта забыто. И зарубежные, и отечественные ученые постоянно ссылаются на его работы. Идеи дрейфа генов сегодня по-прежнему актуальны. Например, высказываются мнения (Зинченко и др., 2007), что именно дрейф генов является основной причиной генетической дифференциации популяций человека. Общие методы подсчета количественных признаков, разработанные Райтом, тоже до сих пор в ходу (см., напр.: Васильева, Забанов, 1989; Ростова, 2002).

Тем не менее, можно сказать, что Райт плохо известен в России. Ни одна его статья (не говоря уже о книгах) не переводилась на русский язык. В Большой советской энциклопедии не нашлось места даже для краткой заметки о Сьюэле Райте. Его имя отсутствует в биографическом справочнике «Биологи», изданном в Киеве в 1984 г., хотя в заявленном составителями принципах отбора было декларировано: «Зарубежных биологов представляют лауреаты Нобелевской премии, члены национальных академий наук, иностранные члены АН СССР и ВАСХНИЛ и ученые, вписавшие наиболее яркие страницы в историю биологии» (Биологи, 1984, с. 3). Даже если подвергнуть сомнению право С. Райта считаться ученым, вписавшим «яркую страницу в историю биологии», он всё равно проходил по чисто формальному критерию — как член Национальной академии наук США. Как уже сказано, ни журнал «Генетика», ни другие журналы не откликнулись на смерть Райта и не опубликовали некрологов по этому поводу. Откуда же такое небрежение по отношению к человеку, которого все учебники, и зарубежные, и отечественные, числят среди четырех создателей популяционной генетики?[18]

Здесь можно назвать несколько причин (Ермолаев, 2011). Во-первых, возможно, сыграло свою роль несколько ревнивое отношение к Райту со стороны Н. П. Дубинина. Скорее всего, ему было трудно до конца изжить то разочарова-

[18] Соратникам Райта — Фишеру и Холдейну — повезло намного больше. Их персоналии находятся во всех перечисленных справочниках. Некоторые их книги переведены на русский язык (Холдэн, 1935; Фишер, 1958), а Холдейну даже посвящена отдельная монография (Фельдман, 1976).

ние, которое ему пришлось испытать на рубеже 1931–1932 гг., прочтя знаменитую статью Райта и поняв, что Райт одновременно с Ромашовым и Дубининым сделал то же самое открытие. В своих мемуарах Н. П. Дубинин вспоминает Райта лишь единожды, когда говорит, что Райт «назвал это явление [генетико-автоматические процессы] дрейфом генов» (Дубинин, 1989, с. 121). Поэтому получилось, что человек, который более других должен был пропагандировать Райта в России, старался пореже произносить его имя.

Вторая причина намного более объективна. В начале 1930-х гг. постулированный Райтом дрейф генов был у всех на устах, но казался многим математической абстракцией, а не реальным биологическим процессом. Основные работы, доказывающие правильность основных предположений Райта, были сделаны в 40-е и 50-е гг. Но к этому времени генетика в СССР была по милости Т. Д. Лысенко практически под запретом, поэтому очень важный в историческом плане период споров и дискуссий вокруг идущих в популяциях генетических процессов прошел мимо советских биологов. Не до математических тонкостей с расчетами изменений аллельных частот было в тот момент, когда сами слова «ген» и «аллель» считались происками «буржуазных наймитов».

Когда же советская генетика восстановила себя в правах и перестала считаться «лженаукой» и «проституткой империализма», на переднем крае биологии уже стояли совсем другие вопросы. Споры по поводу теорий Райта ушли в прошлое, дрейф генов вошел во все учебники наряду с мутационной изменчивостью и естественным отбором, а сам Сьюэл Райт казался скорее бородатым классиком с запыленного портрета, чем реальным биологом. Таких не обсуждают в экспериментальных статьях, на таких лишь вежливо ссылаются во вступлении.

Как ни странно, Райт, может быть, стал бы более известен, если бы он к этому моменту уже умер, а не просто ушел на пенсию. Тогда «из ведомства» биологов-экспериментаторов он перешел бы «в ведомство» истории науки. Но Райт был жив, а историки часто считают неприличным писать о живущих...

Тем не менее ни одна серьезная отечественная книга по генетике популяций не может обойтись без изложения основных положений и формул Райта. Например, в учебнике Л. З. Кайданова «Генетика популяций» (1996), Райт упоминается на 18 страницах. Он был великим тружеником науки и оставил нам в наследство огромное количество статей и книг, испещренных уравнениями и графиками. Именно таким был Сьюэл Райт — один из тех людей, которые превратили эволюционную биологию в строгую математическую науку.

Литература

Артемьев Ю. Т. Биология размножения: Микроэволюционные аспекты. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1980. 88 с.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 216 с.

Биологи : Биографический справочник / Т. П. Бабий, Л. Л. Коханова, Г. Г. Костюк и др. Киев : Наукова думка, 1984. 816 с.

Браун Дж. Чарльз Дарвин: Происхождение видов / пер. с англ. Ю. Сковпень. М. : АСТ, 2009. 220 с.

Васильева Л. А., Забанов С. А. Количественные признаки: Методы анализа, генетический контроль // Успехи современной генетики. Т. 16. М. : Наука, 1989. С. 207–216.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : КМК, 2004. 432 с.

Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М. : Наука, 1988. 424 с.

Грант В. Эволюция организмов / пер. с англ. П. О. Фоминой ; под ред. Б. М. Медникова. М. : Мир, 1980. 408 с.

Дубинин Н. П. О некоторых основных проблемах генетики // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 1/2. С. 112–146.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 744 с.

Дубинин Н. П. Вечное движение. 3-е изд., испр. и доп. М. : Политиздат, 1989. 448 с.

Дубинин Н. П. История и трагедия советской генетики. Философские проблемы генетики. М. : Наука, 2002. 404 с. (Избр. тр., т. 4)

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5/6. С. 52–95.

Ермолаев А. И. Предтеча эволюционного синтеза Сьюэл Райт (1889–1988) и его восприятие в России // Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова. Годичная научная конференция (Москва, 2010). М., 2011. С. 599–602.

Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т. Главные этапы развития эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л. : Наука, 1983. С. 8–43 (Гл. 1).

Захаров И. А. Генетика в XX веке: Очерки по истории. М. : Наука, 2003. 78 с.

Зинченко Р. А., Ельчинова Г. И., Барышникова Н. В., Поляков А. В., Гинтер Е. К. Особенности распространения наследственных болезней в различных популяциях России // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1246–1254.

Кайданов Л. З. Генетика популяций. М. : Высш. шк., 1996. 320 с.

Колчинский Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М. : КМК, 2006. 150 с.

Колчинский Э.И. Биология Германии и России–СССР в условиях социально-политических кризисов первой половины XX века. СПб. : Нестор-История, 2007. 638 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику / пер. с англ. Е. А. Салменковой, Е. А. Тетушкина ; под ред. Ю. П. Алтухова, Л. А. Животовского. М. : Мир, 1978. 556 с.

Лобашев М. Е. Генетика. 2-е изд. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. 752 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция / пер. с англ. под ред. В. Г. Гептнера, В. Н. Орлова. М. : Мир, 1968. 598 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция / пер. с англ. М. В. Мины ; под ред. В. Г. Гептнера. М. : Мир, 1974. 462 с.

Мёллер Г. Вступительная статья // Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. С. VII–XXVII.

Рокицкий П. Ф., Савченко В. К., Добина А. И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. Минск : Наука и техника, 1977. 200 с.

Ростова Н. С. Корреляции: Структура и изменчивость. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 308 с.

Симпсон Дж. Г. Вступление [к книге] // Грант В. Эволюция организмов. М. : Мир, 1980. С. 9–13.

Синнот Э., Денн Л. Курс генетики / пер. с англ. С. М. Гершензона. М. : Госмедиздат, 1931. 360 с.

Фандо Р. А. Формирование научных школ в отечественной генетике в 1930–1940-е гг. М. : Изд. дом И. И. Шумиловой, 2005. 148 с.

Фельдман Г. Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн (1892–1964). М. : Наука, 1976. 216 с. (Науч.-биогр. сер.)

Фишер Р. А. Статистические методы для исследователей / пер. с англ. В. Н. Перегудова. М. : Госстатиздат, 1958. 268 с.

Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции / пер. с англ. под ред. Б. Н. Васина. М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. 122 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1926. Т. 2. С. 3–54. Ссылки даются по изданию: Классики советской генетики. 1920–1940. Л. : Наука, 1968. С. 133–170.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Юнкер Т., Хосфельд У. Открытие эволюции: Революционная теория и ее история / пер. с нем. И. Ю. Попова. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. 220 с.

Castle W. E., Wrigth S. Two Color Mutation of Rats which show Partial Coupling // Science. 1915. Vol. 42. № 1075. P. 193–195.

Coyne J. A., Barton N. H., Turelli M. A critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution // Evolution. 1997. Vol. 51. P. 643–671.

Crow J. F. Sewall Wright, the scientist and the man // Perspect. Biol. Med. 1982. Vol. 25. P. 279–294.

Crow J. F., Dove W. F. Sewall Wright and physiological genetics // Genetics. 1987. Vol. 115. P. 1–2.

Crow J. F. Sewall Wright (1889–1988) // Genetics. 1988. Vol. 119. P. 1–4 (May, 1988).

Dronamraju K. R. Sewall Wright (1889–1988) // Идэнгаку дзасси = Japan. J. Genet. 1990. Vol. 65. № 1. P. 25–31.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.

Dobzhansky Th., Wright S. Genetics of Natural Population. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 304–340.

Dobzhansky Th., Wright S. Genetics of Natural Population. XV. Rate of diffusion of a mutant gene through a population of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1947. Vol. 32. P. 303–324.

Fisher R. The genetic theory of natural selection. Oxford : Oxford Univ. Press, 1930. 272 p.

Fisher R., Ford E. B. The Sewall Wright effect // Heredity. 1950. Vol. 4. P. 117–119.

Haldane J. B. S. The causes of evolution. London [etc.] : Longmans, Green and Co, 1932. VII+ 234 p.

Hartl D. L. Sewall Wright (1889–1988) // Theor. Popul. Biol. 1988. Vol. 33. № 3. P. 371–374.

Hodge M. J. S. Biology and philosophy (including ideology): A study of Fisher and Wright / ed. S. Sarkar. The founders of evolutionary genetics. Dordrecht, Holland : Kluwer Academic, 1992. P. 231–293.

Kerr W. E. Wright S. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Forked // Evolution. 1954. Vol. 8. P. 172–177.

Kleinman K. His Own Synthesis: Corn, Edgar Anderson, and Evolutionary Theory in the 1940s // J. Hist. Biol. 1999. Vol. 32. P. 293–320.

Lotsy J. P. Evolution by means of hybridization. The Hague : Martinus Nijhoff, 1916. VIII+ 166 с.

McPhee H. C., Wright S. Mendelian analysis of the pure breeds of livestock. III. The shorthorns // J. of Heredity. 1925. Vol. 16. P. 205–215.

Neyman I. R. A. Fisher (1890–1962) // Science. 1967. Vol. 156. P. 1456–1460.

Pamilo P., Maki-Tanila A., Muona O. Sewall Wright (1889–1988) evoluutiogenetiikan perustaja // Luonnon tutkija. 1988. Vol. 92. № 3. P. 93–95. (на фин. яз.)

Provine W. B. The origins of theoretical population genetics. Chicago ; London : The Univ. of Chicago Press, 1971. 201 p.

Provine W.B. Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago ; London : Univ. of Chicago Press, 1986. 545 p.

Shanahan T. The Evolution of Darwinism: Selection, Adaptation, and Progress in Evolutionary Biology. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2004. 352 p.

Skipper R. A. The persistence of the R.A.Fisher–Sewall Wright controversy // Biol. & Philos. 2002. Vol. 17. P. 341–367.

Steffes D. M. Panpsychic Organicism: Sewall Wright's Philosophy for Understanding Complex Genetic Systems // J. Hist. Biol. 2007. Vol. 40. P. 327–361.

Tabery J. G. The "Evolutionary Synthesis" of George Udny Yule // J. Hist. Biol. 2004. Vol. 37. P. 73–101.

Turner D. The Progress of Darwinism // Biol. and Phil. 2006. Vol. 21. P. 277–285. (A review of Timothy Shanahan, The Evolution of Darwinism. Cambridge, 2004).

Wade M. J., Goodnight C. J. Wright's shifting balance theory: An experimental study // Science. 1991. Vol. 253. P. 1015–1018.

Wade M. J., Goodnight C. J. The theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: when nature does many small experiments // Evolution. 1998. Vol. 52. P. 1537–1553.

Wilkins J. The dimensions, modes and definitions of species and speciation // Biol. and Phil. 2007. Vol. 22. P. 247–266.

Wright S. Notes on the anatomy of the trematode, *Microphallus* opacus // Trans. Amer. Microscopical Soc. 1912. Vol. 31. P. 167–175.

Wright S. The albino series of allelomorphs in guinea pigs // The Amer. Natur. 1915. Vol. 49. P. 140–148.

Wright S. Colour inheritance in mammals. V. The guinea pig // J. Heredity. 1917. Vol. 8. P. 476–480.

Wright S. Correlation and causation // J. Agr. Res. 1921. Vol. 20. P. 557–585.

Wright S. Two new color factors of the guinea pig // The American Naturalist. 1923. Vol. 57. P. 42–51.

Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution // Proc. 6th Intern. Congr. Genetics, at Ithaca / ed. D. F. Jones. Brooklyn ; New York, 1932. Vol. 1. P. 356–366.

Wright S. The Distribution of Gene Trequencies under Irreversible Mutation // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. 1938. Vol. 24. P. 253–259.

Wright S. Statistical Genetics in Relation to Evolution. Paris : Hermann & Cie, 1939. 62 p.

Wright S. The Statistical Consequences of Mendelian Heredity in Relation to Speciation // The New Systematics / ed. by J. Huxley. Oxford : Oxford Press, 1940a. P. 161–183.

Wright S. Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation // The American Naturalist. 1940b. Vol. 74. P. 232–248.

Wright S. Statistical Genetics and Evolution // Bull. Amer. Mathematical Soc. 1942. Vol. 48. P. 223–246.

Wright S. Isolation by Distance // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 114–138.

Wright S. Tempo and mode in evolution: A critical review // Ecology. 1945. Vol. 26. P. 415–419.

Wright S. Isolation by Distance under Diverse Systems of Mating // Genetics. 1946. Vol. 31. P. 39–59.

Wright S. Genetics of Populations // Encyclopaedia Britannica. 14th ed. 1948. Vol. 10. P. 111–116.

Wright S. Adaptation and Selection // Genetics, Paleontology and Evolution / ed. by G. L. Jepson, G. G. Simpson, E. Mayr. Princeton : Princeton Univ. Press, 1949. P. 365–389.

Wright S., Kerr W. E. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Bar // Evolution. 1954. Vol. 8. P. 225–240.

Wright S. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 1–4. Chicago : University of Chicago Press, 1968–1978. — Vol. 1: 1968; Vol. 2: 1969; Vol. 3: 1977; Vol. 4: 1978.

Wright S. The Relation of Livestock Breeding to Theories of Evolution // Journal of Animal Science. 1978. Vol. 46. P. 1192–1200.

Wright S. Evolution: Selected Papers / ed. W. G. Provine. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1986. 650 p.

Глава 5
Н. И. ВАВИЛОВ КАК ПРОТАГОНИСТ ШИРОКОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА*

Э. И. Колчинский, К. В. Манойленко, А. И. Ермолаев

Трагическая судьба Николая Ивановича Вавилова (1887–1943) не позволила ему стать непосредственным архитектором СТЭ, но его исследования были необходимым этапом в ее построении. Разносторонние научные интересы Вавилова как признанного во всем мире физиолога растений, систематика, биогеографа, генетика, селекционера и историка науки в наибольшей степени отражали дух готовящегося эволюционного синтеза, которому всячески способствовала его организаторская, общественная и экспедиционная деятельность, многочисленные международные контакты и сотрудничество с крупнейшими биологами его времени, в том числе и с главными архитекторами СТЭ не только в русскоязычном, но и англо-американском языковом пространстве Дж. Хаксли и особенно Ф. Г. Добржанского, в судьбе которого Вавилов сыграл особо важную роль (У истоков..., 2002, с. 412–436; Конашев, 2011, с. 46). Многочисленные труды Вавилова, основанные на огромном фактическом материале, полученном в экспедициях, лабораториях и на полях опытных станций, были объединены идеей широкого эволюционного синтеза. Вавилов внес существенный вклад в обоснование и развитие некоторых положений эволюционной теории Ч. Дарвина и особенно в синтез дарвинизма с науками о растениях.

В вузовском учебнике «Генетика популяций» сказано: «Выдающуюся роль в развитии эволюционной теории, биогеографии, теории селекции и популяционной генетики сыграли исследования школы Н. И. Вавилова. Вавилову принадлежат крупнейшие общебиологические и эволюционно-генетические обобщения: закон гомологических рядов в наследственной изменчивости; учение о центрах происхождения культурных растений; учение о линнеевском виде как системе» (Кайданов, 1996, с. 13).

Вавилов начинал свою деятельность не как биолог-эволюционист, а как специалист по прикладной сельскохозяйственной селекции. Но вся логика работы вела его по пути к эволюционным обобщениям. Решая поначалу чисто практические задачи селекции культурных растений, он неизбежно

* При финансовой поддержке РГНФ. Грант № 12-03-00239а.

оказался в плену существовавших на тот момент взглядов на протекание эволюционного процесса, порожденных первоначальным противостоянием экспериментальной генетики и дарвинизма. Чтобы пойти дальше, требовалось реформировать эволюционную теорию, и здесь важную роль сыграла селекционная практика. Не случайно Рональд Фишер, Сьюэл Райт, Эрвин Баур и многие другие предтечи СТЭ в англо-американском и немецком языковых пространствах перешли к эволюционным построениям после того, как много и интенсивно работали в области сельскохозяйственной селекции. Только Райт и Фишер работали в области животноводства, а Вавилов и Эрвин Баур — в агробиологии.

«Жизнь коротка, надо спешить!» — эти слова любил повторять Н. И. Вавилов. Он будто предчувствовал свой столь малый век — всего 56 лет... Благополучное детство, наполненная приобретением знаний юность, успешная творческая и организаторская деятельность, оглушительное международное признание были прерваны, а потом — арест, тюрьма и трагическая гибель. А далее должны были пройти годы, чтобы «бурная стремительная река добрых чувств, восхищения и поклонения разрушила преграду, нарочито воздвигнутую безответственными людьми злой воли, руководившими прочным фанатизмом и воинствующим невежеством своих последователей». Эти слишком мягкие, корректные слова принадлежат видному ботанику П. М. Жуковскому (1967, с. 439), сподвижнику Н. И. Вавилова, продолжателю его программ по изучению мировых ресурсов культурных и полезных диких растений (см.: Соратники..., 1994, с. 164–173).

Жизни и деятельности Н. И. Вавилова посвящена обширная литература, даже малая часть которой не может быть отражена в списке литературы к настоящей статье (напр.: Грумм-Гржимайло, 1962; Резник, 1968; Васина-Попова, 1987; Бахтеев, 1988; Воронцов, Голубовский, 1989; Захаров, 1993; Левина, 1995; Колчинский, Лебедев, 1996; Манойленко, 1997; Kolchinsky, 2001; и др.)[1]. Поток публикаций, посвященных этому замечательному ученому, не иссякает и сегодня (Мирзоян, 2007; Есаков, 2008; Where Our Food..., 2008; Pringle, 2008; Гончаров, 2009; Бирштейн, 2010; Колчинский, 2011; Fenzi, 2011; Argueta, Argueta, 2011).

Этапы жизни и деятельности

Годы учебы Н. И. Вавилова, становление его личности пришлись на период дореволюционной России. Они вместили в себя воспитание в семье, образование в среднем учебном заведении, студенческий период, подготовку к профессорской деятельности.

Родился Николай Иванович Вавилов 13 (25) ноября 1887 г. в Москве. Его отец Иван Ильич Вавилов был видным коммерческим деятелем. Мать Александра Михайловна (урожденная Постникова) родилась и воспитывалась в семье

[1] В далеко не полной биобиблиографии Н. И. Вавилова, составленной И. А. Захаровым четверть века тому назад, значится более 900 посвященных ему работ (Николай..., 1987).

художника-гравера Прохоровской трехгорной мануфактуры. Николай Иванович был старшим сыном в семье. Его две сестры и брат достойно прошли свой жизненный путь. Старшая сестра Александра Ивановна была врачом, младшая — Лидия Ивановна занималась микробиологией, брат Сергей Иванович — известный физик, академик, президент Академии наук СССР в 1945–1951 гг.

Отец определил Николая Ивановича в Московское коммерческое училище, так как видел в нем преемника по коммерческим делам. Однако свое будущее старший сын связывал с другой сферой деятельности. Его интересовали естественные науки. Поэтому, получив среднее образование, Николай Иванович поступил в Московский сельскохозяйственный институт. Это высшее учебное заведение, основанное в 1865 г., пользовалось широкой известностью. Оно имело свою славную историю, связанную с именами видных ученых А. Г. Дояренко, П. А. Ильенкова, Д. Н. Прянишникова, И. А. Стебута, К. А. Тимирязева и др. Институт сохранял традиции старой Петровки, заложенные его организатором и первым директором Н. И. Железновым (1816–1877).

Во время своего студенчества — 1906–1910 гг. — Вавилов встретил замечательных, демократично настроенных педагогов, деятелей сельского хозяйства. Они оказали влияние на развитие его интеллекта, способствовали приобщению к агрономии. Его занятия почвоведением и общим земледелием проходили под руководством В. Р. Вильямса (1863–1939). Ботанику и фитопатологию Вавилов изучал у С. И. Ростовцева (1862–1916), специалиста в области морфологии и флористики высших растений, представителя научной школы И. Н. Горожанкина. Познания по вопросам питания растений, агрономической химии Вавилов получал у Д. Н. Прянишникова (1865–1948). Научные и дружеские контакты с этим видным ученым он поддерживал на протяжении всей последующей жизни.

Знакомство с физиологией растений и почвенной микробиологией у студента Вавилова проходило на лекциях и практических занятиях Н. Н. Худякова (1866–1927). Освоить же тонкости селекции ему помогал Д. Л. Рудзинский (1866–1954), один из основателей селекционного дела и сортоизучения в России.

Уже в первые годы учебы Вавилов приобщился к исследовательской работе. Он был активным членом студенческого кружка любителей естествознания, учрежденного при Московском сельскохозяйственном институте в декабре 1907 г. Занятия в кружке преследовали задачу сближения естествознания с агрономией. В годичном отчете кружка за период с февраля 1908 г. по февраль 1909 г. имеется запись: «Студенты Н. И. Вавилов, Л. А. Пельцих, А. Д. Синеоков прочитали доклад на тему: Генеалогия растительного царства»[2]. В 1908 г. в составе группы членов студенческого кружка Вавилов совершил поездку на Северный Кавказ и Закавказье, где провел первые географические исследования.

В конце декабря 1909 — начале января 1910 г. в Москве, под эгидой университета, проходил XII Съезд русских естествоиспытателей и врачей, на котором рассматривали вопросы ботаники, агрономии, географии, энтомологии.

[2] См.: Отчет о состоянии Московского сельскохозяйственного института за 1909 г. М., 1910. С. 59.

Впервые остро обсуждались проблемы охраны окружающей среды, сохранения памятников природы, поднятые И. П. Бородиным. Вавилов присутствовал на многих заседаниях этого съезда.

В 1910 г. вышли в свет его публикации, посвященные вопросам борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Одна из работ была удостоена премии Московского политехнического музея им. А. П. Богданова.

Интеллектуальный потенциал Вавилова, его энергия, трудолюбие не могли остаться вне поля зрения преподавателей института. После окончания курса обучения, в 1910 г., его оставил Д. Н. Прянишников при своей кафедре частного земледелия. Однако подготовка к профессорскому званию не ограничивалась занятиями лишь на этой кафедре. Она шла по ряду и других направлений. Вавилов прошел практику на Московской селекционной станции у Д. Л. Рудзинского, стажировался в Петербурге в Бюро по микологии и фитопатологии у А. А. Ячевского, по прикладной ботанике — у Р. Э. Регеля (Гончаров, 2007, 2009).

В 1913 г. состоялась первая зарубежная поездка Вавилова. Он побывал в Англии, Германии, Франции, участвовал в работе 83-й сессии Британской ассоциации содействия науке, посетил ряд опытных станций по прикладной генетике, работал в известном Садоводческом институте, руководимом одним из основателей генетики У. Бэтсоном, которого также считал одним из своих учителей (см.: Переписка..., 1998). В течение нескольких месяцев Вавилов проходил практику в генетической лаборатории Р. Пеннета и у профессора по сельскохозяйственной ботанике Р. Биффена. Во Франции Вавилов познакомился с работой знаменитой селекционно-семеноводческой фирмы «Вильморен и Ко».

Первая мировая война прервала зарубежную поездку Вавилова, его экспериментальные исследования проблем эволюции в Йене в лаборатории Э. Геккеля. Необходимость срочно покинуть Германию помешала Вавилову тогда установить личные научные контакты с одним из переоткрывателей менделевских законов знаменитым генетиком К. Корренсом и крупным специалистом по генетике растений Э. Бауром.

Своими впечатлениями от заседаний Агрономической секции Британской научной ассоциации Вавилов поделился на страницах «Вестника сельского хозяйства» (1913б), где подчеркнул значение генетики для селекции.

В период подготовки к профессорской деятельности Вавилов преподавал на Голицынских женских сельскохозяйственных курсах[3] и в Московском сельскохозяйственном институте. На селекционной станции этого института в 1912 г. в соавторстве с О. В. Якушкиной он выполнил и опубликовал работу о зависимостях анатомических особенностей овса с физиологическими свойствами. Исследование выполнялось в развитие идей В. В. Колкунова. В 1914 г. Вавилов сдал магистерские экзамены и представил диссертацию на тему «История цветка в растительном царстве».

[3] См. монографию Ф. Х. Бахтеева (1988), а также «Справочник Голицынки» (М., 1915. 111 с.).

1916 г. был отмечен в жизни молодого ученого экспедициями в Иран и Горный Таджикистан, положившими начало его знаменитому труду о «пяти континентах». Итогом экспедиций явились сборы образцов возделываемых растений, диких ячменя и ржи. Кроме того, возникло ясное осознание необходимости исследования горных районов для познания происхождения культурных растений.

1917–1921 гг. — важный период в деятельности Вавилова. Летом 1917 г. он был избран профессором агрономического факультета Саратовского университета. Революционные события октября 1917 г. Вавилов встретил в Саратове, приближаясь к своему тридцатилетию. Это был уже вполне сложившийся ученый и педагог. Его деятельность в университете, на кафедре частного земледелия и селекции, а также в Саратовском отделении Отдела прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета Наркомзема РСФСР строилась на четкой системе взглядов на задачи сельскохозяйственного растениеводства. Исследовательская работа в эти годы велась Вавиловым по ряду направлений. Одно из них было обращено к проблеме иммунитета, связанной с ранними работами 1910 г. о защите растений от вредителей, другое — к поиску закономерных явлений в наследственной изменчивости растений. Совместно с рядом ботаников и растениеводов им были проведены экспедиции в юго-восточные губернии России, с целью изучения возделываемых там полевых культур, определения их сортового разнообразия. Установленный им в эти же годы «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» рассмотрен ниже.

В 1921 г. в жизни и деятельности Вавилова произошли существенные перемены. Они были вызваны кончиной Р. Э. Регеля (1867–1920). Его преемником на посту заведующего Отделом прикладной ботаники и селекции[4] Сельскохозяйственного ученого комитета Наркозема был избран Вавилов. Местом его жительства стал Петроград. Новый руководитель Отдела, по сути дела центра по изучению культурных растений всей России, успешно продолжил дело своего предшественника. Вавилов высоко отзывался о деятельности Регеля в области прикладной ботаники, оценивая ее как подвиг всей его жизни. «Прикладная ботаника как отдельная научная отрасль, изучающая возделываемые растения, — отмечал он, — была введена в России Робертом Эдуардовичем Регелем» (Вавилов, 1980, с. 157). «Много званых, но мало избранных», — так образно и точно охарактеризовал Вавилов Регеля, у которого в молодости, в 1911 г., постигал азы прикладной ботаники (Вавилов, 1922).

Работа в Петрограде стала важной ступенью в карьерном росте ученого. Она открыла широкие возможности для налаживания научных связей, участия в международных конференциях, способствовала организации и проведению многочисленных экспедиций. Энергичный и перспективный исследователь встал на путь активного сотрудничества с большевиками и был использован ими для преодоления международной изоляции, в которой оказалась Совет-

[4] Этот отдел вел свою историю с конца XIX в. (1894) от Бюро по прикладной ботанике, созданного по инициативе А. Ф. Баталина, И. П. Бородина и А. С. Фаминцына в Петербурге при Ученом комитете Министерства земледелия и государственных имуществ (Гончаров, 2009).

ская Россия после окончания Гражданской войны (см. подр.: Наука..., 2003, с. 476, 477, 482, 484 и др.).

В 1921 г. Вавилов вместе с А. А. Ячевским был командирован на Международный фитопатологический конгресс, который состоялся в Нью-Йорке, а после его окончания в течение семи месяцев — с июля 1921 г. по февраль 1922 г. посетил крупнейшие биологические и агрономические институты Соединенных Штатов Америки, Канады, Англии, Франции, Германии, Швеции и Нидерландов. Особенно важное значение для него имело изучение деятельности Бюро растениеводства Департамента земледелия (США), которое проводило широко поставленные исследования по интродукции, опираясь на мощную сеть региональных опытных станций. Вавилов организовал в Нью-Йорке временное представительство Отдела прикладной ботаники и селекции во главе с Д. Н. Бородиным, жившим в Америке с 1918 г., благодаря энергичной деятельности которого в Петроград был отослан семенной материал около 20 000 сортов растений.

Эта зарубежное турне Вавилова, широко освещавшееся в печати разных стран, убедило власти Советской России, сколь политически выгодна наука. Молодой ученый получил поддержку в правительственных кругах, которые рассматривали его как дореволюционного специалиста, вставшего на путь активного сотрудничества с новой властью. Вавилов активно участвует в государственной и общественной деятельности, неоднократно избирается в состав Ленинградского городского Совета депутатов трудящихся. В 1926–1935 гг. он член Центрального исполнительного комитета (ЦИК) СССР, считавшегося высшим органом власти, а с 1929 г. — член коллегии Народного комиссариата земледелия. В 1929 г. его назначили председателем Ленинградского отделения ВАРНИТСО, созданной в годы «культурной революции» для усиления контроля над научной интеллигенцией, но вскоре заменили на этом посту, так как отделение долгое время практически не функционировало (Колчинский, 1999, с. 153–156). Намного более плодотворной и эффективной была деятельность Вавилова в 1933–1940 гг. на посту председателя Совета Ленинградского дома ученых, бывшего главным клубом научной интеллигенции Ленинграда в предвоенные десятилетия.

Вавилову удалось убедить иностранных коллег, что Россия, несмотря на пережитые катаклизмы, сохранила науку и даже добилась существенных достижений в области генетики. Особенно ярко это проявилось в 1927 г. в работе Международного генетического конгресса в Берлине, где Вавилов выступил с докладом «О мировых центрах генов культурных растений». В этом же году он побывал в Риме на конференции экспертов по сельскому хозяйству. Присутствовавшие на этой конференции ученые слушали его доклад «О предварительных результатах географических опытов в СССР». В 1930 г. Вавилов выступил с докладом «Линнеевский вид как система» в Кембридже, на V Международном ботаническом конгрессе (см. Вавилов, 1931а, 1967б). К тому времени международное научное сообщество воспринимало его как одного из лидеров мировой генетики. В 1932 г. он был вице-президентом VI Международного генетического конгресса в Итаке (США), а в 1939 г. участники VII Международного генетического конгресса в Эдинбурге (Великобритания) избрали

Вавилова, которому советское правительство не позволило организовать этот конгресс в Москве, своим почетным президентом.

В 1922–1934 гг. Вавилов был организатором и участником многих экспедиций, которые охватили около 40 стран на пяти континентах. В ходе каждой из них ученый исследовал культурную флору, проводил сбор семян, перспективных для селекции. Каждая экспедиция давала богатейшие фактические данные для выведения новых сортов возделываемых растений. «Каждый образчик семян, — писал Вавилов, — доставленный из этих нетронутых областей, горсть семян, пучок зрелых колосьев представляют значительный научный интерес»[5].

1920-е — начало 1930-х гг. стали зенитом научной и научно-организационной карьеры Н. И. Вавилова (Есаков, 1990). Возглавив в Петрограде Отдел прикладной ботаники и селекции, он застал там небольшую группу высококвалифицированных ученых (С. М. Букасов, В. А. Кузнецов, А. И. Мальцев, К. А. Фляксбергер), которая была дополнена приехавшими с Вавиловым из Саратова его будущей женой Е. Н. Барулиной, А. И. Мордвинкиной, Е. А. Столетовой, а также коллегами еще по Петровке А. И. Говоровым и Е. Н. Синской (см. подр.: Соратники..., 1994). Вскоре Отдел прикладной ботаники и селекции наряду с другими отделами Сельскохозяйственного ученого комитета осенью 1922 г. вошел в состав Государственного института опытной агрономии (ГИОА) (см.: Манойленко, 1999, с. 36–37), который до 1929 г. возглавлял Н. И. Вавилов. Весь ход создания этого института, подбор штата Вавилов постоянно обсуждал с коллегами. В его письме к известному агроному и почвоведу Н. М. Тулайкову от 22 августа 1922 г. есть такие строки: «Вы знаете слишком хорошо Ученый комитет, но в последнюю пару лет произошли большие изменения, и нашего полку прибывает: В. П. Поспелов, Л. С. Берг. Собираемся привлечь Н. А. Максимова по прикладной физиологии и агрометеорологии» (Вавилов, 1980, с. 59).

Одновременно Вавилов продолжал заведовать Отделом прикладной ботаники ГИОА, на базе которого в 1924 г. организовал Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур, преобразованный в 1930 г. во Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства (ВИР), директором которого он оставался до 1940 г. Для руководства внутриинститутскими научными коллективами Вавилов пригласил ученых первого ранга. Такими были знаток пустынь геоботаник Р. И. Аболин, анатом и физиолог В. Г. Александров, систематики и ботанико-географы Е. В. Вульф и М. Г. Попов, селекционеры И. А. Веселовский, Н. И. Кулешов и В. Е. Писарев, ботаник широкого профиля и знаток культурных растений П. М. Жуковский, систематик и генетик М. А. Розанова, биохимик Н. Н. Иванов, цитолог Г. А. Левитский, физиолог Н. А. Максимов, садовод В. В. Пашкевич, климатолог Г. Т. Селянинов, генетик Г. Д. Карпеченко.

Своеобразие вавиловской школы заключалось в том, что многие основатели собственных школ мирового значения, не будучи учениками Вавилова,

[5] Это утверждение нашло подтверждение в материалах статьи «О восточных центрах происхождения культурных растений» (Вавилов, 1924).

тем не менее с гордостью называли себя вавиловцами. Они вносили свои знания и опыт в выполнение разработанных им программ комплексного изучения культурных растений. Вскоре ряды вавиловцев пополнились и специалистами, которые пришли в ВИР сразу же после окончания вузов и сложились как ученые под прямым влиянием Вавилова. В большинстве своем они стали крупными знатоками отдельных культур (Ф. Х. Бахтеев, А. И. Купцов, А. Н. Лутков, М. И. Хаджинов, Е. С. Якушевский и др.).

В основе вавиловской стратегии формирования и развития института лежала мобилизация мировых ресурсов культурных растений и их сородичей, а также растений, перспективных для введения в культуру, или, говоря современным языком, мобилизации их генофонда. Использование выявленного генофонда могло быть прямым — через интродукцию, то есть введение в сельское хозяйство страны зарубежных культурных и диких растений, или опосредованным — через введение в селекционный процесс новых форм. Тактическое решение поставленной задачи осуществлялось, прежде всего, экспедициями самого Вавилова и его сотрудников, а также путем интенсивного обмена семенами с зарубежными партнерами. В итоге была создана уникальная мировая коллекция семян, установлены прочные международные научные контакты, личные связи с крупнейшими селекционерами и генетиками, в том числе с Т. Морганом и его сотрудниками, Л. Бербанком, Э. Бауром, К. Корренсом, Г. Нильсоном-Эле.

В 1924 г. Вавилов совершил экспедицию в Афганистан, итоги которой он подвел в отчетном докладе на заседании ГИОА. Было показано, что ни одна страна в мире не имеет такого сортового разнообразия по мягким и карликовым пшеницам, как Афганистан[6]. В ходе афганской экспедиции им и сотрудниками было собрано около 7000 образцов (преимущественно в виде семян) возделываемых растений. Весь семенной материал позднее был высеян и прошел испытание на различных опытных станциях страны. Русское географическое общество высоко оценило результаты этой экспедиции. В 1925 г. Вавилов был награжден Большой серебряной медалью им. Н. М. Пржевальского «За географический подвиг».

Довольно стремительно Вавилов становился одним из лидеров российской биологии. В 1923 г. его избрали членом-корреспондентом по Отделению физико-математических наук (биологический разряд) по представлению И. П. Бородина, В. Л. Комарова, В. Л. Омелянского, С. П. Костычева, которые особо выделили его исследования по иммунитету растений, а также книгу «Полевые культуры Юго-Востока» (1922), где обсуждались вопросы происхождения культурных растений Поволжья. В качестве аргумента к избранию Вавилова рассматривались также положения его «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости», с акцентом на их прогностическую сущность. Деятельность Вавилова, отмечалось в заключении представления, «в полном разгаре и обещает в ближайшем будущем новые ценные достижения в столь важной отрасли, как изучение культурных растений, давших в свое время

[6] На страницах журнала «Международная жизнь» (1925, № 3) Вавилов также развивал мысли о развитии производительных сил Афганистана, о перспективах для СССР в расширении экономических связей с ним.

Ч. Дарвину так много данных для его знаменитой теории»[7]. Таким образом, крупнейшие российские ботаники и микробиологи первой четверти XX в. не только высоко оценили исследования Вавилова, но напрямую соотнесли их с деятельностью Ч. Дарвина.

Следующие три года, по возвращении из Афганистана, были наполнены интенсивной работой — научной и организационной. Достаточно сказать, что Вавилов обобщил экспедиционный фактический материал и впервые установил связь очагов происхождения культурных растений с распространением их диких предков. Результаты этого исследования легли в основу монографии «Центры происхождения культурных растений» (1926, 1967в). Список его публикаций за этот период пополнился и другими важными работами. Среди них очерк о географических закономерностях в распределении генов культурных растений (Вавилов, 1927а), программная статья о направлениях научно-агрономической работы в стране и за рубежом (Вавилов, 1927б). Он говорил о введении в сельскохозяйственную практику новых селекционных сортов, обосновывал необходимость синтеза генетики и селекции. Его труды, содержащие принципиально новые идеи о широком синтезе знаний в области изучения биологии, одновременно публиковались на французском, английском и немецком языках, подготавливая научные сообщества разных стран к их восприятию.

Вместе с тем в этот же период у Вавилова зрели планы новых путешествий. С трудностями, возникшими на пути к их осуществлению, он обращался к В. И. Вернадскому. В письме к ученому во Францию с датой 7 марта 1926 г. он писал:

«Глубокоуважаемый Владимир Иванович!

Меня в настоящее время интересуют вопросы о происхождении культурных растений, и для изучения этой проблемы мне необходимо побывать в странах Средиземноморского побережья. Мне очень хотелось бы попасть в особенности в Сирию, где до сих пор растет дикая пшеница, в Алжир, Тунис, Марокко. К сожалению, у меня мало знакомств во Франции, в то же время получение виз во французские колонии, по-видимому, сопряжено с большими трудностями.

Если бы было возможно, я очень просил бы Вас помочь мне в этом деле, попросить кого-либо из влиятельных, Вам знакомых лиц, черкнуть несколько строк в Министерство иностранных дел, куда пойдут мои заявления о визах. К политике я никогда не имел никакого отношения»[8].

Вернадский оказал содействие, и экспедиция состоялась. Вавилов направил ему благодарственное письмо. В январе 1927 г. он опять обратился к Вернадскому с письмом, информировал его о маршрутах своего научного путешествия:

---

[7] Записка об ученых трудах Н. И. Вавилова // Николай Иванович Вавилов. Очерки. Воспоминания. Материалы. М. : Наука, 1987. С. 434–436.

[8] Подр. см.: Генетика. 1966. № 8. С. 140–141.

«Закончил первую часть путешествия. Позади Марокко, Алжир, Тунис, Крит, Кипр, Греция, Сирия, Палестина, Трансиордания, Италия.

Направляюсь к Абиссинии. Визы у меня нет. Все попытки получить ее в Европе не увенчались успехом. И решил ехать к границе А[биссинии] со стороны Сомали.

Предвестники плохие. Россиян "никаких" Абиссиния не впускает. Иллюзий не строю. И поэтому обеспечил тыл Эритреей. На худой конец посмотрим в окошко Эфиопии...

Таким образом приближаемся к философии всего Средиземноморского центра.

Понял правильности в географическом распределении форм в пределах видов: убывание доминантов к периферии от центров. Это объясняет многое, даже для человека»[9].

В 1929 г. Вавилов был избран в число действительных членов АН СССР по отделению физико-математических наук (ботаника). Записку-представление к избранию по поручению Особой комиссии составил С. П. Костычев. Подводя итоги обстоятельного анализа трудов Вавилова и рекомендуя его к безусловному избранию в Академию, Костычев отмечал: «Кульминационный пункт научного творчества им еще не достигнут: совершенно очевидно, что в ближайшие годы он даст нам новые ценные исследования, быть может еще большего удельного веса»[10]. Вавилов благодарил Костычева за инициативу выдвижения его в действительные члены Академии наук. «Я понимаю, что новое звание, — писал он, — обязывает к еще большей работе, к еще большей ответственности»[11].

И это были не пустые слова. В том же 1929 г. Вавилов выполнил громадный объем организационной работы, связанной с преобразованием ГИОА в ВАСХНИЛ, и стал ее первым президентом, а с 1935 по 1940 г. — вице-президентом. Созданный Вавиловым уникальный ансамбль научно-исследовательских учреждений, в которых успешно работали специалисты различных отраслей фундаментальной и прикладной биологии, стал важным институциональным центром по синтезу знаний в области эволюционной биологии. В этом отношении особое значение имела Лаборатория генетики АН СССР, которую Вавилов возглавил после внезапной кончины Ю. А. Филипченко в 1930 г. и преобразовал в 1934 г. в академический Институт генетики. В этом институте работали многие крупные зарубежные исследователи, включая будущего лауреата Нобелевской премии Г. Мёллера, впервые доказавшего возможность искусственного мутагенеза под действием радиационных лучей. В 1921–1929 гг. Вавилов — профессор кафедры генетики и селекции Ленинградского сельско-

[9] Генетика. 1966. № 8. С. 141.

[10] Записки об ученых трудах действительных членов Академии наук СССР по Отделению физико-математических наук, избранных 12 января 1929 г. Л., 1930. С. 38. См. также: Протоколы Общего собрания АН СССР. 12 января 1929 г. Присутствовали президент А. П. Карпинский, непременный секретарь С. Ф. Ольденбург, 30 избирателей. Н. И. Вавилов при баллотировке в действительные члены АН СССР получил в свою пользу 29 голосов, против 1 (СПФ АРАН. Ф. 1. Оп. 1–129. Д. 251. Л. 2).

[11] Там же. Ф. 159. Оп. 2. Д. 14. Л. 1.

хозяйственного института. Создаваемое им уникальное направление синтеза знаний об эволюции имело свой печатный орган — редактируемое Вавиловым в 1925–1940-е гг. серийное издание «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции».

При этом Вавилов уделял огромное внимание истории научных идей и концепций как важного источника методологических принципов осуществляемого синтеза. С 1929 г. он член Комиссии по истории знаний РАН, созданной В. И. Вернадским, а с 1931 г. возглавляет созданную при ней группу технической биологии. Ему принадлежат прекрасные биографические очерки или некрологи о Л. Бербанке, У. Бэтсоне, Д. Д. Букинич, М. Жегалове, Г. С. Зайцеве, В. Р. Заленском, В. М. Исаеве, В. И. Ковалевском, И. В. Мичурине, М. Ф. Перескокове, А. П. Попове, В. В. Пашкевич, Д. Н. Прянишникове, Н. М. Тулайкове, Гуго де Фризе, Ю. М. Шокальском и др. По его инициативе и под его редакцией вышло несколько томов трудов классиков науки Р. А. Грегори (1923), Ч. Дарвина (1935, 1937, 1939), Г. Менделя (1935), А. Гумбольдта (1936), Г. Дж. Мёллера (1937), Т. Г. Моргана (1937), И. Кельрейтера (1940), готовились «Этюды по истории генетики» и т. д.

В 1931 г. Вавилов вместе с Н. И. Бухариным, Б. М. Гессеном и другими участвовал в работе II Международного конгресса по истории науки в Лондоне, где выступил с докладом о происхождении агрокультуры (Vavilov, 1931), а в следующем году стал членом Ученого совета и заведующим секции агрокультуры в Институте истории науки и техники АН СССР, директором которого был Н. И. Бухарин. В 1932 г. Бухарин организовал и курировал поездку британских биологов и медиков в СССР, в которой участвовал будущий английский архитектор СТЭ Дж. Хаксли. Из плотно насыщенной программы пребывания в Ленинграде Хаксли особенно запомнилось посещение ВИР и знакомство с Вавиловым, который произвел на него столь большое впечатление, что Хаксли сразу предложил Вавилову сотрудничество в области изучения структуры вида (Huxley, 1970, p. 203). Следует напомнить, что именно в это время Н. И. Бухарин предложил сам термин «синтетическая теория эволюции», выступая на объединенной сессии АН СССР, ВАСХНИЛ и Коммунистической академии, посвященной 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина (Бухарин, 1932, с. 47).

Вавилов продолжал экспедиционную деятельность и прославился как крупнейший путешественник и географ XX в. В 1929 г. состоялась его поездка на Тайвань, в Японию и Корею; в 1930 г. — во все южные штаты Америки, Мексику, Гватемалу, Гондурас. В 1931 г. он посетил Данию, Швецию, в 1932–1933 гг. — ряд провинций Канады и большинство стран Центральной и Южной Америки. Эти путешествия проходили порой в очень тяжелых условиях, в некоторых районах Вавилов стал первым европейцем, проникшим туда. Теперь трудно представить, что он работал в местах, где нельзя было использовать лошадей, а приходилось добираться пешком, иногда буквально карабкаясь по горным тропам. В 1931 г. Вавилов был избран президентом Всесоюзного географического общества и добился его передачи в состав АН СССР (1938). Однако в 1933 г. Вавилов был лишен права выезда за границу, но и тогда он ежегодно участвовал в экспедициях внутри страны. Он руководил ботанико-агрономической

частью Северо-Кавказской комплексной экспедиции АН СССР (1938–1940), а также комплексной экспедицией Наркомзема СССР в западные районы УССР и БССР (1940). Даже арестовали Вавилова в 1940 г. во время поездки на Западную Украину, незадолго до этого присоединенную к СССР.

Если в 1920-е гг. Вавилов пользовался, казалось, пониманием и поддержкой правительства, то в 1930-е гг. ситуация начала меняться. Весной 1933 г. была арестована группа ведущих сотрудников ВИРа (А. Н. Абдулов, Г. А. Левитский, Н. А. Максимов, Н. Н. Кулешов, В. Е. Писарев, М. Г. Попов, К. М. Чинго-Чингас и т. д.), обвиненных в участии в придуманной карательными органами «Трудовой крестьянской партии». Правда, отделались они тогда относительно легко — ссылкой, а потом вернулись к научной работе, но в эпоху «Большого террора» многие из них исчезли уже окончательно. Объехавший весь свет Вавилов с 1933 г. стал «невыездным». Было запрещено празднование в 1934 г. 40-летия основания Бюро по прикладной ботанике, Вавилов определенно попал под подозрение властей предержащих.

Дело особенно осложнилось зарождением лысенковщины. Взаимоотношениям Вавилова с Т. Д. Лысенко в литературе уделено много внимания, что нередко заслоняет от нашего современника его облик, прежде всего, как ученого. Наиболее подробно эта сторона деятельности Вавилова рассмотрена в книгах С. Е. Резника (1968, 1983), В. Н. Сойфера (2002), Ж. А. Медведева (1993) и, конечно, в книге М. А. Поповского «Дело академика Вавилова» (Поповский, 1991), в которой впервые на базе архивного материала КГБ рассказано о трагических годах арестованного Вавилова, названы имена виновников его ареста, следователя, мучившего Вавилова на допросах, и наконец описана страшная смерть в саратовской тюрьме. Но важнейшие документы были опубликованы только после 1993 г., когда, наконец-то, открыли «дело» Вавилова (Вавилов Ю., Рокитянский, 1993). Мы не будем подробно останавливаться на этих событиях, так как они хорошо известны[12].

Трагедия состояла в том, что на первых этапах карьеры Лысенко Вавилов положительно оценил его работы по физиологии развития растений (по яровизации). Стремление перевести разногласия с Лысенко, когда тот начал выступать против Вавилова и его учеников, в русло спокойной научной дискуссии в значительной степени объяснялось тем, что Николай Иванович старался избежать прямых столкновений с властными структурами, поддержавшими Лысенко, в надежде просто и дешево поднять подорванное коллективизацией сельское хозяйство. Зная, что за спиной Лысенко стоит сам Сталин, Вавилов полагал, что сдержанность в полемике позволит спасти генетику и селекцию от разгрома. Стремился он уберечь от удара властей и свое любимое детище — ВИР, где работала основная часть ведущих представителей вавиловской школы.

[12] Многие документы собраны в книге «Суд палача: Николай Вавилов в застенках НКВД» (Суд..., 1999). Обзор новых документальных материалов проведен в монографии В. Д. Есакова (2008). Впервые вводятся в научный оборот и документы из партийных фондов Ленинграда и фонда Комакадемии Архива РАН: Колчинский Э.И. Культурная революция в СССР в 1929–1932 гг. и первые атаки на школу Н.И. Вавилова // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 4 (в печати).

Когда же тандем Лысенко–Презент начал наступление на генетику, на теоретические основы селекции, на научно обоснованную практику селекции и семеноводства, когда антинаука стала угрожать науке, Вавилов ни на какие компромиссы не пошел. Именно тогда прозвучали его твердые слова: «На костер пойдем, гореть будем, но от своих убеждений не откажемся». Ход этой тяжелой и опасной борьбы описан в ряде публикаций (напр., Гайсинович, 1988; Сойфер, 2002; Shwartz, 2008; Pringle, 2008), хотя еще не до конца вскрыты ее пружины. Однако совершенно ясно, что она носила политический характер. На одной стороне были сам «корифей всех наук» Сталин и мощный партийно-правительственный аппарат, на другой — ученые, отстаивавшие свободу научного творчества, свободу развития науки. Острота борьбы определялась именно этим, а не разногласиями вокруг законов Менделя.

Борьба шла на страницах журналов и газет, на опытных делянках и в лабораториях, на заседаниях и конференциях. Ведомые Вавиловым генетики и селекционеры экспериментально доказали несостоятельность лысенковских рекомендаций, насильно внедряемых в производство. И тогда противники Вавилова прибегли к карательным мерам. 6 августа 1940 г. он был арестован, вслед за этим начался разгром его школы. Новый директор ВИРа («Вавилона», как его иногда называли) занялся «чисткой» института, десятки сотрудников были уволены. Институт генетики АН СССР «чистил» сам Лысенко, ставший его директором после ареста Вавилова.

Вскоре были арестованы Г. Д. Карпеченко, Л. И. Говоров, Г. А. Левитский, К. А. Фляксбергер, Н. В. Ковалев, А. И. Мальцев. Только двое последних вернулись на свободу. Сам Вавилов, пройдя через круги ада, умер от истощения в саратовской тюрьме 26 января 1943 г. Он был похоронен в Саратове в общей могиле для заключенных на Воскресенском кладбище.

Проблемы иммунитета растений

На долю Н. И. Вавилова выпала историческая миссия — в единстве и взаимодействии изучить законы изменчивости и устойчивости. Значение этого направления научных работ убедительно оценил В. И. Вернадский: «...можно и в живых формах видеть и изучать не их изменчивость, но их поразительное постоянство, их устойчивость. И эта устойчивость видовых форм в течение миллионов лет, миллионов поколений, может быть, даже составляет самую характерную черту живых форм, заслуживающую глубокого внимания биолога» (Вернадский, 1960, с. 241).

К раскрытию механизмов защиты растений от действия неблагоприятных биотических и абиотических факторов среды Вавилов обращался на протяжении многих лет своей научной деятельности. От студенческих работ, посвященных выяснению мер борьбы с головней, от изучения повреждений, наносимых сельскохозяйственным растениям улитками, началось его масштабное изучение природы иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Результаты последней работы, обобщающего характера, «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению

иммунных форм)», были сообщены Вавиловым в 1940 г. участникам заседания Биологического отделения Академии наук СССР, а впервые опубликованы посмертно в 1961 г. (Вавилов, 1961).

В течение этих тридцати лет Вавилов, постоянно расширяя рамки своих исследований, собирал обширный фактический материал, который и позволил ему установить определенные закономерности, своего рода правильности, в распределении иммунитета к инфекционным заболеваниям среди растений. Им было опубликовано несколько работ, отражавших последовательность его наблюдений и опытов, продвижение по пути теоретических обобщений в связи с развивавшейся в тот период генетикой. Вавилов явился создателем новой науки — фитоиммунологии.

Параллельно с занятиями в поле и лабораториях он много внимания уделил литературе, произвел историко-научный анализ современного ему состояния вопроса об иммунитете хлебных злаков к паразитическим грибам. Он учел работы своих предшественников, выдающихся микологов и фитопатологов XIX — начала XX в. (Р. Биффена, А. де Бари, П. Зорауэра, Г. Клебана, А. Масси, Т. Найта, В. Пфеффера, Г. Шренка, Дж. Эриксона и др.). Ему стало ясно, что выдвинутые теории (теория механического иммунитета Ф. Кобба, хемотропическая теория А. Масси, кислотная теория О. Комеса и др.) не вскрывают всей сложности взаимоотношений между растением-хозяином и грибом-паразитом, не учитывают особенностей биологии последних. Он констатировал ярко выраженную разборчивость грибов в выборе хозяина среди огромного многообразия форм культурных злаков. Вавилов пришел к заключению, что на смену старой трактовке паразитизма как простого патологического явления пришло новое его понимание, в основе которого лежит положение о взаимоотношениях двух живых организмов.

Он наметил задачи и пути селекции устойчивых к грибным заболеваниям хлебных злаков. Серия его основополагающих исследований открывается работой «Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов», опубликованной в 1913 г. на страницах «Трудов селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте» (Вавилов, 1913а).

Объектами исследований явились сорта овса, озимой и яровой пшеницы, а также поражавшие их грибы. Вавилов обратился к изучению форм корончатой и линейной ржавчины — паразитов овса, а также мучнистой росы и бурой ржавчины — вредителей пшеницы. Он использовал сравнительный метод исследования и обнаружил, что отдельные расы и даже целые виды хлебных злаков различаются степенью восприимчивости к тем или другим паразитическим грибам. Вавилову принадлежит исключительно важная роль в обосновании вывода о том, что иммунитет растений к грибным болезням зависит не от их анатомических особенностей, а от физиологических взаимоотношений клеток растения — хозяина и гриба.

В 1919 г. увидел свет фундаментальный труд «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» (Вавилов, 1919) с посвящением И. И. Мечникову. Он был создан на основе наблюдений и опытов, проведенных автором в течение 1911–1918 гг. в России, Англии и Франции. Вавилов привел сведения

о широкой распространенности иммунитета среди возделываемых растений. Его внимание было обращено на распространенность иммунитета в растительном мире, на его встречаемость у невозделываемых растений. Вавилов пришел к заключению, что иммунитет представляет собой общее явление, свойственное как культурным растениям, так и дикорастущим формам. Степень же его проявления определяется составом паразитической флоры данной группы, ее полиморфизмом (Вавилов, 1986).

Вавилов предложил классификацию естественного иммунитета растений. Он рекомендовал различать механический (пассивный) и физиологический (активный) иммунитет.

Иммунитет первого рода достигается за счет приспособлений анатомоморфологического характера: свойств покровных тканей и устьичного аппарата. Защитой растению от фитопатогенных организмов служит утолщенная кутикула, восковой налет, железы в покровных тканях, выделяющие эфирные масла. Существенную роль в невосприимчивости играют и особенности цветения растения, его габитус, форма зерна. Вавилов указывал, что самозащита растения на внедрение паразитов проявляется еще в явлениях новообразования их тканей, которые изолируют гифы гриба от его распространения по растению. Вместе с тем он подчеркивал относительный характер приспособлений, лежащих в основе этого вида иммунитета. «Механический иммунитет, — писал он, — является нередко весьма поверхностным, хотя и наследственным» (Вавилов, 1986, с. 169).

Физиологический иммунитет связан с функциональной деятельностью растительного организма; его основу составляют защитные специфические реакции, развивающиеся в клетках растения-хозяина, в ответ на раздражение, исходящее от патогена. Опираясь на факты, Вавилов критически проанализировал современные ему данные о физиологических факторах, обусловливающих иммунитет растения (хемотропическая теория Масси, «кислотная» теория Комеса, осмотическое давление клеточного сока и др.). Проверочные исследования, проведенные под его руководством, в лаборатории в Саратове, показали, что иммунитет пшеницы, ржи и ячменя к мучнистой росе не зависит от осмотического давления клеточного сока. Вавилов говорил, что грубая схематизация объяснений иммунитета «может привести скорее к затемнению истины, а не к разъяснению ее» (там же, с. 195). Вавилов указывал на сложность физиологического процесса взаимоотношений между паразитическими грибами и клетками растения-хозяина, на необходимость учета их индивидуальностей. «Создание общей теории физиологического иммунитета, — писал он, — дело будущего и, вероятно, не слишком близкого» (там же, с. 199).

Вавилов подвел итог суждениям о зависимости иммунитета к грибным заболеваниям от факторов среды. Он указывал на стойкость и консервативность иммунитета растений в отношении влияния температурных условий, влажности, освещения, химического состава, почвы. Он развивал экологический подход к физиологическому типу устойчивости растений, говорил о генетической природе иммунитета.

Вавилов впервые сформировал представления о генотипическом иммунитете и исследовал реакцию хозяина на внедрение паразита с учетом положения какого-либо вида в пределах рода. Он показал, что в роде *Triticum* иммунитет служит важным видовым признаком. Было установлено, что пшеница с двойным набором хромосом наиболее устойчива к болезням, в то время как пшеница, содержащая шесть таких наборов, наиболее восприимчива к болезням. Вавилов показал, что иммунитет детерминируется не одним, а несколькими генами.

Своими исследованиями Вавилов стремился выяснить причину различного реагирования одних и тех же сортов возделываемых растений к разным видам паразитических грибов. Ответ на этот вопрос, по его наблюдениям, следует искать в различной степени специализации паразитов по родам и видам растений-хозяев. Специализация видов паразитов и генетическая дифференциация сортов являются, по Вавилову, основными факторами в распределении иммунитета.

Он наблюдал закономерный характер этой зависимости в мире растений, объяснил ее сущность. «Эволюция паразитов, — отмечал он, — до известной степени неотделима от эволюции растений-хозяев» (Вавилов, 1986, с. 355). Вавилов развивал положение о том, что эволюция болезнетворного гриба осуществляется сопряженно с эволюцией растения-хозяина, и старался экспериментально выяснить закономерности в проявлении естественной невосприимчивости к инфекционным заболеваниям среди растений.

В 1935 г., в работе «Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям», Вавилов в четкой и сжатой форме изложил ряд обобщений по этому вопросу. Он обосновал правомерность выделения иммунологии растений в самостоятельный, особый раздел ботаники, определив его название — фитоиммунология (там же, с. 316). Здесь же он проанализировал моменты сходств и различий между животными и растительными организмами в отношении их устойчивости к инфекционным заболеваниям, показал, что у последних основную роль играет естественный иммунитет.

Им обосновано введение в фитоиммунологию ботанико-географического принципа исследования. В этом случае, считал Вавилов, следует учитывать не только биологические особенности паразитов, но и характеристику растений-хозяев по их генетическим и географическим показателям. Именно последние данные, по его мнению, имеют нередко решающее значение. Его исследованиями были установлены «географические правильности» в отношении иммунитета пшениц, овсов и других культур.

Применение ботанико-географического принципа при изучении иммунитета позволило Вавилову прийти к выводу о существовании группового иммунитета — одновременной устойчивости растения к различным патогенам. Это явление он приводил в подтверждение обусловленности иммунитета генетической и экологической дифференциацией видов и степенью специализации патогенов.

Вавилов выделил шесть законов иммунитета. Первый из них — явление естественной специализации самого паразита. Именно этот закон, по его мнению, констатирует общую тенденцию в эволюции паразитических грибов «от

полифагии к монофагии». Последующие законы также отражают различные стороны явлений, определяющих проявление иммунитета растений. Среди них генетическая дифференциация хозяев-растений, соответствие реакции иммунитета экологическому типу растений, групповой иммунитет. Вавилов обобщил свои материалы и пришел к заключению, что распределение иммунных и восприимчивых видов и сортов не является случайностью. Их поиск он связывал с филогенетическим положением растений, с познанием их внутривидового и видового состава, с учетом дифференциации на эколого-географические группы.

История науки и ее современное состояние показывают, что Вавилов достойно справился с поставленной им самим в начале исследовательского пути задачей изучения проблемы фитоиммунитета и определения перспектив ее дальнейшего развития. Его величайшей заслугой является то, что установленные им на культурных и полезных дикорастущих растениях закономерности в распределении естественного иммунитета он соединил с эволюционной теорией и, следуя И. И. Мечникову, старался найти черты общности между явлениями естественного иммунитета у животных и растений. Эволюционную направленность этих исследований, установленных им законов, Вавилов определил сам: они «...представляют, по существу, развитие эволюционного учения в применении к явлениям иммунитета и приводят, таким образом, к эволюционной, или генетической в широком смысле, теории естественного иммунитета» (Вавилов, 1986, с. 492). И если И. И. Мечников был удостоен Нобелевской премии как основоположник современного учения об иммунитете у всех организмов, то Вавилову по праву принадлежит честь быть основоположником учения об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям.

Н. И. Вавилов наметил задачи и направления дальнейших исследований в области иммунитета растений, подчеркивал важность системного подхода к изучению явлений устойчивости и восприимчивости растений, к анализу взаимоотношений хозяина и паразита в единстве со средой их обитания. Его труды в изучении устойчивости к инфекционным болезням были восприняты во всем мире и широко использованы в разработке способов борьбы с болезнями сельскохозяйственных растений (М. В. Горленко, Ю. Т. Дьяков, П. М. Жуковский, П. П. Лукьяненко, Н. А. Наумов, Б. А. Рубин, Б. П. Строгонов, К. Т. Сухоруков, М. К. Хохряков и др.).

В своих работах Н. И. Вавилов обращался к изучению воздействия на растения и других неблагоприятных факторов, в том числе абиотических (в частности, засухи). Еще в 1930-х гг. он отмечал, что природа засухоустойчивости культурных растений, в большинстве своем принадлежащих к экологической группе мезофитов, весьма многообразна. Учитывая опыт мировой агрономической науки и используя географо-экологический принцип и физиологические характеристики культур (размер устьиц, транспирационный коэффициент), Н. И. Вавилов классифицировал растения по степени засухоустойчивости, разделив их на три группы: наименее засухоустойчивые, наиболее засухоустойчивые и занимающие среднее положение по этому признаку (например, пшеница, ячмень, кукуруза, рожь, лен, фасоль, подсолнечник и др.). Он выдвигал задачу комплексного решения проблемы борьбы с засухой, обосновывал

участие физиологии в селекции растений на засухоустойчивость. Н. И. Вавилов поддерживал усилия Е. Ф. Вотчала, В. Р. Заленского, Б. А. Келлера, В. В. Колкунова, Н. А. Максимова, Н. М. Тулайкова, направленные на познание засухоустойчивости культур.

Изучение наследственной изменчивости растений и «Закон гомологических рядов» Н. И. Вавилова

Примечательным событием в деятельности Н. И. Вавилова стал III Всероссийский съезд по селекции и семеноводству, который прошел в Саратове в 1920 г.[13]

Примечательно, что III съезд собрал селекционеров не только Юго-Востока, но и других районов страны. Активное участие в его работе приняли ботаники (В. Р. Заленский, Б. А. Келлер и др.). Обсуждались проблемы взаимодействия наук экологии, генетики, селекции. Комиссию по организации и проведению съезда возглавлял Вавилов. Он же выступил с докладом «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920), фундаментальное значение которого одним из первых признал В. Р. Заленский. После прочтения Вавиловым доклада и долгих аплодисментов присутствовавших именно он произнес емкие, ставшие ныне крылатыми слова: «Съезд стал историческим. Это биологи приветствуют своего Менделеева» (Короткова, 1978, с. 60).

По воспоминаниям А. И. Мордвинкиной (см.: Рядом с Н. И. Вавиловым, 1973, с. 54), выступивший затем профессор Н. М. Тулайков сказал, что к докладу нечего добавить, а можно только утверждать «...Не погибнет Россия, если у нее есть такие сыны, как Николай Иванович». И действительно, если химики благодаря таблице Менделеева открывали новые химические элементы, то селекционеры, базируясь на законе гомологических рядов Вавилова, искали и находили нужные им для селекции формы. Выяснилось, что генетическая изменчивость отнюдь не безгранична и что мутации, как правило, имеют сходную направленность у близкородственных форм. Вскоре доклад Вавилова в расширенном виде был издан в Лондоне (Vavilov, 1922) на английском языке, что принесло ему славу выдающегося генетика. Значительно дополненный вариант этой работы был опубликован в 1935 г. в СССР. По мнению Э. Н. Мирзояна (2007, с. 80–90), закон гомологических рядов был любимым детищем Вавилова, и он занимает особое место в его научном наследии.

В работе «Пять континентов» Н. И. Вавилов (1962а) привел формулу успеха, которую воспринял от К. А. Тимирязева. «Успеха в жизни достигает только тот, кто, поставив себе самые широкие задачи, умеет разбить ведущий к ним путь на этапы, чтобы следить за тем, насколько в течение каждого из них он успел приблизиться к намеченной далекой цели»[14]. Именно этим путем шел

[13] Первый съезд проходил в Харькове в 1911 г., а второй — в Петрограде в 1912 г.

[14] *Тимирязев К. А.* Столетние итоги физиологии растений (1901) // Тимирязев К. А. Изб. соч. : в 4 т. М. : Сельхозгиз, 1948. 360 с.

Вавилов в своей деятельности, нацеленной на исполнение глобальной задачи — мобилизации растительных ресурсов на благо человека. Изучая иммунитет, исследуя виды и роды растений, он находил новые ступени поиска, новые повороты в исследованиях.

В Саратове Вавилов занимался гомологической изменчивостью у различных видов и даже родов растений (Вавилов, 1920). Толчком к этим исследованиям послужили обнаруженные безлигульные формы ржи и пшеницы. Сама идея была отнюдь не нова. Еще Ч. Дарвин привел многочисленные примеры параллельной изменчивости у разных животных (например, оперенные ноги кур, голубей и индюков) и растений (фиолетоволистные разновидности бука, орешника и барбариса). Дарвин предполагал, что сходные признаки обычно возникают у форм, происходящих от одного вида, и только в редких случаях — от потомков разных видов. Сам Вавилов среди своих предшественников называл занимавшихся этим вопросом генетика Гуго де Фриза, палеонтологов Э. Копа и Г. Осборна, ботаника А. И. Мальцева. С. Ю. Липшиц (1947, с. 61) в числе предшественников Вавилова в изучении параллельных рядов морфологической изменчивости называет А. Н. Краснова, видного исследователя флоры Средней Азии. Липшиц ссылается на работы Краснова с родом Курчавка *(Atraphaxis L*). Однако только Вавилову удалось сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Этот этап своего научного творчества Вавилов описал следующим образом: «Изучая детально расовый состав растительного мира, всматриваясь в разновидности и расы, которыми представлены линнеевские виды, несмотря на огромный полиморфизм, можно заметить ряд правильностей в сортовом разнообразии»[15]. Следующий этап его работы был направлен на интеграцию случаев внутривидового полиморфизма.

Вавилов обнаружил множество признаков, закономерно проявляющихся у всех злаков. Например, у всех видов пшениц, ржи, овса, ячменя встречаются формы с черными, белыми, красными или серыми колосьями. Закономерно выражались в разных родах и семействах и такие признаки, как озимость и яровость, остистость и безостость. Параллелизмы затрагивали и варьирующие формы зерна, цветка, чешуи, колоса. Такие же ряды параллельной изменчивости Вавилов нашел у хлопчатника, пырея, огурцов, дынь и тыквы. Он выявил сорта арбузов, похожих не только на дыни, но и на тыквы и кабачки.

Параллельную изменчивость, по мнению Вавилова, можно проследить и в отдельных семействах, и даже в отрядах и классах. Она встречается как у высших растений, так и у низших грибов. В век дробимости растительных форм на все более и более мелкие группы (так называемые жорданоны) Вавилову удалось найти принципы, объединяющие близкородственные группы внутри вида и рода в стройную систему. Суть закона гомологической изменчивости сам Вавилов сформулировал следующим образом: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть

[15] Историю создания «Закона» см.: Вавилов, 1967а, с. 10.

нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости» (Вавилов, 1967а, с. 35).

Основополагающий труд «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» был создан Вавиловым, как отмечалось, на основании обширного экспериментального материала, полученного в ходе исследования полиморфизма культурных растений и их диких сородичей. Именно изучение морфофизиологического разнообразия этих растений и помогло ему выявить правильности в наследственной изменчивости, обобщить их и разработать теорию, которая в последующие годы стала доминантой в его научной деятельности. Совместно со своими учениками, сотрудниками он постоянно собирал экспериментальные материалы, изучал многообразие живого мира, развивал и подтверждал главные положения своего «Закона». Он обогащал его новыми фактами, теоретическими суждениями, последними достижениями генетики, проиллюстрировал таблицами (Вавилов, 1935).

Надо сказать, что не будучи профессиональным генетиком, Вавилов с самого начала своей деятельности уделял огромное внимание этой науке. Не случайно свою первую лекцию, прочитанную в 1912 г. на Голицынских высших женских сельскохозяйственных курсах, он назвал «Генетика и ее отношение к агрономии». Также не случайно, что первая заграничная командировка Вавилова была в лабораторию У. Бэтсона — Мекку тогдашней генетической науки.

В 1939 г., выступая в Москве на Совещании по генетике и селекции, уже в разгар наступления лысенковцев, Вавилов, в ответ на критику, вновь и вновь обосновывал ключевые теоретические положения своего труда. Он говорил об открытии новых фактов параллельных наследственных различий у родственных и неродственных видов. Обращаясь же к природе гомологической изменчивости, объясняя ее родством и единством генетической структуры видов и родов, он подчеркивал и роль отбора. «С другой стороны, — писал он, — она является результатом действия условий, отбора в определенном направлении, в определенных условиях. В последние годы мы констатировали большое количество фактов параллелизмов экологической изменчивости. От этой концепции мы не отказываемся и не можем отказаться, ибо миллионы фактов подтверждают распространенность этого явления» (Вавилов, 1965а, с. 397).

Вавилов не соглашался и с теми учеными, которые привлекали факты параллельной изменчивости к обоснованию концепции номогенеза, эволюции на основе закономерностей (Л. С. Берг). Он убеждал, что многочисленные экспериментальные данные о параллельной изменчивости, полученные им в процессе исследований в области систематики культурных растений и теоретически истолкованные им, не противоречат дарвинизму, а наоборот — развивают его. Он подчеркивал, что факты такой изменчивости были известны уже и самому Дарвину. Однако их дальнейшее накопление, анализ и обобщение было осуществлено именно в «Законе гомологических рядов».

Краткий анализ соотношения взглядов Вавилова и Берга на проблему «направленной эволюции» можно найти у Н. Н. Воронцова (2004, с. 319–323).

С позиций генетики существуют некоторые запретные состояния, к которым не могут привести никакие мутации. Так, у млекопитающих цвет волос может измениться от черного и бурого через рыжий и желтый к бесцветному, но не может стать зеленым или синим, поскольку в цепи реакций, ведущих к образованию пигмента волос млекопитающих, нет путей, которые могли бы привести к возникновению зеленого цвета. Эта мутация невозможна в полном соответствии с законом Вавилова. И никакой естественный отбор не может подхватить то, что не может возникнуть (там же, с. 320). Гомологичные серии генов окраски у животных давно стали одной из ярких иллюстраций к вавиловскому закону (см., напр.: Ватти, Алексеевич, 1976, с. 345–350).

В своем законе Вавилов обратил внимание на существование определенной направленности в изменчивости организмов, впервые высказал мысль о возможности предсказания направления изменчивости на основе анализа рядов изменчивости у еще не изученных организмов. После работ Вавилова изменчивость перестала казаться безграничной.

В последующие годы многие ученые анализировали «Закон» Вавилова, писали о нем. Быстро выяснилась универсальность этого закона. В первом после времен лысенковщины отечественном учебнике по генетике М. Е. Лобашев (1967, с. 308) писал: «Гомологические ряды мутационной изменчивости встречаются не только у высших организмов, но и у простейших и микроорганизмов». Для Лобашева несомненно, что общность генетического материала у родственных систематических групп обеспечивает сходный спектр мутагенеза. Вместе с тем он отмечает, что завеса над молекулярными основами этих процессов еще только начинает приоткрываться. Дальнейшие исследования во всем мире были направлены как раз на изучение молекулярно-генетических основ этого закона (Медников, 1983; Захаров, 1987).

В 1975 г. на XII Международном ботаническом конгрессе о законе Вавилова говорил Ал. А. Федоров. Отмечая его важность для всей биологии, докладчик подчеркнул, что и в век молекулярной биологии «Закон» находит подтверждения, ассимилируя в себе новые данные, которые даже не были известны его создателю[16].

На XIV Международном генетическом конгрессе шведский ученый О. Густафсон в своем докладе сказал: «Применяя закон параллельной изменчивости [так Густафсон называет закон Вавилова] нам действительно удается предсказывать появление различных форм (мутантов и рекомбинантов), являющихся ценным исходным материалом для селекции, ранее не встречавшимся в коллекциях» (Густафсон, 1981, с. 41). Далее он рассмотрел в своем докладе работы XX в. по четырем группам признаков: пелоризму цветков; восковому налету у травянистых растений; устойчивости к болезням; хромосомные перестройки и принцип нейтральности мутаций. Все эти работы блистательно подтвердили теоретические выкладки Вавилова, и даже более — доклад заканчивается утверждением, что «понятие параллельной изменчивости также охватывает макроэволюционные события, включая

[16] СПФ АРАН. Ф. 803. Оп. 2. Д. 28. Л. 3.

глубокие геномные и генные, а также цитоплазматические изменения» (Густафсон, 1981, с. 50).

Сегодня без рассмотрения «Закона Вавилова» не может обойтись ни одно руководство по генетике не только для растениеводов, но и для зоотехников (Бабай и др., 2006, с. 171–173).

Отношение Вавилова к Дарвину и дарвинизму

Н. И. Вавилов всегда позиционировал себя как правоверного дарвиниста. В частности, он высоко оценил участие К. А. Тимирязева и Т. Гексли в истолковании и распространении основных положений эволюционной теории Дарвина. «Редко в естествознании, — писал Н. И. Вавилов (1932, с. 517), — великие идеи имели таких блестящих адвокатов».

В 30-х гг. XX в. в такой же роли, столь же активно и творчески выступил сам Вавилов. Вообще-то, интерес к учению Дарвина у него проявился уже в студенческие годы. По свидетельству Ф. Х. Бахтеева (1988), в 1909 г. будущий ученый принял участие в заседании Московского сельскохозяйственного института, посвященном 100-летию со дня рождения Дарвина. Он выступил с докладом на тему «Дарвинизм и экспериментальная морфология».

В 1913–1914 гг., будучи в Англии, Вавилов занимался в личной библиотеке Ч. Дарвина. Он работал с книгами, которыми некогда пользовался автор идеи естественного отбора, и проник в его творческую лабораторию, поскольку воочию увидел заметки в тексте и в конце книг. Вавилов осознал методологию исследований Дарвина, соприкоснулся с принципами создания им теории, раскрытия динамики эволюционного процесса. Позднее концептуальные установки Ч. Дарвина стали руководящими в его исследовательской деятельности.

В 1932 г. Вавилов выступил с речью на торжественном заседании, посвященном памяти Ч. Дарвина — 50-летию со дня его кончины. Он отметил, что без Дарвина нельзя представить себе современную биологию. В ее историческом развитии Вавилов выделил четыре периода. Он обратился к истории эволюционной идеи, воплощению ее в теорию селекционизма на страницах «Происхождения видов». К. М. Завадский (1973), автор наиболее полной и четкой периодизации развития эволюционной теории, положительно оценил инициативу Вавилова, избранные им критерии периодизации.

Определяя значение учения Дарвина для биологии, Вавилов особо оттенил историчность подхода к толкованию совершенства организмов, по сути дела их адаптивности. Он указал на поляризацию мнений ученых в общей оценке дарвинизма, охарактеризовал особенности борьбы за его принятие. В его анализе обращает на себя внимание акцент на моменте проникновения идеи эволюции в различные отрасли биологии.

Вавиловым не только отражена, но и проанализирована кризисная ситуация в развитии дарвинизма, характерная для первой четверти XX в., та коллизия, которая возникла между эволюционной теорией и генетикой. Успехи в генетике, достигнутые в XX в. (открытие законов наследственности, установление значимости мутаций), он рассматривал как важнейшие

предпосылки к пониманию слагаемых эволюционного процесса, экспериментального формообразования.

Одним из первых среди лидеров российской биологии Вавилов (1965б, с. 259) однозначно высказался за союз генетики с эволюционной теорией, считая, что отрыв первой от эволюционизма, ее стремление «...создать свою собственную замкнутую систему» приведет «...к порочному кругу, из которого нет выхода».

Хорошо известное в истории явление всплеска внимания ученых к классикам науки, их основополагающим трудам в связи с юбилейными датами обнаружилось и в 1939 г., когда наступило 80-летие с момента выхода в свет книги Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора». Биологи вновь, как и в 1932 г., проявили интерес к эволюционной проблематике. Ярким событием 1939 г. явилось издание впервые на русском языке работы Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире». Предисловие к русскому изданию написал Вавилов. Он обратил внимание читателей на экспериментальную основу этого труда, предпринятого Дарвином для определения роли перекрестного опыления в борьбе за существование, а в конечном итоге для обоснования созданного им эволюционного учения. Напомним, что в Лондоне эта работа была издана в 1876 г. Вавилов подчеркнул актуальность поднятых Дарвином проблем, ценность собранных и проанализированных им данных по вопросам цветения, самостерильности и избирательной способности пыльцы.

Предисловие пронизано мыслью о программном характере исследования, его нацеленности на экспериментальное изучение факторов и законов эволюции. Вавилов отметил заинтересованность английского естествоиспытателя выяснением различий самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений, изучением адаптивного значения явления гетеростилии. «Это — как бы завещание грядущим поколениям исследователей», — писал Н. И. Вавилов (1939, с. 9). Он отметил, что все последующее развитие проблемы пола у растений подтвердило справедливость ранее сделанных выводов, указало на необходимость их применения в практике садоводства. Участие Вавилова в юбилейных мероприятиях проявилось еще в выступлении с докладом на Дарвинской сессии Академии наук в ноябре 1939 г. Доклад «Учение о происхождении культурных растений после Дарвина» успел выйти до ареста автора (Вавилов, 1940) и был опубликован вновь спустя более четверти века (Вавилов, 1967г).

Доклад построен в сравнительном ключе: Дарвин и Альфонс Декандоль, значение их работ по изучению изменчивости и эволюции культурных растений. Вавилов проанализировал особенности подхода обоих ученых к объекту исследования и предложил науке ряд важных сопоставлений и выводов. Если Декандоль ставил задачу выяснения родины культурных растений через изучение их систематики, истории, географического распространения путем привлечения лингвистических материалов, то Дарвин ставил иные задачи. Он изучал эволюцию видов, наследственную изменчивость, ее амплитуду, роль отбора.

Раскрывая сущность творческой лаборатории Дарвина в изучении происхождения культурных растений, Вавилов охарактеризовал принципы его работы, ее стержневые линии, состоящие в сборе огромного количества фактических данных, позволивших ему увидеть многообразие признаков вида, их различия качественного и количественного свойства. Н. И. Вавилов (1987, с. 384) заключал: «Великая и бессмертная заслуга Дарвина в том, что он фиксировал внимание на этой диалектике взаимоотношений изменчивости, наследственности и отбора, открывающей возможности для прогрессивной селекции. Вот почему труды Дарвина стали фундаментом теории и практики селекции». Они явились истоком и фундаментом и для самого Вавилова.

Вавилов занял четкую позицию в толковании сущности теории отбора, признав за ней единственную в настоящее время научную попытку объяснения эволюции. Свое отношение к этому центральному пункту дарвинизма Вавилов выражал неоднократно в ряде своих работ. Он рассматривал отбор как объективную реальность, говорил о его фактической обоснованности, ссылаясь, в частности, на материалы Дарвина о происхождении культурных растений. «Синтез фактов, — писал он, — показывает наглядно как огромную наследственную изменчивость видов, так и фактическую действенность отбора, возможность поступательного движения в улучшении пород и сортов» (Вавилов, 1987, с. 384).

В 1937 г. под редакцией Н. И. Вавилова и В. Л. Комарова вышла в свет монография Ч. Дарвина «Происхождение видов» в переводе К. А. Тимирязева. Вавилов тщательно отредактировал перевод и устранил ряд неточностей.

Происхождение культурных растений и концепция вида

Эволюционные идеи нашли отражение и в других исследованиях Вавилова. Задачи селекции, задачи поиска исходного «строительного» материала подвели его к необходимости изучения состава видов культурных растений и их ближайших родичей, выяснения их филогенетических связей. Были обозначены пути этой работы, ее установки: широкий географический подход к изучению эволюции видов. В основе работы лежала идея Дарвина «о единых географических центрах происхождения». Вавилов объяснил сущность этой идеи. Он отмечал: «Каждый вид локализован в его начальном происхождении, эволюция исторична и потому знание истоков вида, путей его географического расселения имеет решающее значение в понимании путей эволюции, в овладении ее этапами, в прослеживании динамики эволюционного процесса» (Вавилов, 1987, с. 387).

Вавилов организовал работу огромного коллектива исследователей по изучению происхождения важнейших культурных растений по единому плану на основе этого эволюционного подхода. Была выполнена задача изучения внутривидового состава важнейших культур, географии их сортового разнообразия, наследственной изменчивости. При этом были использованы новейшие для его времени методы исследования: генетические, цитологи-

ческие, физиологические и др. В результате этой масштабной работы были получены новые факты в отношении видового разнообразия ряда важнейших культур — открыты десятки видов культурного и дикого картофеля, более 30 видов пшеницы. Изучалась земледельческая территория всего земного шара.

В ходе экспедиционных поездок Вавилов знакомился с научными учреждениями посещаемых стран, прежде всего ботаническими садами и опытными станциями. Собирались семена сельскохозяйственных культур и других полезных растений, приобреталась и отправлялась на родину научная литература. Вавилов читал лекции, выступал с докладами. Другие сотрудники Института также совершали путешествия в древние земледельческие страны. Общее число экспедиций в 1923–1940 гг. достигло 180, из них зарубежных было 40 (в 65 стран).

Экспедиционные сборы составили важнейшую часть мировой коллекции семян, содержавшей в 1940 г. около 250 тысяч образцов, в том числе 36 000 образцов пшеницы, 10 022 — кукурузы, 26 636 — бобовых, 23 200 — кормовых, 17 955 — овощных, 12 650 — плодовых.

Была создана широкая сеть опытных станций ВИРа в различных регионах страны, для выявления всего спектра полезных свойств растений в неодинаковых природных условиях и для ведения селекционных работ. Создавались и специализированные станции по отдельным культурам. Изучение географической изменчивости растений стало основой для районирования многих сортов и родов новых культур. В этом отношении показательны знаменитые «географические посевы», которые получили широкое распространение в начале 20-х гг. В 1923 г. в 26 пунктах СССР были проведены исследования по единой программе. Выяснялись закономерности индивидуальной изменчивости возделываемых растений по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам в зависимости от географических факторов исследуемых районов. В последующие годы количество «географических посевов» увеличилось в несколько раз.

Организованные и руководимые Вавиловым планомерные агроэкологические исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, географических законов распространения генов имели не только практическое, но и серьезное теоретическое значение.

Этим исследованиям Николай Иванович уделял особенное внимание в последние годы жизни. К счастью, подготовленные им обобщающие рукописи не попали на Лубянку и тем самым избежали уничтожения. Они были опубликованы в двух томах в 1957 и 1964 г. под заглавием «Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых, бобовых, льна и их использование в селекции: Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур». Ресурсы же самой «вировской» коллекции дали возможность выявить более 2500 сортов, из которых в конце XX в. 450 возделывалось на площади свыше 60 млн га.

В 1926 г. с посвящением памяти Альфонса Декандоля (1806–1893) Вавилов опубликовал работу «Центры происхождения культурных растений», в которой впервые проследил связь очагов происхождения культурных

растений с распространением их диких предков. Он охарактеризовал использованный им в работе дифференциальный ботанико-географический метод определения центров формообразования главнейших культурных растений, в том числе пшеницы, ячменя, культурных овсов, проса, возделываемого льна, конопли. Вавилов был также убежден в необходимости применения экологического подхода при решении вопроса о родине возделываемого растения, при познании его эволюции на пути к человеку. «Для нас нет сомнений, — писал он, — что уже в самой природе, в исходных видах диких растений, в конгломерате рас, которыми были представлены родоначальные группы, была заложена экологическая тенденция, которая заставила человека использовать данный вид» (Вавилов, 1987, с. 114). Это положение, как и правомерность своих идей и методов, Вавилов обосновывал новыми фактами поисковых исследований. Впоследствии им были опубликованы «Ботанико-географические основы селекции», серия работ о растительных ресурсах разных стран. Сначала Вавилов выделил пять основных очагов главнейших полевых, огородных и садовых культур, которые оказались приуроченными к горным районам Азии, Северо-Восточной Африки, Южной Европы, Кордильеров и Скалистых гор (Вавилов, 1926). Под влиянием новых материалов в конечном итоге Вавилов предложил выделять восемь самостоятельных мировых очагов важнейших культурных растений: Китайский, Индийский, Среднеазиатский, Переднеазиатский, Средиземноморский, Абиссинский, Южно-Мексиканский и Центральноамериканский центр, Южно-Американский (Эквадоро-Боливийский), Чилийский и Бразильско-Парагвайский. Для каждого центра указан перечень возделываемых культур. Наибольшее число культурных растений приходилось на азиатский континент — около 70 % всех видов. Наименьшее число их было в Австралии, где до прихода европейцев не знали земледелия и только в новейшее время из дикой флоры в культуру введены эвкалипты, акации, казуарины и др. Вавилов указал и на связь установленных им центров *с* древнейшими цивилизациями, основанными на земледелии. Не случайной оказалась приуроченность центров к горным областям. Разнообразие климата в горах и прилегающих к ним районах, с точки зрения Вавилова, способствовало сосредоточению здесь исключительного разнообразия растительности. Он подчеркивал, что выяснение центров формообразования и происхождения культурных растений позволяет выявить неравномерность распределения внутривидового разнообразия в пределах обитания вида. Центры разнообразия, по мнению Вавилова, и были очагами происхождения культурных растений. Причем в этих центрах сосредоточено наибольшее количество форм с доминантными генами, а вторичные центры характеризуются преимущественно формами с рецессивными генами. Эти идеи в какой-то степени предвосхитили позднейшие представления о принципе основателя Э. Майра и периферийном видообразовании С. Гоулда и Н. Элдриджа.

Важнейшими причинами дивергенции культурных растений Вавилов считал географическую изоляцию, расселение и новые экологические условия. Районы интенсивного разнообразия были для него, прежде всего, зонами наиболее интенсивного действия генетических (мутагенез, рекомбинация,

отдаленная гибридизация) и экологических факторов. Тем самым, решая практические задачи растениеводства, Вавилов сделал важные теоретические обобщения о комплексном характере причин эволюции, которые разделяют большинство современных эволюционистов (Дорофеев, Филатенко, 1987). Исследуя пути эволюции в условиях культуры и сложные взаимодействия генетических и экологических факторов в ее детерминации, Вавилов показал совместное действие искусственного и естественного отбора в эволюции сельскохозяйственных растений. Например, пшеница и ячмень, привнесенные в Китай из Юго-Западной Азии, под влиянием муссонов превратились в подвиды, которые резко отличаются от исходных форм. Одна из основных злаковых культур — рожь — первоначально была сорняком в посевах пшеницы.

Исследование огромного числа культурных растений, их внутривидового и сортового состава, обследование географии сортов в древних и новых земледельческих странах закономерно привело к важной теоретической обобщающей работе о виде. Впервые с докладом «Линнеевский вид как система» Вавилов выступил на V Международном ботаническом конгрессе в 1930 г. На следующий год эта работа была напечатана в расширенном виде (Вавилов, 1931а).

Согласно Вавилову, вид представляет собой сложную систему, включающую тесно связанные друг с другом внутривидовые элементы. Большое внимание было уделено методам выявления генетического разнообразия форм какого-либо вида, кажущегося на первый взгляд однородным. Среди них Вавилов называл скрещивание близкородственных форм, искусственное получение мутаций, вскрытие сложной системы генотипов путем скрещивания с рецессивными формами и т. д. Однако для понимания целостности вида было недостаточно знаний о его генетическом потенциале. Необходимо было учитывать и закономерности экологического формообразования внутри вида. По мнению Вавилова, только путем комплексного изучения морфофизиологических и генетических свойств вида, анализа экологической и географический изменчивости внутривидовых единиц возможно наиболее полно охарактеризовать структуру вида. При разработке критериев, по которым различаются виды, важно учитывать не только физиологическую их обособленность, то есть невозможность получения жизнеспособного или плодовитого потомства при скрещивании представителей разных видов, но и экологическую специализацию вида, его приуроченность к определенному географическому району и т. д.

В опубликованной в 1940 г. на английском языке статье «Новая систематика культурных растений» в международном сборнике «Новая систематика» Вавилов привел систему внутривидовых единиц (Vavilov, 1940). Наиболее крупными подразделениями вида являются экологические и географические расы. Последние в свою очередь разделяются на ботанические разновидности по немногим, легко различимым морфологическим признакам. Разновидности делятся далее на формы, совпадающие с сортами селекционеров, однородными по важнейшим хозяйственно ценным признакам.

Работы Вавилова и его сотрудников прокладывали путь новой политипической концепции вида, лежащей в основе современной систематики и эволюционной теории (Розанова, 1930, 1946; Синская, 1927, 1931). Согласно этой концепции, вид представляет собой не собрание одинаковых, а генетически различных групп организмов, в какой-то мере изолированных друг от друга. Эти группы были названы популяциями. Популяция стала главным объектом экологических, генетических, систематических и эволюционных исследований, так как именно она является основной структурной единицей вида. Но и сама популяция — гетерогенная система, включающая огромное разнообразие генетических форм. Фактически в популяциях у организмов с половым размножением каждая особь уникальна в генетическом отношении. Не случайно еще в 1940 г. внук знаменитого соратника Ч. Дарвина, сам крупнейший эволюционист XX в., Джулиан Хаксли писал, что разрабатываемые Вавиловым практические проблемы селекции и растениеводства способствовали формированию современных взглядов на эволюцию и систематику. Так работы Вавилова по эволюции растений в условиях культуры стали важнейшей составной частью эволюционных представлений в середине XX в.

Анализ концепции вида Вавилова в сопоставлении с учением о виде В. Л. Комарова в контексте истории всей проблемы был предложен К. М. Завадским (1968).

Ал. А. Федоров, давая свою оценку взглядам Вавилова, писал: «Учение о виде как системе внутривидовых таксонов позволяет систематикам растений не попадать в тупик, когда они считают, что дикорастущие виды будто бы не заключают в своем составе внутривидовых единиц. Все разногласия об объеме вида утрачивают свой смысл»[17].

Характеризуя вид как систему, состоящую из подчиненных единиц, Вавилов говорил и о его целостности. Он ставил задачу создания новой — дифференциальной систематики, основанной на генетических, экологических и физиологических признаках. «Мы, несомненно, вступили в эпоху физиологической и биохимической классификации разновидностей», — так писал он в своей последней работе «Новая систематика культурных растений» (Вавилов, 1962б).

Эволюция в культуре

Научные интересы Вавилова, его исследования распространялись и на другие области знания, в частности, физиологию растений, историю науки. Однако начиная с первых публикаций его труды были посвящены проблемам эволюции растений в культуре. Им был подготовлен «Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных» (Вавилов, 1965в), появились статьи по происхождению мирового земледелия (Вавилов, 1931б, в). На декабрьской сессии АН СССР в 1939 г., посвященной

[17] СПФ АРАН. Ф. 803. Оп. 2. Д. 28. Л. 5.

выходу в свет фундаментального труда Ч. Дарвина, Вавилов в последний раз публично подвел итоги развития учения о происхождении культурных растений за 80 лет (Вавилов, 1940). Он разрабатывал научные основы селекции растений в целом и селекции пшеницы как важнейшей продовольственной культуры, а также научные основы организации в стране семенного дела и государственного сортоиспытания, осуществлял их практическое применение. Усилия Вавилова по поиску нового селекционного материала в малодоступных районах имели последователей во многих странах, включая самых именитых ботаников и генетиков предвоенной Германии. Так, например, один из столпов немецкой генетики, основатель первого генетического журнала Э. Баур, в 1929 г. посетил ВИР в Ленинграде и пришел к выводу, что СССР — лидер в области селекции растений и прикладной генетики. Как и Вавилов, Баур и его сотрудники ездили для сбора семян культурных и диких растений в Турцию (1926–1928), Испанию (1928), Южную Америку (1930–1931). В 1935 г. состоялась Гиндукушская немецкая экспедиция во главе с известными ботаниками Т. Рёмером и В. Троллем (Flitner, 1995). Цель и задачи немецких исследований определялись, в основном, трудами Вавилова. Они желали изучить местные сорта культурных растений и близкородственных им диких форм для селекции.

В 1934 г. Вавилов опубликовал небольшую брошюру «Селекция как наука», в которой в сжатой форме изложил основные принципы селекционной работы, построенной с учетом новейших достижений в систематике культурных растений, генетики, биогеографии, экологии и физиологии. В 1938–1939 гг. под его редакцией вышло пятитомное «Руководство по апробации сельскохозяйственных культур». Огромное внимание Вавилов уделял самым сложным проблемам растениеводства, таким как сельскохозяйственное освоение северных территорий, районов пустынь, и в связи с этим защите растений от засухи, горному земледелию, развитию сельского хозяйства в субтропиках. Под его руководством решалась проблема отечественного каучука, велись поиски для введения в культуру новых каучуконосов.

В 1935–1937 гг. были изданы три тома «Теоретических основ селекции растений», в которых подводились итоги мирового опыта труда селекционеров и на этой основе по существу излагалось научное кредо вавиловцев — единомышленников и соратников их лидера. Равного издания тогда не было ни в одной стране. Лишь через несколько лет аналогичное руководство начали публиковать немецкие ученые. У нас же на выход в свет первого тома, посвященного общим вопросам селекции, центральная газета «Правда» откликнулась статьей «Упражнения реакционных ботаников»...

В 1993 г. ВИР выпустил первый том нового издания «Теоретических основ», который состоял из тематических монографий. В 1935 г. начало выходить еще одно фундаментальное издание, задуманное Вавиловым и продолжающееся в наши дни, — «Культурная флора СССР». При жизни Вавилова вышло семь томов. Им был полностью подготовлен и печатался еще один.

Путь на эшафот и реабилитация

Еще при жизни Николая Ивановича всемирно известные ученые оценивали его деятельность и работу возглавляемого им ВИРа как заслуживающую быть поставленной «на первое место среди наших достижений» (Филипченко, 1927). Суммируя деятельность Н. И. Вавилова, в письме к Государственному секретарю США известный генетик Ч. Б. Давенпорт писал: «Вавилов обладал уважением генетиков, где бы они ни работали, как лидер генетиков в СССР. Его огромные знания, его широкие взгляды, его гигантская энергия являлись несметным богатством не только для СССР, но и для сельскохозяйственной науки всего мира. Из-за связи между прогрессом генетики и национальными достижениями в сельском хозяйстве и в других аспектах национальной жизни, вмешательство в работу такого человека, как Вавилов, является не только национальным самоубийством, но и наносит удар по достижениям всей цивилизации» (Davenport, 1992).

Его заслуги были высоко оценены мировым научным сообществом. Н. И. Вавилов состоял членом и почетным членом многих самых престижных зарубежных академий и обществ, в том числе Германской академии естествоиспытателей «Леопольдина», Линнеевского общества в Лондоне, а также Чешской академии наук и искусств, Индийской академии наук, Эдинбургского королевского общества, Американского общества физиологов растений, Нью-Йоркского географического общества, Американского ботанического общества, Мексиканского агрономического общества, Шведского королевского геофизического общества, Испанского общества естествоиспытателей, почетным доктором Софийского университета (Болгария). В 1942 г. Вавилов был избран иностранным членом Лондонского королевского общества (Англия).

С подобными оценками было согласно первоначально и советское правительство. В 1926 г. Вавилову была присуждена премия им. В. И. Ленина за ряд сочинений по исследованию многочисленных рас культурных растений и разработку вопроса о происхождении культурных растений[18]. В 1929–1935 гг. он был президентом, а в 1935–1940 гг. — вице-президентом ВАСХНИЛ. В течение ряда лет (1931–1940) Вавилов являлся президентом Всесоюзного географического общества СССР, будучи его членом с 1921 г. Он был также почетным членом Московского общества испытателей природы. Тем не менее, как отмечалось выше, вступив в борьбу с лысенкоистами, Вавилов был обречен и погиб в сталинских застенках вместе с другими своими соратниками.

Начиная с 1931 по 1941 г. в ВИРе было репрессировано биологов в десятки раз больше, чем во всей Германии в годы диктатуры Гитлера. Сам Вавилов, мечтавший накормить все человечество и способствовавший созданию сотен сортов культурных растений, пройдя через круги ада бериевских застенков, умер от истощения в саратовской тюрьме 26 января 1943 г. и был похоронен в общей могиле для заключенных на Воскресенском кладбище в г. Саратове. Его жена Елена Барулина и их сын Юрий в это время

[18] Известия. 1926. 18 сент. С. 3.

находились в эвакуации в Саратове, но ничего не знали о судьбе мужа и отца, который умирал от голода и дизентерии рядом с ними. Даже помогавший им Сергей Иванович немного мог узнать и ничем не мог облегчить судьбу любимого брата, хотя как член Государственного совета обороны несколько раз встречался со Сталиным по вопросам оборонной науки. Смерть Николая Ивановича потрясла Сергея Ивановича, из опубликованных страниц его дневника видно, как нелегко ему было встречаться с убийцами своего брата. Он умер очень рано и незадолго до смерти посетил место, где был захоронен Николай Иванович.

Война приостановила репрессии против генетиков и селекционеров, тем более что в германских войсках на оккупированной территории создавали специальные отряды для похищения генетических материалов в российских институтах, организованных Н. И. Вавиловым (Хоссфельд, 1999). С новой силой репрессии возобновились после августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г., когда генетика была запрещена и тысячи ее сторонников выгнаны с работы. При невыясненных обстоятельствах погиб в горах старший сын Николая Ивановича Олег, молодой талантливый физик. Само имя лидера советских генетиков Вавилова в России было под запретом и ушло надолго в небытие, в то время как на Западе о нем писали многие крупные биологии (Ф. Г. Добржанский, К. Дарлингтон, С. Харланд и др.), а в США в 1951 г. вышли его избранные труды.

В 1955 г. Вавилов был официально реабилитирован, начали выходить его труды, в том числе пять томов «Избранных трудов» (1959–1965), и литература о нем, но лысенковщина как социально-политическое явление в советской науке, хотя и в несколько «смягченной» форме сохранялась даже после 1964 г., когда она официально была осуждена после снятия Н. С. Хрущева. Только в 1987 г., когда праздновали 100-летие со дня рождения Вавилова, Россия воздала посмертные почести одному из своих самых великих сыновей. Были проведены заседания с участием генетиков и селекционеров Аргентины, Болгарии, Германии, Дании, Индии, Норвегии, Перу, Румынии, Финляндии, Чехословакии, Швейцарии, Швеции. Югославии, Японии. Этот юбилей, включенный ЮНЕСКО в календарь памятных дат, отмечался и в других странах. Лондонское Линнеевское общество посвятило Вавилову специальное заседание и опубликовало доклады, посвященные развитию его идей. Международные симпозиумы прошли в Брно, Гатерслебене, Софии. Выступая в мае 1987 г. в Доме литераторов в Москве, член-корреспондент АН СССР Юрий Иванович Полянский сказал: «Никогда история не простит Сталину убийства Вавилова», — и битком набитый зал аплодисментами встретил это заявление. После реабилитации Вавилова Лысенко всячески старался отрицать свою причастность к уничтожению Вавилова и не раз истерически кричал: «Я не убивал Вавилова, я не убивал Вавилова!». Весь массив архивных документов, включая свидетельства современников и соратников Вавилова, среди которых были и наши учителя, однозначно говорят о том, что Вавилова убили ничтожные людишки за то, что он был гений, искренне любил науку и свою страну, был честен, доброжелателен и признан мировой наукой.

Имя Вавилова носят теперь Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства, Институт общей генетики Российской академии наук и Саратовский сельскохозяйственный институт, Российское общество генетиков и селекционеров названо Вавиловским. Президиум РАН присуждает премии имени Н. И. Вавилова, а президиум Российской академии сельскохозяйственных наук — именные вавиловские медали.

Его научное наследие интенсивно разрабатывается в современной науке, последователи Вавилова идут все дальше, открывают новые факты, выдвигают новые идеи, пересматривают устоявшиеся ранее взгляды. Наука XXI в. существенно отличается от науки первой половины XX в. И этот процесс вполне закономерен и необратим. Но как бы далеко ни ушло наше знание от Вавилова, одно останется навеки — героический образ великого ученого, пошедшего на мученическую смерть в борьбе за свободу человеческого духа. Вот почему подвиг Николая Ивановича Вавилова воистину бессмертен. Американский генетик Дж. Р. Харлан (1981, с. 31) сказал: «В мировоззрении Вавилова ценно то, что выдержало проверку временем, — это его теория (философия) и стратегия создания национальных программ селекции. Это учение Вавилова постепенно превращается в международную глобальную стратегию... Мир в целом сильно отстает еще от мировоззрения Вавилова, но медленно и постепенно идет по пути, предсказанному много лет назад Вавиловым».

Заключение

Многоплановые работы Н. И. Вавилова подтвердили и развили эволюционное учение Ч. Дарвина, названное им всеобъемлющим. Он впервые обосновал и реально доказал, что только на основе синтеза дифференциальной систематики, ботанической географии, генетики, экологии и физиологии растений можно искать и находить пути к «взятию твердынь видовых крепостей», познанию путей происхождения культурных растений. Своими исследованиями Вавилов способствовал изучению ряда проблем эволюционной теории, в том числе субстрата эволюции, проблемы адаптациогенеза. Разрабатывая последнюю, экспериментально и теоретически он базировался на дарвиновском понимании процесса становления приспособленности. Его позиция наиболее яркое выражение нашла в следующем утверждении: «Основным, решающим фактором в эволюции, в формировании приспособлений, в оформлении видов как жизненных конституций является естественный и искусственный отбор» (Вавилов, 1987, с. 401). В то же время Вавилов, в отличие от многих других эволюционистов своего времени, последовательно отстаивал генетический подход к изучению эволюционных проблем: «Весь смысл генетических исследований, во всяком случае, в овладении формообразованием и в выяснении эволюционного процесса. Достижения последних лет в области селекции и генетики, по существу, есть дальнейшее развитие дарвинизма, эволюционного учения» (Вавилов, 1990, с. 172). Распространяя свои теории и достижения среди научного со-

общества, Н. И. Вавилов способствовал формированию идеи широкого эволюционного синтеза в биологии.

Подтверждением вышесказанного является, в частности, цитата из фундаментальной книги Н. Н. Воронцова «Развитие эволюционных идей в биологии»: «Другим источником синтеза генетики и эволюционизма стали работы Н. И. Вавилова и его последователей по изучению закономерностей изменчивости. Вавиловский “закон гомологических рядов” (1922) впервые в биологии открыл пути для прогнозирования фиксируемых естественным отбором мутаций. Там, где большинство исследователей видело полную случайность, Вавилов увидел закономерность. Эти работы Н. И. Вавилова развивались не только его школой, но и вызвали интерес у таких далеких от изучения культурных растений биологов, как ихтиолог Л. С. Берг, как гистолог А. А. Заварзин-старший» (Воронцов, 2004, с. 269).

Вавилов развивал системный подход к изучению явлений восприимчивости и устойчивости растений к воздействию неблагоприятных факторов среды. Он ввел ботанико-географический метод в иммунологию растений, развивал понятие об естественном иммунитете, предложил его классификацию. Он установил и развивал положение о сопряженности эволюции паразита и растения-хозяина, выяснял связь иммунитета с условиями среды.

Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, обратил внимание на его прогностическую сущность, возможность предсказания существования в природе и создания новых растительных форм. Н. И. Вавилов открыл центры происхождения культурных растений, установил связь происхождения возделываемых растений с распространением их диких предков. Он обосновал принципы селекции растений, разработал учение об исходном материале, использовании методов генетики, физиологии, биохимии, рассмотрел пути привлечения в селекцию видового и сортового разнообразия важнейших культур.

Н. И. Вавилов раскрыл причины дивергенции возделываемых растений, определил районы интенсивного формообразования, предложил политипическую концепцию вида. Под руководством Вавилова в ВИРе была создана обширная мировая коллекция культурных растений. Она явилась следствием блестяще и планомерно организованных и проведенных им экспедиций в многочисленные районы мира.

В итоге можно сказать, что Вавилов, во-первых, своими исследованиями резко продвинул вперед биосистематику, без создания которой построение СТЭ было бы невозможным.

Во-вторых, Вавилов вплотную подошел к идее эволюционного синтеза и должен был бы (если бы не трагический поворот его судьбы) оказаться в числе ее архитекторов. При этом необходимо отметить, что самостоятельно построить СТЭ он бы не смог. У него не было ни должного генетического образования, ни достаточного математического таланта, чтобы самому проделать те популяционно-генетические расчеты, которые произвели в 1930-е гг. Сьюэл Райт, Рональд Фишер и Джон Холдейн. Скорее всего, Вавилов даже не воспринял их в полной мере, ввиду перегруженности этих статей интегральными и дифференциальными расчетами.

Однако Вавилов, безусловно, был одним из биологов, для которых появление в 1937 г. книги Феодосия Добржанского «Генетика и происхождение видов» должно было явиться отправной точкой для новых обобщений. Не зря же Джулиан Хаксли (1887–1975), решив в 1940 г. объединить усилия генетиков и систематиков для построения новой системы эволюционных понятий, пригласил Н. И. Вавилова в число авторов коллективной монографии «Новая систематика». Книга вышла уже после ареста Вавилова. Статья «Новая систематика культурных растений» (Vavilov, 1940; см. также Вавилов, 1962б) предъявлялась Вавилову на допросах как доказательство того, что он иностранный шпион. В статье дана интереснейшая концепция политипического вида. Этот сборник читал весь научный мир, так что значение данной публикации трудно переоценить.

Николай Иванович, несомненно, входил в число тех немногих ученых, которые обладали достаточным кругозором и научной смелостью, чтобы объединить данные эволюционной генетики с другими биологическими дисциплинами и произвести так необходимый в то время эволюционный синтез. Наряду с Дж. Хаксли и Э. Майром Николай Иванович Вавилов должен был бы стать идеологом СТЭ. Бесконечно жаль, что этого не произошло.

Литература

Бабай А. В., Кочиш И. И., Скрипниченко Г. Г. Генетика. М. : Колос, 2006. 446 с.

Баутин, В. М., Глазко В. И. «Петровка» и Николай Иванович Вавилов. М. : МСХА им. К. А. Тимирязева, 2007. 244 с.

Бахтеев Ф. Х. Николай Иванович Вавилов. 1887–1943. Новосибирск : Наука, 1988. 270 с.

Бирштейн В. Я. Николай Вавилов — жертва сталинского террора // Ист.-биол. исслед. 2010. Т. 2. № 3. С. 142–146.

Бухарин Н. И. Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм–ленинизм / ред. П. И. Валескалн и Б. П. Токин. М. : Ком. акад., 1932. С. 34–61.

Вавилов Н. И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. М., 1913а. 110 с. (Тр. селекц. станции при Моск. с.-х. ин-те. Вып. 1).

Вавилов Н.И. Агрономическая секция Британской научной ассоциации в 1913 г. (Письма из Англии) // Вестн. сел. хоз-ва. 1913б. № 41. С. 10–14.

Вавилов Н. И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1919. 240 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.

Вавилов Н. И. Р. Э. Регель. [1867–1920. Некролог] // Регель Р. Э. Хлеба в России. Пг., 1922. С. 6.

Вавилов Н. И. Новейшие успехи в области теории селекции. М. : Кооп. изд-во, 1923. 16 с.

Вавилов Н. И. О восточных центрах происхождения культурных растений // Новый Восток. 1924. № 6. С. 291–305.

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Л., 1926. 248 с.

Вавилов Н. И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений // Природа. 1927а. № 10. Стб. 763–774.

Вавилов Н. И. Современные направления научно-агрономической работы в СССР и за рубежом // Изв. Гос. Ин-та опытн. агрономии. 1927б. Т. 7. № 2. С. 141–153.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М. ; Л. : ОГИЗ, 1931а. 32 с.

Вавилов Н. И. Мексика и Центральная Америка как основной центр происхождения культурных растений Нового Света // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931б. Т. 26. Вып. 3. С. 135–199.

Вавилов Н. И Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931в. Т. 26. Вып. 3. С. 3–44.

Вавилов Н. И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Природа. 1932. № 6–7. Стб. 511–526.

Вавилов Н. И. Селекция как наука. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1934. 16 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд., перераб. и расш. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. 56 с.

Вавилов Н. И. Предисловие к переводу // Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1939. С. 8–10.

Вавилов Н. И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.

Вавилов Н. И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 1. С. 117–157.

Вавилов Н. И. Пять континентов: Повесть о путешествиях в поисках новых растений. М. : Географиздат, 1962а. 253 с.

Вавилов Н. И. Новая систематика культурных растений // Вавилов Н. И. Избр. тр. : В 5 т. Т. 3. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962б. С. 492–503.

Вавилов Н. И. Выступление на Совещании генетики и селекции, 7–14 окт. 1939 г. в Москве // Вавилов Н. И. Избр. тр. : В 5 т. Т. 5. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1965а. С. 386–399.

Вавилов Н. И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Вавилов Н. И. Избр. тр. : В 5 т. Т. 5. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1965б. С. 253–261.

Вавилов Н. И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Вавилов Н. И. Избр. тр. : В 5 т. Т. 5. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1965в. С. 406–428.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л. : Наука, 1967а. 91 с.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Вавилов Н. И. Избр. произв. : В 2 т. Т. 1. Л. : Наука, 1967б. С. 62–87.

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Вавилов Н. И. Избр. произв. : В 2 т. Т. 1. Л. : Наука, 1967в. С. 88–202.

Вавилов Н. И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Вавилов Н. И. Избр. произв.: В 2 т. Т. 1. Л. : Наука, 1967г. С. 303–327.

Вавилов Н. И. Из эпистолярного наследия. 1911–1928 гг. // Вавилов Н. И. Научное наследство. Т. 5. М. : Наука, 1980. 427 с.

Вавилов Н. И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М. : Наука, 1986. 519 с.

Вавилов Н. И. Происхождение и география культурных растений. Л. : Наука, 1987. 438 с.

Вавилов Н. И. «Жизнь коротка, надо спешить...». М. : Сов. Россия, 1990. 704 с. (Публицистика классиков отечественной науки).

Вавилов Ю. Н., Рокитянский Я. Г. Голгофа: Архивные материалы о последних годах жизни академика Вавилова (1940–1943) // Вестник РАН. 1993. № 9. С. 830–846.

Васина-Попова Е. Т. Роль Н. И. Вавилова в развитии советской генетики и селекции животных // Генетика. 1987. № 11. С. 2002–2006.

Ватти К. В., Алексеевич Л. А. Сравнительная генетика и онтогенетика окрасок у животных // Физиологическая генетика / ред. М. Е. Лобашев и С. Г. Инге-Вечтомов. Л. : Медицина, 1976. С. 326–350.

Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество // Вернадский В. И. Избр. соч. Т. 5. М., 1960. С. 238–251.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : КМК, 2004. 432 с.

Воронцов Н. Н., Голубовский М. Д. Популяционная и эволюционная генетика в СССР в вавиловское время (1917–1941) // Вавиловское наследие в современной биологии. М. : Наука, 1989. С. 270–298.

Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М. : Наука, 1988. 424 с.

Гончаров Н. П. К юбилею заведующих Бюро по прикладной ботанике А. Ф. Баталина, И. П. Бородина, Р. Э. Регеля // Бюл. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 445–461.

Гончаров Н. П. Первые заведующие Бюро по прикладной ботанике и организаторы гостсортсети. Новосибирск : Гео, 2009. 210 с. (С. 70–130 — глава 5. Николай Иванович Вавилов).

Грумм-Гржимайло А. Г. В поисках растительных ресурсов мира: Некоторые научные итоги путешествий академика Н. И. Вавилова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 149 с.

Густафсон О. Н. И. Вавилов и параллельная изменчивость // Генетика и благосостояние человечества : Тр. XIV Междунар. ген. конгр. М. : Наука, 1981. С. 40–53.

Дорофеев В. Ф., Филатенко А. А. Становление и развитие учения Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений // Генетика. 1987. № 11. С. 1916–1926.

Есаков В. Д. Н. И. Вавилов и организация науки в СССР : науч. докл. (дис.) ... д-ра ист. наук. М. : Ин-т ист. СССР АН СССР, 1990. 63 с.

Есаков В. Д. Николай Иванович Вавилов: Страницы биографии. М. : Наука, 2008. 288 с.

Жуковский П. М. Ботаника. М. : Высш. шк., 1967. 667 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование Л. : Наука, 1968. 403 с.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л. : Наука, 1973. 422 с.

Захаров И. А. Закон генетической гомологии Н. И. Вавилова в современной генетике // Генетика. 1987. № 11. С. 1937–1948.

Захаров И. А. Н. И. Вавилов — руководитель Института генетики Академии наук СССР // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 12.

Кайданов Л. З. Генетика популяций. М. : Высш. шк., 1996. 319 с.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х — начале 30-х гг.). СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

Колчинский Э. И. Вавилов Николай Иванович // Биология в Санкт-Петербурге. 1703–2008. Энциклопедический словарь / сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб. : Нестор-История, 2011. С. 83–84.

Колчинский Э. И., Лебедев Д. В. Джордано Бруно XX века // Выдающиеся отечественные биологи. Вып. 1. СПб. : СПбСУ, 1996. С. 29–44.

Конашев М. Б. Становление эволюционной теории Ф. Г. Добржанского. СПб. : Нестор-история, 2011. 280 с.

Короткова Т. И. Н. И. Вавилов в Саратове (1917–1921): Документальные очерки. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 1978. 120 с.

Левина Е. С. Вавилов, Лысенко, Тимофеев-Ресовский... Биология в СССР: история и историография. М. : АЙРО XX, 1995. 157 с.

Липшиц С. Ю. Систематика, флористика и география растений // Бреславец Л. П., Исаченко Б. Л., Комарницкий Н. А., Липшиц С. Ю., Максимов Н. А. Очерки по истории русской ботаники. М. : Изд-во МОИП, 1947. С. 9–114.

Лобашев М. Е. Генетика. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1967. 752 с.

Манойленко К. В. Влияние творческого наследия Н. И. Вавилова на развитие экологической физиологии растений // С.-х. биол. Сер. биол. раст. 1997. № 1. С. 30–7.

Манойленко К. В. Николай Александрович Максимов. 1880–1952. М. : Наука, 1999. 180 с.

Медведев Ж. А. Взлет и падение Лысенко. М. : Книга, 1993. 347 с.

Медников Б. Н. Гомологическая изменчивость и эволюционное значение // Развитие эволюционной теории в СССР. Л. : Наука, 1983. С. 122–137.

Мирзоян Э. Н. Николай Иванович Вавилов и его учение. М. : Наука, 2007. 180 с.

Наука и кризисы. Историко-сравнительные очерки / ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб. : Дмитрий Буланин, 2003. 1039 с.

Николай Иванович Вавилов. Материалы к биобиблиографии ученых СССР / авт. вступ. ст. И. А. Захаров. М. : Наука. 1987. 168 с.

Переписка Н. И. Вавилова и У. Бэтсона / публ. подг. Е. С. Левиной // Вопр. ист. естествоз. и тех. 1998. № 2. С. 43–52.

Поповский М. Дело академика Вавилова. М. : Книга, 1991. 303 с.

Резник С. Е. Николай Вавилов. М. : Молодая гвардия, 1968. 334 с. (ЖЗЛ, вып. 11 [452]).

Резник С. Е. Дорога на эшафот. Париж ; Нью-Йорк : Третья волна, 1983. 127 с.

Розанова М. А. Современные методы систематики растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Прил. 41. 1930. 5–184 с.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. 255 с.

Рядом с Н. И. Вавиловым: Сборник воспоминаний. 2-е изд., доп. М. : Сов. Россия, 1973. 253 с.

Синская Е. Н. Межвидовые скрещивания культурных Brassica (Геносистемат. исслед.) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1927. Т. 17. № 1. С. 1–166.

Синская Е. Н. К познанию вида в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 25. № 2. С. 1–97.

Сойфер В. Власть и наука: Разгром коммунистами генетики в СССР. 4-е изд., перераб. и доп. М. : ЧеРо, 2002. 1022 с

Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений / отв. ред. В. А. Драгавцев, Д. В. Лебедев. СПб. : ВИР, 1994. 615 с.

Суд палача: Николай Вавилов в застенках НКВД. Биограф. очерк. Документы / сост. : Я. Г. Рокитянский, Ю. Н. Вавилов, В. А. Гончаров ; автор очерка Я. Г. Рокитянский. 2-е изд., доп. и испр. М. : Academia, 1999. 552 с.

Тимирязев К. А. Столетние итоги физиологии растений (1901) // Тимирязев К. А. Изб. соч. : в 4 т. М. : Сельхозгиз, 1948. 360 с.

У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге / ред.-сост. М. Б. Конашев ; отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб. : Наука, 2002. 558 с.

Филипченко Ю. А. Успехи генетики за последние 10 лет (1918–1927) в СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1927 . Вып. 1. С. 3–11.

Харлан Дж. Р. Изучение происхождения и эволюции культурных растений со времени Н. И. Вавилова // Генетика и благосостояние человечества : Тр. XIV Междунар. ген. конгр. М. : Наука, 1981. С. 29–32.

Хоссфельд У. Захват немецкими фашистами генного материала Вавиловских институтов в 1943 г. // На переломе. Отечественная наука в первой половине XX в. Вып. 2. СПб. : Алетейя, 1999. С. 244–259.

Argueta A. V., Argueta Q. P. Vavilov, a Soviet Darwinist in Mexico // Ист.-биол. исслед. 2011. Т. 3. № 1. С. 66–82.

Davenport Ch. B. Letter. Not only national suicide but a blow in the face for civilization // Herald of the Russian Academy of Science. 1992. Vol. 62. № 7. P. 513–514.

Fenzi M. New book about the life and work of Nikolay Vavilov // Ист.-биол. исслед. 2011. Т. 3. № 1. С. 104–105.

Flitner M. Sammler, Räuber und Gelehrte: die politischen Interessen an pflanzengenetischen Ressourcen, 1895–1995, Frankfurt/Main ; New York : Campus, 1995. 336 S.

Huxley J. Memories. London : Allen&Unwin, 1970. 296 p.

Kolchinsky E. I. Nikolaj Ivanovich Vavilov // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Potraits. Bd II / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München, 2001. P. 77–94.

Pringle P. The Murder of Nikolai Vavilov: The Story of Stalin's Persecution of One of the Great Scientists of the Twentieth Century. New York : Simon & Schuster, 2008. 370 p.

Shwartz J. In pursuit of the gene. From Darwin to DNA. Cambridge ; London : Harward Univ. Press, 2008. 384 p.

Vavilov N. I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. Vol. 12. № 1. P. 47–81.

Vavilov N. I. The problem of the world's agriculture in the light of latest investigations // The cross roads. London, 1931. P. 95–106.

Vavilov N. I. The New Systematics of Cultivated Plants // The New Systematics / ed. J. Huxley. Oxford: Claredon Press, 1940. P. 549–566.

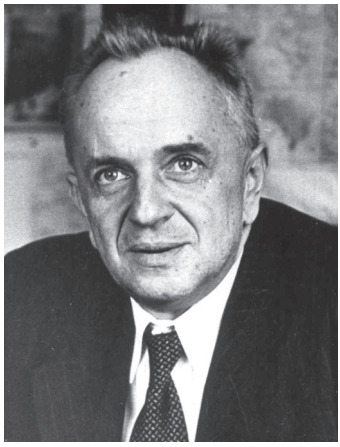
Where our food comes from. Retracing Nikolay Vavilov's quest to end famine / ed. C. P. Nabhan. Washington: Islandpress, 2008. 214 p.

Часть II
АРХИТЕКТОРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Глава 6
Ф. Г. ДОБРЖАНСКИЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

М. Б. Конашев

Основные вехи жизненного пути



Феодосий Григорьевич Добржанский (Theodosius Dobzhansky) родился 25 января (12 января по старому стилю) 1900 г. в провинциальном городке Немирове Подольской губернии (в советские времена Винницкая область Украины), скончался 18 декабря 1975 г., в городе Дэвис штата Калифорния США. Отец его — Добржанский Григорий Карлович (1861–1918), преподавал математику в русской мужской гимназии и происходил из семьи мелкопоместных польских землевладельцев. Мать — Войнарская Софья Васильевна (1864–1920), из семьи священнослужителя, являлась дальней родственницей Ф. М. Достоевского. В 1909 г. Феодосий Добржанский поступил в первый класс гимназии в Немирове. В 1910 г. семья Добржанских переехала в Киев, где он учился в 6-й Киевской гимназии, а в 1917 г. поступил на естественное отделение физико-математического факультета Университета св. Владимира (с 1920 г. ВИНО — Высший институт народного образования). В 1921 г. Добржанский окончил отделение, сдав все экзамены, но документа об окончании университета не получил. В 1918–1919 гг. он был ассистентом академика В. И. Вернадского во Всеукраинской академии наук (ВУАН), а с 1919 г. — зоологом Зоологического музея ВУАН. Кроме того, в 1919 г. Добржанский преподавал на «нулевом» семестре университета, в 1919–1920 гг. был ассистентом Одесского сельскохозяйственного института и с 1920 г. являлся сотрудником Украинской академии наук (УАН) и преподавателем Киевского политехнического института (КПИ). В 1921–1924 гг. он состоял аспирантом при кафедре зоологии КПИ. С 1922 по 1923 г. — преподаватель рабфака КПИ (лектор по биологии и зоологии) и лектор по биологии в Киевском педагогическом институте, а с 1922 г. одновременно — научный сотрудник Всероссийского сельскохозяйственного ученого комитета и Московского института экспериментальной зоологии. В 1924–1927 гг. Добржанский работал ассистентом кафедры генетики ЛГУ, а в 1925–1927 гг. — ученым специалистом Бюро евгеники и генетики (с 1927 г. — Отдел генетики) Комиссии по изучению естественных производительных сил (КЕПС АН СССР).

В 1927 г. Добржанского командировали в США, где с 1928 по 1929 г. он стажировался в лаборатории Т. Х. Моргана в Колумбийском университете в Нью-Йорке в качестве стипендиата Рокфеллеровского фонда. С 1929 г. он ассистент по курсу генетики в Калифорнийском технологическом институте, куда последовал за Т. Х. Морганом. В 1936 г. Добржанский становится профессором генетики в том же институте и гражданином США, в 1940–1962 гг. он профессор зоологии в Колумбийском университете, в 1962–1970 гг. — профессор в Институте Рокфеллера, с 1970 г. — заслуженный профессор в отставке, а с 1971 г. — адъюнкт-профессор Калифорнийского университета.

Добржанский избирался президентом шести и членом десяти научных обществ, членом ряда академий, в том числе Национальной академии наук США и Лондонского Королевского общества, почетным доктором наук двадцати одного университета, был награжден девятью почетными медалями, среди которых такие как Кимберовская премия за выдающиеся достижения в области генетики (1958) и высшая научная награда США — Национальная медаль за научные достижения (1964).

В канун 75-летия Добржанского его коллеги решили выдвинуть его кандидатуру вместе с кандидатурой С. Райта на Нобелевскую премию. Все необходимые бумаги был подготовлены и отосланы в декабре 1974 г. в Стокгольм, однако 18 декабря 1975 г. Ф. Г. Добржанского не стало, а Нобелевские премии присуждаются живым ученым (Конашев, 2008).

Формирование ученого как эволюционного биолога

По собственному свидетельству Добржанского, эволюционистом он стал, еще будучи гимназистом, когда прочел «Происхождение видов» Чарлза Дарвина в частной библиотеке своего друга Вадима Александровского (Конашев, 1991а, с. 57). Гимназическое обучение мало способствовало решению Добржанского стать биологом, поскольку было преимущественно гуманитарным, а биология преподавалась только в трех младших классах и скорее представляла собой естественную историю. Но были обстоятельства, этому решению благоприятствовавшие. Феодосий оказался единственным среди гимназистов, кто интересовался биологией, и учитель биологии дал ему ключ от кабинета, в котором имелся настоящий микроскоп, и даже разрешил брать этот микроскоп домой. В гимназии была небольшая библиотека, в которой имелись не только научно-популярные, но и научные книги, одна из которых представляла собой фундаментальный труд о бабочках. Знакомство Добржанского с немецкой энтомологический литературой, среди которой его наиболее любимыми работами были книги М. Р. Штандфуса, где излагались эксперименты, выполненные на бабочках и молях, помогло впоследствии приступить к собственным исследованиям на дрозофиле (The Reminiscences, 1962, p. 237).

Вместе с Александровским он занимался коллекционированием бабочек, которое начал еще в Немирове в тот год, когда пошел в гимназию, и вскоре друзья обследовали все доступные им окрестности Киева. Летом 1914 г. груп-

па из двух учителей гимназии и примерно десятка гимназистов совершила небольшое путешествие по Кавказу, открывшее перед Добржанским бесконечную красоту и богатство огромного мира природы и оставившее у него неизгладимое впечатление от гор на всю жизнь. Путешествие настолько пришлось обоим приятелям по душе, что летом 1916 г. они уже вдвоем отправились снова на Кавказ — за новыми впечатлениями и новым энтомологическим материалом. Зимой 1915/1916 г. они познакомились с В. Н. Лучником, бывшим студентом Московского университета, посвятившим себя энтомологии и организовавшим в Киеве энтомологическое общество.

По совету Лучника, ставшего фактически его первым научным руководителем, Добржанский перешел от любительского коллекционирования к исследованию божьих коровок и опубликовал свою первую научную статью с описанием нового вида рода Coccinella из окрестностей Киева (Добржанский, 1917). Он очень гордился этой статьей, считая, что внес настоящий вклад в науку. За короткий срок Добржанский выполнил обширные исследования по систематике Coccinella, обитающих на Украине, и к 1927 г. опубликовал почти два десятка работ, посвященных изучению систематики, географической изменчивости и полиморфизма у божьей коровки. Исследования полимофизма природных популяций божьей коровки продолжались, в том числе чуть более десяти лет в США (см. напр.: Dobzhansky, 1931, 1933a, 1941c).

Эти исследования дали Добржанскому новое по тем временам понимание проблемы расо- и видообразования. Виды, изучавшиеся Добржанским, были полиморфными видами со значительной географической изменчивостью. На основе анализа этой изменчивости, различий в относительной частоте вариаций в разных частях местообитания вида в 1924 г. Добржанский сделал вывод о том, что дифференциация местных популяций (групп особей одного и того же вида, имеющих определенное местообитание и свободно скрещивающихся друг с другом) и расообразование представляют собой начальную стадию полноценного видообразования. Такой трактовке проблем вида и видообразования способствовала популяционная интерпретация вида, принятая к тому времени русскими энтомологами (Krementsov, 1994).

В целом уже в те годы Добржанский приобрел богатый опыт не только настоящего натуралиста и систематика, работавшего главным образом не с музейными коллекциями, а с экземплярами особей, собранных им самим в природных местообитаниях вида, но и биогеографа. Кроме Украины и Кавказа, Добржанский в 1920-е гг. исследовал популяции божьей коровки также в Средней Азии, совершив в составе нескольких комплексных научно-исследовательских отрядов многомесячные путешествия в эту часть СССР. В этих поездках 1925–1927 гг. он приобрел весьма ценный опыт долговременных дальних экспедиций, в том числе как их руководитель, в далеко не простых условиях многодневных конных переходов через разные климатические и экологические районы (Конашев, 1994б).

Зимой 1915/1916 г. начинается предварительный этап генетических исследований Добржанского вместе с другим его учителем С. Е. Кушакевичем, профессором зоологии Киевского университета. Кушакевич пригласил гимназиста Добржанского, прослушавшего его курс зоологии до поступления в

университет, к себе в лабораторию. Одновременно Добржанский приступил к самостоятельному исследованию половой дифференциации у речных моллюсков *Paludina vivipara* и получил интересные результаты, но из-за Гражданской войны не смог завершить эту работу и опубликовать их.

Унесенный стихией Гражданской войны из Киева, Добржанский, однако, до ее завершения возвращается домой и, еще будучи студентом, становится сначала временным, а с мая 1921 г. — постоянным ассистентом кафедры зоологии сельскохозяйственного факультета Политехнического института. Это позволило ему вернуться к научным занятиям уже в совершенно новой не только для него области – генетике. С генетикой Добржанский познакомился благодаря статьям Ю. А. Филипченко, появившимся в 1919 и 1922 г. в журнале «Природа» (Филипченко, 1919, 1922), в которых был дан обзор работ школы американского генетика Т. Х. Моргана, создателя хромосомной теории наследственности. Согласно этой теории, в то время все еще разделявшейся немногими (Музрукова, 2002), материальными единицами наследственности являются гены, линейно расположенные в хромосомах — нитевидных образованиях в ядрах клеток, определяющих наследственные свойства организмов. Эти статьи Филипченко стали для Добржанского настоящим откровением (Dobzhansky, 1980, p. 232). В отличие от Филипченко, первоначально увидевшего в мутантах дрозофилы (плодовой мушки) не более чем коллекцию уродств, Добржанский угадал значение мутаций для эволюции. Кроме того, зимой 1921/1922 г. Г. А. Левитский, ученик известного цитолога С. Г. Навашина, профессора Политехнического института, специально ездил на две недели в Петроград, чтобы познакомиться с новейшей иностранной литературой, привезенной Н. И. Вавиловым из поездки в США. На основе записей, сделанных в библиотеке Вавилова, он прочитал своим двум товарищам по квартире — Н. Ю. Вагнеру, также ученику С. Г. Навашина, и Ф. Г. Добржанскому — целый курс по генетике.

Однако для Добржанского этого было недостаточно, и он отправился в Петроград, чтобы пообщаться с питерскими коллегами. Летом того же 1922 г. Добржанский ездил также в Москву в Институт экспериментальной биологии, где С. С. Четвериков поделился с ним культурами дрозофилы и опытом работы с этим новым экспериментальным объектом (Dobzhansky, 1980, p. 237). Незадолго до этого культуры были привезены из США Г. Мёллером (Захаров, Рязанцева, 1987, с. 63). Однако Добржанский «не имел возможности начать работу с мутантами *Drosophila* в Киеве в 1923 году» (Dobzhansky, 1980, p. 233). Поэтому, получив от Филипченко письмо с приглашением занять должность ассистента на кафедре генетики и экспериментальной зоологии в Петроградском университете, он с радостью принимает это приглашение. Прибыв 24 января 1924 г. в Петроград, Добржанский тут же приступил к исполнению новых для себя обязанностей и к продолжению собственных исследований на дрозофиле множественного действия генов. Уже через два года он публикует свою первую статью по генетике дрозофилы (Dobzhansky, 1924a). Изучив генетическую детерминацию ряда половых признаков дрозофилы, Добржанский, как и Морган, пришел к выводу, что каждый ген определяет несколько признаков и проявляется множественным образом.

Это исследование Добржанского получило высокий и очень лестный отзыв Левитского (Левитский, 1929).

Тогда же, в 1924 г., Добржанский пытается дать менделевскую интерпретацию явлениям местной и географической изменчивости божьей коровки, его самого первого исследовательского объекта (Добржанский, 1924а). Он заключил, что большой размах внутрипопуляционной и межпопуляционной генетической изменчивости божьей коровки является результатом одних и тех же эволюционных процессов, имеющих строго дарвиновскую природу. Эти исследования оказали существенное влияние на создание и последующее утверждение теории эволюции, так как способствовали переходу систематиков к пониманию видов как генетически разделенных менделевских популяций (систем популяций), содержащих огромное количество генетической изменчивости (Lewontin, 1981, p. 96).

Ранние исследования Добржанского по полиморфизму и географической изменчивости были важны не только потому, что в них фактически были соединены воедино три подхода: таксономический, экологический и генетический. Само по себе такое соединение позволило Добржанскому прийти к выводу (относящемуся не только к божьим коровкам) о единой менделевской природе расовых и видовых признаков: «Таким образом некоторые экземпляры, наичаще среднеазиатского происхождения, мы по внешним их признакам не можем отнести с уверенностью ни к одному из этих двух видов *Adalia,* по крайней мере без применения методов вариационной статистики (метода наименьших квадратов). Весьма существенно, что для разновидностей *bipunctata* — var. *sexpustulata и quadrimaculata* — доказана их наследственность (Шредер); при скрещивании с var. *typica* они наследуются по Менделю, признаки их доминируют. Крайне вероятно то же и для других разновидностей и *bipunctata,* и *decempunctat*a». Исходя из этого, Добржанский заключал, что «популяция *bipunctata* в Средней Азии генотипически более пестра, чем в Европе» (Добржанский, 1924а, с. 208–209).

В пользу положения о единой менделевской природе расовых и видовых признаков уже в то время свидетельствовал анализ определенных данных зарубежных генетиков, выполненный Добржанским. Отмечая, что еще недавно большинство биологов резко противопоставляло «видовые» признаки признакам «расовым» и «мутационным», он обосновал ошибочность такого противопоставления. Во-первых, «опыты Бауэра, Лотси, Гериберт-Нильсона и других авторов, работавших с межвидовыми гибридами, показали, что по меньшей мере в некоторых случаях видовые признаки наследуются точно так же, как и признаки расовые» (Добржанский, 1925, с. 45). Во-вторых, исследование видов дрозофилы, анализу результатов которого посвящен обзор, продемонстрировало, что менделевская основа наследственности и изменчивости у разных видов одинакова (там же, с. 52).

Таким образом, понимание Добржанским процесса видообразования опиралось на результаты, полученные в исследованиях на двух объектах, а не на одном, и по двум направлениям, а не по одному. Наследственную природу полиморфизма божьей коровки Добржанский объяснял по аналогии, используя и экстраполируя данные генетического анализа, проведенного в ходе

исследования генетики дрозофилы. Иначе говоря, в силу объективной невозможности проведения всего исследования на одном объекте, Добржанский уже в это время осуществил своего рода предварительный исследовательский синтез, соединив в единой теоретической, мыслительной модели данные и понятия, полученные в результате исследования разных явлений, на разных объектах и с первоначально разными исследовательскими задачами.

Таким образом, уже к моменту появления статьи Четверикова (1926) о генетических аспектах процесса эволюции Добржанский сформировался как генетик, имеющий определенные эволюционные позиции. Более того, анализ ранних исследований Добржанского показывает, что уже тогда он пришел к ряду положений, вошедших впоследствии в его эволюционную теорию. В частности, эти исследования, «предпринятые под влиянием его бывшего профессора С. С. Четверикова, заложили основу, на которой он построил позднее свою теорию происхождения географических рас» (Ehrman, Wallace, 1976, p. 46). Справедливость такой оценки подтверждается следующим выводом Добржанского, сделанным в результате анализа фено- и генотипической изменчивости божьей коровки: «Различия в относительной частоте разных вариаций *bipunctata* в разных частях ареала этого вида с этой точки зрения сводятся к тому, что в одних областях видовая популяция слагается из одних, а в других областях из других биотипов, либо слагающие популяцию биотипы не одинаково обычны в разных местах. И в том, и в другом случае перед нами начало расообразовательного процесса, идущего путем дифференциации смешанной популяции» (Добржанский, 1924а, с. 209). В докладе на 4-м Международном конгрессе энтомологов в августе 1928 г., как бы подводя итог своим исследованиям на территории СССР, Добржанский писал: «Происхождение географических рас может рассматриваться как результат процесса дифференциации из первично смешанной популяции в пределах вида. Все стадии этого процесса могут быть найдены среди существующих видов (божьей коровки. — *М. К.*)» (Dobzhansky, 1928, p. 553).

Сходное значение имели и первые популяционно-генетические исследования Добржанского на дрозофиле, определенным итогом которых явилась статья 1933 г. (Dobzhansky, 1933b), в которой он анализировал разные аспекты стерильности гибридов между *Drosophila pseudoobscura* и *D. persinilis*, известных тогда как расы A и B *D. pseudoobscur*a. Эти исследования положили начало серии его экспериментальных работ, промежуточным итогом которых явилась концепция изолирующих механизмов (см. ниже).

Выбор Добржанским проблемы изоляции как предмета популяционно-генетических исследований не был случайным. К этому выбору его привели исследования на божьей коровке, в ходе которых он пришел к убеждению о ненадежности общепринятого критерия морфологического сходства для определения видовой принадлежности особей (Добржанский, 1926б, 1927). В частности, только исходя из различий в половых органах, он смог провести различия между видами одного рода, а в результате другого исследования «некоторые виды, считавшиеся до сих пор отдельными, пришлось слить воедино» (Добржанский, 1926б, с. 30). Кроме того, анализ некоторых особенностей географической изменчивости *A. bipunctata* и *A. decempunctata* подвел к предположению,

что в Средней Азии происходит «гибридизация *bipunctata* с каким-либо другим видом, вероятнее всего с *decempunctata*» (Добржанский, 1924а, с. 209).

Подготовка Добржанского и как систематика-натуралиста, и как генетика позволила ему принять активное и успешное участие в острой борьбе советских генетиков с ламаркизмом (об этой борьбе см. подр.: Гайсинович, 1968), в ходе которой он неоднократно и аргументированно отстаивал дарвиновскую трактовку проблемы наследственности с учетом последних достижений генетики. Добржанский убедительно показал, что «вся современная генетика в целом свидетельствует против существования наследования приобретенных признаков» (Добржанский, 1926а, с. 40). Представление о неизменных генах, навязывавшееся ламаркистами генетике, как подчеркивал Добржанский, в действительности «не пользуется никаким кредитом в современной генетике» (там же, с. 46).

Преданность Добржанского науке была безусловной, а его увлеченность генетикой и идеей эволюции огромной. По свидетельству Н. Н. Медведева, в то время студента кафедры генетики и экспериментальной зоологии, часто так бывало, что жена Добржанского «с последним трамваем уезжала на Петроградскую сторону, а сам Добржанский после того, как было сделано приходившееся на ночные часы очередное наблюдение или вскрытие личинок или куколок дрозофилы, располагался спать на рабочем столе рядом с культурами дрозофилы, положив под голову снятый с себя грубошерстный френч» (Медведев, 1978, с. 15–16). Эта преданность науке была свойственна и другим генетикам его поколения. В тот период дух служения науке, научного демократизма и даже некоего научного братства был присущ если и не всем отечественным ученым, то все же большей их части. Соответствовавшие этому духу правила и нормы, в первую очередь моральные, сохранились в отечественной генетике и эволюционных исследованиях, несмотря на последующие трудные для их развития условия, и в значительной степени способствовали возрождению как генетики, так и эволюционной теории в СССР в 1950–1960-е гг. (Александров, 1987–1988; Колчинский, Конашев, 2003; Медведев, 1993; Сойфер, 2002).

Сначала Добржанский был единственным на кафедре, кто работал с дрозофилой. Но исследования дрозофилы привлекали студентов и аспирантов кафедры Филипченко, как тех, кого Добржанский позвал из Киева (Ю. Я. Керкис, Ю. Л. Горощенко и Н. Н. Медведев), так и других (М. Л. Бельговский, Р. А. Мазинг, А. А. Прокофьева-Бельговская), уже составлявших будущую группу дрозофилистов. Формирование вокруг Добржанского этой группы происходило, помимо актуальности самого направления, в значительной степени также благодаря тому, что Добржанский не только умел заражать своей убежденностью и увлеченностью, но и своей любовью к кооперации в широком смысле слова. Эта яркая черта личности Добржанского особенно отчетливо проявилась как в ленинградский период его жизни в форме своеобразной артельности (Konashev, 1994, p. 68), так и позднее в Америке, в частности в виде соавторства многих теоретических и экспериментальных работ, статей, монографий и учебников (Конашев, 1991а, с. 67).

Преемственность научных традиций, в том числе этических, их укрепление и развитие — характерная черта того времени. Обеспечивалась эта преемственность целым комплексом культурных механизмов, конечно же, не лишенных

проблем и противоречий. Всеми качествами действительно научной школы в этом смысле обладала и школа Ю. А. Филипченко (Конашев, 1994г). Нет никаких сомнений в том, что лучшего места, если не считать лабораторию С. С. Четверикова, для роста Ф. Г. Добржанского как генетика не было.

Для формирования личности Добржанского как ученого и человека важным был еще один элемент. Окружение Добржанского в гимназический период, во время учебы в Киевском университете и работы в Киевском политехническом институте в начале 1920-х гг., а затем на кафедре генетики и экспериментальной зоологии Ленинградского университета (1924–1927) было достаточно гетерогенным по своим научным, культурным и политическим взглядам. Но при этом люди из этого окружения имели такие общие черты, как преданность науке, интеллигентность, порядочность, были высокообразованны и сведущи во многих областях, обладали широким кругозором и свободой мысли.

При этом Ф. Г. Добржанский оказался знаком почти со всеми выдающимися отечественными генетиками и эволюционистами того времени: с уже упоминавшимися С. С. Четвериковым, заложившим основы популяционной генетики в нашей стране и создавшим московскую школу популяционной генетики, И. И. Шмальгаузеном, одним из основателей современной эволюционной теории, В. И. Вернадским, создателем учения о биосфере и ноосфере, а также с Н. И. Вавиловым, Г. А. Левитским, Г. Д. Карпеченко, Л. С. Бергом, и наконец, с Ю.А. Филипченко, основателем первой в России и одной из первых в Европе кафедры генетики в Петроградском университете и одной из двух ленинградских генетических школ. Каждый из них как раз в это время создал свою оригинальную генетическую или эволюционную концепцию, обладал огромной научной и культурной эрудицией, активно участвовал в научной жизни. Со многими из них он обсуждал эволюционно-генетическую проблематику, в частности с С. С. Четвериковым (The Reminiscences, 1962, p. 235), постоянно спорил с Ю. А. Филипченко, следы чего можно найти в их переписке (У истоков..., 2002). В отличие от Филипченко, считавшего, что генетика имеет лишь ограниченное эволюционное значение, так как не способна объяснить макроэволюцию, включая процесс видообразования, Добржанский специально подчеркивал эволюционное значение новейших генетических открытий, в первую очередь, относившихся к мутациям. В начале 1920-х гг. он пережил подлинное увлечение номогенезом Л. С. Берга — теорией, согласно которой эволюция осуществляется не посредством отбора случайно возникающих наследственных изменений, как предполагал Дарвин, а на основе реализации неких внутренних законов. Вероятно, именно благодаря этому кратковременному увлечению номогенезом у Добржанского выработался своего рода иммунитет к модным эволюционным моделям, не раз противопоставлявшимся дарвинизму впоследствии.

Пройдя горнило двух революций 1917 г. — Февральской и Октябрьской, Гражданской войны и трансформации большевизма в сталинизм, закончившейся как раз в год «великого перелома», Добржанский приобрел также стойкий иммунитет ко всякого рода «измам», начиная с национализма и кончая антикоммунизмом, получив такую уникальную даже по меркам всемирной

истории и сверхконцентрированную закалку, аналог которой трудно, если вообще возможно, найти. В результате Добржанский, как и многие люди из его окружения, стал разносторонне развитым и внутренне свободным человеком.

Как относительно свободный человек Добржанский формировался сам и формировал свою эволюционную теорию, конечно же, не в безвоздушном пространстве, а в конкретно-исторической, меняющейся обстановке, в реальном мире, постоянно, прямо у него на глазах претерпевавшем реальную и ошеломительную социальную эволюцию. В этом смысле его судьба и его теория есть результат взаимодействия целого ряда факторов этой всемирно-исторической, глобальной эволюции и в то же время конкретных, единичных действий вполне конкретных, единичных людей, чьи действия, как и мысли, чувства, были в свою очередь связаны с этими факторами, обусловлены ими сложным косвенным путем и, так сказать, вплетены в сам процесс взаимодействия этих факторов. Однако почти всегда, при самом сложном, запутанном и почти немыслимом раскладе процесса (процессов) взаимодействия так называемых исторических сил, отдельных институтов, групп и лиц, по крайней мере, в определенные периоды или даже моменты, несколько факторов или всего один фактор, одно лицо играет главную, определяющую роль. На судьбу Добржанского и его эволюционной теории решающее влияние оказал Филипченко, устроив ему научную командировку в лабораторию Моргана и определив те условия, при которых теория эволюции Ч. Дарвина могла бы считаться верной и, более того, быть преобразованной в новую эволюционную теорию XX в. — века генетики.

Получив, как и В. В. Алпатов, а чуть позднее Г. Д. Карпеченко и некоторые другие молодые русские биологи, стипендию Рокфеллеровского фонда (Кожевников, 1993), в декабре 1927 г. Добржанский со своей женой, также биологом по образованию, Н. П. Сиверцевой (девичья фамилия), отправляется в США, где проводит два очень плодотворных в научном отношении года (Конашев, 2008).

По возвращении Добржанского планировалось развернуть масштабные исследования по генетике дрозофилы на кафедре и в Бюро по генетике КЕПС (Комиссии по исследованию производительных сил) АН СССР, создав специальную «дрозофильную группу», в которую, помимо самого Добржанского, должны были войти несколько молодых сотрудников кафедры (в начале командировки Добржанского еще студентов): Ю. Я. Керкис, Н. Н. Медведев, Ю. Л. Горощенко, Р. А. Мазинг, М. Л. Бельговский и, возможно, некоторые другие (Конашев, 1994а, б). Во всяком случае, Филипченко предлагал Добржанскому взять в эту группу столько исследователей, сколько понадобится (У истоков..., 2002, с. 368).

Во время командировки Добржанского к созданию такой группы и условий для ее успешной деятельности усиленно готовились по обе стороны океана. В Ленинграде приобретали необходимое оборудование, обустраивали помещения, обучали людей. В первую очередь, обучал сам Добржанский — заочно, посредством дачи специальных исследовательских тем и руководством их выполнения. Добржанский намеревался привезти с собой коллекцию культур дрозофилы, которая в случае успешной транспортировки, по его мнению, стала бы лучшей в Европе. Таким образом, кафедру генетики ЛГУ

намечали превратить в один из крупнейших центров исследований генетики дрозофилы в стране и за рубежом (Конашев, 1994а).

Стипендия была дана Добржанскому только на год, но ему удалось продлить время своего пребывания в США сначала до 27 июня 1929 г., а затем еще примерно на такой же срок. Однако Филипченко, первоначально советовавший Добржанскому по возможности как можно дольше оставаться в США, вынужден был известить его, что командировку продлевают только до 1 апреля 1930 г. После долгих и мучительных раздумий Добржанский принял решение остаться временно в США, о чем незамедлительно сообщил Филипченко, подчеркнув, что не может бросить проводимую научную работу и вернуться к указанному сроку. Это решение кардинально изменило его судьбу, сделав «невозвращенцем» и на самом деле навсегда закрыв обратную дорогу.

Первоначально ничего страшного как бы и не произошло. Переписка с Филипченко продолжалась до скоропостижной кончины последнего в мае 1930 г. (У истоков..., 2002, с. 20–411). Более того, после смерти «патрона» Добржанский настойчиво пытался найти себе место на родине через Н. И. Вавилова и своих бывших коллег. Но в 1931 г. он все же отказывается от предложения Н. И. Вавилова занять должность ученого специалиста в Генетической лаборатории АН СССР (Конашев, 1991б).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что с точки зрения социально-культурного контекста, несомненно, теория эволюции Добржанского свое начало получила еще в доамериканский период. Но при этом это начало оказалось растянуто почти на весь этот период и как бы расчленено на несколько «стадий» становления, ни одна из которых не может быть признана решающей или ключевой. Как некая предельно общая, абстрактная идея, и даже скорее как мечта о собственной теории эволюции оно возникло, причем, возможно, подсознательно, еще у пятнадцатилетнего подростка Феодосия после прочтения «Происхождения видов» Ч. Дарвина. Как философская идея или концепция это начало появилось у Добржанского уже в 1920-е гг. Во всяком случае, контуры именно философской концепции эволюции уже присутствуют, пусть и латентно, в его статьях середины 1920-х гг. Как всеобщая идея развития оно не просто витало в воздухе, а воплощалось в социально-политическую действительность, частью и участником которой на протяжении всех 1920-х гг. был Добржанский. В качестве собственно биологической концепции это начало растянуто также почти на весь этот период, так как отдельные элементы и части будущей теории эволюции, притом еще в предварительном, часто едва эскизном виде, складывались, образовывались не мгновенно, а на протяжении ряда лет этого периода.

Первые контуры эволюционной теории

Особая роль Ю. А. Филипченко в процессе создания теории эволюции Ф. Г. Добржанского не сводилась лишь к приглашению на созданную им кафедру и обеспечению благоприятных условий для работы и взаимной критики, а затем к организации его поездки в лабораторию Т. Г. Моргана. В теоретическом

отношении роль Филипченко состояла в невольной подсказке Добржанскому того пути, следуя по которому, можно было прийти к новой эволюционной теории, не только совместимой с новейшими открытиями генетики, но и строящейся на этих открытиях как на одном из главных своих оснований. В чем же заключалась эта подсказка, и каким образом Филипченко ее сделал, а Добржанский ею воспользовался?

После окончания естественного отделения физико-математического факультета Петербургского университета в 1905 г. Филипченко был оставлен при университете для подготовки к профессорскому званию, а в 1911 г. его командировали за границу в Германию, в лабораторию Р. Гертвига в Мюнхене и на биологическую станцию в Неаполе (Медведев, 1980). Вернувшись из-за границы в Петербург в 1912 г., Филипченко защитил диссертацию по развитию Apterygota на степень магистра зоологии и сравнительной анатомии (опубликована как «Развитие изотермы» в 1912 г.), и его утвердили в должности приват-доцента Петербургского университета и препаратора Зоологического кабинета. В 1913 г. он начинает чтение курса о наследственности и эволюции (Медведев, 1978, с. 12). Вероятно, при подготовке этого курса им наряду с другими статьями была написана и обширная работа по эволюционной теории «Очерки по вопросам эволюции и наследственности», опубликованная в весьма популярном в то время журнале просветительского характера «Русское богатство» (Филипченко, 1913). Поскольку статья была написана не для научного издания, она лишена списка литературы. Однако через год увидела свет небольшая книжка Филипченко под симптоматичным названием «Изменчивость и эволюция» (Филипченко, 1915), которая фактически была всего лишь расширенной версией статьи 1913 г., снабженной списком литературы. Поэтому статья является первоисточником при анализе отношения Филипченко к теории эволюции Ч. Дарвина.

Свою статью 1913 г. Филипченко начинает с признания эволюционной концепции Ч. Дарвина полноценной научной теорией: «Учение об эволюции организмов существует в биологии, как строго научная теория, уже более 50 лет, с тех пор, как в 1859 году появилась книга Дарвина “Происхождение видов”» (Филипченко, 1913, с. 113). Далее он показывает, что дарвиновский механизм эволюции через отбор благоприятных признаков не подтверждается данными, полученными новой экспериментальной биологией, которые указывают на существование в природе другого механизма эволюции: через мутации и автогенез. Правильность или ошибочность этого недарвиновского механизма эволюции, однако, окончательно не выяснена.

Каким же образом при этих условиях достижения генетики (тогда еще именовавшейся, в том числе и Филипченко, менделизмом) позволяют разрешить проблему происхождения видов? По Филипченко, в наиболее простом случае один элементарный вид (раса) будет отличаться от другого элементарного вида «всего одним элементарным свойством». Тогда, продолжает Филипченко, суть эволюционного изменения определяется следующим образом: «Вопрос о происхождении видов заменяется вопросом о происхождении самых низших классификационных групп в пределах одного вида, а если между ними все различие заключается в присутствии одного свойства, то мы приходим, в конце концов,

к вопросу, как возникает новое свойство или группа новых свойств. Дав ответ на это, мы тем самым выясним и главную сущность эволюции» (Филипченко, 1913, с. 128). Таким образом, Филипченко прямо связал индивидуальную наследственную изменчивость с видовой, предположив, что в определенный момент (моменты) эволюционного процесса они *тождественны*. Тем самым Филипченко разрешил методологически проблему исследования видообразования и, быть может, сам того не осознавая, указал путь исследования процесса видообразования, его механизма опытным, экспериментальным и точным способом. В самом деле, прослеживая и измеряя строго количественно единичные изменения элементарных единиц наследственной изменчивости (или их сколь угодно больших совокупностей) возможно в конечном итоге проследить и подсчитать и происхождение новой формы вплоть до видовой. Сам Филипченко по ряду причин не пошел по этому пути и даже не сформулировал четко это положение. Однако в конце 1920-х гг. он все же признал дарвиновскую роль отбора, благодаря доказательству существования ступенчатых (по терминологии Филипченко) мутаций: «Весьма вероятно, что те мелкие, но наследственные изменения, которые клал в основу своей теории Дарвин, предполагая их дальнейшее закрепление путем подбора, и являются подобными ступенчатыми мутациями... И если подбор совершенно бессилен сместить среднюю величину ряда, состоящего из одних индивидуальных изменений, т. е. генотипически однородного, то им легко можно достигнуть этого в материале, представляющем смешение основной формы с одной или несколькими происшедшими от нее ступенчатыми мутациями трансгрессивного характера, т. е. в популяции из нескольких различных биотипов» (Филипченко, 1929, с. 107). Тот шаг, который не смог сделать Филипченко по пути, им фактически уже намеченном, был сделан Добржанским уже в середине 1920-х гг.

Прежде всего, следует признать, что прямых доказательств того, что Добржанский прочел эти и другие работы Филипченко, предшествовавшие появлению Добржанского на кафедре генетики и экспериментальной зоологии ЛГУ, нет (Konashev, 1994, с. 73). Но в пользу прочтения им всех основных генетических и эволюционных работ Ю. А. Филипченко говорят три косвенных доказательства. Во-первых, интерес самого Добржанского к эволюционной проблематике, а также то, что он на протяжении всей последующей жизни прочитывал буквально все, что требовалось прочитать, по всем направлениям своих интересов, как научных, так и общекультурных, в том числе философских и исторических. Только учитывая это, можно с очень большой долей вероятности считать, что Добржанский прочел все генетические и эволюционно-генетические статьи Филипченко. Во-вторых, Филипченко, при чтении своим студентам как общих лекций, так и спецкурсов, в том числе по проблемам наследственности и по эволюционной теории, давал им перечни всей имевшейся на тот момент соответствующей литературы, включая в них и собственные работы, и, что еще важнее, требовал от студентов полного, досконального знания этой литературы. В своих же лекциях и опубликованных работах, а также на семинарах руководимой им кафедры генетики, Филипченко детально разбирал всю новейшую литературу (Медведев, 1978, с. 16). Целый ряд его работ был специально посвящен изложению и критическому обзору самых современных эмпирических данных

и теоретических заключений, опубликованных в зарубежной периодической научной литературе и монографиях (Конашев, 1999). В-третьих, поскольку Филипченко спорил с Добржанским по эволюционно-генетическим вопросам, он не мог в этих спорах не сослаться, приводя те или иные аргументы и данные, как на чужие, так и на свои собственные работы. Тем более что Филипченко в тот период скептически относился к дарвинизму и к возможности синтеза генетики и дарвинизма. Учитывая все вышесказанное, скорее всего, Добржанский читал работы Филипченко эволюционно-генетического характера включая статью 1913 г. «Очерки по вопросам эволюции и наследственности» и книгу 1915 г. «Изменчивость и эволюция». В чем же состоял тот шаг, который он мог сделать и действительно сделал в сторону нового, притом эволюционно-генетического понимания теории Дарвина после прочтения работ Филипченко?

В одной из научно-популярных статей «Наследственность и мутации», опубликованной в 1924 г. в журнале «Человек и природа», Добржанский большое внимание уделил всестороннему рассмотрению вопроса о значении мутаций для эволюции. Начав с разбора тех аргументов, которые выдвигались против такого значения, он указал на то, что возражение, основанное на редкости мутаций, уже устранено благодаря работам многих генетиков, в первую очередь трудам школы Т. Г. Моргана (Добржанский, 1924б, с 420). В подтверждение Добржанский ссылался на то, что за 15 лет изучения только одного вида дрозофилы *D. melanogaster* было найдено «уже свыше 200 мутаций, отличающихся от нормальной («дикой») мухи самыми разнообразными признаками» (там же, с. 421). Среди мутирующих мух были обнаружены «даже такие признаки, как продолжительность жизни, инстинкты, плодовитость». Более того, аналогичные мутации были установлены и у других видов дрозофилы, в частности у *D. simulans, D. willistoni, D. obscura, D. repleta* (там же, с. 422). Отмечая далее, что «за последние годы мутации открыты на целом ряде объектов, кроме дрозофилы», что «мутации далеко не редкость» и что часто мутации отличаются незначительно и «изменения, вносимые мутацией, открываются лишь при тщательном изучении организма», Добржанский писал, что значение мутаций для эволюции «заключается в том, что признаки их, комбинируясь друг с другом (по законам Менделя), становятся материалом для деятельности естественного (а при содействии человека также и искусственного) отбора» (там же, с. 424). И далее он подробнее раскрывал то, как мутации выполняют эту роль материала для отбора: «Непрерывная перетасовка ген происходит всюду на наших глазах, причем появляется огромное количество комбинаций ген; при этом легко может статься, что одни комбинации окажутся гармоничнее, лучше, более приспособлены к жизни, чем другие. Благодаря деятельности естественного подбора, некоторые из этих комбинаций будут вымирать, другие окажутся безразличными, третьи полезными. Новая мутация сразу же после своего появления попадает в этот сортирующий аппарат комбинативной изменчивости и отбора, и коль скоро создастся гармоническая комбинация, она укрепится в природе — этап эволюции совершится» (там же, с. 424).

Статья Добржанского, опубликованная в № 5/6 журнала, с учетом сроков редакторской работы и подготовки номера к печати, скорее всего, была написана весной или даже зимой 1924 г., когда автор уже был в Ленинграде.

Косвенным аргументом в пользу такого предположения является то обстоятельство, что в 1923 г. Добржанский был еще, скорее всего, всецело занят своими исследованиями полиморфизма божьей коровки и своими первыми генетическими экспериментами на дрозофиле. К тому же, он отчаянно, но настойчиво пытался выбраться из киевской провинции, что было отмечено выше, и ему, вероятно, было просто не до серьезных размышлений по эволюционной тематике. Наконец, Н. П. Сиверцева, с которой он познакомился ранее, на какое-то время оттеснила науку на второй план (The Reminiscences, 1962, p. 18). Лишь обосновавшись на новом месте в Ленинграде, он мог вздохнуть спокойно и, став семейным человеком, подобно Ч. Дарвину, заняться тем, что его интересовало больше всего.

Показательно также, что в том же 1924 г. Филипченко начинает переоценивать соотношение генетики, в особенности мутационной теории, и теории Дарвина: «Вообще теории Дарвина и де Фриза отнюдь не исключают одна другую, как это многим казалось вначале, а скорее взаимно дополняют друг друга. Если же принять во внимание существование особых *ступенчатых мутаций*, как мы их назвали, — мутаций в одних средних величинах, которые, вероятно, особенно часто имеют место в природе, хотя и гораздо менее заметны, то многие из соображений Дарвина о накоплении “мелких, последовательных”, но непременно наследственных изменений приобретут для нас совершенно новый, но при том вполне современный смысл» (Филипченко, 1924, с. 71).

Таким образом, уже в начале 1924 г. для Добржанского и отчасти даже для Филипченко проблема мутаций как материала для дарвиновского отбора уже была в принципе снята. Стало ясно, что мутации могут быть таким материалом и, скорее всего, им и являются. Именно это позволяло Добржанскому заключить свою статью следующим выводом: «Заслуга генетики в том, что она поставила на верный путь опытного исследования труднейшие проблемы биологии — наследственность и эволюцию» (Добржанский, 1924б, с. 425). Иначе говоря, генетика для Добржанского уже была средством, и очень эффективным, исследования эволюции, а значит, и обновления эволюционной теории.

Но что же тогда еще требовало своего опытного исследования? Какие труднейшие проблемы, относившиеся одновременно к наследственности и эволюции, необходимо было решить? Во-первых, нужно было точно оценить, в том числе с эволюционной точки зрения, количество и качество имевшегося в природе мутационного материала, того материала, с которым, согласно теории Ч. Дарвина, работал отбор. Именно эта задача и методы ее решения были сформулированы С. С. Четвериковым два года спустя (Четвериков, 1926), а затем решена благодаря превосходным экспериментальным исследованиям его учеников — Н. П. Дубинина, Д. Д. Ромашова, Н. В. Тимофеева-Ресовского во второй половине 1920-х — первой половине 1930-х гг. (Серебровский, Дубинин, Агол, Слепков и Альтшуллер, 1928; Серебровский, Дубинин, 1929; Экспериментальный анализ..., 1934а, б). Эти работы позволили двум из них в 1932 г. сформулировать и свое собственное видение проблемы вида (Дубинин, Ромашов, 1932). На эти работы Добржанский ссылался в соответствующей части своей книги «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky 1937a, с. 42, 43, 46, 63, 81, 87, 95, 117, 120, 128–130, 132, 137, 272 — Дубинин; с. 43 — Гершензон;

с. 20, 21, 24–26, 30, 35–37, 41–46, 154–156 — Тимофеев-Ресовский). Все они, правда, с некоторым расхождением, включая работы, опубликованные в зарубежных журналах, приведены и в списке литературы (Dobzhansky, 1937a). Во-вторых, требовалось подтвердить эффективность действия с этим материалом естественного отбора. Эту часть исследований также выполнили другие ученые (см. подр.: Галл, 1976; Gall, Konashev, 2008). Наконец, в-третьих, требовалось доказать, что в этом материале, среди признаков, затрагиваемых мутациями, имеются и видовые. Мало того, требовалось также показать, что отбор этих видовых признаков при определенных условиях приводит в конечном итоге к формированию нового нормального, полноценного вида, и определить сами эти условия. К решению именно этой, третьей задачи, Добржанский приступил фактически тогда же, в 1922–1924 гг. На этом основании можно говорить об особом, «третьем пути» Добржанского.

Исключительно интересна в этом отношении его статья под принципиально важным названием «Мутации и видообразование», опубликованная в том же году, что и статья С. С. Четверикова, которую он начинает с утверждения: «Среди проблем эволюционного учения одно из первых мест занимает проблема возникновения новых видов» (Добржанский, 1926в, с. 31). Изложив дарвиновскую схему видообразования, Добржанский отмечает далее: «Равным образом легко представить себе и расщепление одного вида на два или больше новых видов: отбор раскалывает первоначально однородную видовую популяцию сперва на несколько рас, а затем эти расы, становясь все более различными, превращаются уже в разные виды» (там же, с. 31). Разобрав все возражения против мутаций как материала для деятельности естественного отбора, показав их полную несостоятельность в свете последних данных генетических исследований, а также то, что мутации представляют единственный источник наследственных различий (там же, с. 32–44), Добржанский в заключение следующим образом определяет процесс возникновения видов: «Процесс мутирования доставляет те наследственные различия, которые, суммируясь благодаря деятельности естественного отбора, дают начало видовым различиям. Различные виды, даже весьма близкие друг к другу, всегда отличаются большим количеством различных наследственных факторов. Между тем, факториальная мутация, как бы резки ее признаки ни были, как бы велика ни была таксономическая ценность ее признаков, все же приводит к образованию формы, отличной от исходной всего лишь в одном факторе. Важно, однако, что путем отбора из смешанного материала могут быть созданы различные формы, отличающиеся друг от друга любым количеством генов. Этот-то процесс постепенной дифференцировки смешанной популяции, идущий в природе, и есть процесс видообразования» (там же, с. 44). Тем самым Добржанский не только излагал свою концепцию видообразования, но и предлагал себе и другим программу исследования этого процесса образования видов, состоящую из изучения: а) индивидуальной и расовой наследственной изменчивости в природных популяциях; б) разделения однородной видовой популяции на две и более рас; в) постепенной дивергенции рас; г) превращения дивергирующих рас в самостоятельные виды. Примечательно, что к моменту опубликования данной статьи Добржанский уже приступил к выполнению намеченной им программы

и получил первые результаты, хотя в то же время столкнулся и с неизбежными трудностями, о чем будет сказано ниже.

Таким образом, суммируя вышесказанное, можно обоснованно сделать вывод о том, что у Добржанского до его отъезда в США в конце 1927 г. уже было понимание всех основных проблем, которые необходимо было решить на пути к эволюционному синтезу, и в зародыше были основные элементы будущей эволюционной концепции. В то же время он не мог осуществить сам синтез, ибо у него не было подходящего материала для исследований, подходящих методов исследования, в том числе теоретических, и подходящей объединяющей, синтезирующей конкретной экспериментальной исследовательской программы. Все это было приобретено уже в США, но самостоятельно. Влияние американских коллег, в частности С. Райта и А. Стертеванта, безусловно, имело место, но не настолько важное, как это представлялось У. Провайну (Provine, 1981). Причем то, что Добржанский взял у С. Райта, было лишь подтверждением, математически обоснованным, его собственных идей, выросших из предположений Филипченко о возможной правомерности дарвиновской теории эволюции при определенных посылках и условиях. Таким же подтверждением, только более ранним и без математики, являлась и статья С. С. Четверикова (1926).

В 1932 г. Добржанский принял участие в VI Международном генетическом конгрессе, проходившем с 24 по 31 августа 1932, в Итаке, США, где он услышал доклад С. Райта о механизмах эволюции (Wright, 1932). Этот доклад, по утверждению У. Провайна, оказал на него большое влияние (Provine, 1981, p. 22), и он использовал его идеи в своих лекциях, которые он читал студентам в Калифорнийском технологическом институте. Однако Добржанский не сменил направление своих работ до 1935 г., продолжал исследования по классической генетике дрозофилы и 4 года ничего не публиковал по проблемам эволюции (Provine, 1981, p. 57), приступив к изучению ее природных популяций лишь в 1936 г. (ibid, p. 50). Иначе говоря, Добржанский был просто еще слишком занят исследованием хромосомной изменчивости (The Reminiscences, 1962, p. 355–356).

В 1936 г. Добржанский снова обратился к этому докладу Райта и даже специально встречался с автором. Он не только использовал отдельные положения доклада в знаменитых Джесуповских лекциях, прочитанных им по приглашению его друга Л. К. Данна осенью 1936 г., и при написании весной следующего года рукописи своей книги «Генетика и происхождение видов», но фактически взял, по мнению У. Провайна, заключение статьи Райта 1931 г. в качестве теоретической структуры всей своей книги (Provine, 1981, p. 60, 63). Провайн специально подчеркивает, что сам Добржанский не претендовал на оригинальность своей книги и всего лишь хотел соединить математическую генетику Фишера–Холдейна–Райта с генетикой природных популяций (ibid, p. 59). При этом о существовании и значении работ С. С. Четверикова и его школы Провайн даже не упоминает.

Некоторые современные авторы, идя вслед за У. Провайном, даже превосходят его в отрицании самостоятельности и оригинальности Добржанского, вообще значения «русского периода» для его становления как эволюциониста. Так, например, в одной из рецензий на книгу «Эволюция Феодосия Добржанского» (The Evolution..., 1994) утверждается, что русские авторы очерков в этой

книге подчеркивают типично русское обучение Добржанского энтомологии и естественной истории, тогда как сам Добржанский совсем по-другому смотрел на эти годы, так как понимал значение математических теорий Фишера, Холдейна и Райта, в том числе для развития своего собственного мышления (Sang, 1996). Однако понимание значения математических теорий Фишера, Холдейна и Райта не исключает еще более важного понимания значения концепции вида, принятой в отечественной энтомологии, и традиций «русского обучения».

К тому же, западные авторы, и в первую очередь У. Провайн, противоречат сами себе. Как можно соединить то, что уже существует (математическая генетика Райта), с тем, что еще не существует (генетика природных популяций Добржанского)? Ведь сам Провайн пишет, что до 1935 г. Добржанский даже и не помышлял о последней (см. выше). При этом Провайн почему-то не упоминает очень важную именно с точки зрения реконструкции пути Добржанского к эволюционному синтезу статью Добржанского о виде (Dobzhansky, 1935), в которой Добржанский еще до встреч с Райтом в 1936 г., Джесуповских лекций и написания книги дал целостную «биологическую» концепцию вида. В этой же статье Добржанский предложил и новое, «биологическое», или «синтетическое», определение вида: «Рассматриваемый динамически вид представляет собой такую стадию эволюционной дивергенции, на которой некогда актуально или потенциально свободно скрещиваемые формы становятся разделенными на две или более отдельные группы, неспособные физиологически к скрещиванию друг с другом. Фундаментальное значение этой стадии обусловлено тем фактом, что только развитие изолирующих механизмов делает возможным сосуществование в одном и том же географическом районе различных дискретных групп организмов» (Dobzhansky, 1935, p. 354). В то же время Провайн пишет о некоем переходе Добржанского от исследования проблемы вида к исследованию проблемы расы, ключевом (как это следует из контекста рассуждений Провайна) для возникновения серии исследований Добржанского по генетике природных популяций и, фактически, для становления его эволюционной концепции. При этом из того же контекста рассуждений (по крайней мере, их подачи) у читателя создается впечатление, что Добржанский до этого как бы не понимал значение проблемы расы и отделял ее от проблемы вида. На самом же деле Добржанский еще в Киеве занимался изучением природных популяций божьих коровок, и эти его киевские, а затем ленинградские работы опровергают утверждения У. Провайна.

Говоря о трудностях, которые помешали Добржанскому еще в 1932 г. приступить к созданию собственной эволюционной концепции и исследованию природных популяций дрозофилы, У. Провайн называет две причины, одна из которых (сама формулировка проблемы) фактически свидетельствует о том, что как раз соединение проблемы вида и проблемы расы (видовой и расовой изменчивости) через проблему популяции (популяционной изменчивости), было ключевым моментом в теоретическом осмыслении и рассмотрении Добржанским проблемы видообразования и эволюции в целом. Вот как об этом пишет У. Провайн: «Статья 1933 г. по Coccinellids все еще демонстрировала две главные проблемы, которые следовало решить прежде, чем Ф. Г. Добржанский смог бы создать книгу наподобие его “Генетики и происхождения видов”»

(Provine, 1981, p. 22). Но понимание этих проблем было у Добржанского еще в 1924 г., как было показано выше и как признает сам Провайн, когда пишет, что уже в 1922 г. Ф.Г. Добржанский считал, что для того, чтобы понять эволюцию, необходимо иметь точное знание о географическом распределении и изменчивости между популяциями, индивидуальной изменчивости в пределах популяций и наследовании изменчивости. Признает Провайн и тот факт, что в 1922–1924 гг. Добржанский уже активно осуществлял все части этой исследовательской программы по изучению эволюции и получил первые значимые результаты. В статье, посвященной географической и индивидуальной изменчивости божьей коровки и опубликованной на немецком языке в немецком журнале (Dobzhansky, 1924в), Добржанский пришел к двум кардинальным для становления его эволюционной концепции выводам: 1) нет никакого существенного различия между изменчивостью географических рас и индивидуальной изменчивостью в пределах популяции; 2) изменчивость в пределах популяции часто вызвана различием в одном гене, тогда как географические расы обычно отличаются комплексами генов. В то же время в другой работе, на дрозофиле, Добржанский показал, что каждый ген действует, вероятно, на все части тела, то есть дает плейотропные (множественные) эффекты (Dobzhansky, 1924а). Таким образом, он уже соединил вместе два направления своих исследований, предположив, что генные комплексы, по которым различаются расы, гармонично взаимосвязаны благодаря действию естественного отбора (Dobzhansky, 1924в, см. также: Конашев, 1991а, с. 61, 62). Более того, Добржанский воспроизвел эти идеи в своей статье 1933 г. по божьим коровкам (Dobzhansky, 1933а), написанной сначала в виде доклада для энтомологического конгресса, то есть до встречи с Райтом на VI Международном генетическом конгрессе. В числе этих идей было принципиальное положение, что генетическая основа видовой, расовой и индивидуальной изменчивости одна и та же. Это отмечает и У. Провайн: «Он снова доказывал, как и в 1924 г., что не существует никакого существенного различия между географической и местной изменчивостью и что разновидности или расы есть зарождающиеся виды, как это энергично отстаивал Чарльз Дарвин» (Provine, 1981, p. 22).

Поэтому в данном отношении (более важном для синтеза, чем то, на которое делает упор У. Провайн) — эволюционном понимании проблемы вида, у Добржанского уже в 1924 г. была своя собственная, созданная независимо от Райта концепция. В конце 1920-х — начале 1930-х гг., еще до встречи с Райтом на VI МГК, Добржанский уточнил и придал ей форму теоретической концепции и соответствующей исследовательской задачи. Это фактически признает и Провайн, когда пишет, что уже в статье Добржанского 1933 г. по божьим коровкам (Dobzhansky, 1933а) содержалась не только вся будущая эволюционная генетика, но и «биологическая концепция вида» (Provine, 1981, p. 21–21). В пользу этого говорит, в частности, понимание Добржанским важности изучения *D. pseudoobscura*, отмеченное и рассмотренное достаточно подробно самим У. Провайном (ibid, p. 23–41). О том, что это изучение, отталкивавшееся от открытия, сделанного Д. Лансфельдом, явилось для Добржанского ключом к решению всей проблемы вида в эволюционном отношении, свидетельствует следующий отрывок из письма Добржанского к Филипченко от 14 июля 1928 г.

из Вудс Холла: «Lancefield нашел вещь, которой нет цены. Он нашел две расы *Drosophilia obscura* плодовитые inter se, но полубесплодные при скрещивании. *D. obscura* уже довольно хорошо изучена, и это дает возможность на этом материале предпринять изучение вопроса о происхождении междувидовой стерильности в терминах дрозофиль[ной] генетики, а не генетики ив, ржано-пшеничных гибридов и редек, и капуст, где одно можно сказать: это — темна вода во облацех. Можно только пожалеть, что это нашел Ланцефильд, а не кто-либо другой. Этот мужчина порядочно глуп, и у меня даже такое представление, что он сам не понимает, что он держит в своих руках. А ведь междувидовая стерильность это — о! нечто вроде драгоценного клада, пути к которому еще никто не знает. И если только этот орешек удалось бы разгрызть, то генетика видообразования была бы совершенно ясна» (У истоков..., 2002, с. 78). Иначе говоря, у Добржанского, пусть еще и в латентном состоянии, в 1928 г. уже была путеводная звезда и метод решения проблемы вида и проблемы эволюции в целом.

Почему же тогда, имея в своем сознании указание на то, в каком исследовательском, в том числе экспериментальном, направлении и каким способом нужно двигаться, Добржанский на целых четыре года отложил движение по этому пути? Причем даже после неожиданной, но весьма подходящей подсказки, полученной от Райта? Дело было как раз в том, в чем можно согласится с У. Провайном, что свое понимание решения проблемы вида Добржанский сформулировал в статье, посвященной Coccinellids, чья генетика была практически неизвестна, и у него просто не было никакой возможности исследовать генетику расовых и видовых различий этого объекта. Даже у дрозофилы генетический анализ видовых различий был невозможен, так как не было двух видов, которые можно было бы скрестить и получить плодовитое потомство (Provine, 1981, p. 22–23). Другими словами, уже в 1928 г. у Добржанского было общее теоретическое и методологическое понимание того, как можно и нужно решать проблему видообразования. Но и в 1928 г., и даже в 1932 г., после получения подсказки С. Райта, у него не было конкретного инструмента, орудия, практического средства (соответствующего материала, методики и технологии исследования) ее решения, то есть решения в ходе самого эмпирического исследования, в эксперименте.

Дальнейшие исследования *D. pseudoobscura* за те 4 года, что Добржанский не приступал к эволюционным исследованиям, принесли не только подтверждение правильности пути и метода, выбранного Добржанским, но и дали ему конкретную, осуществимую технологию исследования. Процесс становления этой технологии, по сути целой исследовательской «индустрии» изучения генетики дрозофилы, и ее значение для становления эволюционной генетики подробно рассмотрен (Kohler, 1991; 1994). Продумав мысленно, «проиграв» в мышлении, идеально эту технологию и возможности ее использования, Добржанский одновременно, буквально в одно и то же время набросал проект исследования этой проблемы в виде исследования генетики природных популяций, необходимый ему также для получения финансовой поддержки в качестве гранта Рокфеллеровского фонда (Provine, 1981, p. 41–45, 63–73). В то же время он также мысленно, для себя, решил эту проблему в теории, то есть провел идеальное, в мышлении ее исследование, результаты которого он первоначально

изложил в Джесуповских лекциях и, после обсуждения с коллегами-друзьями (М. Демерецем, Л. К. Данном, Э. Майром и тем же С. Райтом), перенес на бумагу в виде книги. Подтверждением этой одновременности является и замечание У. Провайна о том, что соотношение эволюционной модели Райта и экспериментального изучения природных популяций выкристаллизовалось у Добржанского во время написания им его книги (ibid, p. 60).

Таким образом, путь Добржанского к синтезу состоял не только в индивидуальном озарении, что, безусловно, тоже всегда имеет место при научных открытиях, но в поиске и создании, конструировании материала, оборудования и самой технологии исследования той эволюционной проблемы, через решение которой только и можно было прийти к новой эволюционной теории, «эволюционному синтезу» и новому типу исследовательской деятельности ученого-эволюциониста (Конашев, 2004б, 2005а).

От проблемы стерильности к «биологической концепции вида»

Как было показано выше, процесс формирования Ф. Г. Добржанского как эволюциониста и отдельных элементов и «блоков» его будущей эволюционной теории был сложнее, чем тот, который изображается обычно историками науки, в частности У. Провайном, и даже самим Добржанским. Общее заключение, сделанное в результате рассмотрения этого процесса и отчасти некоторых эпизодов, связанных, собственно говоря, уже с самим этапом становления концептуального ядра его эволюционной теории, состоит в том, что, как было показано уже в результате предварительного исследования и подтверждено вновь на основе дополнительного анализа с привлечением более широкого круга источников, у Добржанского до его отъезда в США уже было понимание всех основных проблем, которые было необходимо решить на пути к эволюционному синтезу, и были в зародыше, в виде идеи все основные элементы будущей эволюционной концепции (Конашев, 2005б). В то же время он не мог осуществить сам синтез, ибо у него не было подходящего материала для исследований, подходящих методов исследования, в том числе теоретических, и подходящей объединяющей (синтезирующей) исследовательской парадигмы (задачи), и все это он действительно приобрел уже в США. Таким образом, перед ним объективно стояла задача не только и не столько общего теоретического и методологического понимания того, как можно и нужно решать проблему видообразования, которое у него к тому времени уже было, сколько нахождения конкретного инструмента, орудия, практического средства ее решения (соответствующего материала и технологии исследования), которого у него не было. То есть перед ним стояла задача проверки уже имевшейся гипотезы в ходе самого эмпирического исследования, в эксперименте. Вопрос в том, выполнил ли он эту задачу и каким образом в период с 1928 по 1936 гг.

На первый взгляд, эксперименты, проводившееся Добржанским в эти годы, относились почти исключительно к классической генетике, что отмечалось впоследствии всеми его биографами, в том числе ближайшими учениками (Ayala, 1977, p. 6; 1985, p. 175; Lewontin, 1981, p. 96.). Но еще в 1928 г. Добржанский,

с жаром защищая перед Филипченко выбор конкретных тем и направлений своих исследований в лаборатории Моргана, указывал на свое стремление быть «на голову» впереди других и заверял, что в Америке он «работал над тем, что, как здесь говорят, "according to my taste knowledge and believe" является наиболее обещающим и очередным в науке» (У истоков..., 2002, с. 112). Тогда же Добржанский уже понимал эволюционное значение проблемы межвидовой стерильности и четко сформулировал для себя задачу ее решения, о чем свидетельствуют следующие, процитированные ранее строки из его письма к Филипченко от 14 июля 1928 о междувидовой стерильности (У истоков..., 2002, с. 78). Как уже отмечалось, «у Добржанского, пусть, так сказать, еще и в латентном состоянии в этот момент (1928) уже была путеводная звезда и метод решения проблемы вида и проблемы эволюции в целом» (Конашев, 2005б).

В чем состоял этот метод? Согласно Добржанскому Лансфельд нашел две расы *D. obscura* «плодовитые inter se, но полубесплодные при скрещивании». Поскольку *D. obscura* уже была хорошо изучена, появилась возможность на этом объекте изучить вопрос о возникновении механизма изоляции в терминах «дрозофильной генетики» (У истоков..., 2002, с. 78). В отличие от генетики других животных и растительных объектов генетика дрозофилы к тому моменту достигла действительно значительного прогресса, который позволял проводить точные количественные и качественные измерения генетических различий как между отдельными особями, так и между отдельными популяциями или частями популяций. Было практически завершено картрирование всех четырех хромосом дрозофилы, отработан метод измерения расстояния между отдельными локусами и достаточно детально обследован целый ряд хромосомных мутаций дрозофилы, что в частности делало возможным *в принципе* ставить эксперименты по определению изменений в генетической структуре популяций и позволяло приступить к разработке соответствующей методики экспериментов. К тому же возможности проведения протоэволюционных экспериментов, а именно таковыми по сути являлись первые экспериментальные исследования Добржанского по изучению межвидовой, а точнее, межрасовой стерильности гибридов дрозофилы, намного расширились в результате разработки К. Бриджесом, одним из сотрудников группы Моргана, новой технологии исследования генетики природных популяций дрозофилы с помощью изучения хромосом слюнных желез (Sang, 1996).

Опираясь на преимущества этой технологии, Добржанский на рубеже конца 1920-х — начала 1930-х гг., то есть еще до знакомства со статьей С. Райта, при разработке требовавшейся ему методики будущих экспериментов переосмыслил данные Д. Лансфельда. Одна из линий *D. pseudoobscura*, обнаруженная в 1922 г. Д. Лансфельдом, работавшим тогда в лаборатории Моргана в Колумбийском университете, и названная затем *D. obscura,* давала стерильных самцов при скрещивании со всеми другими линиями. При этом гибридные самки оставались фертильными, что было очень важно, так как позволяло изучать генетику видообразования, используя новую линию, названную *D. persimilis*, и старую *D. pseudoobscura* (Orr, 1996, p. 1331.). Эти особенности и были использованы Добржанским при разработке методики эксперимента, которая состояла в следующем. Приступая к количественному анализу локусов, Добржанский

скрестил *D. pseudoobscura,* несущую нанесенные на карту хромосом видимые маркеры (от одного до трех на хромосому), с *D. persimilis.* При обратном скрещивании фертильных самок F_1 с самцами любого из чистых видов получались гибриды, обладавшие большим числом комбинаций хромосом этих двух видов. Отмечая фертильность этих гибридов, которую он оценивал, измеряя размер яичек, Добржанский смог определить, какие участки хромосом вызывают стерильность гибридов. Эти участки, ответственные за стерильность гибридов *D. pseudoobscura-D. persimilis,* были нанесены на карту хромосом. При обратных скрещиваниях с *D. pseudoobscura*, например, самцы, несущие все три Х-связанные маркера от *D. persimis*, были часто стерильны, тогда как несущие все три маркера от *D. pseudoobscura*, были почти всегда фертильны. Эффект был большим и неоспоримым. Кроме того, рекомбинационный анализ показывал, что факторы, вызывающие стерильность, находятся как в левом, так и в правом концах Х-хромосомы. Сходные результаты повторялись во всех хромосомах: большинство маркеров Добржанского было связано со стерильностью гибридов (Orr, 1996, p. 1331).

Обратные скрещивания самцов, имеющих только хромосомы расы А, были фертильны безотносительно к тому, имели ли они цитоплазму, происшедшую от расы А или от расы В. Самцы от обратных скрещиваний, имеющие только хромосомы расы В, были также фертильны безотносительно к источнику цитоплазмы. К тому же, Добржанский обнаружил, что фертильность одного гибридного генотипа изменяется вместе с его цитоплазмой, но быстро выяснил, что это было обусловлено материнским эффектом (в зависимости от материнского ядерного генотипа), а не каким-либо автономным фактором, находящимся в цитоплазме. Никакого указания на наследование различия между цитоплазмами двух рас выявлено не было (Dobzhansky, 1936, p. 126).

Этот результат ставил крест на всех предшествующих предположениях и гипотезах, в том числе Филипченко, о фундаментальной роли цитоплазмы (или совместной ответственности цитоплазмы и хромосом) в стерильности гибридов. Кроме того, Добржанский доказал не только то, что стерильность гибридов обусловлена хромосомами, но и то, что этот эффект в свою очередь обусловлен генами, а не большими хромосомными перестройками. Хотя *D. pseudoobscura* и *D. persimilis* отличаются друг от друга 6 инверсиями и хотя мейотические хромосомы неспособны к парности у гибридов, анализ экспериментальных данных показывал, что ответственность за перестройки лежит не на них. Добржанский показал также, что стерильность гибридов часто связана с теми участками, которые не были гетерозиготными для перестроек у гибридных самцов, например, для обоих плеч Х-хромосомы и 4-й хромосомы (Dobzhansky, 1936). Действительно, Х-связанные факторы имели наибольший эффект на фертильность гибридов. Наконец, Добржанский еще раньше показал, что структурные различия между видами даже не вызывают проблемы парности у гибридов и еще менее стерильность как таковую (Orr, 1996, p. 1332.).

Таким образом, результаты исследований стерильности гибридов между двумя видами-двойниками, *D. pseudoobscura* и *D. persimilis*, известными ранее как расы А и В одного вида, недвусмысленно указывали на то, что репродуктивная изоляция явно носит менделевский характер и обусловлена генами, расположенными на вполне определенных участках хромосом. Результаты

публиковались Добржанским по мере их получения, сначала в 1933 и 1934 г. в виде двух кратких сообщений о стерильности гибридов (Dobzhansky, 1933b, 1934), а затем в 1936 г. в виде обширной статьи в престижном американском журнале "Genetics" (Dobzhansky, 1936).

Эта статья получила широкое и быстрое признание среди эволюционных генетиков по нескольким причинам. Во-первых, Добржанский показал, что генетика видовых различий, даже сама репродуктивная изоляция, может быть изучена с помощью *тех же самых* генетических инструментов, что были успешно применены для изучения различий внутри видов. Наконец-то, более десяти лет спустя после выдвижения предположения о том, что межвидовая и внутривидовая изменчивость имеет одну и ту же менделевскую природу (Добржанский, 1924a), его удалось доказать в рамках процедур классической генетики и превратить в общепринятое. Как подчеркивал Р. Левонтин (Lewontin, 1981), Добржанский провел все необходимые скрещивания, при этом были использованы сбалансированные хромосомы, самцам была дана исчерпывающая генетическая характеристика, а эксперименты в целом были выполнены на хорошо изученном ранее цитологическом материале. В результате несколько все еще популярных тогда теорий видообразования тут же было отброшено, а некоторые из них вскоре и вовсе забыты (Orr, 1996, p. 1331).

Во-вторых, эта статья Добржанского послужила мощным экспериментальным обоснованием того альтернативного традиционному и господствовавшему тогда представлению о видообразовании, которого придерживался сам Добржанский и Г. Дж. Мёллер, с которым Добржанский специально хотел встретиться еще в 1928 г., но смог посетить его лабораторию лишь годом позже (У истоков..., 2002, с. 117, 205–208). Обсуждал ли он тогда с Мёллером эту проблему, сказать однозначно невозможно, ибо ни в письмах Добржанского, ни в его воспоминаниях, ни в аналогичных документальных свидетельствах Мёллера об этом ничего не говорится, хотя такое предположение представляется более чем допустимым и оправданным. Концепция вида и видообразования Добржанского, изложенная в сугубо теоретической и, можно даже сказать, в философской статье (во всяком случае, опубликованной в философском, а не в чисто биологическом журнале) в 1935 г., то есть за год до статьи 1936 г. по стерильности гибридов дрозофилы, в которой она получила свое частичное экспериментальное обоснование, заложила основу почти для всей последующей работы по изучению генетики видообразования, включая настоящий всплеск исследований в середине 1990-х гг., в особенности получивших отражение в публикациях в журнале "Genetics". Главное положение той части концепции, которая относилась к проблеме стерильности межвидовых гибридов, состояло в том, что стерильность гибридов и их нежизнеспособность вызваны наборами взаимодействующих «комплиментарных генов».

Благодаря этому положению небольшая серия работ Добржанского по стерильности гибридов имела особенное значение, в том числе потому, что в начале 1930-х гг. С. Дарлингтон обнаружил, что стерильность гибридов у растений включает хромосомные перестройки (Darlington, 1932). Тогда как диплоидные гибриды часто оказывались унивалентными в мейозе и были стерильны, тетраплоидные гибриды между теми же самыми видами проявляли бивалентность

и были фертильны. Поскольку все хромосомы имеют совершенных партнеров в парах у тетраплоидных гибридов, простое наличие неперестроенных партнеров очевидно предполагает плодовитость (Orr, 1996, p. 1332–1933).

Значение работ Добржанского состояло прежде всего в том, что уже в первой из них (Dobzhansky, 1933b), являющейся одним из наиболее блестящих экспериментов в эволюционной генетике, было показано, что это правило С. Дарлингтона неприменимо к животным. Исходя из того факта, что невозможно получить тетраплоидных самцов, Добржанский сравнил частоту неудач образования парных хромосом у сперматоцитов диплоидных и тетраплоидных гибридов (тетраплоидные клетки были общими в гибридных тестах *D. pseudoobscura-D. persimilis* и *D. pseudoobscura-D. persimilis*) и обнаружил, что хромосомы неспособны также часто образовать пары в тетраплоидных клетках, где все хромосомы имеют совершенных партнеров для образования пар, как и в диплоидных клетках. Из этого следовало, что гибридные проблемы мейозиса не были обусловлены структурными несовместимостями.

Результаты этих исследований стерильности гибридов позволили Добржанскому сделать следующее заключение в его книге «Генетика и происхождение видов»: хотя у растений стерильность гибридов часто обусловлена хромосомными перестройками, у животных она обусловлена изменениями в генах (Dobzhansky, 1937a, p. 294). Это заключение было впоследствии подтверждено огромным исследовательским материалом, полученным в ходе изучения генетики видообразования дрозофилы (гибридная стерильность типично обусловлена генами), хотя и у него есть исключения (Orr, 1996, p. 1933).

Статья Добржанского 1936 г. до сих пор актуальна еще по одной причине. В ней дано лучшее доказательство того, что видообразование совершается по модели, получившей название «модель Добржанского–Мёллера». В самом деле, эта модель разрешала парадокс, смущавший эволюционистов начиная с самого Ч. Дарвина, более чем полстолетия. Как могла посредством естественного отбора возникнуть стерильность гибридов?

Этот парадокс может быть проиллюстрирован на простейшей из возможных мысленных моделей — всего один ген вызывает стерильность гибридов. В этом случае один вид будет иметь генотип *AA*, а другой — *aa*. Хотя каждый вид плодовит, гибриды *Aa* стерильны. Как эти виды могли бы произойти от общего предка, вида *AA*? Казалось бы, никак. Ведь, начиная с двух аллопатрических популяций *AA*, одна из них просто остается видом *AA*, а другая должна стать видом *aa*. Но каким образом? Мутация *a*, подобно любой другой мутации, имеет несчастливое, но неизбежное свойство возникать в гетерозиготном состоянии. В результате особь *Aa* оказывается обладательницей стерильного гибридного генотипа, и данная генетическая линия заканчивается гибелью.

Решение этого парадокса Добржанским было предельно простым. По Добржанскому, стерильность гибридов обусловлена взаимодействием как минимум двух генов. Например, гипотетические аллопатрические популяции, рассмотренные выше, начинаются с генотипа *aabb*. Мутация *A* появляется и фиксируется в одной популяции, и генотипы *Aabb* и *AAbb* полностью фертильны. Естественный отбор может благоприятствовать мутации *A*. Мутация *B* появляется и фиксируется в другой популяции, где генотипы *aaBb* и *aaBB*

также фертильны. Отбор также благоприятствует мутации *B*. Но хотя *B* совместима с *a*, она «не проверялась» естественным отбором на совместимость с *A*. Нет никакой гарантии, что *A* и *B* могут работать совместно. В самом деле, гибриды *AaBb* могут оказаться стерильными. Но если стерильность гибрида вызвана эпистатической несовместимостью между локусами, дарвиновский парадокс разрешается. Тогда новый вид может произойти от старого и оба окажутся разделенными адаптивной долиной — идея, взятая в подспорье своей гипотезе Добржанским у С. Райта, — даже несмотря на то, что никакой генотип не преодолел эту долину.

Это решение парадокса Добржанским выглядит даже слишком простым с точки зрения тех эволюционных биологов, кто предлагал бесчисленные тщательно разработанные способы преодоления популяциями адаптивных долин в ходе видообразования. Тем не менее оно действительно оказалось верным, и практически все эволюционные генетики согласились с тем, что стерильность гибридов и нежизнеспособность у животных обусловлены наборами комплиментарных генов (Wu, Beckenbach, 1983; Coyne, 1992; Orr, 1995).

Добржанский был далеко не первым, кто нашел комплиментарные несовместимости у гибридов. К 1930-м гг. уже было известно несколько комплиментарных систем (Bellamy, 1922; Hollingshead, 1930). Но в отличие от своих предшественников и современников он догадался, что комплиментарная стерильность являлась больше чем техническим курьезом. Именно он первым доказал, что комплиментарная стерильность, в отличие от стерильности, вызванной одним, двумя или более генами, разрешает дарвиновский парадокс. Добржанский первым наметил в неявном, неартикулированном виде эту идею в статье 1934 г., отметив, что, хотя различие между комплиментарными и единичными генами не столь важно при рассмотрении физиологии стерильности, оно очевидно важно при рассмотрении способа учреждения генетических различий этого типа в природной популяции (Dobzhansky, 1934). Это неявный, своего рода закодированный, но вполне современный по своему характеру намек на то, что «комплиментарные гены могут объяснить происхождение видов».

К этому «намеку» Добржанский возвращается на первой же странице статьи 1936 г. (Dobzhansky, 1936, p. 113) и обстоятельно разъясняет его в своей книге 1937 г., где шаг за шагом триумфально разворачивает собственную концепцию видообразования. Вот почему название книги Добржанского «Генетика и происхождение видов» больше соответствовало своему названию, чем название книги Дарвина. Книга Добржанского действительно объясняла то, каким образом происходят виды.

Исследования Добржанского по стерильности гибридов дрозофилы позволяли проверить обе господствовавшие в предшествующий период гипотезы причин видовых различий: цитоплазматическую и перестройки хромосом. В частности, гипотеза, по которой «стерильность обусловлена хромосомами», была подготовлена предшествовавшими генетическими работами (Lancefield, 1929; Koller, 1932). В литературе периода становления и расцвета классической генетики утверждалось, что изменчивость внутри рас и видов, несомненно, генного характера, в то время как различия между расами и видами имеют иную, нежели менделевская, природу и обусловлены фактором, определения которого

старательно избегали. В этом контексте результаты Добржанского, доказавшие безусловно менделевскую и, более того, именно генную природу стерильности межвидовых гибридов дрозофилы, подвели прочное и достаточное основание под его положение, согласно которому механизмы, изолирующие один вид от другого, должны рассматриваться как истинно видовые различия (Dobzhansky, 1937b). Этот вывод был вскоре поддержан Дж. Б. С. Холдейном, заявившим, что менделевские гены обусловливают также морфологические различия между видами (Haldane, 1938). После этого цитоплазматическая гипотеза окончательно ушла в небытие (Orr, 1996, p. 1332). Но еще раньше, в той же статье 1936 г., сам Добржанский уже не счел необходимым упоминать цитоплазматическую гипотезу и как бы противоположную ей хромосомную.

Таким образом, в целом статья Добржанского 1936 г. обеспечила убедительное и точное, хотя лишь частичное, поскольку касалась лишь одного из аспектов целостного процесса видообразования, доказательство предложенной им чуть ранее новой концепции вида и его становления.

Другими аспектами этого процесса, либо частично доказанными, либо еще ожидавшими своего доказательства, но представления о которых уже были четко сформулированными самим Добржанским, являлись следующие: те, что предшествовали установлению стерильности гибридов, и те, что завершали это установление. К сожалению, Добржанский, как и Дарвин до него, не мог привести аналогичные экспериментальные данные, относящиеся к этим стадиям процесса видообразования и полученные на дрозофиле. Однако в отличие от Ч. Дарвина он уже мог сослаться на экспериментальные данные по другим животным и растительным объектам, выстроив их таким образом, что они подтверждали его концепцию видообразования. В этом, как и у Дарвина, в целом гипотетическом, мысленном построении, тем не менее, каждая отдельная часть, каждый логический элемент и шаг, неразрывно логически связанный с предшествующими и последующими, имел все же свое экспериментальное (или полученное благодаря наблюдениям в природе) обоснование. При этом скреплял всю теоретическую конструкцию своего рода «замковый камень», логически, то есть с точки зрения важности для всей концепции, являвшийся ключевым и имевший наиболее убедительное (и самое возможнее из всех возможных на тот момент) обоснование: доказанная генная (комплиментарная) обусловленность стерильности двух близкородственных видов дрозофилы.

Данный вывод приобретал дополнительную убедительность как раз потому, что это были виды дрозофилы — самого генетически изученного к тому времени животного, того объекта, на котором была построена, по сути, вся основная часть генетики (хромосомная теория наследственности, мутагенез, генетическая структура популяций), и данные по которому со всей очевидностью уже подтверждали традиционные и временно поставленные под сомнение на первоначальном этапе развития генетики понятия дарвиновской теории эволюции — наследственная изменчивость, биогеографическое разнообразие, раса, разновидность, вид. Эти данные хорошо совмещались с данными, реабилитировавшими другие дарвиновские понятия (приспособленность, естественный отбор и борьба за существование), полученными

на других животных и растительных объектах. Например, эти понятия, прежде всего борьбу за существование и адаптацию, подтверждали эксперименты Г. Ф. Гаузе, результаты которых были прекрасно обобщены им в книге, изданной в 1934 г. в США (Gause, 1934).

Поэтому изложение Ф. Г. Добржанским его эволюционной теории в книге 1937 г. никак нельзя назвать только компиляцией, которая по определению подразумевает эклектическое, даже механическое и уж во всяком случае бессистемное, в сущности, сведение в одном месте, рядоположение разных данных, а не приведение их в теоретическое единое целое, в котором отдельные части этого целого приобретают значение и смысл только по отношению друг к другу, выстроенные в определенном логическом порядке. Именно такое преобразование, действительно имевшее характер «эволюционного синтеза», и было осуществлено Ф. Г. Добржанским. В противном случае горшок и скульптура считались бы лишь компиляциями глины и мрамора.

Другим важным обстоятельством успеха эволюционной концепции Добржанского было то, что генная природа стерильности гибридов была показана им на близкородственных, так называемых зарождающихся или становящихся видах — явлениях (и соответственно, понятиях), признанных к тому времени ведущими натуралистами и систематиками. В частности, именно поэтому концепция Добржанского получила такой горячий отклик и поддержку у Э. Майра, ученика Э. Штреземана (см. подр.: Колчинский, 2006, с. 34–37).

От биологической концепции вида к теории эволюции

Как и в случае с теорией эволюции Ч. Дарвина, история становления теоретической концепции, представленной в книге «Генетика и происхождение видов» Ф. Г. Добржанского, и история написания им самой книги имеют несколько версий (Provine, 1981; Галл, Конашев, 1990; Cain, 2002). Сравнение этих версий и их дополнительное сопоставление с архивными документами (Fuller, 1980; Конашев, 1996) позволяет дать точную картину того, как и когда формировалась эволюционная теория Добржанского, как, почему и когда эта теория была изложена в виде рукописи книги, а также почему и когда книга увидела свет.

В апреле 1936 г. Л. К. Данн пригласил Добржанского провести в начале октября того же года несколько семинаров для студентов по проблемам эволюции и видообразования в Колумбийском университете. Тогда же или чуть позже Л. К. Данн предложил также ему написать общий обзор по эволюционной генетике. В ответ Добржанский сообщил, что хотя он не составил общий план предполагаемой книги, но, обсудив идею с коллегами по лаборатории, уже набросал краткое ее содержание и даже согласился с предложенным Морганом названием — «Генетика и происхождение видов», хотя оно и показалось ему слишком амбициозным. Изложение Добржанским краткого содержания намечаемой книги, полностью совпадающее с содержанием книги опубликованной, говорит о том, что эволюционная концепция у него полностью сложилась еще в мае 1936 г.

После возвращения в Пасадину в середине ноября 1936 г. и принятия в декабре 1936 г. издательством Колумбийского университета заявки на публикацию книги он начинает работу над книгой. В конце февраля 1937 г. в результате инцидента в экспедиции Добржанский попадает на больничную койку и получает возможность завершить рукопись книги в срок. В конце апреля он отсылает рукопись книги Л. К. Данну, а в середине октября 1937 г. «Генетика и происхождение видов» выходит из печати в качестве 11-го тома Джесуповских лекций, или Колумбийской биологической серии (Конашев, 2010, с. 76–78; Cain, 2002).

Две главные книги

«Генетика и происхождение видов» осталась главной книгой Добржанского, поскольку в ней была изложена его теория эволюции, над развитием и совершенствованием которой он работал до конца своей жизни — так же как Дарвин дополнял и преобразовывал свою теорию эволюции. Разница между двумя эволюционистами в этом отношении состояла лишь в том, что если «Происхождение видов» Дарвина в результате имело шесть авторских изданий, то «Генетика и происхождение видов» Добржанского лишь четыре. Общим же было то, что в обоих случаях каждая новая версия теории создавалась на основе собственных изысканий и размышлений, но с учетом достижений и критики всех других эволюционистов. Второе издание «Генетики и происхождения видов» появилось в 1941 г., третье — в 1951 г. Последнее, четвертое издание книги, в наибольшей мере переработанное и получившее потому новое название — «Генетика эволюционного процесса», — вышло в 1970 г. (Dobzhansky, 1970). Все четыре издания составили целую серию, отразившую изменения в современной эволюционной теории на протяжении трети века с начала ее формирования. Причем каждое из них считалось в свое время лучшей из работ, освещавших генетические аспекты эволюции. Вместо пятого издания «Генетики и происхождения видов» Добржанский участвует совместно с Ф. Айялой, Дж. Стеббинсом и Дж. Валентайном в написании книги, ставшей его итоговой работой в области теории эволюции и получившей краткое название «Эволюция» (Dobzhansky, Ayala, Stebbins, Valentine, 1977).

Синтез генетики и дарвинизма, результатом которого в первую очередь и являлось учение о микроэволюции и к которому подходили многие ученые, мог быть осуществлен автором (или группой авторов), который бы соединял в себе генетика и широкого биолога-натуралиста (Галл, Конашев, 1979, с. 76). Именно Добржанский, отвечавший в наибольшей степени этим требованиям, добился первым успеха, создав теорию, ставшую известной и общепринятой благодаря его книге «Генетика и происхождение видов». В предисловии к книге Данн отмечал, что она являлась символом того, «что может быть названо не иначе как движением Назад-к-Природе» (Dobzhansky, 1937a, p. VII).

Книгу Ф. Г. Добржанского можно условно разделить на две части. Первая часть — это всесторонний анализ проблемы мутации. Опираясь на данные классической генетики и генетики развития, Добржанский анализирует

такие важные с точки зрения теории эволюции вопросы, как характер мутаций генов, их частота, виды фенотипического проявления и т. д. Особенно много внимания он уделил малым мутациям, так как все еще существовал «ряд ошибочных представлений относительно типов мутации, наблюдаемых у дрозофилы», и именно эти представления «фигурировали выпукло в некоторых дискуссиях о роли мутационного фактора в образовании видов и эволюции» (Dobzhansky, 1937a, p. 19).

Доказав на основе экспериментальных данных, в особенности полученных Тимофеевым-Ресовским по жизнеспособности мутантов, несостоятельность всех аргументов, выдвигавшихся против малых мутаций как исходного эволюционного материала, и показав, что сами эти аргументы были порождены непониманием или упрощенным пониманием взаимосвязи изменений наследственности и среды, Добржанский подкреплял свой вывод о эволюционной значимости малых мутаций анализом внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости. На обширнейшем материале (исследования Ф. Сэмнера на *Peromyscus,* Г. Крэмптона на *Partula suturalis vex.,* Добржанского на *Coccinellidae*, Э. Майра на *Pachycepha pectordis*, Р. Гольдшмидта на *Lymantria Rispae*, Э. Бауэра на *Anturrihinium*, Н. П. Дубинина с сотрудниками на *Drosophila* и др.) Добржанский показал, что изменчивость как расовых, так и видовых признаков имеет одну и ту же наследственную основу: генетическую изменчивость (как генную, так и хромосомную) природных популяций. Причем он не просто свел воедино генетические интерпретации различных типов прерывистой и непрерывной географической изменчивости, а убедительно показал, что проведение резких границ «между непрерывной и прерывистой изменчивостью является ... беспричинным» (Dobzhansky, 1937a, p. 57). При этом Добржанский продемонстрировал совпадение вывода о том, что именно мутации с малым фенотипическим проявлением составляют наибольшую часть мутаций в природных популяциях, с результатами генетического анализа межрасовых и межвидовых различий.

Именно такой сопряженный анализ данных классической и популяционной генетики позволил Добржанскому убедительно обосновать общее заключение первой части книги, согласно которому наследственная изменчивость практически во всех ее проявлениях может служить и служит материалом для действия дарвиновского механизма эволюции.

Вторую часть книги Добржанский начинал с указания на необходимость разграничения проблемы происхождения мутаций и проблемы их эволюционной роли, подчеркивая при этом, что эволюционное изменение, эволюционные процессы происходят именно на популяционном уровне и, следовательно, могут быть поняты и объяснены только через изучение механизмов, действующих на этом уровне (Dobzhansky, 1937a, p. 119–120).

Добржанский не только проанализировал роль отдельных факторов микроэволюции и их взаимодействия, но и, исходя из идеи Четверикова о том, что вид «подобно губке» впитывает в себя генетические изменения, создавая огромный запас наследственной изменчивости, впервые убедительно соединил данные, полученные в результате исследования экспериментальных и природных популяций, и данные классической генетики с теоретическими

моделями и выводами математического направления в популяционной генетике, опираясь преимущественно на работы Райта. Причем по совету Райта, который читал рукопись книги, Добржанский внес в первоначальный вариант ряд изменений (Lewontin, 1981, p. 98). Такая интерпретация Добржанским проблем эволюции знаменовала, по мнению Р. Левонтина, первый реальный синтез в эволюционной теории сложных математических моделей с большим количеством данных, полученных в ходе экспериментов и наблюдений (ibid, 1981, p. 99).

Обобщив исследования, доказывавшие реальность и эффективность отбора, в том числе классические исследования Ф. Уэлдона и А. Чеснолы (Weldon, 1899, Chesnola, 1904), и особенно тщательно проанализировав классические опыты В. Н. Сукачева по экспериментальному изучению борьбы за существование в модельных популяциях *Taraxacum afficenale* и Н. В. Тимофеева-Ресовского по изучению конкуренции между различными географическими расами *D. funebris* и *D. melanogaster*, Добржанский показал, что эти исследования доказывают адаптивный характер эволюционных преобразований популяций.

Именно доказательство адаптивного характера эволюционных преобразований популяций, анализ генетических основ и механизмов этих преобразований, в том числе единой генетической природы внутри- и межпопуляционной изменчивости, позволили Добржанскому обосновать новую «биологическую» концепцию вида и доказать (как генетикам, так и систематикам) особое значение изоляции (в широком смысле) в процессе видообразования.

Исходя из предположения, что полная изоляция достигается только в результате взаимодействия нескольких агентов, Добржанский подразделил изолирующие механизмы на два класса: географические и физиологические (репродуктивные), и определил эволюционную роль каждого класса (Dobzhansky, 1937a, p. 231–232). Значение такой классификации было особенно велико, поскольку, по свидетельству самого Добржанского, данные по наличию «различных изолирующих механизмов в разных подразделениях животного и растительного царств» были рассеяны по литературе, а их генетический анализ, за исключением явления стерильности гибридов, был недостаточен (ibid, p. 232).

В результате анализа генетических основ изолирующих механизмов Добржанскому удалось показать, что формирование репродуктивных изолирующих механизмов ведет к приобретению природной популяцией видового статуса (для видов, размножающихся половым путем). Тем самым ученый смог обосновать данное им (Dobzhansky, 1935) ранее определение вида как такой стадии эволюционного процесса, «на которой однажды актуально или потенциально свободно скрещиваемые формы становятся разделенными на две или более отдельные группы, которые теперь уже неспособны физиологически к скрещиванию друг с другом» (Dobzhansky, 1937a, p. 312). Кроме того, Ф. Г. Добржанский показал, что предложенная им трактовка вида позволяет объединить представления генетиков и систематиков о виде и видообразовании (ibid, p. 315). Согласно этим представлениям вид является конечным итогом микроэволюции.

Майр следующим образом охарактеризовал вклад Добржанского в «биологическую» концепцию вида: «Большинство определений вида вплоть до 1935 г. было основано на статичных таксономических единицах. ... Определение Добржанского ... повлияло на последующие определения вида, потому что оно подчеркивает два основных элемента биологического определения вида: скрещиваемость популяций, принадлежащих к данному виду, и "репродуктивную изоляцию" (А. Эмерсон) по отношению к популяциям, не принадлежащим к данному виду» (Mayr, 1942, p. 119). Эта характеристика Майра подтверждается оценкой Р. Левонтина, данной спустя почти сорок лет: «Именно Добржанский как генетик увидел, что решающей проблемой является обмен генами между популяциями. В 1935 году он предложил биологическое определение вида, которое остается и по сей день фундаментальной концепцией видообразования» (Lewontin, 1981, p. 97).

Анализ книги Добржанского показывает, что в ней впервые была представлена такая единая концепция эволюции, в которой были соединены воедино достижения и подходы генетики, систематики, экологии и дарвинизма. Согласно этой концепции, эволюция состоит из трех уровней эволюционных преобразований. Первый из них заключается в мутационной, рекомбинационной и хромосомной изменчивости, поставляющей материал для действия естественного отбора. Шлифовка генетической структуры популяции под контролем отбора в соответствии с экологией вида, миграция и изоляция — второй уровень эволюционного процесса, на котором действие среды производит исторические изменения в популяциях. На третьем уровне посредством репродуктивной изоляции фиксируются результаты, достигнутые на двух предшествующих уровнях в дискретных единицах (видах), составляющих основу органического многообразия.

Разумеется, эволюционный синтез, воплощением которого стала в 1937 г. «Генетика и происхождение видов», даже для самого Добржанского был неполным, ибо намеченную еще в 1922–1926 гг. программу он смог к 1937 г., как по субъективным, так и по объективным причинам выполнить далеко не полностью. К изучению генетической изменчивости в природных популяциях он еще только приступал: первая статья в серии его почти сорокалетних исследований генетики природных популяций дрозофилы появилась в 1938 г. (Dobzhansky, Queal, 1938). Исследование того, как расы становятся самостоятельными видами, в первую очередь исследование изолирующих механизмов, он начал еще позже. Первые работы, в названии которых появился сам термин «изолирующие механизмы», были опубликованы в 1939 г. (Dobzhansky, Koller 1939a; 1939b). Как и в случае Дарвина, новая эволюционная концепция Добржанского во многих своих частях и положениях еще требовала экспериментального подтверждения, обоснования и уточнения, чему фактически и был посвящен почти пятнадцатилетний период между выходом первого и третьего издания «Генетики и происхождения видов». Но сама теория эволюции уже была создана и начала оказывать мощное влияние на все последующие эволюционные исследования, послужив программой изучения эволюционных проблем как для самого Добржанского, так и для других исследователей. Главной задачей этой программы было изучение изменения генетической структуры популяций под воздействием различных эволюционных факторов.

Приступив к выполнению этой программы после восторженного приема «Генетики и происхождения видов» в конце 1930-х гг., Ф. Г. Добржанский начал ряд параллельных исследований природных и лабораторных популяций *D. pseudoobscura*. Совместно с А. Стертевантом он изучал географическую наследственную изменчивость этого вида и показывал, что типы хромосомных перестроек, найденных в природных популяциях, позволяют реконструировать его филогению — последовательность исторического развития вида (Sturtevant, Dobzhansky, 1936). Этот метод затем использовался самим Добржанским и другими исследователями, в частности Г. Карсоном и его сотрудниками для реконструкции филогении гавайских видов дрозофилы (Ayala, 1985, p. 172).

Исследования Добржанским географической и сезонной изменчивости хромосомных типов у *D. pseudoobscura* и родственных видов продолжались до конца его жизни. Им были установлены адаптивные различия между хромосомными типами в зависимости от смены сезонов, температурных колебаний и других эколого-географических факторов среды (см. напр.: Dobzhansky, 1948). Начиная с 1950-х гг. он изучал географическую изменчивость хромосомных типов у группы тропических видов *D. willistoni,* выявив даже большую степень многообразия местных форм (местного полиморфизма) и географической изменчивости, чем у *D. pseudoobscura* (см. напр.: Dobzhansky, 1957).

Часть работ (наряду с работами по другим направлениям) публиковалась в серии под общим названием «Генетика природных популяций». Эта серия при ее переиздании в 1981 г. в виде книги (Dobzhansky's, 1981) была охарактеризована как основа, на которой построено все громадное здание эволюционной генетики (Lewontin, Moore, Provine, Wallace, 1981, p. XI). Исследования географической, сезонной и других видов хромосомной изменчивости доказали, что эта изменчивость имеет приспособительный (адаптивный) характер.

Одновременно на тех же природных и лабораторных популяциях Добржанский исследовал размах и состав генной изменчивости в популяциях, в частности того его фрагмента, который составляют летальные и другие вредные мутации. Используя гены, имеющие жизненно важное значение для организма, Добржанский показал, что изменение приспособленности отдельного индивида и популяции в целом является непрерывным процессом. Этот процесс является следствием постоянного обновления огромного запаса генной изменчивости в популяциях. Каждый индивид несет гены, дающие негативные эффекты при изменении генетической структуры популяции или среды обитания. Различные популяции и различные виды характеризуются разной степенью генной изменчивости, зависящей как от размера и других количественных характеристик генетической структуры популяции, так и от экологических характеристик вида.

На основе этих исследований, часть которых была выполнена совместно с учеником Добржанского Б. Уоллесом, в середине 1950-х гг. Добржанский предложил концепцию «балансовой» генетической структуры популяций (Dobzhansky, 1955b). Согласно этой концепции, генетический полиморфизм, то есть устойчивое сохранение в популяции двух и более генетически различных групп особей, имеющих четкие различия по внешним (фенотипическим) признакам, а также высокая степень генетической изменчивости характерны для обычного состояния генетической структуры природных популяций и являются основой

протекания эволюционного процесса. Главная роль в создании и поддержании такой структуры принадлежит нескольким формам естественного отбора (отбор в пользу гетерозигот — особей, у которых подобные хромосомы несут различные формы того или иного гена; частотно-зависимый отбор — отбор в пользу редких, генетических и иных форм в популяции; и другие типы).

Противоположной концепции Добржанского являлась точка зрения Г. Мёллера, согласно которому большая часть генетической изменчивости природных популяций вредна для ее носителей и сохраняется главным образом благодаря повторным мутациям (Müller, 1950). В последующие десятилетия значительная доля дискуссий в популяционной генетике и теории эволюции была вызвана противоборством этих двух концепций (Levene, Ehrman, Richmond, 1970, p. 5; Lewontin, 1981, p. 103). Добржанский и его последователи использовали различные теоретические и экспериментальные методы, в том числе с середины 1960-х гг. электрофорез. С его помощью была установлена громадная изменчивость белков, однако сама проблема генетической изменчивости, по мнению ряда ведущих популяционных генетиков, так и не получила своего окончательного решения, оставаясь и по сей день фундаментальной в популяционной генетике (см. ниже).

Начатое в конце 1930-х гг. Добржанским еще одно направление экспериментальных исследований эволюции — изучение изолирующих механизмов, препятствующих скрещиванию особей разных видов, подтвердило его теоретическое предположение о том, что формирование изолирующих механизмов является неотъемлемой частью завершающей стадии процесса видообразования. При этом, как показали исследования, изолирующие механизмы представляют собой целый комплекс различных, дополняющих друг друга форм изоляции (географическая, экологическая, этологическая, репродуктивная и др.), обеспечивающих в совокупности целостность генофонда нового вида. В создании и сохранении такого комплекса ведущая роль также принадлежит естественному отбору. Особенно продуктивными были работы 1950–1960-х гг. В 1950-х гг. было изучено образование в природных условиях изолирующих механизмов в группе willistoni. В 1960-х гг. исследовали развитие в лабораторных условиях одного из основных элементов комплекса изолирующих механизмов — репродуктивной изоляции — у тропического вида *D. paulistorum*, принадлежащего к той же группе willistoni и состоящего из шести полувидов (см. подр.: Ayala, 1985, p. 173–174). В течение пяти лет посредством отбора в смешанной популяции была достигнута полная неспособность к скрещиванию (репродуктивная изоляция) между формами, которые свободно скрещиваются в природе (Dobzhansky, Pavlovsky, 1966). Таким образом, была экспериментально смоделирована часть процесса образования нового вида и доказано, что эволюция на основе отбора может идти высокими темпами.

Эволюционирующее человечество

Опираясь на результаты своих собственных эволюционных исследований и работ других эволюционистов, Добржанский способствовал также «экспансии» СТЭ «внутри» биологии и за ее пределы, начиная со смежных областей.

Одной из первых и самых важных таких областей для самого Добржанского являлась антропология или, точнее, изучение эволюции человека. Правда, к проблемам эволюции человека Добржанский всерьез обратился лишь в 1950-х гг., опубликовав целый ряд статей и книг, в частности: «Эволюция, генетика и человек» (Dobzhansky, 1955a), «Биологический базис человеческой свободы» (Dobzhansky, 1956), «Наследственность и природа человека» (Dobzhansky, 1964), а также рецензии на работы других авторов. Но основным его трудом в этой области и второй главной книгой вообще была книга «Эволюционирующее человечество: эволюция человеческого вида» (Dobzhansky, 1962a), остающаяся непревзойденным синтезом генетики, эволюционной теории, антропологии и социологии.

Две основные темы книги — это взаимосвязанные концепции человеческого разнообразия и расы. По Добржанскому, эволюционная теория дает научное понимание понятию расы, которым столь часто злоупотребляли на протяжении очень долгого времени. Он подчеркивал, что популяции или группы популяций отличаются друг от друга по частоте генов. Эти различия между популяциями данного вида могут быть признаны как расы. Число рас и границы между ними в значительной степени произвольны, так как существует большая генетическая изменчивость в пределах любой человеческой расы, чем генетические различия между ними. Наиболее важен тот факт, что расы могут иметь разные признаки (являться полиморфными), обладая одними и теми же генетическими вариантами, которые часто используются для различения одной расы от другой. Из этого следует, что индивидов следует оценивать по тому, что они собой представляют, а не по тому, к какой расе они принадлежат. Поэтому он не раз критиковал расистские и социал-дарвинистские концепции, подчеркивая, что проблемы равенства, справедливости являются социальными, а не биологическими, и решаться могут и должны соответствующим образом. На основе теории эволюции, используя разнообразные данные о современных расах человека и его предках, он доказал, что человек на протяжении всей своей эволюции был единым видом, что все рассуждения о биологической неполноценности или отставании одних и превосходстве других рас абсолютно ненаучны.

Для Добржанского главной всегда была мысль о том, что биологические, в том числе расовые, различия между людьми, не являются помехой на пути к действительному человеческому равенству. Напротив, они выступают как предпосылка этого равенства, выявления и развития всего богатства человеческих способностей. В частности, Добржанский писал о том, что уже в результате начального этапа эволюции человек оказался «генетически специализирован быть неспециализированным» (Dobzhansky, 1962a, p. 224), то есть быть универсальным существом, способным на разнообразную деятельность.

Методологически Добржанский исходил из того, что человеческая природа имеет две составляющие: биологическую, которая объединяет человечество со всем остальным органическим миром, и культурную, являющуюся исключительной особенностью человека. С возникновением человеческого общества начинается культурная эволюция человека, имеющая свои собственные, несводимые к биологическим законы и факторы. Но с началом культурной эволюции человека вовсе не отменяется его биологическая эволюция. Хотя ведущая роль

принадлежит культурной эволюции, между ней и биологической эволюцией существуют взаимосвязи и взаимозависимости. По Добржанскому, именно развитие культуры предотвратило разделение человеческого вида на несколько видов и в то же время благоприятствовало его изменчивости и многообразию. Касаясь перспектив человеческого развития, Добржанский отмечал, что рано или поздно перед человечеством неизбежно встанет задача управления не только эволюцией органического мира, но и собственной биологической эволюцией.

Кроме сугубо научных, Добржанский публикует целый ряд научно-популярных работ, посвященных генетике и эволюции человека (см. напр.: Dobzhansky, 1955a, 1964). Одна из задач этих работ состояла в критике тех, кто с необычайной легкостью выдвигал различные проекты и планы (пусть даже чисто гипотетические и из самых лучших побуждений) улучшения биологической природы человека или даже создания некоего сверхчеловека с помощью новейших биологических технологий (искусственное оплодотворение, генная инженерия и т. п.). В 1950–1960-е гг. Добржанский специально написал ряд работ с критикой расизма, подчеркивая, что биологические, в том числе расовые, различия не являются помехой на пути к действительному человеческому равенству и прогрессу (Dobzhansky, 1956, 1962b, 1971). В то же время он не уставал повторять, что компрометация той или иной части биологического знания, относится ли эта компрометация к теории эволюции (социал-дарвинизм) или к генетике (евгеника), не должна мешать использованию уже добытых знаний и получению новых.

Философия эволюционной биологии

Объектом критического анализа Добржанского были также практически все наиболее значительные недарвиновские концепции эволюции XX века, но в первую очередь лысенкоизм (см. напр.: Dobzhansky, 1946a, 1946b, 1949, 1969). Главным побудительным мотивом этой критики была подлинная заинтересованность в успешном развитии генетики и биологии в СССР (Dobzhansky, 1968). Добржанский не только доказал ненаучность лысенкоизма и его теоретическую бесплодность (это сделали и другие), но и предугадал его неизбежный и бесславный конец (см. подр.: Конашев, 1994в).

Эволюционная теория и эволюционные исследования служили Добржанскому отправной точкой в его неустанных мировоззренческих поисках и попытках создать философию эволюционного биолога, которая бы, опираясь на достижения эволюционной биологии, помогла понять человеку свое место в эволюционирующем мире, свою эволюционирующую свободу и ответственность. Под совместной редакцией Ф. Г. Добржанского и его ученика Ф. Айялы в 1974 г. выходит том, посвященный современной философии биологии (Studies..., 1974), а в 1983 г. под редакцией другого его ученика, Б. Уоллеса, подготовившего первоначальную рукопись к печати, публикуется также совместная с Э. Безигером работа Добржанского, как бы подводящая итог его философским раздумьям и поискам в области эволюционной теории и ее культурного значения (Dobzhansky, Boesiger, 1983).

Восприятие вклада Ф. Г. Добржанского в эволюционный синтез

Книга Добржанского «Генетика и происхождение видов» получила полное признание сразу после своего появления. Своеобразным обобщением непосредственных откликов на нее может служить следующая оценка автора одной из рецензий: «Эта книга будет приветствоваться всеми исследователями генетики и эволюции, она является лучшей книгой из когда-либо написанных на эти темы (то есть темы, обозначенные в заглавии глав и в заглавии книги в целом. — *М. К.*)» (Cockerell, 1937, p. 472). Причем книга Добржанского, по мнению рецензента, была настолько богата по содержанию, что «было бы легко, рецензируя ее, заполнить весь номер “Science”» (ibid, p. 472).

Этот восторженный отзыв с течением времени не только не потребовал коррекции, но и был превзойден неоднократно. Достаточно сравнить некоторые оценки, данные в последующие годы: «“Генетика и происхождение видов” Добржанского ... имела существенное влияние на современное понимание эволюции и мое собственное понимание и рассмотрение предмета» (Simpson, 1949, p. 217); «Крупной вехой в истории генетики популяций явилось появление классического труда Добржанского “Генетика и происхождение видов”, оказавшего глубокое влияние на последующее развитие современной эволюционной теории» (Дубинин, 1966, с. 207); «Наиболее значительный вклад Добржанского в науку, несомненно, состоял в современном эволюционном синтезе, выполненном в книге “Генетика и происхождение видов”... — книге, которая может рассматриваться как двойник «Происхождения видов» (1859) Дарвина двадцатого столетия. ... Современная теория эволюции родилась в 1937 году с публикацией «Генетики и происхождения видов», хотя другие авторы внесли в 1940-х и позднее важные вклады в современную теорию эволюции» (Ayala, 1977, p. 3). Наконец, по мнению Левонтина, лекции, прочитанные Добржанским в 1936 г. в Колумбийском университете, и, написанная на их основе «Генетика и происхождение видов», представляют собой «точку отсчета для всех современных синтетических трактовок эволюционного процесса» (Lewontin, 1981, p. 98).

Приведенные оценки вклада Добржанского не являются преувеличением. Объясняя редкое упоминание в книге Добржанского имен Г. Менделя, Т. Моргана и даже Ч. Дарвина, Т. Коккерель указывал на то, что книга является, в сущности, изложением теории, возникшей на созданном ими экспериментальном и теоретическом основании, но теории более высокого уровня (Cockerell, 1937, p. 472). Такая характеристика нисколько не умаляет вклада других авторов в создание современной теории эволюции или «эволюционного синтеза». Она лишь является признанием того факта, что теория эволюции, изложенная в книге Добржанского, представляла собой завершение поиска решения проблем, которые стояли перед эволюционистами в начале XX в., утверждение новых, популяционно-генетических и близких к ним методов исследования, и явилась программой дальнейших эмпирических и теоретических исследований. После выхода в свет книги Добржанского союз генетики и дарвинизма стал настолько прочным, что попытки их противопоставления справедливо расценивались как анахронизм (Галл, Конашев, 1979, с. 82).

О значении теории эволюции, изложенной в «Генетике и происхождении видов» Ф. Добржанского, говорит тот факт, что последняя (после 1941 г. ее второе, переработанное издание), так же как наиболее важные работы Добржанского, подтверждавшие или развивавшие эту концепцию, цитировалась в качестве одного из основных источников практически во всех наиболее важных работах (монографиях, коллективных сборниках и статьях) 1940-х гг. В качестве таковых, помимо книги Добржанского, как правило, называют (см. напр.: Provine, 1980, p. 354): «Новая систематика» (The new..., 1940), «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), «Темпы и формы эволюции» (Simpson 1944), «Изменчивость и эволюция у растений» (Stebbins, 1950). К этому списку можно было бы добавить еще ряд изданий, особенно важных с точки зрения их значения для развития эволюционной теории, в первую очередь в США.

В создании теории эволюции Добржанского, как было показано, доминирующее значение имело соединение генетики и систематики. Поэтому представляется очевидным то значение для укрепления их синтеза, какое имел коллективный труд «Новая систематика», получивший высокую оценку в американской научной печати (Hubbs, 1941b). Из четырех наиболее цитировавшихся впоследствии статей этого сборника (Huxley, 1940, Timofeef-Ressovsky, 1940, Wright, 1940, Müller, 1940) две последние принадлежали перу американских авторов, и в американской печати им была дана крайне высокая оценка (Hubbs, 1941b, p. 173). Авторы этих статей ссылались на книгу Добржанского как наиболее важную для обсуждения затронутых проблем. Так, Г. Мёллер ссылался в связи с тем, что генетические различия в индивидуальной изменчивости в то же время являются генетическими различиями и между популяциями (Müller, 1940, p. 229). Для С. Райта важно было подчеркнуть то, что генетические различия между видами возникают не скачкообразно, а посредством аккумуляции малых генетических различий (Wright, 1940, p. 163). По количеству работ, приведенных в списке литературы, Добржанский стоит у обоих авторов на первом месте. Весьма показательно сравнение со списками литературы других авторов сборника. У тех, кто внес наибольший вклад в становление современной эволюционной теории и участвовал в данном сборнике, Добржанский либо остается на первом месте, либо его работы, и прежде всего «Генетика и происхождение видов», приводятся в списке литературы и на них даются важные ссылки в тексте (Huxley, 1940, p. 16–17; Thorpe, 1940, p. 349, 355, 356; Gilmour, 1940, p. 461; Ford, 1940, p. 494, 496–497). В остальных докладах каких-либо ссылок в тексте или в списке литературы на Добржанского, как и на других «синтетистов» (Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. П. Дубинина, С. Райта), нет. Отсюда видна (в какой-то степени) разница в относительном влиянии книги Добржанского на развитие эволюционной мысли в США и в Англии в рассматриваемый период, и, косвенно, особенность формирования современной теории эволюции в этих странах (см. особенно: Huxley, 1940).

Ту же позицию по цитированию Ф. Г. Добржанский занимает и в других важных работах 1940-х гг. Так, например, в список литературы к «Систематике и происхождению видов» (Mayr, 1942) Э. Майр внес только 7 работ Добржанского, почти исключительно обобщающего характера по генетическим аспектам

видообразования (Dobzhansky, 1933b, 1937b; Mather, Dobzhansky, 1939; Dobzhansky, 1940, 1941a, b; Dobzhansky, Wright, 1941). В списке большее количество работ имеют только систематики, что объясняется спецификой книги, и С. Райт. При этом Добржанский — единственный генетик, чьи работы в таком количестве приведены в списке. По цитированию в тексте Добржанский уступает только двум систематикам — самому Э. Майру и Б. Реншу.

В списке литературы к «Изменчивости и эволюции растений» Дж. Стеббинса (Stebbins, 1950) включено уже меньше работ Добржанского, но еще меньше работ таких крупных «синтетистов», как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли и Н. В. Тимофеев-Ресовский. В то же время по ссылкам в тексте Добржанский среди генетиков-зоологов опять на первом месте, опережая при этом даже ряд крупных систематиков растений.

В 6-м томе «Биологического симпозиума», во второй его части, посвященной симпозиуму по изолирующим механизмам, Добржанский стоит на первом месте по ссылкам в тексте, как и в статье Мёллера (Müller, 1942), также посвященной изолирующим механизмам, но отнесенной в первую часть тома.

Весьма показательно сравнение этих данных с данными по другой важной работе с точки зрения становления современной эволюционной теории — «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1942). В списке литературы Добржанский по количеству работ стоит лишь на четвертом месте, а по ссылкам в тексте входит в число наиболее часто упоминаемых авторов. Таким образом, и здесь Добржанский сохраняет ведущие позиции, несмотря на определенную разницу в трактовке эволюционных процессов между американскими и английскими эволюционистами, а также на то, что большая часть книги Дж. Хаксли уже была написана до появления книги Ф. Г. Добржанского (Huxley, 1942, p. X).

Анализ содержания перечисленных работ подтверждает тот вывод, согласно которому создание теории эволюции Добржанским в 1937 г. было переломным моментом в развитии современной эволюционной теории. Наиболее показательно в этом смысле отношение Райта к теории Добржанского. Анализ статьи С. Райта показывает, что, во-первых, С. Райт рассматривал статистические последствия взаимодействий эволюционных факторов, исходя из концепции Добржанского (Wright, 1940, p. 176). В частности, данные, собранные Добржанским в книге, подтверждали наиболее важную для Райта посылку о том, что «различия между видами имеют в своем основании все степени генетических различий» (ibid, p. 163). Опирался Райт и на идеи Добржанского о роли изолирующих механизмов и их происхождении (ibid, p. 176). С другой стороны, математические выкладки Райта относительно определения роли отдельных эволюционных факторов и их взаимодействия вновь подтвердили основополагающие с точки зрения теории эволюции идеи Четверикова и Добржанского, согласно которым вид характеризуется высокой степенью генотипической изменчивости, а отбор действует не на отдельные гены, а на организм как целое (ibid, p. 166).

В свою очередь Г. Мёллер (Müller, 1940) в первой, общетеоретической, части своей статьи (разделы 1–5) также в основных чертах повторяет логику доказательства теории эволюции Добржанского, что получило отражение

даже в названиях этих разделов: «Основание индивидуальных различий, установленное на лабораторном материале; Индивидуальные различия в природе; Генные различия, существующие между видами; Генные мутации, создающие возможность межвидовой несовместимости; Генезис межвидовой несовместимости посредством генных мутаций», а в заключительном разделе статьи по существу излагается в несколько модифицированной и упрощенной форме сама концепция микроэволюции (Müller, 1940, p. 255–256).

Анализ докладов на симпозиуме по изолирующим механизмам, вошедших в 6-й том «Биологического симпозиума» (Müller, 1942, Stebbins, 1942, Blair, 1942, Patterson, 1942, Kinsey, 1942), показывает, что уже в начале 40-х гг. прошлого века эволюционное значение изолирующих механизмов было общепризнанным как среди генетиков, так и среди систематиков. Были начаты обширные исследования по их изучению, и первые результаты подтвердили положения концепции изолирующих механизмов Добжанского.

В «Систематике и происхождении видов» (Mayr, 1942) Майр исходит из той же концепции эволюции, причем в первой части книги фактически следует логике доказательства, принятой в первой части книги Добржанского (гл. 2–5): единственным источником эволюции является генетическая изменчивость в широком смысле слова; индивидуальная и географическая изменчивость имеют в принципе одну и ту же генетическую основу, так же как единую основу, в конечном счете, имеют прерывистая и непрерывная формы географической изменчивости. Проиллюстрируем это заключение несколькими примерами.

В главе «Таксономические признаки и их изменение» Майр делит индивидуальную изменчивость на наследственную, то есть генотипическую, и ненаследственную, уделяя основное внимание первой, подчеркивая, что «таксономист также должен уметь анализировать проблемы генетической изменчивости в пределах популяции» (Mayr, 1942, p. 29–30). В заключительном разделе этой главы, озаглавленном «Значение индивидуальной изменчивости», Э. Майр следующим образом подытоживает свой анализ: «становится всё более ясно в последние годы, что все или почти все географические изменения, или любые различия между подвидовыми категориями образуются из индивидуальных вариантов. ... Мы можем сказать в заключение, что различия между географическими расами часто предзнаменованы в индивидуальной изменчивости в пределах этих рас, но что не вся индивидуальная изменчивость составляет основу расовых различий» (ibid, p. 32). В третьей главе «Явление географической изменчивости» Э. Майр обосновывает два ключевых положения: «...все признаки, которые описывались как хорошие видовые различия, как было установлено, являются предметом географического изменения, где бы и с какой бы точки зрения они ни исследовались. ...географические изменения не просто способствуют созданию различий, но многие из этих различий, особенно влияющие на физиологические и экологические признаки, являются потенциальными изолирующими механизмами, которые могут усилить действительную прерывистость между двумя изолированными популяциями... Географическая изменчивость, таким образом, способна создавать два компонента видообразования: дивергенцию и прерывистость» (ibid, p. 57–59). В главе «Некоторые аспекты географической изменчивости» Майр не только

признает необходимым разделение изменчивости на «непрерывную» и «прерывистую», но и показывает, что «все доказательства указывают в настоящее время, что способ наследования (хромосомно-менделевский) является точно тем же самым для непрерывной и прерывистой изменчивости» (ibid, p. 72). Формулировка Майром процесса микроэволюции почти в точности воспроизводит формулировку Добржанского.

Во второй части книги, рассматривая процесс видообразования, Э. Майр также исходит из трактовки этого процесса Добржанским. Даже критикуя определение вида Добржанского, которое «является блестящим описанием процесса видообразования, но не определением вида» (ibid, p. 119), Майр предлагает определение вида, которое по сути является переформулировкой определения Добржанского: «Виды есть группы актуально или потенциально свободно-скрещивающихся природных популяций, которые являются репродуктивно изолированными друг от друга такими группами» (ibid, p. 120).

Аналогичная теория эволюции содержится в книге Дж. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (Stebbins, 1950). Даже построение книги в основных чертах совпадает с построением книги Добржанского. Сначала Дж. Стеббинс рассматривает основные формы внутривидовой изменчивости у растений, показывает, что мутации (в широком смысле) и рекомбинации составляют основу индивидуальной изменчивости и что именно на этой основе действует естественный отбор в природных популяциях растений (гл. 2, 3, 4). Затем Дж. Стеббинс рассматривает особенности эволюции у растений на этих двух уровнях (индивидуальном и популяционном), связанные с особенностями процессов воспроизводства у растений (гл. 5). Изложив общую модель завершающего этапа видообразования, связанного с установлением изолирующих механизмов (гл. 6), он анализирует специфичность видообразовательных процессов у растений (гибридизация, полиплоидия, апомиксис — главы 7–10). Значительная часть книги Стеббинса (гл. 12–14) посвящена проблемам макроэволюции. Стеббинс исходил в их анализе, так же как Добржанский и Майр, из идеи единства микро- и макроэволюции (Stebbins, 1950, p. 513).

На основных положениях теории эволюции 1937 г. были построены многие доклады симпозиума «Генетика, палеонтология и эволюция», опубликованные в книге под аналогичным названием (Genetics..., 1949), в том числе и заключительный доклад Г. Мёллера, подводивший итоги работы симпозиума (Müller, 1949). В этом докладе сочетались основные принципы указанной концепции с определенными новыми положениями, достигнутыми на их основе (ibid, p. 427–429, 430–431). К первым относятся, в частности, следующие: положение о неоднозначности связи «ген–признак» и о том, что «в большинстве природных свободно-скрещивающихся популяций имеет место огромная аккумуляция мутаций...», весь запас которых подчиняется законам менделевского наследования (ibid, p. 423, 425); положение о том, что процесс видообразования предполагает «подключение» сначала географической изоляции в широком смысле, а затем формирование изолирующих механизмов на основе аккумуляции генетических различий (ibid, p. 431–432) и другие идеи.

Общепризнанность теории эволюции 1937 г. получила свое выражение и в прямых оценках состояния эволюционной теории в конце 1940-х — начале

1950-х гг. Прежде всего, сам Добржанский в предисловии к третьему изданию своей книги отмечал, что десятилетие, прошедшее с момента появления второго издания в 1941 г., несмотря на Вторую мировую войну, было «наиболее плодотворным десятилетием в истории эволюционной мысли с момента появления дарвиновской классики в 1859 г.» (Dobzhansky, 1951, p. IX), поскольку положило конец непониманию между генетиками, систематиками, палеонтологами, экологами, эмбриологами и сравнительными анатомами по вопросам эволюции.

Г. Мёллер в заключительном докладе на симпозиуме «Генетика, палеонтология и эволюция» подчеркивал ту же особенность: «К счастью две группы исследователей (генетики и палеонтологи. — *М. К.*), после многих лет взаимного непризнания теперь приходят к общей точке зрения и системе интерпретаций, которая обещает быть взаимно полезной. ... обе дисциплины (генетика и палеонтология. — *М. К.*) достигают общей теоретической основы, согласно которой эволюция базируется на естественном отборе преимущественно незначительных вариаций, составляющих огромный запас наследственных изменений, случающихся в многочисленных направлениях. Эта концепция находится в полной гармонии с теми чертами собственной интерпретации Дарвина, которые отличали его от большинства ранних эволюционистов. С течением времени эта концепция стала гораздо более отточенной, разработанной и оснащенной, так что теперь она представляет действительно сильный “неодарвинизм”» (Müller, 1949, p. 422).

Не менее категоричным в своей оценке был и Дж. Стеббинс: «Тем не менее некоторые понятия о природе эволюции представляются теперь столь хорошо обоснованными, что они берутся как основные посылки, на которых основаны и аргументы этой книги как целого» (Stebbins, 1950, p. X).

Наконец, решающее значение книги Добржанского для развития теории эволюции в 1940-х гг. отмечалось и в рецензиях на ее третье издание. Прогресс в изучении эволюции в этот период имел, по мнению одного из рецензентов, две взаимосвязанные стороны: «Во-первых, генетические принципы были распространены на систематику, экологию, палеонтологию и другие биологические дисциплины, имеющие отношение к предмету. Во-вторых, популяционная генетика, следуя предшествующим теоретическим и описательным подходам, расцвела на экспериментальном уровне. В обоих случаях ведущее влияние принадлежит первому изданию этой книги» (M. ; L., 1952, p. 126). Причем сравнение второго и третьего изданий показывает, по мнению рецензента, что наибольшее их сходство состоит в ключевых положениях, тогда как различие «в огромном количестве новых экспериментальных данных ... (вероятно, более половины предыдущих ссылок было заменено более современным материалом) в перестройке и устранении разделов, ставших общепринятыми» (M. ; L., 1952, p. 126).

Кроме того, эта общепризнанность очевидна и из отношения к альтернативным эволюционным концепциям, выдвинутым в рассматриваемый период. Само по себе показательно то, что единственной такой попыткой альтернативы в США была теория Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940). Она встретила негативную реакцию и была подвергнута критике (см. напр.: Hubbs, 1941c; Dobzhansky, 1941a, p. 369–379, 1940; Mayr, 1942, p. 114, 137–139),

что подтверждается и позднейшими оценками ее влияния (см. напр.: Carson, 1980; Mayr, 1980, p. 420–421). Причем как современники, так и новейшие авторы указывали на одну и ту же причину такой реакции. По Хаббсу, главная ошибка Р. Гольдшмидта заключалась в проведении резкого различия между микро- и макроэволюцией, и даже между расо- и видообразованием (Hubbs, 1941c, p. 274–276). По Карсону, Р. Гольдшмидт придавал мало значения популяционной генетике и динамике селекционного процесса, тогда как в 1940 г. «популяционное мышление ... оказало свое полное влияние на эволюционную теорию» (Carson, 1980, p. 33). Концепция Р. Гольдшмидта сложилась у него еще до приезда в США и фактически являлась чужеродным образованием для развития американской эволюционной мысли (Mayr, 1980, p. 420).

Подводя итог вышеизложенному, можно заключить, что все капитальные труды по теории эволюции 1940-х гг. основывались на теории эволюции, предложенной Добржанским в 1937 г., и их, безусловно, важное значение состояло в том, что они «расширяли» эту концепцию: давалось объяснение эволюции новых групп организмов, новых эволюционных проблем без изменения ее основных положений, происходило «подключение» к «эволюционному синтезу» новых дисциплин. Книга Добржанского явилась переломным моментом в развитии эволюционной мысли XX в. Она помогла тем ученым, эволюционные идеи которых только начинали формироваться или приобрели почти законченную форму. В трудах, которые считаются основополагающими для современной эволюционной теории — «Систематика и происхождение видов» Э. Майра (Mayr, 1942), «Темпы и формы эволюции» Дж. Симпсона (Simpson, 1944), «Изменчивость и эволюция растений» Дж. Стеббинса (Stebbins, 1950), концепция эволюции Добржанского была обогащена и развита разработкой разнообразных проблем видообразования и макроэволюции — эволюции, происходящей в геологическом масштабе времени и приводящей к возникновению родов, семейств и других, более высоких, чем вид, систематических категорий.

К концу 1940-х гг. формирование современной теории эволюции завершилось. Дальнейшее развитие эволюционной теории происходило уже на ее собственной основе, о чем свидетельствует сравнительный анализ последующих, включая новейшие, трудов по эволюционной теории (см.: напр.: Dobzhansky, 1970; Dobzhansky, Ayala, Stebbins, Valentine 1977; Ayala, Valentine, 1979; Mayr, 1963, 1970, 2001; Wright, 1968–1978; Encyclopedia..., 2002, 2007). В качестве одного из примеров можно указать на книгу Б. Ренша «Эволюция на надвидовом уровне», причисляемую к ядру современной эволюционной теории и, по свидетельству самого Ренша, написанную в основном в последние годы войны (Rensch, 1960, p. VII). Поэтому ее первое немецкое издание, появившееся после войны, имело только краткие ссылки (in addendum), сделанные уже после завершения основной работы над рукописью, на издания других «синтетистов», изданные в военные годы по ту сторону фронта, в Великобритании и США (ibid, p. VII). Только во второе немецкое издание, а затем и в английский вариант Ренш смог включить необходимые с его точки зрения данные и понятия из этих книг, так же как из работ Ф. Г. Добржанского, Дж. Б. С. Холдейна, Д. Лэка и других эволюционистов (ibid, 1960, p. VII). Ренш с удовлетворением отмечал, что в понимании эволюции впервые в XX столетии «было достигнуто

некое общее согласие среди палеонтологов, генетиков, систематиков и сравнительных анатомов» (ibid, 1960, p. VII). При этом прямым подтверждением теоретического единства концепции Добржанского (и других американских синтетистов) и Ренша является то, что концепция эволюции Добржанского в сжатом виде специально воспроизводится Реншем в первой главе его книги (ibid, p. 3–15). «Введение» к этой главе Б. Ренш начинает с подчеркивания того, что понятия мутации и отбора, развитые в современной генетике, являются солидным базисом «для понимания расо- и видообразования» (ibid, p. 1). Более того, исследование проблем надвидовой эволюции покоится на общем основании с исследованиями внутривидовых эволюционных изменений, уже выполненных ранее (Dobzhansky, 1937, 1951; Mayr, 1942; Шмальгаузен, 1946; Stebbins, 1950). По мнению Ренша, существенным для понимания надвидовой эволюции является осознание того, что существуют различные способы, посредством которых расы и виды могут быть образованы, и что все возможные переходные связи между расой, видом и родом могут быть часто наблюдаемы в природе. Вот почему две вводные главы, посвященные этим переходам, предшествуют рассмотрению основного предмета книги (Rensch, 1960, p. 2).

В то же время ни одна из попыток создания эволюционной концепции, отвергающей или ставящей под сомнение основные положения теории эволюции Добржанского и современной теории эволюции в целом (как, например, концепция прерывистого равновесия) не привела к созданию сколько-нибудь равнозначной теории (см. напр.: Charlesworth, Lande, Slatkin, 1982). Вызванные этими попытками дискуссии поставили ряд проблем, решение которых, несомненно, обогатит современную теорию эволюции и приведет, как полагают многие авторы, к качественно новому этапу в ее развитии.

По-особому воспринимались и развивались теория эволюции Добржанского и в целом эволюционный синтез на его родине, в СССР. В период после окончания Второй мировой войны, несмотря на опустившийся «железный занавес» и потери среди старшего поколения русских генетиков, вызванные войной и сталинскими репрессиями, пейзаж после битвы вовсе не напоминал выжженную пустыню. Перед войной лысенковцам так и не удалось одержать окончательную победу, подлинно генетические исследования продолжали проводиться, а молодое (второе) поколение генетиков, ровесников Добржанского, постепенно набирало силу в научном и отчасти в административном отношении.

Это поколение в целом было готово к возобновлению контактов с заокеанскими коллегами при первой благоприятной возможности. Первое (1937) и второе (1941) издания «Генетики и происхождения видов» были заказаны и поступили в крупнейшие советские научные и публичные библиотеки — без приложения к тому усилий самих генетиков и им сочувствующих это было бы невозможно (Конашев, 2004в). Ни одна статья, опубликованная Добржанским в этот период, не была изъята из общего библиотечного оборота или помещена в спецхран. В публичных нападках на генетику его имя лысенковцами или партийными пропагандистами не использовалось. Если кого-то в чем и обвиняли, так это в фашизме, который произрос в Германии, а не в Америке, что создало предпосылку для быстрого налаживания контактов

с американскими учеными уже во время Второй мировой войны. С американской стороны большую роль в восстановлении этих связей и оказании осторожной и действенной помощи советским генетикам сыграли Добржанский и его друг Данн (Кременцов, 1996).

Но, едва успев установиться, эти отношения снова оказались сначала под угрозой, а затем и на долгое время замороженными в результате установления «холодной войны» и как одного из ее следствий внутри СССР — временного господства лысенкоизма (Конашев, 2002). Характерной чертой этого периода становится поношение буржуазной реакционной генетики в широкой советской печати, а с западной стороны — беспрецедентная по масштабам научная критика лысенкоизма. Особую роль в этой критике сыграли статьи Добржанского, прежде всего как раз в силу того, что он уже был генетиком мировой величины, и все знали (в СССР и США), что он из Советской России (Конашев, 1994в). То обстоятельство, что критика лысенкоизма Добржанским была арестована в спецхране, лишь удесятерило ее взрывную силу. А имя ее автора в СССР для одних сделалось легендарным, для других — ненавистным, что делало и его теорию эволюции особенно привлекательным «запретным плодом».

Первые контакты с коллегами из СССР установились вновь на XV Зоологическом конгрессе в Лондоне в 1958 г. Однако настоящей переписки тогда не завязалось, хотя Ф. Г. Добржанский сделал все от него зависящее для восстановления прерванных связей без особой надежды на взаимность, и она возобновилась лишь в конце 1960-х гг. после XXII Международного генетического конгресса в Токио, проходившего с 19 по 28 августа 1968 г. Однако в первую очередь восстановление коснулось его старых корреспондентов —друзей молодости. Накануне 70-летия Добржанского ряд генетиков с родины поздравил его с юбилеем, но, так сказать, частным порядком. Однако никаких, даже кратких, заметок в советской научной периодике, посвященных этому событию, не было (Конашев, 2008).

Более всего Добржанский мечтал о переводе своих основных монографий, в первую очередь «Генетики и происхождения видов», на русский язык, но в советские времена о подобном проекте не осмеливались даже заговаривать. И все же и его имя, и его идеи не были неизвестны научной молодежи. Посредниками между ней и Добржанским выступали в первую очередь его друзья и коллеги молодости — Ю. Я. Керкис, Н. Н. Медведев, В. В. Алпатов. Поэтому, безусловно, можно говорить о заочной школе Добржанского в России (Конашев, 2004а).

Институциональное оформление признания теории Добржанского

Перестройка эволюционных исследований на основе теории эволюции Ф. Г. Добржанского получила не только дальнейшее теоретическое и исследовательское, но и организационное воплощение. В 1940 г. в Колумбийском университете состоялся специальный симпозиум по видообразованию, что само по себе симптоматично, одним из результатов которого было образование движения за объединение ученых, заинтересованных в исследовании этой проблемы. По инициативе Дж. Хаксли, который поддерживал постоянные контакты со

многими американскими учеными, и при ведущей роли А. Эмерсона было организовано Общество по изучению видообразования (см. подр.: Hubbs, 1941a, p. 86–89). Как подчеркивал А. Эмерсон, ставший секретарем Общества, в заявлении по поводу его создания, необходимость в образовании такого общества «осознавалась уже некоторое время разными местными группами, так же как секциями и комитетами уже существующих обществ» (Hubbs, 1941a, p. 87). Главной целью Общества ставилась координация усилий в разных областях для решения проблемы видообразования. Предполагалось, что в его деятельности примут активное участие ученые и целые организации из других стран.

Сам факт создания такого общества означал признание теории эволюции 1937 г. Эта концепция была принята в качестве программы деятельности Общества: «Главная область интересов — 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. ... Главный комплекс факторов мотет быть определен как наследственное изменение, изоляция и отбор» (Hubbs, 1941a, p. 87–88). В исполком Общества вошли помимо Эмерсона и Добржанского такие выдающиеся эволюционисты и сторонники эволюционного синтеза, как С. Райт, Э. Андерсон, Дж. Симпсон и др.

Сходное организационное объединение происходило также между генетикой и палеонтологией. В 1941 г. на ежегодном заседании Геологического общества Америки У. Буше высказался в пользу такого объединения, а 17 октября 1942 г. небольшая группа генетиков, палеонтологов и систематиков, встретившись в библиотеке зоологического факультета Колумбийского университета, высказалась за синтез двух дисциплин (см.: Genetics..., 1949, p. X). После войны, прервавшей на время это движение, на заседании Американской ассоциации за прогресс в науке от 30 марта 1946 г. в Сент-Луисе было организовано новое постоянно действующее Общество по изучению эволюции, которое с успехом провело свое первое ежегодное 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 целей нового Общества, и его документы, переписка, а также казна были переданы последнему. По свидетельству Дж. Симпсона, лидером группы, организовавшей Общество по изучению видообразования, а затем Общество по изучению эволюции, был однако вовсе не Добржанский, а его друг и единомышленник Майр (Simpson, 1978, p. 129). Почему же он, а не Добржанский, как можно было бы предположить? По словам самого Добржанского, он не любил бюрократии в каком бы то ни было виде и всячески избегал любых административных нагрузок и должностей и соглашался на них, только если этого в принципе невозможно было избежать или отказ от них повлек бы слишком тяжелые последствия. Майр же, в отличие от Добржанского, с юности был склонен к организационной работе, но расцвели эти его способности именно в Америке (Cain, 1994; Колчинский, 2006). Именно поэтому

Майр стал лидером движения, требовавшего больших, трудоемких, отнимавших много времени организационных усилий, тогда как Добржанскому, являвшемуся, бесспорно, идейным зачинателем и вдохновителем движения, тратить время на это, а не на исследования, не хотелось. Вероятно, по этой же причине, а также в силу того, что Майр был систематиком и в глазах американского научного сообщества был традиционно ближе к эволюционной тематике, в первую очередь проблемам вида и видообразования, именно он стал первым редактором журнала "Evolution" (см. подр.: Cain, 2000). В предисловии к первому номеру журнала Майр в качестве редактора отмечал, что необходимость создания журнала, «посвященного исключительно результатам исследования в области эволюции, становилась всё более острой» (Mayr, 1947, p. I). Эта необходимость, по Э. Майру, возникла в результате объединения усилий эволюционистов разных специальностей, пришедшего на смену эпохи разногласий. Задачу журнала Майр видел прежде всего в дальнейшем развитии этого процесса объединения (ibid, p. II).

Почти одновременно удалось организовать Международную конференцию по генетике, палеонтологии и эволюции, проходившую в Принстоне со 2 по 4 января 1947 г., которая подвела итоги деятельности созданного в 1943 г. комитета генетиков и палеонтологов. Материалы конференции были опубликованы в сборнике под тем же названием (Genetics..., 1949). В послевоенный состав комитета вошли помимо других членов такие сторонники учения о микроэволюции, как Э. Андерсон, Э. Бэбкок (председатель западной группы комитета), У. Буше (действительный председатель комитета до октября 1944 г., председатель восточной группы), М. Демерец, Ф.Г. Добржанский (председатель секции генетики), К. Эплинг, М. Гордон, Г. Джепсен (председатель секции палеонтологов), Э. Майр (председатель секции систематики), Г. Мёллер, Дж. Симпсон (председатель), У. Спенсер, Дж. Стеббинс (вице-председатель западной группы), К. Штерн, С. Райт (Genetics..., 1949, p. X). Таким образом, совместное исследование проблем эволюции представителями различных дисциплин получило многообразное организационное воплощение.

Этот «кооперативный» характер исследования микроэволюции проявился и в другом важном аспекте. Практически все важные экспериментальные и теоретические работы 40-х гг. прошлого века, в том числе рассмотренные выше в данной главе, проходили своеобразное «предварительное рецензирование и редактирование», главным из участников которого был Добржанский, о чем в частности свидетельствуют следующие высказывания Майра и Стеббинса: «Более всего я обязан Ф. Добржанскому и Л. С. Дэну, которые помогли бесчисленными способами в подготовке рукописи и которые поддерживали и вдохновляли меня во всех отношениях» (Mayr, 1942, p. IX–X); «В особенности, д-ра Бэбкок, Добржанский, Андерсон и Эплинг пространно обсуждали со мной эти проблемы как до, так и в период написания этой книги, оказали много необходимой помощи и поддержки...» (Stebbins, 1950, p. XI).

Если учесть также постоянные личные контакты наиболее выдающихся американских эволюционистов, перераставшие в ряде случаев не только в творческое содружество, но и в личную дружбу (см. напр.: Mayr, 1980, p. 455; Simpson, 1978, p. 119), то становится очевидно, что в 40-е гг. развитие теории

эволюции было плодом сотрудничества не только «традиционного» сообщества ученых, но и более тесной неформальной группы, в которую входили Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Дж. Симпсон, Дж. Стеббинс, Э. Андерсон, Э. Бэбкок и некоторые другие ученые (см. подр.: Cain, 1993, 2002).

Современная оценка вклада Ф. Г. Добржанского в эволюционный синтез

Под современной оценкой научной теории обычно подразумевается та, которая дается непосредственно в момент оценки, отстоящий от оцениваемой теории на энное количество лет или десятилетий. Тем самым сравниваются две точки — начальная и конечная — на том пути, который прошла наука, в данном случае эволюционная теория, за определенный промежуток времени. При этом, однако, упускается из виду весь этот путь между этими точками, то есть собственно то развитие, которое претерпела эволюционная теория на этом пути. А значит, упускается и весь механизм этого развития, собственно эволюция этой теории, то есть как раз то, что и должно бы интересовать историю и философию науки. Поэтому, хотя исследование или хотя бы беглое рассмотрение такой эволюции не входит в задачу данной работы, все же целесообразно выяснить, менялась ли оценка теории эволюции Ф. Г. Добржанского и всей СТЭ по мере ее развития и каким образом. Естественно, что наиболее показательным в этом отношении было бы сравнение двух крайних оценок: наиболее убежденных сторонников и противников этой теории.

К числу первых, как правило, хотя и из него есть исключения, относятся, прежде всего, ученики Добржанского. Среди них самыми выдающимися и одновременно самыми близкими Добржанскому были Р. Левонтин, Б. Уоллес, Ф. Айяла и Дж. Пауэлл. По мнению Левонтина (Lewontin, 1997, p. 351), вряд ли нашелся бы кто-либо, кто не согласился бы с утверждением Пауэлла о том, что книга Добржанского 1937 г. — это «наиболее важная и влиятельная книга по эволюции двадцатого столетия» (Powell, 1987). Как указывал сам Дж. Пауэлл (Powell, 1987), книга Добржанского, особенно ее второе и третье издания, оказала важное влияние на становление популяционной генетики. Программа эволюционно-генетических исследований на протяжении нескольких последующих десятилетий фактически определялась теорией, данной в этой книге.

В то же время эта программа, несмотря на, казалось бы, успешное выполнение, встретилась с рядом серьезных трудностей. В основном исследования проводились на хромосомной изменчивости, а не на изменениях в единичных физиологически или онтогенетически определенных локусах. Инверсионный полиморфизм, являясь объектом для изучения, не мог в действительности дать никакой информации о той изменчивости в целом, на которой базировалась генетическая теория эволюции.

Ответ на эту проблему как будто был найден с изобретением метода электрофореза, поскольку он 1) обеспечивал фенотипически легко наблюдаемую изменчивость; 2) не зависел от каких бы то ни было физиологических или онтогенетических предположений об изменчивости; 3) позволял обнаруживать

изменчивость в большом числе локусов и 4) мог быть приложен к любому организму (Hubby, Lewontin, 1966). Однако, в отличие от ожиданий тех, кто вводил этот метод как «революционизирующий», результат оказался прямо противоположным. Освобождая исследователя от необходимости учета физиологических и онтогенетических аспектов, метод электрофореза приводил к тому, что за исключением особых случаев никаких предположений относительно сил, действующих на изменчивость, на самом деле проверено быть не может. В результате получался некий «генетический постмодернизм»: можно было описать генетическую изменчивость в самых общих чертах, при этом никак ее не объясняя!

Гордиев узел эволюционной генетики был разрублен, по крайней мере отчасти, когда был установлен счастливый для эволюционной генетики природный факт: отсутствие однозначного соответствия между последовательностью ДНК и аминокислотной последовательностью протеинов. Оказалось, что в пределах одного и того же маленького генетического участка существуют классы нуклеотидов с очень различными отношениями к физиологии и онтогенезу организма. Это обеспечивало кумулятивное действие отбора, который мог работать различно с разными классами, как противоположными силам миграции, популяционной структуры и рекомбинации, и который в разной степени затрагивал все классы. На этой основе удавалось обнаружить даже самое слабое селекционное различие (см. напр.: Kreitman, 1983). Более чем десятилетие популяционно-генетических исследований на уровне нуклеотидов ясно показало, что селективные воздействия имеют место по отношению ко всем классам нуклеотидов, включая так называемые «молчащие» позиции кодона, интроны и др. (Richter et al., 1997). Кроме того, удалось установить воздействия, вызванные в изменчивости различными количествами рекомбинаций (Begun, Aquadro, 1992). Но что еще важнее, изучение нуклеотидной изменчивости позволило эволюционной генетике поставить ряд новых вопросов, основывающихся на теории, данной в «Генетике и происхождении видов», и в то же время развивающих ее.

Согласно Добржанскому существование генетической изменчивости и ее изменение в пределах популяции в любое время есть только начало процесса эволюции видов. Для видообразования недостаточно того, чтобы местные популяции просто различались по частоте генов. Виды не просто совокупности организмов, которые не скрещиваются, но различные формы жизни с различными отношениями со средой, с различными способами жизни. Поэтому популяционная генетика должна доказать, что естественный отбор приводит к дифференциации популяций. Легко показать, что особи, взятые из различных популяций, имеют различные нормы реакции и различную плодовитость и жизнеспособность в различных экспериментальных условиях. Первое издание «Генетики и происхождения видов» использует именно такое доказательство, чтобы продемонстрировать наличие генетических различий между местными популяциями. Но при этом все же остается нерешенным ряд проблем: как связаны эти дивергенции со специфически генетическими различиями, имеются ли эти различия в природе и произошли ли они через действие адаптивного естественного отбора.

Эти проблемы, поставленные, но не решенные исследованиями по программе Добржанского, естественно, стали предметом многочисленных обсуждений, но лишь немногих результативных исследований. Изучение географической изменчивости рисунка раковин у Сераеа послужило основой для длительной борьбы между английской школой, которая объясняла всю изменчивость как следствие местных изменений в условиях среды (см. напр.: Cain, Sheppard, 1950), и французской школой, которая интерпретировала полученные результаты как следствие генетического дрейфа (см. напр.: Lamotte, 1951). В период расцвета исследований с помощью метода электрофореза был установлен ряд случаев географического или высотного изменения признаков по частоте генетических вариантов, и эти случаи коррелировали с различными изменениями среды, обычно в температуре. Но эти исследования не внесли ничего существенно нового в решение основной проблемы, с которой сталкиваются все, кто изучает естественный отбор в природных популяциях, а именно с вопросом о том, какие аспекты биологии организма ответственны за изменение приспособленности в природе. Таким образом, вторая часть эволюционного проекта Добржанского, состоявшая в том, чтобы показать, что генетическая дифференциация произошла посредством естественного отбора, так и осталась невыполненной. Тем не менее, как уже отмечалось выше, исследования нуклеотидной изменчивости все же дают определенную надежду на действительный прогресс в ее выполнении.

Одним из впечатляющих примеров этого явилась демонстрация селективного воздействия на хромосомную изменчивость у *Drosophila melanogaster* (Berry et al., 1991). Другим примером является выявление адаптивной дифференциации между видами на основе аминокислотных замещений (McDonald, Kreitman, 1991). В целом уже в начале 1990-х гг. было показано, что не существует никакого ограничения на то, какая часть генома может быть исследована посредством отбора особых генов или генных участков и их последовательностей в пределах видов и между ними. Следовательно, в принципе для любой совокупности популяций или родственных видов может быть дана оценка того, в какой мере их дифференциация произошла посредством селективных чисток внутри популяций и селективных дивергенций между видами. Таким образом, появляется возможность реализации второй части исследовательской программы Добржанского.

Литература

Александров В. Я. Трудные годы советской биологии // Знание — сила. 1987. № 10. С. 72–80 ; № 12. С. 50–58 ; 1988. №. 12 С. 74–80.

Гайсинович А. Е. У истоков советской генетики. I. Борьба с ламаркизмом (1922–1927) // Генетика. 1968. № 4. С. 158–175.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л. : Наука, 1976. 155 с.

Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 74–84.

Галл Я. М., Конашев М. Б. Классик // Природа. 1990. № 3. С. 79–87.

Добржанский Ф. Г. Описание нового вида рода Coccinella из окрестностей Киева // Материалы к познанию фауны Юго-Западной России, издаваемые Киевским Орнитологическим обществом им. К. Ф. Кесслера. 1917. Т. 2. С. 46–47.

Добржанский Ф. Г. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata L.* (Coleoptera, Coccinelidae) // Рус. энтомолог. обозр. 1924а. Т. 18. № 4. С. 201–212.

Добржанский Ф. Г. Наследственность и мутации // Человек и природа. 1924б. № 5–6. С. 417–426.

Добржанский Ф. Г. Обзор генетических исследований видов рода Drosophila // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1925. Т. 15. Вып. 5. С. 45–56.

Добржанский Ф. Г. К вопросу о наследовании приобретённых признаков // Преформизм или эпигенез? Дискуссионный сборник. Вологда : Северный печатник, 1926а. С. 27–47.

Добржанский Ф. Г. Палеарктические виды рода Coccinella L. // Рус. энтомолог. обозр. 1926б. Т. 20. С. 16–32.

Добржанский Ф. Г. Мутации и видообразование // Природа. 1926в. № 5–6. С. 31–44.

Добржанский Ф. Г. Два новых вида *Pharoscymnus:* заметка о морфологии представителей Coleoptera (Coleoptera, Coccinellidae) // Рус. энтомолог. обозр. 1927. Т. 21. № 2. С. 240–244.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 743 с.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.

Захаров И. А., Рязанцева Е. В. Г. Дж. Мёллер в СССР // Николай Иванович Вавилов. Материалы к биобиблиографии ученых СССР. М. : Наука, 1987. С. 63–70.

Кожевников А. Б. Филантропия Рокфеллера и советская наука // Вопр. ист. естествозн. и тех.. 1993. № 2. С. 80–111.

Колчинский Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М. : КМК, 2006. 149 с.

Колчинский Э. И., Конашев М. Б. Как и почему «Правда» учила «Ботанический журнал»? // Вопр. ист. естествозн. и техн. 2003. № 4. С. 49–74.

Конашев М. Б. Ф. Г. Добржанский — генетик, эволюционист, гуманист // Вопр. ист. естествозн. и техн. 1991а. № 1. С. 56–71.

Конашев М. Б. Об одной научной командировке, оказавшейся бессрочной // Репрессированная наука. Л. : Наука, 1991б. С. 240–263.

Конашев М. Б. Феодосий Григорьевич Добржанский и становление генетики в Ленинградском университете // Исследования по генетике. 1994а. Вып. 11. С. 29–36.

Конашев М. Б. Бюро по евгенике (1922–1930) // Исследования по генетике. 1994б. Вып. 11. С. 22–28.

Конашев М. Б. «На поприще клеветы против советских биологов» (критика Ф. Г. Добржанским лысенкоизма) // Эволюционная биология СПб., 1994в. С. 60–74. (Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. Т. 90. Вып. 1).

Конашев М. Б. Школа генетиков Ю. А. Филипченко // Интеллектуальная элита Санкт-Петербурга. Ч. 2. Кн. 2. / под ред. С. А. Кугеля. СПб. : Изд-во СПбУЭФ, 1994г. С. 23–29.

Конашев М. Б. Документы русских биологов в библиотеке Американского философского общества // Отечеств. архивы. 1996. №. 3. С. 41–43.

Конашев М. Б. Ю. А. Филипченко и генетические исследования за рубежом // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия / под ред. Л. Я. Боркина, Э. И. Колчинского. СПб. : СПбСУ, 1999. С. 42–52.

Конашев М. Б. Холодная война, генетика и «спецхран» // За «железным занавесом»: мифы и реалии советской науки. СПб. : Дм. Буланин, 2002. С. 437–452.

Конашев М. Б. «...И разговорились о России и прочем» (Ф. Г. Добржанский и советские генетики: 1946–1975 гг.) // Зарубежная Россия. 1917–1945 : сб. ст. Кн. 3. СПб. : Лики России, 2004а. С. 151–159.

Конашев М. Б. Некоторые аспекты становления «эволюционного синтеза» // Наука и техника: вопросы истории и теории : тез. XXV годич. конф. С.-Петерб. отдния Рос. нац. ком-та по ист. и филос. науки и тех. «Санкт-Петербург и мировая наука» (29 нояб. — 3 дек. 2004 г.). Вып. XX. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 2004б. С. 82–83.

Конашев М. Б. Зарубежные книги по эволюционной генетике и эволюционной теории в библиотеках Санкт-Петербурга // Книга и мировая цивилизация : мат-лы XI Междунар. науч. конф. по пробл. книговед. (Москва, 20–21 апр. 2004 г.) : В 4 т. Т. 3. М. : Наука, 2004в. С. 149–152.

Конашев М. Б. Ф. Г. Добржанский и становление экспериментального изучения эволюции // Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова : годич. науч. конф., 2005. М. : Диполь-Т, 2005а. С. 353–356.

Конашев М. Б. Ю. А. Филипченко, Ф. Г. Добржанский и проблема экспериментального изучения видовой изменчивости // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 3 / под ред. Я. М. Галла, Э. И. Колчинского ; сост. А. В. Полевой. СПб. : Нестор-История, 2005б. С. 129–147.

Конашев М. Б. Ровесник генетики, ровесник века: Ф. Г. Добржанский (1900–1975) // Деятели русской науки XIX–XX веков. Вып. 4. СПб. : Нестор-История, 2008. С. 193–228.

Конашев М. Б. Становление эволюционной теории Ф. Г. Добржанского. СПб. : Нестор-История, 2010. 280 с.

Кременцов Н. Л. «Американская помощь» в советской генетике, 1945–1947 // Вопр. ист. естествозн. и тех. 1996. № 3. С. 25–41.

Левитский Г. А. Генетическое и цитологическое доказательство транслокации // Природа. 1929. № 10. С. 907–910.

Медведев Ж. А. Взлет и падение Лысенко. История биологической дискуссии в СССР (1929–1966). М. : Книга, 1993. 348 с.

Медведев Н. Н. Юрий Александрович Филипченко. М. : Наука, 1978. 104 с.

Медведев Н. Н. Юрий Александрович Филипченко // Выдающиеся советские генетики. М. : Наука, 1980. С. 88–100.

Музрукова Е. Б. Т. Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т. Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия. М. : Грааль, 2002. 310 с.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П. Искусственное получение мутаций и проблема гена // Успехи эксперим. биол. 1929. Т. 8. Вып. 4. С. 235–247.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П., Агол И. И., Слепков В.Н., Альтшуллер В. Е. Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1928. Т. 4. Вып. 3/4. С. 161–180.

Сойфер В. Н. Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. 4-е изд. перераб. и доп.: М. : ЧеРо, 2002. 1024 с.

У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге / отв. ред. Э. Г. Колчинский. СПб. : Наука, 2002. 558 с.

Филипченко Ю. А. Очерки по вопросам эволюции и наследственности // Рус. богатство. 1913. № 1. С. 113–133 ; № 2. С. 109–126.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и эволюция. Пг. ; М. : Изд-во А. С. Панафидиной, 1915. 90, [2] с.

Филипченко Ю. А. Хромозомы и наследственность // Природа. 1919. № 7–9. С. 327–350.

Филипченко Ю. А. Закон Менделя и Моргана // Природа. 1922. № 10–12. С. 51–66.

Филипченко Ю. А. Евгеника. Л. : Госиздат, 1924. 190 с.

Филипченко Ю. А. Генетика. 2-е изд. М. ; Л. : Госиздат. 1929. 379 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1926. Т. 2. № 1. С. 1–54.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. ; Л : Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 1 / Н. П. Дубинин, М. А. Гептнер, С. Я. Бессмертная и др. // Биол. журн. 1934а. Т. 3. Вып. 1. С. 166–206.

Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 2 / Н. П. Дубинин, М. А. Гептнер, С. Я. Бессмертная и др. // Биол. журн. 1934б. Т. 3. Вып. 1. С. 207–216.

Ayala F. J. Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution (Theodosius Dobzhansky: 1900–1975) // J. of Heredity. 1977. Vol. 68. P. 3–10.

Ayala F. J. Theodosius Dobzhansky // Biogr. Mem. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1985. Vol. 55. P. 163–213.

Ayala F. J., Valentine J. W. Evolving. The theory and processes of organic evolution. Menlo Park, California : The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1979. XII, 452 p.

Begun D J., Aquadro C. F. Levels of naturally occurring DNA polymorphism correlate with recombination rates in *D. melanogaster* // Nature. 1992. Vol. 356. P. 519–520.

Bellamy A. W. Breeding experiments with the viviparous teleosts *Xiphophorus helleri* and *Platypoecilus maculate* // Anat. Rec. 1922. Vol. 23. P. 98–99.

Berry A. J., Ajioka J. W., Kreitman M. Lack of polymorphism on the Drosophila fourth chromosome resulting from selection // Genetics. 1991. Vol. 129. P. 1111–1117.

Blair A.P. Isolating Mechanisms in a Complex of Four Toad Species // Biological Symposia. 1942. Vol. VI. P. 235–249.

Cain J. Common problems and cooperative solutions. Organizational activity in evolutionary studies, 1936–1947 // Isis. 1993. Vol. 84. P. 1–25.

Cain J. Ernst Mayr as Community Architect: Launching the Soviety for the Study of Evolution and the Journal Evolution // Biol. and Philos. 1994. Vol. 9. P. 387–427.

Cain J. For the 'Promotion' and 'Integration' of various fields: first years of Evolution, 1947–1949 // Archives of Natural History. 2000. Vol. 27. P. 231–259.

Cain J. Co-opting Colleagues: Appropriating Dobzhansky's 1936 Lectures at Columbia // J. Hist. Biology. 2002. Vol. 35. P. 207–219.

Cain A. J., Sheppard P. M. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. 1950. Vol. 4. P. 275–294.

Carson H. L. A Provocative View of the Evolutionary Process // Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist : a critical review of his contributions / ed. by L. K. Piternick. Basel-Boston : Birkhauser, 1980. P. 24–34.

Chesnola A. P. Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa* // Biometrica. 1904. Vol. 3. № 1. P. 58–59.

Charlesworth B., Lande R., Slatkin M. A neo-Darwinian commentary on macroevolution // Evolution. 1982. Vol. 36. № 3. P. 474–498.

Cockerell T. D. A. The Species Problem // Science. 1937. Vol. 86. № 2238. P. 472–473.

Coyne J. Genetics and speciation // Nature. 1992. Vol. 355. P. 511–515.

Darlington C. D. The control of the chromosomes by the genotype and its bearing on some evolutionary problems // Amer. Nat. 1932. Vol. 66. P. 25–51.

Dobzhansky Th. Über den Bau des Geschlechtsapparats einiger Mutanten von *Drosophila melanogaster* Meig // Z. Indikt. Abstamm. Veverbungsl. 1924a. Bd. 34. S. 245–248.

Dobzhansky Th. Die geographische und individuelle Variabilität von Harmonia axyridis Pallas in ihren Wechselbeziehungen // Biol. Zentralbl. 1924b. Bd. 44. S. 401–421.

Dobzhansky Th. The origin of geographical varieties in Coccinellidae // Trans. Fourth Int. Cong. Entomology, Ithaca. Vol. 2. 1928. P. 563.

Dobzhansky Th. The North American beetles of the genus Coccinella // Proc. U.S. Nat. Mus. 1931. Vol. 80. P. 1–32.

Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles // The Amer. Natur. 1933a. Vol. 67. P. 97–126.

Dobzhansky Th. On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudoobscura* // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA) 1933b. Vol. 19. P. 397–403.

Dobzhansky Th. Studies on hybrid sterility. *I. Spermatogenesis* in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura* // Z. Zellforsch. 1934. Bd. 21. S. 169–223.

Dobzhansky Th. A critique of the species concept in biology // Philos. Sci. 1935. Vol. 2. P. 344–355.

Dobzhansky Th. Studies on hybrid sterility. II. Localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids // Genetics. 1936. Vol. 21. P. 113–135.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species (Columbia Biological Series, № 11) New York : Columbia Univ. Press, 1937a. XVI, 364 P. (2nd rev. ed. — 1941; 3rd ed. — 1951).

Dobzhansky Th. Genetic nature of species differences // The Amer. Natur. 1937b. Vol. 71. P. 404–420.

Dobzhansky Th. Speciation as a stage in evolutionary divergence // The Amer. Natur. 1940. Vol. 74. P. 312–321.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. 2nd revised ed. New York, Columbia Univ. Press, 1941a. XVII + 446 p.

Dobzhansky Th. On the genetic structure of natural populations of Drosophila // Proc. Seventh Int. Genetical Cong., Cambridge, 1941b. P. 104–108.

Dobzhansky Th. Beetles of the genus *Hyperaspis* inhabiting the United States // Smith. Inst. publ. 1941c. № 3642. 94 p.

Dobzhansky Th. Lysenko's «genetics» // J. Heredity. 1946a. Vol. 37. P. 5–9.

Dobzhansky Th. The new genetics in the Soviet Union // The Amer. Natur. 1946b. Vol. 80. P. 649–651.

Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* // Genetics. 1948. Vol. 33. P. 158–176.

Dobzhansky Th. The suppression of a science // Bull. Atomic Scientists. 1949. Vol. 5. P. 144–146.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. 3nd rev. ed. New York : Columbia Univ. Press, 1951. 364 p.

Dobzhansky Th. Evolution, Genetics and Man. New York : J. Wiley & Sons, Inc., 1955a. IX + 398 p.

Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Sympos. Quant. Biol. 1955b. Vol. 20. P. 1–15.

Dobzhansky Th. The Biological Basis of Human Freedom. New York : Columbia Univ. press, 1956. VI + 139 p.

Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XXVI. Chromosomal variability in island and continental populations of *Drosophila willistoni* from Central America and the West Indies // Evolution. 1957. Vol. 11. P. 280–293.

Dobzhansky Th. Mankind Evolving: the Evolution of the Human Species. New Haven : Yale Univ. Press, 1962a. XIII + 381 p.

Dobzhansky Th. Genetic and Equality. Equality of Opportunity Makes the Genetic Diversity among Men Meaningful // Science. 1962b. Vol. 137. № 3524. P. 112–115.

Dobzhansky Th. Heredity and the Nature of Man. New York : Harcourt, Brace & World, Inc., 1964. X + 179 p.

Dobzhansky Th. Revival of genetics in the USSR // Quart. Rev. Biol. 1968. Vol. 43. P. 56–59.

Dobzhansky Th. The rise and fall of T. D. Lysenko // Science. 1969. Vol. 164. № 3887. P. 1507–1509.

Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York ; London : Columbia Univ. Press, 1970. XVIII + 505 p.

Dobzhansky Th. Race Equality // The Biological and Social Meaning of Race / ed. R. H. Osborne. San Francisco : Freeman, 1971. P. 13–14.

Dobzhansky Th. The Birth of the Genetic Theory of Evolution in the Soviet Union in the 1920s // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 229–242.

Dobzhansky Th., Ayala F. I., Stebbins G. L., Valentine J. W. Evolution. San Francisco : W. H. Freeman, 1977. XIV + 572 p.

Dobzhansky Th., Boesiger E. Human Culture. A Moment in Evolution / ed. B. Wallace. New York : Columbia Univ. Press, 1983. XXI + 175 p.

Dobzhansky Th., Koller P.C. An experimental study of sexual isolation in Drosophila // Biol. Zbl. 1939a. Bd. 58. S. 589–607.

Dobzhansky Th., Koller P. C. Sexual isolation between two species of Drosophila — a study of the origin of an isolating mechanism // Genetics. 1939b. Vol. 24. P. 97–98.

Dobzhansky Th., Pavlovsky O. Spontaneous origin of an incipient species in the *Drosophila paulistorum* complex // Proc. Natl. Acad. Sci. (U.S.A.). 1966. Vol. 55. P. 727–733.

Dobzhansky Th., Queal M. L. Genetics of natural populations. I. Chromosome variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges // Genetics. 1938. Vol. 23. P. 239–251.

Dobzhansky Th., Wright S. Genetics of natural populations. V. Relations between mutation rate and accumulation of lethals of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1941. Vol. 26. P. 23–51.

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, 1981. XIX + 942 p.

Ehrman L., Wallace B. Obituary // Nature. 1976. Vol. 260. P. 179.

Encyclopedia of evolution / ed. M. Pagel. Oxford ; New York : Oxford Univ. Press, 2002. 2 vol. XXI + 1205 p.

Encyclopedia of evolution / ed. S. A. Rice. New York : Facts On File, 2007. XV + 468 p.

Evolution // Grand Larousse encyclopédique. En dix volumes. T. 4. Desf-Filao. Paris : Librairie Larousse, 1960. P. 831–833.

Ford E. B. Polymorphism and Taxonomy // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 493–514.

Fuller M. B. Theodosius Dobzhansky papers // The Mendel Newsletter. 1980. № 18. P. 1–8.

Gall Ya. M., Konashev M. B. The Reception of Darwin's Theory of Evolution in Russia: 1920s to 1940s (Chapter 27) // The Reception of Charles Darwin in Europe / ed. E.-M. Engels, T. F. Glick. Vol. 2. London ; New York : Continuum, 2008. P. 504–523, 597–604.

Gause G. F. The struggle for Existence. Baltimore : Williams and Wilkins, 1934. X + 163 p.

Genetics, Paleontology and Evolution / ed. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, Princeton Univ. Press, 1949. XIV + 474 p.

Gilmour J. S. L. Taxonomy and philosophy // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. London ; Oxford : Claredon Press, 1940. P. 461–474.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1940. 436 p.

Haldane J. B. S. The nature of interspecific differences // Evolution / ed. G. R. De Beer. Oxford : Clarendon Press, 1938. P. 19–94.

Hollingshead L. A lethal factor in Crepis effective only in interspecific hybrids // Genetics. 1930. Vol. 15. P. 114–140.

Hubbs C. L. Reviews and Comments // The Amer. Natur. 1941a. Vol. 75. № 756. P. 74–89.

Hubbs C. L. Reviews and Comments // The Amer. Natur. 1941b. Vol. 75. № 757. P. 172–183.

Hubbs C. L. Reviews and Comments // The Amer. Natur. 1941c. Vol. 75. № 758. P. 272–279.

Hubby J. L., Lewontin R.C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1966. Vol. 54. P. 577–594.

Huxley J. S. Towards the new systematics // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 1–64.

Huxley J. S. Evolution, the Modern Synthesis. London : Allen & Unwin, 1942. 642 p.

Kinsey A. C. Isolating Mechanisms in Gall Wasps // Biological Symposia. Vol. VI. 1942. P. 251–269.

Koller P. C. The relation of fertility factors to crossing-over in the *Drosophila obscura* hybrid // Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 1932. Bd. 60. S. 137–151.

Kohler R. E. Drosophila and evolutionary genetics: the moral economy of scientific practice // History of science. 1991. Vol. 29. № 86. P. 335–375.

Kohler R. E. Lords of the fly. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1994. XV + 321 p.

Konashev M. B. From the Archives: Dobzhansky in Kiev and Leningrad // The Evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. M. B. Adams. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1994. P. 63–83.

Kreitman M. Nucleotide polymorphism at the alcohol dehy-drogenase locus of *Drosophila melanogaster* // Nature. 1983. Vol. 304. P. 412–417.

Krementsov N. L. Dobzhansky and Russian Entomology: The Origin of His Ideas on Species and Speciation // The Evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. M. B. Adams. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1994. P. 31–48.

Lamotte M. Recherches sur la structure genetique des populations naturelles de Cepaea nemoralis (L) // Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl. 1951. Vol. 35. P. 1–238.

Lancefield D. E. The genetic study of crosses of two races or physiological species of *Drosophila obscura* // Zs. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 1929. Bd. 52. S. 287–317.

Levene H., Ehrman L., Richmond R. Theodosius Dobzhansky Up to Now // Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky; a supplement to evolutionary biology / eds. M. K. Hecht, W. C. Steere; Foreword by L. C. Dunn. New York : Appleton-Century-Crofts, 1970. P. 1–41.

Lewontin R. C. 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, 1981. P. 93–115.

Lewontin R. C. Dobzhansky's genetics and the origin of species: is it still relevant? // Genetics. 1997. Vol. 147. № 2 (Oct.) P. 351–355.

Lewontin R. C., Moore J. A., Provine W. B. & Wallace B. Preface // 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, 1981. P. XI–XIV.

M.L. Book reviews // The Amer. Natur. 1952. Vol. 86. № 827. P. 125–127.

Mather K., Dobzhansky Th. Morphological differences between the "races" of *D. pseudoobscura* // The Amer. Natur. 1939. Vol. 73. P. 5–25.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species from the viewpoint of a zoologist. New York : Columbia Univ. Press, 1942. XIV + 334 p.

Mayr E. Foreword // Evolution. 1947. Vol. 1. № 1. P. I–II.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. XIV + 797 p.

Mayr E. Populations, species, and evolution; an abridgment of Animal species and evolution. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. XV + 453 p.

Mayr E. How I Became a Darwinian // The Evolutionary synthesis : perspectives on the unification of biology / ed. by E. Mayr & W. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 415–423.

Mayr E. What is evolution. New York : Basic Books, 2001. XV + 318 p.

McDonald J. H., Kreitman M. Adaptive protein evolution at the Adh locus in Drosophila // Nature. 1991. Vol. 351. P. 652–654.

Müller H. J. Bearing of the "Drosophila" work on systemacis // The new systematics / ed. J. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 185–268.

Müller H. J. Isolating mechanisms, evolution and temperature // Biol. Symposia. 1942. Vol. 6. P. 71–125.

Müller H. J. Redintegration of the Symposium on Genetics, Paleontology, and Evolution // Genetics, Paleontology and Evolution / eds. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, Princeton Univ. Press, 1949. P. 421–445.

Müller H. J. Our load of mutation // Amer. J. Human Genet. 1950. Vol. 2. P. 111–176.

The new systematics / ed. J. Huxley. Oxford : Clarendon press, 1940. VII + 583, [1] p.

Orr H. A. The population genetics of speciation: the evolution of hybrid incompatibilities // Genetics. 1995. Vol. 139. P. 1805–1813.

Orr H. A. Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation // Genetics. 1996. Vol. 144. № 4. P. 1331–1335.

Patterson J. T. Isolating Mechanisms in the Genus Drosophila // Bilological Symposia. Vol. VI. 1942. P. 271–287.

Powell J. R. "In The Air" — Theodosius Dobzhansky's Genetics and the Origin of Species // Genetics. 1987. Vol. 117. P. 363–366.

Provine W. B. Introduction // The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass) : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p.

Provine W. B. Origins of the genetics of natural populations series // 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, 1981. P. 1–83.

Rensch B. Evolution above the species level (Columbia biological series. № XIX). New York : Morningside Heights ; Columbia Univ. Press, 1960. XVIII + 419 [1] p.

Richter B., Long M., Lewontin R. C., Nitasaka E. Nucleotide variation and conservation at the dpp locus, a gene controlling early development in Drosophila // Genetics. 1997. Vol. 145. P. 311–323.

Sang J. The Evolution of Theodosius Dobzhansky edited by Mark B. Adams (1996) // New Scientist magazine. 1996. № 2015. P. 45.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G. G. The Meaning of Evolution. New Haven ; Yale Univ. Press, 1949. 364 p.

Simpson G. G. Concession to the Improbable: An Unconventional Autobiography. New Haven : Yale Univ. Press, 1978. XI + 291 p.

Stebbins G. L. The Role of Isolation in the Differentiation of Plant Species // Biological Symposia. Vol. VI. 1942. P. 217–233.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia Univ. Press, 1950. 643 p.

Studies in the Philosophy of Biology: Reduction and Related Problems / eds. F. J. Ayala, Th. Dobzhansky. London : Macmillan, 1974. XIX + 390 p.

Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1936. Vol. 22. P. 448–450.

The Evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. M. B. Adams. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1994. XI + 249 p.

The New Systematics / ed. J. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. VIII + 583, [1] p.

The Reminiscences of Theodosius Dobzhansky. Part I. Columbia University, Oral History Research Office. New York, 1962. 639 p.

Thorpe W. H. Ecology and the future of systematics // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 541–364.

Timoféeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 73–136.

Weldon W. F. Presidential address // British Ass. Adv. Sci., Section D. 1899. P. 887–902.

Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution // Proc. 6th Int. Cong. Genetics. 1932. Vol. 1. P. 356–366.

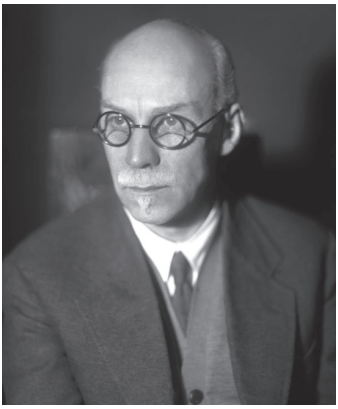
Wright S. The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation // The New Systematics / ed. J. S. Huxley. Oxford : The Clarendon Press, 1940. P. 161–183.

Wright S. Evolution and the genetics of populations : a treatise in 4 vol. Chicago ; London : Univ. of Chicago Press, 1968, 1969, 1977, 1978.

Wu C.-I., Beckenbach A. T. Evidence for extensive genetic differentiation between the sex-ratio and the standard arrangement of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis* and identification of hybrid sterility factors // Genetics. 1983. Vol. 105. P. 71–86.

Глава 7
И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН: ГЕНЕТИКА, ЭМБРИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ, КИБЕРНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ*

Я. М. Галл, Э. И. Колчинский



Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963) принадлежал к числу немногих энциклопедически образованных биологов XX в. Круг его интересов был необычайно широк, а труды охватывают различные отрасли биологии и посвящены эволюционной морфологии, сравнительной анатомии и эмбриологии, изучению процессов роста организмов, феногенетике и формообразованию, происхождению наземных позвоночных, эволюционной теории и биокибернетике, формообразованию и философии эволюционной теории.

Многогранная деятельность Шмальгаузена освещена во многих историко-научных и теоретических статьях (Медведева, 1966; Берг, 1968; Махотин, Шмальгаузен, 1974; Эволюционные взгляды..., 1974; Колчинский, 1974; Гиляров, 1983; Смирнов, 1984; Мирзоян, 1984: Полянский, 1984; Лукин, 1985; Воробьева, 1987; Wake, 1986, 1996; Shubin et al., 1995; Levit et al., 2006; Hoßfeld et al., 2010; и др.). Публикации его монографий всегда становились событиями, вызывавшими отклик крупнейших отечественных и зарубежных биологов-эволюционистов, включая Е. И. Лукина, А. А. Парамонова, Ф. Г. Добржанского, Э. Олсона, Дж. Г. Симпсона, А. Ромера, К. Уоддингтона, Э. Фишера и др. Литература о нем насчитывает около 300 названий, в том числе более 40 — на иностранных языках. Многие исследования, посвященные творчеству Шмальгаузена и опубликованные до конца 1980-х гг., скрупулезно собраны в биографических монографиях О. Я. Пилипчука (Иван..., 1984) и О. И. Шмальгаузен (1988).

Во всех этих публикациях достаточно полно дан творческий портрет личности Шмальгаузена, немногословного и целеустремленного человека, полностью поглощенного научно-исследовательской и педагогической деятельностью. Основные этапы его биографии — это теории, фундаментальные обобщения и монографии, базировавшиеся всегда на огромном, многократно проверенном фактическом материале. В его трудах была охвачена практически вся проблематика современной эволюционной теории от возникновения мутаций до происхождения высших таксонов и органообразования,

* При финансовой поддержке РГНФ. Грант № 12-03-00239а.

что позволило ему с наибольшей полнотой отразить сущность эволюционного синтеза в середине XX в. Каждый этап его научной карьеры был ознаменован крупными достижениями, признанными во всем мире: в 1913–1935 гг. он выяснил закономерности роста; в 1935–1938 — разработал концепцию организма как целого в индивидуальном и историческом развитии; в 1938–1946 — создал теорию стабилизирующего отбора и выявил пути и закономерности макроэволюции; в 1959–1963 — сформировал концепцию происхождения наземных позвоночных; в 1957–1963 — использовал идеи кибернетики для объяснения эволюции. Многие свои творческие замыслы, обращенные в будущее эволюционной теории, он не успел реализовать, и они остались в его архиве в виде черновых набросков и планов монографий и статей.

За высокие научные достижения Шмальгаузен был избран академиком Всеукраинской академии наук (1922), академиком Академии наук СССР (1935), почетным членом Германской академии естествоиспытателей «Леопольдина» (1960), почетным членом Зоологической академии в Агре (Индия) (1960). Он был заслуженным деятелем науки Украинской ССР (1935), лауреатом премии Президиума АН СССР (1946) и премии А. О. Ковалевского (1965, посмертно), а также плакетки Ч. Дарвина (Германия, 1959) и медали И. И. Мечникова (1963).

Шмальгаузен отличался исключительной порядочностью и верностью своим научным убеждениям, а также мужеством в их отстаивании. Фактически возглавив после смерти Н. И. Вавилова борьбу против Т. Д. Лысенко, он стал главным объектом яростных нападок и огульной критики на августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г., но не дрогнул, отказался выступить с покаянной речью, пожертвовал карьерой и привилегиями и долгие годы писал основные труды «в стол». Его главные книги «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а) «Проблемы дарвинизма» (1946б) и «Факторы эволюции» (1946а) были изъяты из библиотек и уничтожены или помещены в спецхран. Их переиздание в 1960–1980-е гг. (Шмальгаузен, 1968а, 1969, 1982, 1983), как и посмертно изданные книги «Происхождение наземных позвоночных» (1964а), «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (1964б), «Кибернетические вопросы биологии эволюции» (1968б), «Вопросы дарвинизма» (1990) и десятки статей (см. библиографию: Иван..., 1984, с. 52–84), сыграли важную роль в преодолении лысенковщины и в восстановлении эволюционной теории в СССР. Общепризнан и его вклад в формирование современных эволюционных представлений.

Зоолог В. Г. Гептнер справедливо указывал: «Шмальгаузен, будучи сравнительным анатомом и эволюционистом классической морфологической школы, с удивительной проницательностью разглядел широкие перспективы, которые открывал новый микроэволюционный подход к проблеме эволюции, оценил важность нового круга фактов и идей и стал деятельно разрабатывать и пропагандировать это направление» (Гептнер, 1968, с. 10). Теорию стабилизирующего отбора Шмальгаузена многие считают одним из самых крупных достижений эволюционной теории в XX в. Однако этим далеко не исчерпываются его исследования проблем эволюции. В связи с новым

подъемом в развитии теории эволюции, начиная с 90-х гг. XX в., и особенно новейшего его направления, получившего аббревиатуру evo-devo, эволюционное наследие Шмальгаузена вновь привлекает к себе огромное внимание (Воробьева 1991, 2006; Берг 2001(рукопись); Gilbert, 1994; 2000; Hall, 2001; Levit, Hoßfeld, Olsson, 2006; Crispo, 2007).

Тем не менее далеко не все биологи-эволюционисты и историки науки относят Ивана Ивановича Шмальгаузена к числу главных архитекторов СТЭ. В основном на этом настаивают отечественные ученые, взгляды которых на процессы органической эволюции формировались под влиянием его основополагающих трудов (Развитие ..., 1983; Kolchinsky, 2000) Однако были и зарубежные биологи-эволюционисты, включая главного инициатора и архитектора СТЭ Ф. Г. Добржанского, которые думали так же. В 1968 г. он совместно с Э. Безигером так описывал образование СТЭ: «Начиная с 30-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, Дж. Б. С. Холдейном и Р. Фишером в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов... В эту группу входят такие зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли, Ж. Тесье, ботаники Дж. Стеббинс, В. Грант, палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И. И. Шмальгаузен, генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Е. Форд и некоторые биохимики. В результате такой кооперации усилий и возникла современная биологическая, или синтетическая теория эволюции» (Dobzhansky, Boesiger, 1968, p. 60). В конце 1949 г. именно Добржанский был инициатором издания книги И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» в США и Канаде, в предисловии к которой 1949 г. он поставил его имя рядом с другими главными архитекторами СТЭ (Dobzhansky, 1949, p. XIV).

В 1958 г. в Лондоне состоялся XV Международный зоологический конгресс, приуроченный к 100-летию со дня совместного доклада Ч. Дарвина и А. Уоллеса. В этом конгрессе участвовал другой общепризнанный архитектор СТЭ Б. Ренш. В своих воспоминаниях он сожалел, что И. И. Шмальгаузен по какой-то причине не приехал в составе советской делегации, возглавляемой Е. Н. Павловским. Несостоявшаяся встреча со Шмальгаузеном расстраивала Ренша и через двадцать лет, так как их взгляды «на проблемы эволюции были очень близки» (Rensch, 1979, S. 182) и он хотел бы их подробно обсудить при личной встрече[1].

На следующий год Германская академия наук «Леопольдина» в Халле наградила И. И. Шмальгаузена и еще 17 биологов-эволюционистов, в основном участвовавших в создании СТЭ, специальной плакеткой «За особые заслуги в области эволюционных исследований и генетики» в честь 150-летия со дня рождения Ч. Дарвина и столетия со дня выхода в свет его книги «Происхождение видов». Из российских ученых этой чести были удостоены еще Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский и С. С. Четвериков (Kaasch u.a., 2006). Однако никто из них не смог приехать в ГДР на официальное вручение этой награды,

[1] Следует добавить, что доклады Шмальгаузена «Происхождение амфибий» и «Стабилизирующий отбор» Оргкомитет включил в опубликованные в 1959 г. материалы конгресса, хотя они и не были доложены в Лондоне (Schmalgausen, 1959a, b). Это свидетельствует о крайней заинтересованности Оргкомитета хотя бы в заочном участии Шмальгаузена в конгрессе.

так как все они в свое время были или репрессированы, или подвергались административным гонениям, и их чествование было нежелательно советским властям. В дальнейшем немецкие историки, доказывавшие существенный вклад своих соотечественников Б. Ренша, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Г. Геберера и В. Циммерманна в СТЭ, отмечали и заслуги российских биологов-эволюционистов в создании СТЭ, отводя особую роль И. И. Шмальгаузену (Levit et al., 2006). По их инициативе в дни двойного дарвиновского юбилея 2009 г. на немецком языке вышел главный труд Шмальгаузена в области эволюционной теории (Scmalhausen, 2010). Издатели посвятили книгу «Году Дарвина 2009 и памяти “русского Дарвина”» (ibid, S. VII).

Хотя Э. Майр не называл Шмальгаузена среди главных архитекторов СТЭ, в конференции, проведенной им вместе с В. Провайном в 1974 г. по проблемам эволюционного синтеза, фамилия Шмальгаузена звучала часто (The Evolutionary Synthesis..., 1980), а М. Адамс посвятил ему и его учителю А. Н. Северцову целую главу, в которой подчеркивал их особую роль в расширении рамок синтеза и включении в него эволюционной морфологии (Adams, 1980). Об уникальном вкладе Шмальгаузена в СТЭ писал и другой участник этой конференции — В. Гамбургер, — подчеркивая, что Шмальгаузен впервые наметил синтез эмбриологии и генетики, реализация которого в полной мере стала возможна только после возникновения молекулярной биологии и базирующейся на ней биологии развития (Hamburger, 1980).

Хотя сам И. И. Шмальгаузен, насколько нам известно, не пользовался термином СТЭ, предпочитая говорить о современном дарвинизме, тем не менее список использованных им работ во втором издании учебника «Проблем дарвинизма» (Шмальгаузен, 1969), а также в подготовленной после его смерти книге «Факторы эволюции» (Шмальгаузен, 1968а) однозначно свидетельствует, что он рассматривал себя как участника создания СТЭ. Его ученица Р. Л. Берг, готовившая к изданию эту книгу, в послесловии к ней однозначно говорит о том, что этот труд Шмальгаузена не только равнозначен вкладу других главных создателей СТЭ, но и «по широте охвата биологического материала и полноте использования достижений генетики» сопоставим только с книгой Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (Берг, 1968, с. 414).

Реальный вклад Шмальгаузена в создание СТЭ можно оценить только с учетом когнитивного контекста развития эволюционной теории в середине 30-х гг. прошлого столетия, когда филогенетические и каузальные подходы к изучению эволюционного процесса настолько отдалились друг от друга, что, казалось, нет никаких надежд на единое рассмотрение этого сложного процесса. Ю. А. Филипченко в 1927 г. такое положение дел стремился как бы узаконить, введя понятия микро- и макроэволюции. В 1937 г. Ф. Добржанский в своей знаменитой книге «Генетика и происхождение видов» предложил тезис о единстве механизмов микро- и макроэволюции. Добржанский всесторонне исследовал действия факторов эволюции (мутации, рекомбинации, естественный отбор, дрейф генов, изоляция) на популяционно-видовом уровне и спокойно экстраполировал эти факторы на большую эволюцию. «Экстраполяционная модель» Добржанского пользовалась большим успехом и доминировала во многих исследованиях по теории эволюции. Но далеко не все создатели

эволюционного синтеза строго следовали модели Добржанского или другим экстраполяционным построениям.

Шмальгаузен в своих эволюционных конструкциях минимально пользовался экстраполяциями и максимально стремился разработать теоретические конструкты, в рамках которых эволюция была бы охвачена как единый процесс от возникновения мутаций и до происхождения надвидовых таксонов и органогенеза. Шмальгаузен поставил цель осуществить тесный и гармоничный синтез генетики с данными сравнительной эмбриологии и морфологии, экологии. Концептуальный анализ эволюции как единого процесса ярче всего проявился в его монографии 1939 г. «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а). До создания Шмальгаузеном теории стабилизирующего отбора еще никогда науки, изучающие индивидуальное развитие, так тесно не сближались с исследованиями причин эволюции. Быть может, лучшим доказательством того, что Шмальгаузен был далек от простых эволюционных экстраполяций, служит разработка им проблем «эволюция эволюции» (Шмальгаузен, 1974). По-видимому, Шмальгаузен одним из первых превратил постулат о единстве механизмов микро- и макроэволюции в законченную теорию.

Безусловно, в одной главе практически невозможно осветить всю деятельность Шмальгаузена в области теории эволюции и в родственных науках (эволюционная эмбриология и морфология), поэтому акцент сделан на разработке им проблемы факторов и причин эволюции. В период активной научной деятельности Шмальгаузена именно эта область знания была наиболее «горячей точкой», и сделанные здесь открытия и концептуальные обобщения подняли эволюционную теорию на новый уровень развития. Понимая отсутствие точных критериев для выделения «главных и неглавных архитекторов» СТЭ, мы постараемся далее показать, что труды И. И. Шмальгаузена, прокладывавшего дорогу синтезу генетики, морфологии, эмбриологии и теории естественного отбора, сыграли важную роль не только в оформлении СТЭ, но по существу наметили путь к новому синтезу, идущему в современной биологии.

Семья и становление ученого

И. И. Шмальгаузен родился 11 (23) апреля 1884 г. в Киеве в семье известного ученого, профессора ботаники Киевского университета, одного из основателей палеоботаники в России, Федора Ивановича Шмальгаузена. Его мать, Луиза Людвиговна, урожденная Вирт, происходила из немецкого городка Гагенбурга, расположенного недалеко от Бремена. Она также интересовалась ботаникой. По свидетельству их внучки Ольги Ивановны Шмальгаузен, дочери И. И. Шмальгаузена и автора лучшей на сегодняшний день его биографии, зафиксированная родословная их семьи восходит к 1770 г. (Шмальгаузен О. И., 1988)[2]. В этом году в г. Бремене учитель Хинрих Шмальхузен (прапрадедушка

[2] По мнению Ю. П. Гудзя и О. Я. Пилипчука (1991, с. 7), авторов биографии И. Ф. Шмальгаузена, родоначальниками фамилии Шмальгаузенов были голландцы, переселившиеся в Бремен в начале XVIII в.

И. И. Шмальгаузена) женился на дочери столяра. Один из их четырех детей Иоганн Дитрих был также учителем, а затем стал директором гимназии. Он носил уже фамилию Шмальгаузен, а его четвертый сын, также Иоганн Дитрих, дед Ивана Ивановича, закончил Дерптский университет, работал надзирателем и библиотекарем Главного педагогического института. В Петербурге, где его называли Федором Федоровичем, Иоганн Дитрих принял в 1851 г. российское подданство, положив тем самым начало российской ветви Шмальгаузенов. Некоторое время перед уходом на пенсию он работал в Императорской Академии наук помощником хранителя 2-го отделения библиотеки К. Э. фон Бэра.

Так впервые судьба свела Шмальгаузенов с биологией, что, возможно, в какой-то степени повлияло на выбор жизненного пути его старшего сына Ивана Федоровича, который в детстве получил блестящее классическое образование и окончил Ларинскую гимназию в Санкт-Петербурге (Биология в Санкт-Петербурге, 2011, с. 517). Поступив в Медико-хирургическую академию, И. Ф. Шмальгаузен перевелся затем на второй курс естественного отделения физико-математического факультета Императорского Санкт-Петербургского университета, где его учителями были знаменитые ботаники, члены Императорской Академии наук А. Н. Бекетов и А. С. Фаминцын. В заграничной командировке в Германии, Австрии, Швейцарии, Италии и Франции он работал у А. де Бари, В. Шимпера, О. Геера, изучал альпийскую растительность и средиземноморскую флору. Довольно быстро И. Ф. Шмальгаузен стал первоклассным систематиком растений, флористом и палеоботаником. Оставленный в университете для подготовки к профессорскому званию, он начал читать первый в России курс по палеоботанике и в 1876–1878 гг. получил должность консерватора гербария Императорского Ботанического сада на Аптекарском острове в Санкт-Петербурге. В опубликованной магистерской диссертации «О растительных помесях: наблюдения из петербургской флоры» И. Ф. Шмальгаузен впервые изложил по-русски содержание работы Г. Менделя о гибридизации гороха, предвосхитив применение генетических подходов в систематике растений (Шмальгаузен И. Ф., 1874). В Санкт-Петербурге Шмальгаузен начал изучать ископаемые останки растений, в круг его исследований входили ископаемые флоры от девонской до четвертичной. Продолжались и флористические исследования современных растений, итогом изучения которых стали фундаментальные сводки, включающие около 4,5 тысяч видов растений (Шмальгаузен И. Ф., 1886, 1895–1897). С 1878 г. он служил экстраординарным, а с 1886 г. ординарным профессором Университета св. Владимира в Киеве. В 1893 г. он был избран членом-корреспондентом Академии наук в Санкт-Петербурге. Среди его учеников — один из основателей фитоценологии И. К. Пачосский, а также великолепный флорист, систематик, географ высших растений и историк ботаники В. И. Липский.

Формирование первых жизненных убеждений И. И. Шмальгаузена шло под влиянием отца, входящего в элиту биологического сообщества Российской империи. Детские годы Ивана прошли в Киевском ботаническом саду, где у отца была казенная квартира. С ранних лет под руководством отца он собирал гербарии и коллекции насекомых. До 10 лет его воспитывали дома вместе с братом и сестрой, а подготовкой к поступлению в гимназию руководил

ученик отца Н. В. Григорьев — впоследствии палеоботаник Геологического комитета. Понятно, что большое место в его первоначальном обучении занимало естествознание.

Когда Ивану Ивановичу было 10 лет, умер отец, и обучение ограничили только занятиями в 4-й, а затем в 1-й гимназии. Вместе со старшим братом Иван проводил опыты по химии и физике, конструировал различные приборы. По математике и физике он учился хорошо, по гуманитарным предметам — посредственно. Закончив в 1901 г. с отличием гимназию, И. И. Шмальгаузен поступил на естественное отделение физико-математического факультета Университета св. Владимира. Осенью началась забастовка студентов, в которой участвовал и Шмальгаузен. Университет закрыли, а весь 1-й курс уволили в январе 1902 г. Ему пришлось осенью 1902 г. заново поступать в университет. Кроме обычных занятий он усиленно работал в химической лаборатории у профессора Н. Бунге, но заболел и был вынужден отказаться от карьеры химика и пропустить еще один год.

Вернувшись в университет, Иван Иванович стал интересоваться биологическими дисциплинами: проходил практикум у приват-доцента ботаника и эволюциониста Н. В. Цингера, подумывал о специализации по ботанике у цитолога С. Г. Навашина, но затем увлекся лекциями по эволюционной морфологии животных и эволюционной теории А. Н. Северцова, с 1902 г. заведовавшего кафедрой зоологии и сравнительной морфологии. Под руководством приват-доцента зоолога М. М. Воскобойникова Иван Иванович быстро освоил микроскопическую технику. Все его университетские учителя были выдающимися дарвинистами, что оказало решающее влияние на формирование взглядов Шмальгаузена на эволюцию. В противостоянии эволюционистов и креационистов, существовавшем среди биологов Киевского университета, симпатии Шмальгаузена с первых научных шагов были на стороне дарвинистов.

По предложению А. Н. Северцова Шмальгаузен в 1904 г. выполнил свое первое специальное исследование эмбрионального развития легких у змей. Он установил, что в ходе эмбриогенеза происходят замена высокого цилиндрического эпителия плоским и редукция левого легкого, сдвиг в расположении одного из парных мочевых и половых органов и т. д. Все эти изменения он объяснял эволюцией способа передвижения — переходом к ползанию, вызвавшим удлинение туловища за счет увеличения числа сегментов, что препятствовало равномерному увеличению легких и других внутренних органов. Тем самым была продемонстрирована взаимосвязь филогенетических изменений (способа передвижения, удлинения тела, взаимного смещения органов, их асимметричного развития, редукции легкого). Уже в этой работе Шмальгаузен затронул ряд проблем, ставших вскоре основными в его творчестве: значение гетерохронии в эмбриогенезе, роль коррелятивных изменений органов и связи их прогресса и регресса, соотношение дифференцировки и роста организма, онтогенеза и филогенеза. Более трети работы Шмальгаузен посвятил критике биогенетического закона Э. Геккеля. Работа была завершена в течение 2–3 месяцев и получила одобрение А. Н. Северцова. Она была опубликована на немецком языке (Schmalgausen, 1905), положив начало первому этапу научных публикаций ученого, всецело проходившему под влиянием

А. Н. Северцова и получившему название «сравнительно-морфологического» (Иван..., 1984, с. 5).

Следующая работа была по теме, объявленной на конкурс студентов: «Свод сведений по истории развития конечностей позвоночных». Выполненное сравнительно-эмбриологическое исследование развития конечностей у бесхвостых амфибий положило начало многолетнему сбору материала для докторской диссертации. По результатам конкурса Совет университета наградил Шмальгаузена золотой медалью, а итоги работы были опубликованы в виде краткого сообщения.

В годы первой русской революции Иван Иванович участвовал в работе кружков и революционном движении студенчества, что привело к потере еще одного учебного года. Только к весне 1907 г. был наконец-то «выслушан курс» университетского преподавания, что позволило ему сдать госэкзамены в зимнюю сессию 1908/1909 гг. и получить по всем предметам оценку «весьма удовлетворительно» и диплом первой степени. Еще с 1905 г. Шмальгаузен преподавал в качестве ассистента у профессора М. М. Воскобойникова на Высших женских курсах Жекулиной, а с 1907 г. был сверхштатным лаборантом зоотомической лаборатории у А. Н. Северцова в университете. В 1910 г. он женился на учительнице французского языка в женской прогимназии г. Ельца Лидии Дмитриевне Козловой, через год у них родился первый ребенок. На свадьбе посажёным отцом со стороны жениха был А. Н. Северцов. Вплоть до своего отъезда в Москву весной 1911 г. Шмальгаузен исполнял обязанности ассистента, а потом еще год оставался в Киеве, совмещая работу в университете с преподаванием в Киевском политехническом институте. Весной 1912 г. он переехал в Москву в качестве старшего ассистента Института сравнительной анатомии Императорского Московского университета. В 1913 г. его зачислили приват-доцентом физико-математического факультета университета. Ему поручили вести большой практикум по сравнительной анатомии позвоночных животных, а также эмбриологии и гистологии.

Сдав осенью 1912 г. магистерские экзамены, Шмальгаузен в 1913 г. опубликовал (Шмальгаузен, 1913), а в начале 1914 г. защитил в Московском университете магистерскую диссертацию на тему «Непарные плавники рыб и их филогенетическое развитие». На богатом фактическом материале была дана целостная картина филогенетического развития этих плавников в связи с выполняемыми ими функциями. Диссертация содержала много нового фактического материала о развитии скелета и мускулатуры и давала новое понимание эволюции плавников и в особенности хвостового плавника.

Для экспериментального изучения функций рыбьих плавников весной 1914 г. Шмальгаузена командировали на Неаполитанскую зоологическую станцию, где вплоть до начала Первой мировой войны он интенсивно исследовал историю развития плавника двоякодышащей рыбы *Protopterus* и экспериментально изучал функции рыбьих плавников. Им была установлена взаимозависимость между удельным весом, формой тела, распределением его массы и распределением, положением, формой и функцией плавников рыб (Шмальгаузен, 1916). Чисто морфологический вывод о вторичном характере скелета хвостового плавника высших рыб позднее был подтвержден экспериментами,

показавшими, что источником скелета непарных плавников является мезенхима ганглионарной пластинки, а скелет хвостового плавника развивается из осевой мезенхимы. Близкое знакомство с творческим наследием основателя Неаполитанской станции А. Дорна дало дополнительный стимул для интереса Шмальгаузена к взаимосвязи формы и функции в процессах эволюции. Через 20 лет Шмальгаузен написал большую вступительную статью к изданной под его редакцией книге Дорна о модусах эволюции функций (Шмальгаузен, 1937), в которой подробно проанализировал значение этой книги для понимания закономерностей морфофункциональной эволюции.

Естественным продолжением этих работ стала докторская диссертация о развитии конечностей амфибий и их роли в происхождении пятипалой конечности наземных позвоночных (Шмальгаузен, 1915), которая была успешно защищена в 1916 г. В диссертации было доказано происхождение строения пятипалых конечностей хвостатых амфибий из общего плана строения богато расчлененной семилучевой конечности протетрапод. Работа по истории развития пятипалой конечности была дополнена изучением сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*), исследованием истории развития плечевого пояса бесхвостых амфибий, сравнением их скелета со скелетом ископаемых стегоцефалов и примитивных рептилий. Все это позволило реконструировать основные процессы генезиса конечностей наземных позвоночных. При этом учитывалось своеобразие функции переходной стадии и ее влияние на формирование конечностей. Значение функции и различных внешних факторов для процессов дифференцировки скелета конечностей было также предметом специального исследования.

После революционных потрясений 1917 г. наступил длительный пятилетний перерыв в публикациях Шмальгаузена. В начале 1918 г. его избрали по конкурсу профессором Юрьевского университета. Из-за оккупации Прибалтики немецкими войсками он оставался в Москве до лета, когда был решен вопрос об эвакуации персонала Юрьевского университета в г. Воронеж и учреждении на его базе с 1 июля 1918 г. нового университета. В Воронеже Шмальгаузен заведовал кафедрой зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных, читал соответствующие курсы студентам естественных специальностей, а также курс эмбриологии студентам-медикам. С 1919 г. он читал еще и общий курс зоологии в Институте народного образования, а в 1920–1921 г. — такой же курс в Сельскохозяйственном институте. В Воронеже Шмальгаузен установил тесные контакты с выдающимися учеными: зоологом К. К. Сент-Илером, создателем хроматографии М. С. Цветом, хирургом и будущим первым президентом АМН СССР Н. И. Бурденко.

Тяжелые годы Гражданской войны и недостаточное оборудование Воронежского университета, а также отсутствие литературы не благоприятствовали исследовательской работе. Опыты по регенерации у земноводных и земляных червей не дали интересных результатов. В течение трех лет пребывания в Воронеже деятельность Шмальгаузена ограничивалась главным образом преподаванием и подготовкой фундаментального учебника по сравнительной анатомии для вузов (Шмальгаузен, 1923), законченного уже после возвращения в Киев, выдержавшего до 1947 г. четыре издания, увеличившись за 25 лет почти

в два раза. В нем впервые совместно излагались теории сравнительной анатомии и закономерностей филогенеза. В дальнейших изданиях в него были добавлены разделы, разъясняющие основные понятия сравнительной анатомии и принципы филогенетических исследований, обширный очерк филогении позвоночных с учетом данных палеонтологии и обзор проблем направлений эволюции, вымирания и необратимости эволюции.

В течение долгого времени это был лучший в мире учебник по сравнительной анатомии. Он как бы подвел итог первого важного периода в научной эволюции И. И. Шмальгаузена, когда тот еще не выходил за рамки исследовательских традиций школы А. Н. Северцова.

Признание и новые горизонты

В 1921 г. Шмальгаузена избрали заведующим кафедрой эмбриологии и общей биологии в Киевском институте народного образования. Так именовался в те годы Киевский университет, где он читал курсы эмбриологии, общей биологии и эволюционной теории, а в последний год пребывания в Киеве и курс генетики. В Киеве проявились незаурядные организаторские способности Шмальгаузена, его умение сплотить вокруг себя коллектив ученых и стать лидером крупного научного направления. Он участвовал в работе различных семинаров и научных кружков, организовал и возглавил Общество испытателей природы, выступил инициатором созыва в апреле 1922 г. первой конференции киевских зоологов. В 1923 г. на Украине были учреждены специальные научно-исследовательские кафедры, и Шмальгаузена назначили заведующим кафедрой зоологии при Институте народного образования.

Шмальгаузен вел большую научно-исследовательскую и научно-организационную работу во Всеукраинской академии наук (ВУАН), где с 1921 г. состоял старшим научным сотрудником при физико-математическом отделении, в июне 1922 г. был избран в действительные члены, а с 1926 г. стал постоянным членом совета Общего собрания ВУАН. В 1922 г. он создал кафедру экспериментальной зоологии, а в 1925 г. — академический Биологический институт им. Ф. З. Омельченко. В 1927 г. его командировали в Берлин на «Неделю ученых» (Русские естествоиспытатели в Берлине) в составе официальной делегации. В 1930 г. кафедра была преобразована в научно-исследовательский Институт зоологии и биологии и соединена с Биологическим институтом и Зоологическим музеем АН УССР. В Институт вошли также кафедра зоологии при Киевском университете, кафедра зоологии в г. Харькове и кафедра морфологии животных с Приморской биологической станцией в Одессе. С момента основания нового института, ставшего в 1939 г. Институтом зоологии АН УССР, Шмальгаузен был его директором, руководил им и после своего переезда в Москву в 1937 г., вплоть до эвакуации Академии наук УССР в Уфу в 1941 г., когда институты были расформированы. В 1932–1936 гг. он редактировал «Биологический журнал». Он автор более 80 статей в 1-м издании БСЭ и соредактор БМЭ с 1930 г. В 1935 г. Шмальгаузена избрали действительным членом АН СССР и присвоили звание заслуженного деятеля науки УССР.

Он — председатель Ученого совета Карадагской биологической станции, в 1934–1937 гг. — депутат Киевского городского совета депутатов трудящихся. В 1930 г. Шмальгаузен организовал в Киеве 4-й Всесоюзный съезд зоологов, анатомов и гистологов, а в 1935 г. председательствовал на Всесоюзной онтогенетической конференции в Москве.

Столь разнообразную научно-организационную и общественную деятельность Шмальгаузен совмещал с интенсивной экспериментальной работой в области эмбриологии, которая стала основным содержанием его научной деятельности в Киеве (1922–1936). Учитывая, что основные его труды в указанное время были посвящены динамике морфогенетических процессов и проблемам роста, этот период следовало бы охарактеризовать как эмбриологический. Изучая закономерности эмбрионального роста, Шмальгаузен старался выработать метод учета количественных изменений в эмбриональных процессах, которые сопровождают и частично определяют изменения форм в процессе эволюции.

Результаты исследований вышли далеко за пределы поставленной задачи, приведя к установлению общих закономерностей роста животных. Шмальгаузену удалось доказать существование периодических изменений роста и установить их связь с периодами интенсивной дифференцировки. Оказалось, что внутри любого естественного периода индивидуальный рост всегда затухает по параболической кривой, причем удельная скорость роста падает обратно пропорционально протекшему времени и равна отношению константы роста к возрасту. Шмальгаузен предложил выделять формы относительного роста частей тела, открыл явление специфических структур и доказал ведущую роль мезодермы в развитии конечностей. Он сформулировал важное понятие гетерономии роста, которое исходит из различия ростовых констант в приложении к различным органам и их системам. В дальнейшем под эти выводы был подведен теоретический фундамент. Из камбиального характера роста тканей (в особенности скелета) и постоянной скорости их дифференцировки (при постоянных условиях) выведен «закон роста». Были выработаны точные методы учета скорости роста для любого возраста и вычисления показателей его общей интенсивности для данных условий (константы роста). Итоги исследований по росту были опубликованы в десятках статей и в небольшой монографии «Рост организмов» (Шмальгаузен, 1932).

Выработанные методы учета скорости роста получили применение в рыбном хозяйстве и в зоотехнике. В большом масштабе проводилось сравнительное изучение развития количественных признаков у птиц. Далее Иван Иванович перешел к феногенетике качественных различий и опубликовал ряд сообщений о развитии возникших в результате мутаций породных различий у домашних кур. Он установил некоторые генотипически обусловленные корреляции у кур: например, связь короткопалости с оперением ног или связь между развитием черепа и гидроцефалией у хохлатых пород. Эти исследования дали интересные данные о чрезвычайной сложности формообразовательных связей на эмбриональных стадиях. Благодаря этим связям любое наследственное изменение получает не только множественное выражение (плейотропизм), но проявляется у эмбриона как многостепенное изменение целой цепи формо-

образовательных корреляций. Еще в первой своей студенческой работе о развитии легких у змей он обратил особое внимание на взаимосвязь филогенетических изменений. Теперь представилась ясно и онтогенетическая база таких изменений. Проведенный анализ качественных и количественных признаков показал, что морфогенетические зависимости определяются некоторыми динамическими соотношениями, изменяющимися в пространстве и во времени. Обнаружилась чрезвычайная сложность формообразовательных связей в эмбриогенезе. Шмальгаузен опубликовал ряд работ по феногенетике кур, которым он придавал огромное значение, надеясь благодаря им по-новому поставить проблему индивидуального развития, связав данные экспериментальной и эволюционной эмбриологии, тератологии и генетики.

Результатом этих исследований и обработки литературного материала явилась книга «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии», подводившая как бы итог предшествующей деятельности и открывавшая более широкие горизонты для изучения морфофизиологических направлений эволюции (Шмальгаузен, 1938), на которой мы подробнее остановимся ниже.

В начале этого периода Шмальгаузен продолжал заниматься и проблемами эволюционной морфологии. Вскоре после возвращения в Киев увидели свет работы о подвесочном аппарате рыб и амфибий, о происхождении органов звукопередачи у наземных позвоночных, об эволюции органов и систем в процессе перехода позвоночных к наземному существованию. К этим исследованиям он вернется через 25 лет, после августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. Все эти исследования получили признание в мировой биологии. Таким образом, докторская диссертация стала не столько завершением десятилетнего периода становления ученого, сколько началом длительного, растянувшегося почти на полвека исследования проблем происхождения наземных позвоночных и путей их эволюции.

В период занятия экспериментальной морфологией Шмальгаузен стал биологом широкого профиля, пользующимся огромным авторитетом как в СССР, так и за рубежом. За трудами Шмальгаузена внимательно следили ведущие иностранные эмбриологи и морфологи, реферируя их в ведущих биологических журналах мира. Определился и необычайно широкий диапазон научных интересов ученого: от сравнительной анатомии и эволюционной морфологии до проблем роста и формообразования. Начала формироваться его научная школа, что также способствовало сбору огромного материала, послужившего основой для будущих теоретических обобщений.

Эволюционный синтез

В 1935 г. Иван Иванович был избран академиком АН СССР, и ему предложили переехать в Москву, где в 1936 г. он стал директором Лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии и одновременно директором Института общей биологии им. К. А. Тимирязева. В том же году после смерти А. Н. Северцова он объединил эти учреждения с северцовским сектором эволюционной морфологии в Институте эволюционной морфологии и палеозоологии АН СССР и

возглавил вновь созданный Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР. Одновременно с 1939 г. он заведовал кафедрой дарвинизма в МГУ, а в 1940–1948 гг. являлся главным редактором основанного им «Журнала общей биологии». Все эти учреждения он возглавлял до 1948 г., уделяя огромное внимание организации и повышению уровня эволюционно-биологических исследований в СССР и улучшению преподавания эволюционной теории в вузах. Те же цели он преследовал, возглавляя различного рода периодические издания, сборники, оргкомитеты Всесоюзных конференций и т. д.

С середины 1930-х гг. Шмальгаузен включился в интернациональный процесс создания синтетической теории эволюции, опубликовав в конце 1930-х гг. две монографии: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938) и «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а). В них был дан синтез его собственных исследований в области палеонтологии, морфологии и эмбриологии с данными популяционных генетики и экологии. Шмальгаузен впервые попытался установить единый механизм микро- и макроэволюции, сконцентрировав внимание на роли онтогенетических перестроек и фенотипической изменчивости в эволюции. Он показал историческую обусловленность адаптивных модификаций, формирующихся путем дифференциации реакций общего значения на частные. При постоянстве внешних условий та или иная адаптивная модификация превращается в норму реагирования, что обеспечивается путем селективной замены адаптивных модификаций сходными по фенотипическому выражению мутациями.

В конечном счете модификации прокладывают путь для будущих генетических перестроек, облегчая создание комплексной адаптации к меняющейся среде и способствуя автономизации индивидуального развития. Последнее обеспечивается накоплением корреляционных механизмов, защищающих жизненно важные процессы и поддерживающих стабильность морфогенеза и постоянство внутренней среды. Шмальгаузен наметил общие закономерности в изменениях отношений между типами регуляций онтогенеза, идущих как ответ на внешние стимулы через гуморально-эндокринную и нейрорегуляцию к прямому генетическому детерминированию признаков при мозаичном развитии.

Хотя в книге не было полемики с Т. Д. Лысенко, один из его одесских сторонников, профессор Г. А. Машталер опубликовал в журнале «Советская наука» (Машталер, 1938) разгромную рецензию, в которой к тому же обвинил Шмальгаузена в заимствовании у него многих положений. Этот неожиданный «соавтор» доставил Шмальгаузену немало неприятностей, так как его ответы на «критику» Машталера не печатали и тот писал всюду, в том числе и в ЦК ВКП(б), что Шмальгаузен отмалчивается, так как сказать ему в свое оправдание нечего. В 1940 г. Машталер опубликовал целую книгу, где доказывал свой «приоритет» в разработке концепции о роли модификационной изменчивости в эволюции и решении проблемы «эволюция эволюции» на базе синтеза механоламаркизма и дарвинизма (Машталер, 1940). В итоге Шмальгаузену пришлось в новом издании книги «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии», вышедшем в 1942 г., посветить три страницы разбору нападок Машталера. За разрешением он должен был обратиться в Президиум АН УССР, и компетентная комиссия в составе А. А. Сапегина, Н. Н. Гришко,

Н. Г. Холодного и С. М. Гершензона пришла к выводу о необоснованности обвинений Машталера (Шмальгаузен О. И., 1988, с. 105).

В книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» Шмальгаузен придал экологическое звучание учению Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, существенно расширил их число (ароморфоз, алломорфоз, телеморфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз) и показал зависимость от форм борьбы за существование, элиминации и естественного отбора.

В годы Великой Отечественной войны И. И. Шмальгаузен вместе с другими сотрудниками АН СССР был эвакуирован в Казахстан, на курорт Боровое в Акмолинской области, где потерял свою мать, которая тяжело переживала переезд и резкую перемену климата. Не сразу наладился быт, приходилось самому выращивать овощи, держать кур. Здесь пригодились навыки птицевода, полученные при изучении признаков пород кур. Несмотря на все это, Шмальгаузен не прекращал работу и в эвакуации быстро подготовил обобщающую сводку по эволюционной теории «Проблемы дарвинизма», которая должна была стать учебником для биологических факультетов университета (Шмальгаузен, 1946б). В ее основу легли курсы по эволюционной теории, которые он читал более 20 лет в Киевском и Московском университетах.

Немедленно после завершения «Проблем дарвинизма» Шмальгаузен принялся за следующую книгу «Факторы эволюции», которая вчерне была закончена к началу 1943 г. В 1943 г. ученый вернулся в Москву и погрузился в активную научно-исследовательскую и педагогическую деятельность, опубликовал несколько крупных статей о темпе эволюции (Шмальгаузен, 1943), устойчивости онтогенеза в эволюции (Шмальгаузен, 1945а), передаче половых признаков с одного пола на другой (Шмальгаузен, 1945б) и др. В 1944 г. ему поручили заведовать еще и Отделом эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР. В 1945 г. в дни празднования 220-летнего юбилея АН СССР его наградили орденом Трудового Красного Знамени.

Важнейшим событием в создании современного синтеза стала книга Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (1946а), изданная в 1949 г. в США и Канаде, в которой он объяснил механизм автономизации онтогенеза от случайных колебаний среды. Он показал, что под действием стабилизирующего отбора шла постоянная перестройка наследственной базы, обеспечивающей стабильность онтогенеза. Это вело к перестройке регуляторных механизмов морфогенеза и внутриорганизменных корреляций, которые Шмальгаузен подразделял на геномные, морфогенетические и эргонтические. В ходе прогрессивной эволюции возрастало взаимное приспособление органов, происходила координация изменений частей организма и шла аккумуляция корреляций общего значения. В теории стабилизирующего отбора Шмальгаузен сформулировал ряд генетико-эволюционных концепций: о мобилизационном резерве наследственной изменчивости и условиях его вскрытия, об адаптивной норме популяции, о целостности фенотипа как единице действия отбора. Для него генетическая гетерогенность популяции была не грузом, снижающим ее приспособленность, а фактором обеспечения эколого-эволюционной пластичности популяций. Книга была удостоена премии Президиума АН СССР и выдвинута на соискание Сталинской премии.

Однако она не понравилась Т. Д. Лысенко и его сторонникам (И. И. Презенту, М. Б. Митину, П. П. Лобанову и др.), которые увидели в ней теорию «угасающей эволюции» (Презент, 1947). В письме к председателю Комитета по премиям А. Н. Несмеянову Презент и Турбин «клеймили» Шмальгаузена за антидарвинизм, приверженность представлениям, отвергнутым творческим дарвинизмом и мичуринской биологией и т. д. (Шмальгаузен О. И., 1988, с. 142). В 1946 г. Шмальгаузен активно включился в борьбу за введение курса дарвинизма в сельскохозяйственные институты, выступал с докладами о состоянии современного дарвинизма, становясь постепенно наиболее авторитетным биологом среди противников Т. Д. Лысенко и вместе с В. Н. Сукачевым, активно поддерживая его критиков в дискуссиях по проблемам дарвинизма в целом, особенно об эволюционной роли борьбы за существование (Сабинин и др., 1947). К тому времени уже не только генетикам, но и всем биологам была ясна антинаучная и антидарвиновская направленность самого лысенкоизма. В 1947 г. на заседаниях Ученого совета биологического факультета МГУ, на совещании в Отделении биологических наук и на специальной научной конференции в начале февраля 1948 г. в МГУ Шмальгаузен резко критиковал Т. Д. Лысенко за отрицание внутривидовой борьбы за существование и характеризовал его воззрения как архаичную форму наивного ламаркизма.

На августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. Шмальгаузен был объявлен главным «вейсманистом-морганистом» и приверженцем «буржуазной науки» (О положении..., 1948, с. 9, 20–23, 118–119, 143–148 и др.). Особенно неистовствовал Презент, обвинивший Шмальгаузена в предательстве идей А. Н. Северцова и «в никчемных и лженаучных построениях» (там же, с. 502). Шмальгаузен, выступавший в предпоследний день, отверг все обвинения и отказался выступить с покаянной речью (там же, с. 412–418). Его отстранили от преподавательской работы, освободили от обязанностей директора созданного им Института эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР, заведующего кафедрой дарвинизма МГУ, заведующего Отделом эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР, главного редактора «Журнала общей биологии» и т. д. Около семи лет, оставаясь в Москве, Шмальгаузен работал старшим научным сотрудником Зоологического института АН СССР в Ленинграде[3]. За это время он ни разу не выступал с докладами. С 1955 г. и до конца жизни Шмальгаузен возглавлял созданную им лабораторию эволюционной морфологии в этом же институте. После 1948 г. Шмальгаузен снова обратил внимание на эмбриологические, морфологические и палеонтологические аспекты проблемы происхождения наземных позвоночных. Он последовательно изучал у рыб и у низших наземных позвоночных преобразования черепа, осевого скелета, органов дыхания и кровеносной системы, сейсмосенсорной системы, звукопроводящего аппарата, происхождение хоан и слезно-носового протока. В период с 1950 по 1960 г. по теме происхождения наземных позвоночных им было опубликовано 28 статей, за совокупность которых постановлением Президиума АН СССР Ивану Ивановичу была присуждена в 1963 г. золотая медаль им. И. И. Мечникова.

[3] По другим данным около трех лет И. И. Шмальгаузен был безработным, и только в 1951 г. академику Е. Н. Павловскому удалось получить разрешение взять его на работу (Энциклопедия «Кругосвет». URL: http://www.krugosvet.ru/).

Итоги многолетних исследований были изложены в посмертно изданной монографии «Происхождение наземных позвоночных» (1964а). В ней дана полная и стройная картина перехода позвоночных от водной жизни к наземной. Он обосновал их монофилию, используя при этом эколого-морфологический метод для изучения филогенеза низших Tetrapoda и доказав адаптивность их морфологических преобразований. В 1968 г. книга вышла на английском языке в Англии и США и была отмечена положительными рецензиями ведущих палеонтологов А. Ромера. Э. Олсона и др.

С середины 1950-х гг. Шмальгаузен вновь включился в борьбу с Лысенко и пытался использовать идеи кибернетики для объяснения эволюции. В результате были уточнены представления об эволюции как саморегулируемом процессе, намечены пути для изучения взаимодействия эволюции на разных уровнях организации жизни, раскрыты механизмы интеграции различных биологических систем, уточнены понятия о биогеоценозах как арене эволюционных преобразований, о механизмах эволюции экосистем и т. д. Эти оригинальные идеи, изложенные в разных статьях и выступлениях, были суммированы в посмертно вышедшей книге «Кибернетические вопросы биологии» (1968б) и использованы в другой, также посмертно изданной книге «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (1964б).

В последние годы жизни Шмальгаузен много времени уделял проблемам движущих сил прогрессивной эволюции и «эволюции эволюции» (Шмальгаузен, 1972, 1974). В опубликованном в 1972 г. конспекте книги «Факторы прогрессивной эволюции» он предложил комплексную модель особенностей действия факторов эволюции в сторону арогенеза. Эта модель строилась с учетом генетической и экологической структуры популяций, степени активности индивида, автономности онтогенеза, способов размножения, продолжительности жизни индивида и места вида в цепях питания, структуры внутривидовых отношений, взаимодействия различных форм борьбы за существование, элиминации и естественного отбора.

В 1961 г. Иван Иванович тяжело заболел, но продолжал усиленно работать, стремясь закончить задуманные книги. Осенью 1963 г. болезнь обострилась, и Иван Иванович скончался 7 октября 1963 г. в Москве. Но его идеи и концепции продолжали жить в научном сообществе. На протяжении 1980–1990-х гг. постоянно переиздавались его научные труды у нас в стране и за рубежом, до сего времени публикуются статьи о нем, проводятся конференции и симпозиумы с целью обсуждения и развития различных сторон его научного наследия. В 1980 г. его имя было присвоено Институту зоологии АН УССР, а в 1995 г. Президиумом РАН учреждена премия его имени.

Учение об онтогенетических предпосылках эволюции

К середине 30-х гг. XX столетия филогенетические и онтогенетические исследования были так резко оторваны от изучения факторов эволюции, что специалисты думали о невозможности наведения мостов между этой сложной триадой.

Уже в первой книге Шмальгаузена по теории эволюции, изданной под названием «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938) Шмальгаузен поднял сложнейшую проблему, которую можно обозначить как *индивидуальное развитие и механизмы эволюции*. В рамках зарождающегося эволюционного синтеза упомянутая проблема была Шмальгаузеном поставлена впервые в истории науки. К. Уоддингтон подошел к данной проблеме в 1942 г. (Waddington, 1942).

В связи с задачами настоящей работы важно акцентировать внимание на том, что Шмальгаузен в этой книге во всем разнообразии рассмотрел проблему индивидуальной приспособляемости или, как теперь все чаще говорят, пластичности фенотипа и его эволюционной роли. В труде Шмальгаузена проблема фенотипической пластичности проанализирована в генетическом, онтогенетическом, филогенетическом и эколого-эволюционном аспектах. Он не только хорошо документировал широкое распространение явлений индивидуальной приспособляемости организмов, но и обратил при этом внимание на эволюцию форм индивидуального реагирования (ростовые регуляции и структурные изменения у растений и сидячих животных, особенно у гидроидов, изменения окраски тела у насекомых, рыб, амфибий и, наконец, эволюция типов поведения у птиц и млекопитающих). Ламаркистские концепции эволюции базировались на том, что эволюционный процесс осуществляется путем прямого закрепления в ходе эволюции именно индивидуальной приспособляемости организмов (адаптивные модификации). Более того, практически во всех недарвиновских концепциях эволюции был принят постулат, считающий адаптивные модификации первичным свойством живого. На разнообразном зоологическом и ботаническом материале Шмальгаузен показал, что их следует рассматривать как результат исторического развития норм реагирования (Шмальгаузен 1938, с. 87). Этими скупыми словами Шмальгаузен предложил принципиально новую идею. Норма реакции — класс потенциальных фенотипов, которые может создать данный генотип без мутационных изменений, и в то же время и сама норма реакции находится под генетическим контролем. Поэтому, по словам Шмальгаузена, способность к выработке адаптивных модификаций — результат взаимодействия генотипа и переменных сред, в которых данный вид живет и может выжить. Адаптивные модификации явно выполняют защитную функцию, так как позволяют организму быстро реагировать на резкие изменения среды и тем самым обеспечивают выживание.

Далее Шмальгаузен поставил вопрос о формировании адаптивных модификаций, но не с генетической точки зрения, а уже с позиций начатой разработки концепции эволюции онтогенеза. Становление адаптивных модификаций происходило путем дифференциации систем реакций общего значения на более частные. Если адаптивная модификация постоянно необходима для выживания организмов, то происходит замена реакционных систем корреляционными, внешних факторов индивидуального развития внутренними. Этот эволюционный путь Шмальгаузен назвал *автономизацией онтогенеза*. Шмальгаузен уделил много внимания изучению генетических механизмов стабилизации признаков. Он предположил, что возможный генетический механизм перехода ненаследственных изменений в наследственные состоит в селективной

замене адаптивных модификаций сходными по фенотипическому проявлению мутациями. Эти идеи и легли в основу его концепции стабилизирующего отбора, которая будет рассмотрена ниже. Но уже в книге 1938 г. он предельно ясно писал: «Адаптивные модификации прокладывают то русло, по которому идет затем незаметный и внешне невидимый процесс наследственной перестройки организма через естественный отбор генокопий» (Шмальгаузен, 1938, с. 113).

На термине «генокопия» следует остановиться более подробно. В 1938 г. Р. Гольдшмидт ввел понятие «фенокопия», которым обозначил явление копирования на фенотипическом уровне известных в то время мутаций. Началась обширная работа по изучению фенокопий у дрозофилы и других организмов методами экспериментальной генетики, включая радиационный и химический мутагенез. Было установлено, что практически все известные мутации можно скопировать на уровне фенотипа (см. обзор: Goldschmidt 1940; Needham 1950). Понятие генокопии имело огромное концептуальное значение в разработанной им теории стабилизирующего отбора. Фактически введя концепт «генокопия», Шмальгаузен значительно расширил область взаимоотношений: «генотип-фенотип».

Тема об эволюционной роли адаптивных модификаций была продолжена Шмальгаузеном в книге 1939 г. «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а). «Индивидуальная приспособляемость дает в этом случае виду огромные преимущества, позволяя ему очень быстро приспособиться к новой обстановке и найти в ней возможные для себя условия существования (новую подходящую “нишу”). Это — первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции. Непосредственная индивидуальная приспособляемость организмов, возникающая в связи с изменчивостью условий существования вообще, приобретает особое значение при коренном изменении внешней среды, позволяя им пережить многие такие изменения (в модификационном виде), пока не установятся более прочные наследственные изменения» (1939а, с. 43).

Идея о роли адаптивных модификаций в эволюции широко обсуждалась в советской литературе в 1935–1936 гг. В. С. Кирпичников и Е. И. Лукин предложили сходные гипотезы о возможном закреплении в ходе внутривидовой эволюции адаптивных модификаций мутациями. Шмальгаузен продолжал эту теоретическую линию в эволюционной биологии, но в отличие от предшественников он связывал проблему с эволюцией онтогенеза. Именно Шмальгаузен вывел столь сложную проблему на уровень макроэволюции, связав механизм закрепления модификаций мутациями с теорией стабилизирующего отбора — главного его достижения в области теории эволюции.

О книге «Пути и закономерности эволюционного процесса»

Эта книга была издана в 1939 г., когда эволюционный синтез находился в периоде становления. Она писалась в Москве, и Шмальгаузен имел возможность использовать практически всю отечественную литературу и много зарубежных изданий (1939а), в то время как «Факторы эволюции» писались

в 1943 г. в период эвакуации, и Шмальгаузен был оторван от литературных источников. Более того, «Факторы эволюции» имеют подзаголовок «Теория стабилизирующего отбора». Естественно, монография 1939 г. по названию шире, но дело не в названии, а в широте и в объеме охватываемых в книге тем. В книге объемом в 230 страниц Шмальгаузен осуществил гигантский синтез знаний от мутаций и адаптивных модификаций до проблемы становления человека как заключительной фазы эволюционного прогресса. Этот феномен он назвал «эпиморфозом». Многие проблемы, поставленные в этой книге, далее будут более подробно рассмотрены в соответствующих разделах. Но здесь следует обсудить источниковедческую базу этой уникальной монографии и ее тематическую широту. Литература в книге представлена на 6 страницах. Она включает важнейшие источники по генетике (Г. де Фриз, Т. Морган, Р. Фишер, С. Райт, Дж. Б. С. Холдейн, Р. Гольдшмидт, Ю. А. Филипченко, С. С. Четвериков, Г. А. Левитский, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов, В. С. Кирпичников, М. М. Камшилов, А. А. Малиновский, А. А. Сапегин), экологии (Дж. Гриннел, Ч. Элтон, Д. Н. Кашкаров, Г. Ф. Гаузе, В. Н. Сукачев, С. А. Северцов), структуре вида и видообразованию (С. Харланд, Г. Турессон, Е. В. Вульф, Е. И. Лукин, Р. Веттштейн, Б. Ренш, Ф. Сэмнер), проблеме роста и эмбриологии (Дж. Хаксли, Г. де Бир), теориям эволюции, палеонтологии и морфологии (М. Вагнер, К. Нэгели, Э. Коп, Л. Долло, О. Абель, Г. Осборн, А. Парр, Л. Кено, Дж. Лотси, Дж. Хаксли, И. М. Поляков, Л. С. Берг, Д. Н. Соболев. А. Н. Северцов, Г. Романес, Дж. Гулик, Л. Плате, Б. С. Матвеев, А. А. Машковцев и многие другие).

Такая необычайно широкая и тщательно выверенная база источников отражает стремление Шмальгаузена рассмотреть основные ключевые проблемы эволюции. Встает вопрос, были ли еще в то время труды, которые смогли охватить весь эволюционный процесс как единое целое, управляемое естественным отбором. Думается, что сама собой напрашивается пара: Джулиан Сорелл Хаксли — Иван Иванович Шмальгаузен. Оба автора хорошо знали друг друга, так как их интересы в области эмбриологии почти совпали; оба они исследовали проблему роста, и Хаксли в своей монографии «Проблема относительного роста» (Huxley, 1932) специальный параграф посвятил работам Шмальгаузена и его сотрудников. Большинство работ отечественных биологов по данной тематике печаталось на русском, украинском и немецком языках, и Хаксли отслеживал все работы Шмальгаузена, которые публиковались на немецком языке.

Шмальгаузен упоминает в списке литературы монографическую статью Дж. Хаксли 1936 г. «Естественный отбор и эволюционный прогресс». Эта большая работа Хаксли была переведена на русский язык и в сокращенном виде увидела свет в 1937 г. на страницах журнала «Успехи современной биологии». По тону монографии Шмальгаузена складывается впечатление, что статью он читал в полном объеме. Оба автора решали многие проблемы генетических основ эволюции, структуры вида и видообразования, классификации форм отбора и их связи с направлениями эволюции, происхождением эволюционных новшеств. На тот исторический момент они пытались решить, возможно, самую трудную проблему — каким образом теорию естественного отбора можно было увязать с проблемами прогрессивной эволюции, включая

происхождение человека. Оба автора искали связь между теорией естественного отбора и «большой» эволюцией. Взгляды Хаксли и Шмальгаузена на направления действия отбора в процессе антропогенеза практически совпали. Хаксли считал, что биологическая эволюция пришла к концу и вступила в новую фазу, которую он назвал психосоциальной эволюцией. Для психосоциальной эволюции характерно развитие мозга, речи, орудий труда. Критерием такого уже не чисто биологического, а неограниченного прогресса Хаксли считал независимость и контроль над средой обитания. Шмальгаузен исходил из классификации направлений эволюции, предложенной А. Н. Северцовым, которую он в данной монографии сделал более дробной (ароморфоз, эпиморфоз, алломорфоз, телеморфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз). Эпиморфозом он обозначил челевеческую фазу эволюции, связанную с неограниченной экологической экспансией и господством над условиями среды. Морфологическое становление человека, по Шмальгаузену, связано, прежде всего, с развитием головного мозга и в качестве следствия — с использованием рук с целью изготовления орудий труда. Таким образом, удивительно, но факт, когда идеи прогрессивной эволюции совсем не были в моде в среде генетиков-эволюционистов, Хаксли и Шмальгаузен активно их развивали и пропагандировали не в качестве декларации, а в качестве естественнонаучного факта.

Этот факт объяснялся теорией естественного отбора. Но организовать связку естественный отбор — эволюционный прогресс можно было лишь при условии выхода за рамки генетической трактовки естественного отбора как фактора, направленно изменяющего генотипический состав популяции, и показать его роль в большой эволюции. Шмальгаузен это сделал уже в 1939 г. Начиная с 1930-х гг. Хаксли также во всех трудах развивал широкую трактовку естественного отбора, но откровенно свою позицию как противостояние генетической теории естественного отбора наиболее четко сформулировал в 1963 г. И у Хаксли, и у Шмальгаузена весь, как уже отмечалось, эволюционный процесс, который управляется естественным отбором, предстал в цельном виде.

Удивительно и то, что взгляды Шмальгаузена и Хаксли не только в области эволюции человека, но и в самом конкретном понимании механизмов и направлений действия естественного отбора удивительным образом совпали. Есть смысл их сопоставить. Хаксли писал: «В процессе биологической эволюции отбор на выживаемость более важен (более значим): отбор производит свой эффект главным образом через фенотипы и действует посредством их дифференциального выживания. Эти процессы будут создавать эволюционные эффекты, которые хорошо описал Ч. Дарвин: а) большинство особей, которые выживут до зрелой стадии, будут спариваться и оставлять потомство; б) большинство фенотипов, которые выжили, имеют генетическую основу. Естественный отбор может также действовать посредством дифференциального воспроизведения зрелых особей, но фактически это и есть *репродуктивный отбор*, который обладает исключительно маленькими эволюционными эффектами» (Huxley, 1963, p. XIX).

Шмальгаузен выделяет отбор на плодовитость и отбор на высшую организацию (или отбор на жизнеспособность). Отбор на плодовитость точно совпадает с отбором на репродукцию. Даже примеры, которые приводят

Шмальгаузен и Хаксли, совпадают. Например, Шмальгаузен пишет: «Если при общей истребляемости яиц, зародышей, а иногда и молоди (при наличии заботы о потомстве) чаще всего гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок, хотя бы за счет уменьшения яиц в одной кладке. Положительное значение приобретают также дробность и политопность кладок» (Шмальгаузен 1939а, с. 194). В свою очередь Хаксли, доказывая действие репродуктивного отбора, пишет: «Этот тип отбора действует в сторону создания оптимальной кладки, величины приплода, или в общих терминах, в сторону численности потомства» (Huxley, 1963, p. XIX).

В трактовке отбора на выживаемость Хаксли также выступил «близнецом» Шмальгаузена, предложившим концепцию отбора на жизнеспособность. Шмальгаузен пишет: «Если этот отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, а это возможно в случае повышения организации с усложнением более широких адаптаций, связанных более сложной системой морфогенетических и физиологических корреляций, то эволюция животного может привести к *ароморфозу*, т. е. к расширению среды обитания с использованием новых возможностей» (Шмальгаузен, 1939а, с. 195). Соответственно Хаксли пишет: «Отбор на выживаемость неизбежно поддерживает и как бы повышает статус всех видов, трендов, ведущих к биологическому улучшению (ароморфозу, по Шмальгаузену), специализации, функциональной эффективности систем органов или к улучшению общей организации» (Huxley, 1963, p. XX).

Такое совпадение мнений двух биологов-эволюционистов является вполне естественным, если посмотреть на их творческий путь. Но важно то, что российский и британский ученые, имевшие богатый опыт работы в эмбриологии и морфологии, решавшие проблемы большой (макро-) эволюции, хорошо понимали, что при любой трактовке естественного отбора областью его действия выступает фенотип. Оба выдающихся эволюциониста конструировали единую цельную концепцию эволюции без разделения ее на микро- и макроэволюцию, без спорных экстраполяций и панселекционизма. Более того, в научном лексиконе Шмальгаузена и Хаксли терминов «микроэволюция» и «макроэволюция» просто нет.

Наконец, еще один важнейший вопрос. Создателей эволюционного синтеза активно и дружно обвиняют в том, что все они придерживаются градуалистических воззрений на видообразование и происхождение высших таксонов. Но и Шмальгаузен, и Хаксли никак не могут быть отнесены к сторонникам градуализма. Хаксли, начиная с 1920-х гг., вполне уверенно допускал возможность действия естественного отбора на макромутации. В 1936 г. он четко сформулировал мысль, что в процессе эволюции имеются фазы ступенчатой эволюции, которые сменяются фазами внезапных и резких изменений видов (подробнее см. главу, посвященную Дж. Хаксли). Шмальгаузен в 1939 г. в анализируемой монографии, и особенно в статье, посвященной А. Н. Северцову, по этому трудному вопросу высказался вполне однозначно. «Огромное значение в эволюции млекопитающих имело и развитие коры головного мозга, связанное с развитием высших форм нервной деятельности. Эти изменения имеют характер ароморфоза, лежащего в основе всей ветви

млекопитающих. Можно было бы увеличить число примеров значения самого понятия ароморфоза как скачка в эволюции, приводящего к образованию отдельных больших групп животного царства. *Чередование скачков, ароморфозов с периодами относительно спокойной идиоадаптации может быть иллюстрировано огромным палеонтологическим материалом*» (Шмальгаузен, 1939б, с. 59).

Генетические основы эволюции. Мобилизационный резерв внутривидовой наследственной изменчивости

Синтез генетики и дарвинизма сложился в конце 1920-х — первой половине 1930-х гг., но его общебиологическое значение не было сразу столь очевидным. Многие генетики по-прежнему отводили мутационному процессу ведущую роль в эволюции и отодвигали значение естественного отбора на второй план. Серьезные трудности возникали при интерпретации данных по экспериментальному мутагенезу. В частности, в опытах с *Drosophila* было получено множество мутантных форм, но как правило с пониженной жизнеспособностью, а то и летальных. Отсюда, казалось бы, вытекал вполне логичный вывод о том, что большинство мутаций должно элиминироваться естественным отбором. Вероятность же появления благоприятной мутации оставалась очень низкой. Кроме того, искусственные мутации были получены в весьма специфических экспериментальных условиях, и было неизвестно, существуют ли подобные условия в природе. Не случайно Х. Дж. Мёллер, который открыл радиационный мутагенез, назвал практически весь репертуар открытых мутаций генетическим грузом, который популяция несет в себе (Müller, 1950). Все это вселяло сомнение в понимание роли мутационного процесса в создании изменчивости природных популяций как материала, пригодного для работы естественного отбора, и в конечном итоге порождало скептическое отношение ко всей мутационно-селекционной теории. Необходимы были не столько новые фактические данные, сколько новое толкование вопроса об эволюционной роли мутагенеза.

Шмальгаузен не только активно внедрял в эволюционную теорию многие отрасли биологии, достижения союза генетики и дарвинизма, но и сам разработал ряд фундаментальных генетико-эволюционных представлений, включая вопросы об эволюционной роли мутаций, рекомбинаций и комбинирования генетического материала. Он защищал и развивал базовый принцип дарвинизма: наследственная изменчивость есть необходимое условие эволюции, но не ее движущая сила. Шмальгаузен писал: «Только при вмешательстве процесса естественного отбора начинается подлинное творчество новых форм жизни на базе материала, подготовленного изменчивостью и наследственностью, скрещиванием и изоляцией» (Шмальгаузен, 1939а, с. 36).

Обобщив многочисленные данные по генетике природных популяций, естественному и искусственному мутагенезу, Шмальгаузен выдвинул идею о комбинировании мутаций, об их переработке и обезвреживании в гетерозиготе под покровом доминантных аллелей. Он утверждал, что именно

в результате этих процессов мутации становятся эволюционным материалом. Поскольку отрицательные фенотипические эффекты мутаций слабее проявляются у гетерозиготных особей (а часто и повышают жизнеспособность гетерозигот), то вслед за ведущими генетиками-эволюционистами (Ф. Г. Добржанский, Н. П. Дубинин) Шмальгаузен пришел к выводу, что отбор в природных популяциях идет, скорее всего, по гетерозиготным особям. В 1934 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский в экспериментах на *Drosophila funebris* установил, что мутации, которые порознь понижают жизнеспособность особей, при комбинациях могут резко ее повышать, комбинаторика мутаций при скрещиваниях может даже превосходить жизнеспособность «дикого типа» (Timofeeff-Ressovsky, 1934). Эволюционная интерпретация экспериментального материала Н. В. Тимофеева-Ресовского была предложена Шмальгаузеном в очень широком ракурсе. Идеи Шмальгаузена о комбинировании мутаций, в результате чего происходит их обезвреживание, и о последующем отборе наиболее благоприятных комбинаций в природных популяциях с половым размножением решали проблему включения мутаций в эволюционный процесс.

В тесной связи с этими идеями им и С. М. Гершензоном (1941) была разработана концепция мобилизационного резерва внутривидовой наследственной изменчивости, которая в настоящее время составляет одну из важнейших идей в области изучения генетической структуры популяций и ее эволюционной роли.

Еще в 1926 г. С. С. Четвериков выдвинул идею о виде как «губке». Согласно этой идее, и при фенотипической однородности природных популяций у гетерозиготных особей может накапливаться множество мутантных рецессивных аллелей и хромосомных изменений. Они и создают неисчерпаемый материал для действия естественного отбора. Этот вывод Четверикова буквально сразу же был подтвержден в работах его учеников и последователей (см.: Adams 1968, 1970; Астауров 1974; Рокицкий 1975; Бабков, 1985). Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена представляла собой дальнейшую конкретизацию и развитие идей Четверикова (1926). Основы этой концепции были изложены Шмальгаузеном в книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а), а позднее всестороннее обоснование ее было дано в книге «Факторы эволюции» (1946а). Согласно Шмальгаузену, мобилизационный резерв создается в результате постоянного мутирования и комбинирования генов в свободно скрещивающихся популяциях. Его составляют, как правило, малые мутации и комбинации, накапливающиеся в рецессивном состоянии. Шмальгаузен проанализировал условия, благоприятствующие созданию и вскрытию резерва. Он показал, что накопление резерва изменчивости зависит от скорости мутирования, остроты элиминации, интенсивности естественного отбора, а также от комбинирования мутаций, которые определяются величиной популяции и степенью ее изоляции. У позвоночных животных для накопления резерва создаются особенно благоприятные условия благодаря системе эпигеномных корреляций, способных блокировать действие летальных генов. В итоге в ходе прогрессивной эволюции возрастают возможности накопления фонда мутантных, в том числе и летальных аллелей. Какова же роль этих процессов в эволюции?

Самое общее эволюционное значение мобилизационного резерва состоит в том, что, умножая генетическую гетерогенность популяции, он увеличивает ее приспособительные возможности. Шмальгаузен пришел к принципиально важному выводу, что эволюционная пластичность вида зависит не от интенсивности мутационного процесса, а от способности к созданию резерва наследственной изменчивости вида. «Эффективность естественного отбора и темп эволюции определяются не прямо отбором изредка вновь появившихся мутаций, а объемом накопленного резерва индивидуальной изменчивости с его разнообразными комбинациями мутаций. При этом существенно и то обстоятельство, что этот резерв составляется из мутаций, уже прошедших испытание естественным отбором, размноженных, обезвреженных и вошедших в более или менее гармоничные сочетания» (Шмальгаузен, 1946а, с. 191–192). Убедительным доказательством наличия мобилизационного резерва и его эволюционного значения, по мнению Шмальгаузена, служит быстрый темп эволюции культурных растений и домашних животных, у которых наблюдается расшатывание корреляционных систем онтогенеза, благоприятствующее проявлению скрытых мутаций. Именно анализ особенностей эволюции в условиях доместикации диких животных позволил Д. К. Беляеву в 1970-е гг. открыть новую форму естественного отбора — дестабилизирующий отбор (Беляев, 1983).

Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена обогатила понимание механизмов и закономерностей эволюционного процесса. Выяснилось, что адаптивная эволюция идет скорее на основе запаса генетического разнообразия, чем на базе вновь возникших удачных мутаций. Еще в 1946 г. Шмальгаузен показал, как следует решать эту проблему: «Вскрытие резервов происходит главным образом в той их части, которая лежит в направлении действия естественного отбора. Это может производить впечатление направленного мутирования, тем более что к такому частичному вскрытию резервов присоединяется и выявление новых мутаций в том же направлении» (Шмальгаузен, 1946а, с. 210). В связи с дальнейшим развитием теории эволюции концепция мобилизационного резерва оказалась в центре дискуссий при анализе проблемы роли гетерозиготности и гомозиготности в эволюции (см.: Dobzhansky, 1970; Lewontin, 1974). Методами классической генетики (инбридинг) было показано существование рецессивных мутаций, но вопрос о величине изменчивости оставался открытым. Новые достижения биохимической генетики создали возможность путем прямого эксперимента подтвердить идею о большом запасе генетической изменчивости в континентальных природных популяциях *Drosophila pseudoobscura* (Lewontin, Hubby, 1966; Hubby, Lewontin, 1966). После работ Р. Левонтина и его школы началось широкое шествие идей Ф. Добржанского, сформулированных в концепции балансовой структуры популяций. К этим идеям примыкала и концепция мобилизационного резерва наследственной изменчивости. Но открытая огромная изменчивость по энзимам природных континентальных популяций создала возможность для иных неадаптивных трактовок эволюции, что наглядно видно на примере концепции нейтральной эволюции М. Кимуры (1985), выдвинутой во второй половине 1960-х гг. Более того, мобилизационный резерв наследственной изменчивости может выполнять не только эволюционную роль, но и стабилизационную, как

это и показали последующие исследования. Быстрое видообразование, по точному определению Майра (Mayr, 1954), происходит чаще всего в малых изолированных колониях, и в генетическом отношении эти изоляты выглядят как «генетически истощенные». Такая слишком однозначная оценка мобилизационного резерва Шмальгаузеном, возможно, связана с тем, что он был сравнительным морфологом позвоночных животных и его больше интересовали возможности филетической эволюции, идущей медленно и ступенчато в пределах больших континентальных ареалов.

В целом можно сказать, что, не будучи генетиком, Шмальгаузен разработал фундаментальные концепции в области генетических основ эволюции, которые продолжают жить, бороться за право существования и сегодня. Более того, лишь в наше время можно по достоинству оценить выдвинутую Шмальгаузеном (1940б) концепцию об адаптивной норме, которая на популяционном уровне развила понятие нормы реакции. Вне всяких сомнений, Шмальгаузен первым в ясной форме показал, что сложные полиморфные системы генотипов входят в рамки одной адаптивной нормы популяции, увеличивая ее экологическую и эволюционную пластичность, и в то же время страхуют популяцию от вымирания. Не случайно создатели балансовой гипотезы генетической структуры популяции сделали понятие адаптивной нормы одним из основных, отказавшись от прежнего представления об «оптимальном» и «лучшем генотипе» (Wallace, 1968; Dobzhansky, 1970; Майр, 1974).

Генетическая теория естественного отбора и ее критика

Успехи генетики, в особенности популяционной, создали возможность строго количественного подхода к изучению некоторых генетических процессов, протекающих в популяциях. В 1920-х — начале 1930-х гг. возникла генетическая (математическая) теория естественного отбора (Р. Фишер, Дж. Б. С. Холдейн, С. Райт), в рамках которой естественный отбор стал трактоваться как фактор, обусловливающий закономерное изменение частоты генов в популяции (подр. см.: Provine, 1971). Первоначально генетическая теория по многим причинам игнорировалась биологами-эволюционистами (см.: Mayr, 1973, 1982; Галл, Конашев, 1979; Gall, Konashev, 2008), но после того как Ф. Добржанский в 1937 г. показал, что генетическая теория естественного отбора позволяет лучше и яснее понять такие традиционно трудные проблемы, как природа географических рас, она стала активно проникать в теорию эволюции и родственные с ней отрасли биологии.

Дальнейшее развитие теории эволюции в известном смысле можно рассматривать как «триумфальное шествие» генетической теории естественного отбора. Благодаря усилиям биологов разных специальностей ее пытались превратить в современную общебиологическую теорию, которая во многих работах противопоставлялась дарвиновской трактовке естественного отбора (см.: Müller, 1949; Simpson, 1949a). Вера во всемогущество популяционной генетики в изучении механизмов эволюции была настолько большой, что ей одной отводили роль науки, способной изучить сам процесс эволюции (Dobzhansky, 1937).

Быть может, широкая позиция биолога-эволюциониста Шмальгаузена проявилась ярче всего в позитивной критике генетической теории естественного отбора. Оценивая ее, он писал: «Несмотря на большое значение уже достигнутых результатов, подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей. При таком подходе в тени остается индивидуальное развитие организмов, ведущее к реализации фенотипа. И, наконец, самое главное, в генетической теории естественного отбора *не видно организма* (выделено нами. — *Я. Г., Э. К.*) как такового с его активной борьбой за свою жизнь. Понятие борьбы за существование, лежащее в основе теории Дарвина, совершенно выпало» (Шмальгаузен, 1946а, с. 39). В генетической теории естественного отбора практически совершенно игнорировались онтогенетические и экологические аспекты эволюции.

Встает законный вопрос: почему Шмальгаузен так активно пропагандировал дарвинову концепцию борьбы за существование, которая отсутствовала в трудах других создателей эволюционного синтеза? Так, например, Дж. Симпсон (Simpson, 1949a), Ф. Г. Добржанский (Dobzhansky, 1951) рассматривали учение о микроэволюции как довольно строгое построение, базирующееся прежде всего на генетике. При такой системе взглядов организма как такового вообще не было видно. Организм просто представлял собой мешок с генами и гаметами, которые перетасовываются в популяциях. Такого типа редукционизм стремился элиминировать все нестрогие концепты, к которым и принадлежала дарвинова борьба за существование. Вместе с тем при чисто генетическом подходе к эволюции связь между микро- и макроэволюцией не обнаруживается. Происходила самая простая и безграничная экстраполяция данных, полученных при изучении частот генов в популяциях, на весь ход эволюционного процесса. Такое положение дел явно не устраивало Шмальгаузена.

Именно по этим причинам Шмальгаузен рассматривал борьбу за существование как необходимый регулирующий фактор эволюции, без учета которого невозможно понять механизм и направления в действии естественного отбора. Чтобы увидеть эволюционный процесс в едином целом, необходимо в единстве представить генетику и экологию. Ведь дарвиновская борьба за существование при взгляде на эволюционный процесс представляет самые современные экологические факторы и закономерности эволюции. По этой простой причине взгляды Шмальгаузена на место борьбы за существование в системе факторов эволюции отражают самые актуальные, в значительной мере еще не реализованные тенденции в учении о факторах эволюции. Исключение же борьбы за существование из числа факторов эволюции, по существу, подрывает всю теорию естественного отбора, так как лишает селективный процесс пускового механизма и причин формирования эволюционных новшеств. «В борьбе за существование, — писал Шмальгаузен, — коренится та динамика жизни, которая дает силу и направление естественному отбору и, таким образом, лежит в основе эволюционного процесса. Без понятия о борьбе за существование все построение (о факторах эволюции. — *Я. Г., Э. К.*) лишено логической связи» (Шмальгаузен, 1946а, с. 245). В 1950-е гг., разрабатывая кибернетическую модель эволюции и тем самым внедряя точные методы исследования в эволюционную теорию, Шмальгаузен не только

не отбросил понятие «борьбы за существование», но, напротив, в схеме регуляции процесса эволюции отвел ему основное место.

Какова же судьба эколого-эволюционных идей Шмальгаузена, выраженных в защите и дальнейшей разработке дарвиновой концепции борьбы за существование? В 1960–1980-е гг. началось бурное развитие экологической генетики и эволюционной экологии, и многие исследователи перешли от изучения отдельных элементарных факторов эволюции к моделированию их взаимодействия (И. Лернер, Е. Демпстер, Г. А. Викторов, П. Де Бах, П. Дарлингтон, Дж. Харпер, Д. Пайменталь и др.). По сути дела, эти различные ученые, представители разных отраслей фундаментальной и прикладной науки, пришли к тому пониманию механизмов эволюции, которое было предложено Шмальгаузеном еще в конце 1930–1940-х гг. на основе дарвиновского учения о борьбе за существование.

Следует обратить внимание и на то, что при критике генетической теории естественного отбора, наряду с игнорированием в ней идеи борьбы за существование, Шмальгаузен указал и на отсутствие учения об индивидуальном развитии. Связав экологию и индивидуальное развитие, Шмальгаузен предлагал совершенно новые пути теоретизирования, которые сейчас объединились под аббревиатурой eco-evo-devo. Нью-Йоркская академия наук в 2006 г. провела специальный симпозиум под упомянутой аббревиатурой, а весь номер «Nature» посвятила проблемам эпигенетики и экологическим аспектам биологии развития (Nature, 2007).

Критика любой научной теории еще не означает ее огульного отрицания, а предполагает просто вдумчивый анализ. Естественный отбор действительно не может быть полностью понят только на основе одной классической схемы как процесс избирательного выживания организмов. Но вряд ли естественный отбор может быть сведен к дифференциальному воспроизведению генов и генотипов, как это предполагается в генетической теории естественного отбора. Объединение классической и генетической трактовок естественного отбора ведет к более глубокому и более реалистичному пониманию механизмов эволюции. Даже активные сторонники генетической трактовки естественного отбора стали думать по-другому: «Современная версия теории естественного отбора не заменяет выживаемость плодовитостью. Организмы должны выжить, чтобы воспроизводиться, и должны воспроизводиться, чтобы выжить в следующих поколениях» (Dobzhansky, 1970, p. 97). Но такая современная версия естественного отбора отстаивалась и разрабатывалась многими отечественными биологами (Г. Ф. Гаузе, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, М. М. Камшилов, А. А. Парамонов) еще в 1930–1940-е гг. Уже тогда Шмальгаузен писал: «Естественный отбор есть выражение избирательного переживания и избирательного размножения неравноценных особей данного вида» (1939а, с. 14).

Экология вошла в эволюционный синтез и через исследования естественного отбора. Но пока мало известно о роли экологии в происхождении крупных фенотипических новшеств (см.: Pigliucci, 2007). Как раз Шмальгаузен концентрировал внимание на этой стороне дела, поставив рядом борьбу за существование и индивидуальное развитие. Далее будет показано, как эта

связка была реализована им при обсуждении путей и закономерностей эволюционного процесса. Это еще раз подтверждает, что Шмальгаузен искал пути более широкого синтеза, чем просто синтеза генетики и теории естественного отбора. Такая широкая позиция Шмальгаузена в оценке генетической теории естественного отбора, в конечном счете, объясняется тем, что он смотрел на эволюционный процесс как на эволюцию целостных организмов и, вполне естественно, разрабатывал биологическую теорию естественного отбора.

Факторы, механизмы и закономерности эволюционного процесса

Согласно Э. Майру (1968), представления о единстве механизмов микро- и макроэволюции были разработаны в синтетической теории эволюции Б. Реншем (Rensch, 1947) и Дж. Симпсоном (Simpson, 1953a). В. Грант (Grant, 1977) полагает, что современная широко принятая концепция о природе макроэволюции впервые была сформулирована Дж. Симпсоном в 1944 г. (Simpson, 1944). Суть новой позиции состоит в том, что механизмы микроэволюции принимаются в качестве основы макроэволюции, но отвергается их простая экстраполяция. Макроэволюция — процесс, протекающий в масштабах геологического времени, на протяжении которого могло меняться действие разнообразных факторов (темп мутагенеза, формы естественного отбора, широта распространения эволюирующей группы и др.). В масштабах больших отрезков времени не исключена возможность появления уникальных событий (горо- и вулканообразование) с далеко идущими последствиями.

Начало разработки современных представлений о макроэволюции было положено не только в трудах Симпсона. В первую очередь следует назвать фундаментальные труды Дж. Хаксли и И. И. Шмальгаузена. Причем если в трудах Симпсона проблема надвидовой эволюции преимущественно разрабатывалась на основе синтеза учения о микроэволюции с данными палеонтологии, то Хаксли и Шмальгаузен включили морфологический и эмбриологический материал в новый эволюционный синтез.

В 1938 г. Шмальгаузен обсудил вопрос о том, как факторы эволюции (модификации, мутации, отбор) определяют филогенетические преобразования отдельных органов и эволюцию онтогенеза. В книге 1939 г. Шмальгаузен проанализировал вопросы о направлениях и закономерностях эволюционного процесса в тесной связи с его движущими силами (Шмальгаузен, 1939a, 1940a, 1943). В статьях 1940 и 1943 г. Шмальгаузен широко поставил проблемы, касающиеся влияния борьбы за существование и естественного отбора на адаптивную радиацию и неравномерность темпов эволюции, а также возможные эволюционные последствия крупных геологических событий (Шмальгаузен, 1940a; 1943). Он убедительно показал, как разнообразные экологические и генетические факторы, а также сама организация особей воздействуют на скорость естественного отбора. В этих статьях по существу обсуждались многие вопросы, которые несколько позднее поднял Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1944).

При решении этих вопросов Шмальгаузен прежде всего исходил из того, что эволюция есть единый процесс, управляемый в конечном итоге естественным

отбором. Естественный отбор лежит в основе и изменения окраски тела, и органогенеза (возникновения, например, сердца, глаза, мозга и т. п.). Любая организация (кровеносная система, скелет, легкие) является в то же время адаптацией. В процессе прогрессивной эволюции на базе комбинирования мутаций и отбора благоприятных комбинаций происходит накопление таких признаков, которые приобретают значение широких адаптаций и из которых формируется то, что обычно называют организацией (Шмальгаузен, 1939а, с. 76). При обсуждении Шмальгаузеном проблем прогрессивной эволюции адаптационизм сочетался с нейтрализмом. «Организация всегда характеризуется наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное выражение и дополняются рядом индифферентных признаков» (там же).

Многие биологи ставили вопрос о классификации форм борьбы за существование и естественного отбора (например, Дж. Гулик, Л. Плате) или проводили эксперименты по доказательству селективной роли борьбы за существование (например, В. Н. Сукачев и его школа). Шмальгаузен впервые показал связь между борьбой за существование, естественным отбором и закономерностями и направлениями эволюционного процесса. В такой широкой манере никто до и после Шмальгаузена уже не работал. Борьба за существование и естественный отбор, по Шмальгаузену, по-разному взаимодействуют между собой в реальных экосистемах и, следовательно, создают возможность эволюции по разным направлениям, включая и направление прогрессивной эволюции. Он поставил вопрос о специфических чертах эволюции при отборе на плодовитость, на экономичность обмена, на изменение плодовитости и на повышение общей жизнеспособности в разнообразных условиях. Шмальгаузен обосновал положение, что направления и темп эволюции вида во многом определяются его местом в цепях питания, то есть факторами экосистемного порядка. В частности, он сравнивал направления и скорость эволюции у организмов, принадлежащих к низшим звеньям пищевой цепи: планктон, бактерии, черви, ракообразные — с эволюцией хищных птиц и млекопитающих, находящихся на вершине пищевой пирамиды. У организмов, занимающих низшие этажи пирамиды, часто лишенных средств защиты от хищников, преобладает интенсивная конституциональная и прямая межвидовая борьба. При таком характере борьбы за существование происходит, как правило, общая неизбирательная элиминация, и чисто статистически наиболее плодовитые особи будут иметь в этих условиях больше шансов выжить и оставить потомство. Здесь выживаемость скорее зависит от случая, чем от адаптивной ценности организма. При таких экологических условиях существует большая вероятность накопления нейтральных и вредных мутаций. Эволюция может пойти по адаптивно-нейтральному пути. Шмальгаузен также предположил, что при подобной ситуации, когда снижается давление отбора, эволюция может идти либо в сторону общей дегенерации, либо, при отборе на максимальную плодовитость, по линии гипер- и гипоморфоза.

Далее, анализируя особенности действия факторов эволюции у птиц и хищных млекопитающих, Шмальгаузен, по существу, построил модель прогрессивной, или арогенной, эволюции. У этих групп в силу хорошей защищенности

наблюдается активная индивидуальная и групповая внутривидовая и межвидовая конкуренция за пищевые ресурсы. Интенсивность элиминации падает, и одновременно возрастает ее избирательный характер. В этих условиях важную роль приобретает активность организмов в овладении жизненными ресурсами.

У птиц и млекопитающих эволюция идет в сторону увеличения продолжительности жизни, падения плодовитости, совершенствования органов чувств, повышения экономичности метаболизма и развития сложных типов поведения[4]. У них открываются возможности для быстрой прогрессивной эволюции. Вместе с тем Шмальгаузен тонко подметил, что в условиях отсутствия давления хищников возрастает вероятность эволюции по пути специализации, прежде всего пищевой. В число обязательных условий прогрессивной эволюции, по Шмальгаузену, входит наличие оптимального размера мобилизационного резерва изменчивости, а также возможности его вскрытия и эффективного использования. Правда, Шмальгаузен не остановился на вопросе, при каких условиях мобилизационный резерв вскрывается быстро и используется в ходе эволюции. На этот сложный вопрос точно ответил Э. Майр в 1954 г., вводя концепт принципа основателя (Mayr, 1954).

Поскольку макроэволюция совершается в масштабах геологического времени, то космические, климатические и геологические процессы, такие как изменение климата, горообразование, трансгрессии и регрессии морей, разделение вод мировых океанов, могут вносить подлинную революцию в мир органических существ. Однако Шмальгаузен был далек от того упрощенного взгляда некоторых геологов и палеонтологов, которые видели причины эволюции исключительно в действии мощных абиотических факторов (см.: Колчинский, 2002). «Не следует, однако, думать, что само изменение климата ответственно за появление новых форм» (Шмальгаузен, 1943, с. 256). Основными факторами эволюции он считал биотические отношения. Значение же геологических процессов состоит в том, что они способствуют вымиранию одних групп организмов и экологической экспансии других. Сейчас роль тектонических факторов в эволюции интенсивно переосмысливается. В тектонически активных районах наблюдается резкая вспышка мутационного процесса и происходит активное видообразование (см.: Vorontsov, Lyapunova, 2004).

Исторически же в рамках эволюционного синтеза Шмальгаузен наряду с Дж. Хаксли создал возможные модели прогрессивной эволюции, и это было сделано впервые в истории науки. Проблема движущих сил прогрессивной эволюции казалась настолько важной, что Шмальгаузен задумал написать на эту тему книгу под названием «Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции». К сожалению, эта книга осталась незавершенной, но ее конспект был опубликован в сборнике, изданном Ленинградским отделением ИИЕТ АН СССР под названием «Закономерности прогрессивной эволюции» (Шмальгаузен, 1972).

---

[4] В 70–80-е гг. XX столетия среди исследователей разных специальностей большую популярность приобрела концепция r-и K-отбора, четко сформулированная в книге Р. Мак-Артура и Е. Вильсона (McArthur, Wilson, 1967). Совершенно справедливо среди создателей данной концепции упомянут Шмальгаузен (May, 1977).

Теория стабилизирующего отбора

Для преодоления существовавшего разрыва между исследованиями причин эволюции и ее закономерностей необходимо было разработать очень широкие концепции, которые практически ликвидировали бы деление эволюции на микро- и макроэволюцию. По существу, речь шла о создании более широкого эволюционного синтеза, чем тот, который был достигнут в рамках теоретической генетики популяций и генетики природных популяций в 1920–1930-е гг. Необходимо было разработать концепции, которые одновременно строились бы на достижениях генетики, экологии, эмбриологии, морфологии и палеонтологии. Поиски в этом направлении велись рядом выдающихся ученых (И. И. Шмальгаузен, Дж. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, К. Уоддингтон, Б. Ренш). Исключительно плодотворной оказалась концепция стабилизирующего отбора, выдвинутая Шмальгаузеном. Вместе с ним еще с 1930-х гг. в создании теории стабилизирующего отбора и в экспериментальной проверке механизмов его действия приняли участие ряд отечественных биологов (Г. Ф. Гаузе, М. М. Камшилов, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, А. Л. Зеликман, Р. Л. Берг).

Основы учения о стабилизирующем отборе впервые были изложены Шмальгаузеном в книге «Организм как целое» (1938), но сам термин и специальный раздел, касающийся стабилизирующего отбора, появились в книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а). В статьях 1941 г. Шмальгаузен изложил практически все основные положения теории стабилизирующего отбора (1941а, б). Книга Шмальгаузена «Факторы эволюции» (1946а) специально посвящена теории стабилизирующего отбора. Правда, в ряде работ эта теория изложена автором в несколько разных редакциях.

Разработка концепции стабилизирующего отбора была направлена Шмальгаузеном на решение проблемы исторических причин эволюции онтогенеза. В связи с этим он писал: «Стабилизирующий отбор играет роль основного *интегрирующего фактора*, создающего в процессе эволюции целостный и относительно автономный механизм наследственности и индивидуального развития» (Шмальгаузен, 1941а). Проблема эволюции онтогенеза была разработана А. Н. Северцовым (см. главу 2). Но ученику Северцова Шмальгаузену выпала роль выявить механизмы эволюции онтогенеза. Иначе говоря, Шмальгаузен должен был собрать вместе генетику, экологию, эмбриологию, морфологию. При этом данные разных наук должны были быть подобраны таким образом, чтобы образовать единую законченную теорию или гипотезу, объясняющую появление и стабилизацию эволюционных новшеств. На языке же эволюционного синтеза это означает, что Шмальгаузен должен был выйти за рамки узкой генетико-селекционной теории и охватить своей теорией широкий круг проблем микро- и макроэволюции.

Важным компонентом теории стабилизирующего отбора стало исследование Шмальгаузеном эволюционных механизмов стабилизации признаков: через прямой отбор на узкую норму реагирования; через замену фенокопий введенным им понятием «генокопии». Эта часть теории Шмальгаузена оказалась доступной экспериментальной проверке, и вышеупомянутые ученые работали в русле идей, вошедших в теорию стабилизирующего отбора.

Предсказание теории стабилизирующего отбора о том, что в ходе эволюции должна происходить стабилизация признаков, было смоделировано в опытах М. М. Камшилова (1939) на *Drosophila melanogaster*. Наиболее наглядно это было показано в опытах с особями, несущими мутантный признак *eyeless*. В 1929 году Т. Морган показал, что признак *eyeless* в своем проявлении сильно зависит от внешних условий. В первые дни вылупления мух он всегда проявляется сильнее. Он объяснил это явление тем, что на степень проявления признака влияет влажность корма. Камшилов экспериментально решил вопрос о том, может ли отбор усилить проявление признака в изменившихся условиях развития. Путем отбора ему удалось добиться более сильного проявления признака *eyeless* в последние дни вылупления мух по сравнению с первыми. Учитывая, что в последние дни вылупления мух среда изменилась (продукты жизнедеятельности, подсыхание корма), автор пришел к выводу, что именно отбор изменил характер зависимости признака от колебаний внешней среды. Признак, зависимый в своей реализации от внешней среды, путем отбора превратился в независимый.

В тесной связи со стабилизацией признаков Шмальгаузен разработал ряд проблем макроэволюции, в особенности закономерности ароморфоза (или арогенеза). Именно из теории стабилизирующего отбора следовала концепция автономизации индивидуального развития, которая, прежде всего, связана с идеями о совершенствовании в ходе эволюции корреляционных механизмов, обеспечивающих стабилизацию и надежность морфогенеза, о поддержании постоянства внутренней среды, о сдвигах порогов реагирования, призванных обеспечить защиту жизненно важных процессов. При разработке этих проблем Шмальгаузену удалось включить в теорию эволюции материалы по физиологическому гомеостазу, наметить общие эволюционные закономерности в изменениях отношений между типами регуляции (от регуляций как ответа на внешние стимулы через гуморально-эндокринную и нейрорегуляцию к прямому генотипическому детерминированию признаков при мозаичном развитии) и показать возможность их оптимального сочетания.

Возможно, наиболее наглядными примерами прогрессивной автономизации развития служат работы А. А. Машковцева (1936) и Д. П. Филатова (1941). Основываясь на работе Машковцева, Шмальгаузен показал, что первоначально, у низших Tetrapoda, решающую роль в развитии легочных альвеол играет растяжение легочных мешков воздухом, без которого эти структуры не развиваются. При переходе к филогенетически более дифференцированным, типично наземным формам формообразовательное значение функции падает и сдвигается на более поздние стадии. У аксолотля расчленение легкого и образование альвеол идет исключительно под влиянием функции. У лягушек в дофункциональный период намечается лишь первичная фрагментация легкого. У жаб, еще более приспособленных к наземной жизни, альвеолярная структура легкого развивается еще на стадии личинки, то есть в далеко дофункциональный период. У жабы образование первичных легочных структур происходит не под влиянием функции, а под влиянием гормона щитовидной железы, который определяет целую систему формообразовательных процессов во время метаморфоза личинок. В период функционирования легких,

когда они наполняются воздухом, происходит дальнейшее их усложнение. У рептилий и у млекопитающих имеет место типичное «самодифференцирование» «легочных структур еще в эмбриональном периоде развития, дыхание начинается, естественно, только после рождения и ведет к дальнейшему новообразованию структур» (Шмальгаузен, 1946б, цит.: 1969, с. 362). Д. П. Филатов (1941) при помощи трансплантации эмбриональных зачатков показал, что органы, которые у низших форм (хвостатых амфибий) развиваются под индуцирующим воздействием других частей эмбриона, у высших форм (лягушек, жаб) обладают автономным типом развития и не нуждаются в индуцирующем влиянии организатора.

Бесспорным достижением Шмальгаузена следует признать разработку концепций о гораздо более высоком филогенетическом консерватизме систем эпигеномных корреляций по сравнению с устойчивостью генотипа. Оказалось, что если в процессе эволюции вырабатывается оптимальный фенотип, неоднократно проверенный на пригодность, то эволюция идет в сторону глубоких преобразований генотипов, обеспечивающих изменение хода онтогенеза в направлении точной и надежной реализации этого фенотипа и его защиты[5]. Значимость этих идей возрастает, так как одной из труднейших проблем современной эволюционной теории остается поиск удовлетворительного объяснения несовпадения темпов эволюции на макромолекулярном, генном и фенотипическом уровнях.

Теория стабилизирующего отбора предсказывала, какими путями предшествующая история вида влияет на дальнейшую эволюцию онтогенеза и различных типов корреляций. В связи с этим Шмальгаузен обсудил вопросы эволюции доминатности. Он считал, что происхождение доминирования через отбор генов-модификаторов или через отбор главных генов нормального типа нужно рассматривать в единстве с формированием интегрированных систем индивидуального развития, в обычных условиях существования надежно обеспечивающих доминирование «дикого типа»[6]. При такой постановке вопроса становится объяснимой и эволюция мутаций в сторону их глубокой рецессивности. Ф. Добржанский (Dobzhansky, 1951) назвал Шмальгаузена в числе основоположников учения об эволюции доминантности. Интересно, что в опытах с мутацией *eyeless* Камшилов, как и Шмальгаузен, пришел к выводу, что адаптивная эволюция и эволюция доминантности должны совпадать. В силу этого эволюция доминантности должна рассматриваться как одно из следствий естественного отбора. В опытах Д. М. Шифрин (1941) на максимальное выражение доминантной мутации *beadex* (вырезки на крыле)

[5] Сейчас имеется уже много данных о том, что стабилизирующий отбор, направленный на сохранение фенотипической нормы, непрерывно изменяет связь «генотип-фенотип». Ю. М. Оленов с сотрудниками (Оленов и др., 1939) одним из первых показал, что в популяциях *Drosophila melanogaster* имеется несколько групп неидентичных мутаций, вызывающих очень близкий или даже одинаковый фенотипический эффект.

[6] Е. Форд (Ford, 1971) изучал генетический состав фенотипически неразличимых популяций моли *Triphena comes,* обитающих на островах Шотландии. Было доказано, что популяции отличаются генотипически и их фенотипическое сходство достигается различными генетическими средствами. Удовлетворительное объяснение, по-видимому, заключается в том, что в природных популяциях происходит постоянная перестройка генотипа без видимых фенотипических сдвигов.

у *D. melanogaster* также было выявлено, что изменение доминантности — результат обычного отбора. В дальнейшем непосредственно в природе было обнаружено, что адаптивность и доминантность лежат в одном векторе естественного отбора (см.: Шеппард, 1970; Ford, 1971; Митрофанов, 1977).

В целом теория стабилизирующего отбора включала в изучение механизмов эволюции широкий спектр знаний в области онтогении и морфологии в широком смысле слова. До создания теории стабилизирующего отбора еще никогда науки, изучающие индивидуальное развитие, так тесно не сближались с исследованиями причин эволюции. В результате такой широкий эволюционный синтез открывал совершенно новые пути и возможности для развития самой теории эволюции и широкого комплекса биологических наук[7]. Но и сами генетические исследования значительно расширили свой репертуар, они были вовлечены в изучение стабилизации признаков, эволюции онтогенеза, то есть в изучение проблем макроэволюции.

Открытие и быстрая экспериментальная проверка того, что естественный отбор действует в разных формах и обладает многими функциями, представляет собой, быть может, самое крупное достижение эволюционного синтеза. Не возникает сомнения, что важнейший вклад в такое понимание естественного отбора внесла концепция стабилизирующего отбора, во многом разработанная Шмальгаузеном. Более того, теория стабилизирующего отбора произвела резкий сдвиг в сторону более сложного синтеза генетики, эмбриологии, морфологии и экологии.

Эволюция механизмов эволюции

Еще в XIX в. делались попытки создать гипотезы эволюции, основанные на постулате об изменяемости в процессе эволюции самих ее механизмов. Эта идея составляла существенную часть эволюционных воззрений Ж.-Б. Ламарка и Г. Спенсера. В работах Ч. Дарвина и его последователей накапливались данные о том, что в процессе эволюции изменяются не только организмы и таксоны, но модифицируются и преобразуются основные факторы эволюции, включая мутационный процесс, формы изменчивости, борьбу за существование и естественный отбор. В 1936 г. американский зоолог и генетик А. Шелл предложил термин «эволюция эволюции» для исторических изменений генетических систем и законов наследственности (Shull, 1936).

К тому времени генетики и цитогенетики накопили немало фактов об эволюции хромосомного аппарата у растений и животных, об эволюции мутабильности и доминантности, о контроле естественного отбора над амплитудой и характером генотипической и фенотипической изменчивости. Н. И. Шапиро (1938, с. 592) писал: «В течение эволюции сами закономерности мутационного процесса подвергались изменениям...». Шапиро рассматривал формирование хромосомного аппарата наследственности, полигенности большинства признаков и так далее как важнейшие события в эволюции наследственности.

[7] Между тем, в фундаментальной сводке по проблеме взаимосвязи онто- и филогенеза (Gould, 1977) не нашлось места для идей Шмальгаузена.

В 1939 г. вышла классическая книга ведущего английского генетика К. Дарлингтона об эволюции генетических систем, в которую он включал не только изменения в строении аппарата наследственности, но и исторические преобразования в регуляции скрещивания, в способах размножения, мутабильности и т. д. (Darlington, 1939). Эта книга, переизданная в 1958 г., стимулировала много работ об эволюции генетических систем, и исторический подход к наследственности и изменчивости стал обычен в работах создателей СТЭ (Huxley, 1963; Майр, 1968; Dobzhansky, 1970). В то же время сам термин «эволюция эволюции» в западной литературе стали использовать в ином смысле. Как правило, им обозначали эволюцию самих эволюционных представлений (см., напр.: Simpson, 1949a, p. 263).

Из зарубежных архитекторов синтеза Б. Ренш был единственным, кто придавал особое значение «развитию законов (регулярностей)» и предложил термин «биономогенез» (Bionomogenese), который означал, что с «появлением новых крупных таксонов нередко появляются и новые эволюционные законы» (Rensch, 1947, S. 347). Ренш считал, что одна из основных задач современной эволюционной теории — выяснить, «в каких масштабах законы эволюции сами подвергались эволюции» (ibid, S. 166).

Эта проблему активно обсуждали многие российские эволюционисты. В 1940-е гг. В. И. Кремянский, С. Н. Давиденков, Г. А. Шмидт предложили интересные гипотезы о механизмах преобразования естественного отбора на заключительных этапах эволюции живого, в процессах антропосоциогенеза. О необходимости изучения «эволюции форм отбора и форм адаптациоморфозов в отдельных группах» подробно писал А. А. Парамонов (1945, с. 354). Лихнолог В. И. Полянский и протистолог Ю. И. Полянский предлагали разрабатывать частные теории эволюции для синезеленых водорослей или простейших (Полянский В., 1956; Полянский Ю., 1957). Однако дальше отдельных высказываний и, в лучшем случае, конспектов будущих исследований дело не продвинулось.

Значительная роль в постановке проблемы «эволюции эволюции» принадлежит И. И. Шмальгаузену, который с середины 1950-х гг. постоянно подчеркивал, что «в процессе эволюции меняются и факторы этой эволюции» (1966, с. 28)[8]. Он называл ее проблемой «эволюции механизмов эволюции» и считал важнейшей в современной эволюционной теории. Какое важное значение придавал Шмальгаузен этой проблеме, хорошо видно из его набросков к плану исследования на тему «Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы» (1974), опубликованному в специальном сборнике «История и теория эволюционного учения», посвященном девяностолетию со дня рождения И. И. Шмальгаузена. Этот набросок плана был обращен к будущему эволюционной теории. В нем формулировались некоторые основные проблемы эволюционной теории на том этапе ее развития, который связан с переходом к изучению особенностей действия общих причин эволюции у отдельных

[8] Основные высказывания Шмальгаузена по теме «эволюция эволюции» содержатся в статьях, опубликованных в 1957–1961 гг. в различных сборниках и журналах. В дальнейшем они были изданы все вместе в его книге «Кибернетические вопросы биологии» (1968б), на которую мы и будем ссылаться.

высших таксонов и к разработке вопроса об эволюции движущих сил эволюции в ходе эволюции главных стволов филогенеза. Взгляды Шмальгаузена по этому вопросу очень важны, но разбросаны по многим статьям и книгам.

В процессах «эволюции механизмов эволюции» Шмальгаузен выделял несколько основных тенденций. Прежде всего, это «эволюция материальной основы наследственности» (Шмальгаузен, 1974, с. 7), начиная с формирования самой способности к редупликации как основы существования жизни и важнейшего фактора ее эволюции. Способность к самовоспроизведению молекул ДНК и хромосом, точное, равномерное распределение генетического материала по дочерним ядрам, механизм митотического деления он рассматривал как результаты длительной эволюции, достигнутые еще на клеточном этапе организации жизни. Изменчивость он считал древнейшим фактором эволюции, появившимся уже у предбиологических систем. «По мере выработки более точных механизмов, обеспечивающих точное воспроизведение унаследованных свойств, первичная изменяемость организмов постепенно вводилась во все более узкое русло ограниченной мутабильности» (Шмальгаузен, 1968б, с. 114).

Шмальгаузен отмечал изменение роли отдельной мутации в эволюции и преобразование соотношений между мутагенезом и естественным отбором. На первых этапах эволюции у организмов с бесполым способом размножения, близких к бактериям, низшим грибам и низшим водорослям, мутации, вызывая изменения в выборе потребляемых веществ и в составе метаболитов, нередко сразу могут оказаться адаптивными. Естественный отбор у этих групп выполняет, главным образом, элиминирующую функцию (Шмальгаузен, 1968а, 1969). Половой процесс и свободное скрещивание внутри популяции рассматривались Шмальгаузеном как новые факторы эволюции, резко повысившие возможности генетической изменчивости популяции. Появление диплоидности и выработку наиболее оптимального уровня доминирования Шмальгаузен считал особенно важными событиями в повышении эволюционной пластичности популяции, посвящая целые разделы в своих книгах разбору гипотез о роли полового процесса в эволюции и об эволюции доминантности. Разделение жизненного цикла на две фазы — с гаплоидным и с диплоидным набором хромосом — позволило совместить столь противоречащие друг другу требования: обеспечить надежную реализацию наследственной программы с эволюционной пластичностью популяции, то есть, по выражению Шмальгаузена, сочетать лабильность популяции со стабильностью особи (Шмальгаузен, 1968а). Мобилизационный резерв обеспечивает быструю приспособляемость популяции к меняющимся условиям внешней среды. Происходило также усовершенствование систем, обеспечивающих быстрое и эффективное вскрытие мобилизационного резерва.

Используя также работы о мутабильности как адаптивном признаке вида, Шмальгаузен неоднократно писал о важном явлении обезвреживания мутаций в процессе эволюции и о выработке наиболее оптимальной интенсивности мутагенеза. Развитие и совершенствование аппаратов доминирования существенно изменили роль мутационной изменчивости в эволюционном процессе. Она значительно возросла в том смысле, что мутации, ранее подвергавшиеся элиминации, сохранялись в популяции в гетерозиготном

состоянии, перерабатываясь в генофонде популяции, проверяясь в различных генотипах и накапливаясь в виде нового фактора эволюции — мобилизационного резерва наследственной изменчивости. Отбор отныне использовал в качестве исходного материала для адаптивных преобразований не вновь возникавшие мутации, а мутации из генофонда популяции, уже прошедшие горнило естественного отбора и подвергшиеся известной доработке на оптимальную силу и широту проявления (Шмальгаузен, 1968б).

Все эти изменения в генетических параметрах популяции приводили к преобразованию форм действия естественного отбора. Если на первых этапах эволюции естественный отбор имел дело с проявлением отдельных мутаций, то с появлением полового процесса и многоклеточной организации индивида — уже «не с отдельными мутациями, а с интегральным выражением их в виде оформившихся, вполне жизнеспособных вариантов полиморфной популяции» (там же, с. 180). Эти выводы Шмальгаузена базировались на целой серии экспериментальных работ, проведенных как у нас в стране, так и за рубежом.

Значительный интерес представляют замечания Шмальгаузена о некоторых отличиях в требованиях к исходному генетическому материалу у различных таксонов (Шмальгаузен, 1969). У сосудистых и цветковых растений, правда, очень редко, носители даже крупных мутаций оказываются вполне жизнеспособными. Поэтому крупные мутации, по мнению Шмальгаузена, могли быть основой для видообразования у микроорганизмов и растений. Иначе обстоит дело у большинства животных, особенно у высших — насекомых и позвоночных. Высокая степень сложности и целостности этих животных приводит к тому, что крупные мутации всегда резко снижают жизнеспособность и в гомозиготном состоянии немедленно элиминируются. Материалом для эволюции могли служить мутации, прошедшие вначале отбор на обезвреживание в разной генотипической среде и оказавшиеся в таких системах гетерозигот, где их фенотипическое проявление стало адаптивным.

В ходе эволюции происходило также изменение форм индивидуальной приспособляемости, труднообратимые морфогенетические реакции дополнялись более легко- и быстрообратимыми функциональными реакциями (внутренние регуляторные механизмы, поведение и т. п.). Эволюция онтогенетической приспособляемости осуществлялась в сторону выработки защитных механизмов индивидуального развития и усовершенствования аппаратов его авторегуляции (Шмальгаузен, 1938, 1946а). Поэтому в популяциях птиц и млекопитающих ведущую роль приобретает пластичность поведения индивида и полифункциональность отдельных органов. Хорошо развитая индивидуальная функциональная приспособляемость позволяет быстро адаптироваться к изменениям внешней среды и наиболее эффективно использовать ее ресурсы. Широкие возможности адаптивных реакций отдельных органов и существование сложных авторегуляторных аппаратов, по Шмальгаузену, ведут к тому, что в популяции образуется практически бесконечное множество приспособительных вариантов основной формы.

Наиболее эффективным функциональным приспособлением у высших животных оказался разумный способ поведения, при котором каждая конкретная

реакция все менее определяется генетической программой, представляя собой результат сложной условнорефлекторной деятельности, обучения и воспитания. При разумном способе поведения наследственной является лишь способность к целесообразной деятельности, которая реализуется в процессе длительного обучения и воспитания. Развивая идеи А. Н. Северцова (1922), Шмальгаузен не раз отмечал, что поведение разумного типа было одним из важнейших новых факторов эволюции млекопитающих.

Усовершенствования онтогенетической приспособляемости резко повысили индивидуальную активность организма и привели к созданию широких адаптаций, позволявших быстро завоевывать новые экологические зоны и овладевать новыми, ранее недоступными источниками питания. Реализуясь в различных актах жизнедеятельности (в поиске пищи и в борьбе за нее, в защите от хищников, в соревновании за самку, в охране потомства и т. д.), активность фенотипа повышалась как путем увеличения числа функций, так и их интенсификацией. Победа в борьбе за существование одерживалась, как правило, не столько благодаря уклонению от вредящих факторов среды, сколько путем их энергичного преодоления. Высокая активность организма, будучи результатом действия естественного отбора, сама способствует повышению его эффективности и ведет, несмотря на снижение интенсивности элиминации, к резкому ускорению темпов эволюции (Шмальгаузен, 1943, 1946а). В результате этих преобразований неуклонно возрастает роль отдельной особи в жизни и эволюции вида. «Естественный отбор имеет дело только с такими целостными особями, обладающими своей генетической структурой и имеющими за собой свой собственный путь индивидуального развития и свою глубоко индивидуальную историю жизни... Только всесторонняя оценка всех приобретенных разных свойств особи на протяжении всей ее жизни и даже после этого — в жизни ее потомства — является решающей в процессе естественного отбора...» (Шмальгаузен, 1968а, с. 181).

С перестройкой системы взаимодействующих факторов эволюции связывал Шмальгаузен повышение эволюционной пластичности вида, которая «определяется его мутабильностью, известным размером наследственной изменчивости, а также наличием явного гетероморфизма, связанного с образованием локальных или сезонных форм» (Шмальгаузен, 1966, с. 26). Наличие полиморфизма резко повышает эволюционную лабильность вида и создает для него потенциальные возможности для перехода из пограничных областей различных сред жизни в принципиально новые экологические зоны. Постоянно аккумулируя приспособления широкого значения и развивая способности к индивидуальной адаптации, естественный отбор способствует выработке адаптации универсального типа. Высокая индивидуальная приспособляемость нередко позволяет перейти в новую экологическую зону в течение жизни индивида (там же).

Шмальгаузен (1972) неоднократно отмечал ведущую роль в арогенной эволюции трофических связей. Он подчеркивал, что наиболее активные и крупные животные занимают обычно высшие звенья в цепях питания. При этом прямая элиминация хищниками или резкими колебаниями физико-географических условий носит эпизодический характер, а ведущая роль

в эволюции принадлежит внутривидовым отношениям. Беспрепятственный захват новых пищевых ресурсов, отсутствие истребления и межвидовой конкуренции, обеспеченность питанием и защищенность от врагов объясняли, по мнению Шмальгаузена, «парадоксальное явление — быструю эволюцию крупных животных с медленной сменой поколений (слоны, копытные, хищники) и медленную эволюцию (только видообразование) мелких животных с быстрой сменой поколений и большой плодовитостью (грызуны)» (там же, с. 8). Организмы, занимающие высшие звенья в цепях питания, характеризуются крупными размерами, малочисленностью популяций, малой плодовитостью, длинным онтогенетическим развитием и медленной сменой поколений. И несмотря на подобные, казалось бы, неблагоприятные для быстрой эволюции факторы, эти организмы эволюируют намного быстрее организмов низших звеньев, отличающихся большой численностью, высокой плодовитостью, быстрой сменой поколений и высоким давлением естественного отбора. По мнению Шмальгаузена, этот факт объясняется тем, что отбор действует у высших животных не столько как фактор изоляции и дифференциации внутривидовых форм, сколько как фактор повышения активности в добывании и потреблении пищи и других жизненных средств, интенсивности обмена, скорости реакций и т. п.

Обсуждая вопрос о борьбе за существование как движущей силе естественного отбора, Шмальгаузен подчеркивал, что «борьба за существование прошла этапы своего возникновения и преобразования в процессе эволюции. Вместе с тем, конечно, должны были изменяться и формы естественного отбора» (Шмальгаузен, 1974, с. 6). Он показал, что в ходе прогрессивной эволюции изменялись соотношения между различными формами элиминации, а также появлялись новые формы элиминации. Общая тотальная элиминация действует обычно только у примитивных групп, занимающих низшие звенья в цепях питания. С тотальной элиминацией, как правило, связаны малая выживаемость особей, незначительные их размеры, быстрая смена поколений (Шмальгаузен, 1939а, 1946а). В процессе арогенной эволюции элиминация приобретает все более избирательный характер, а биотические факторы становятся ведущими. Появились и принципиально новые формы элиминации — семейно-стадная, при которой сохраняются наиболее защищенные кладки, происходит отбор различных средств защиты икры и потомства, развиваются сложные формы заботы о молодняке (инстинкты гнездостроения, насиживания, охраны, вскармливания и воспитания потомства). Важнейшими формами борьбы за существование у высших животных становятся «коллективное состязание» и «взаимопомощь» (Шмальгаузен, 1974).

Шмальгаузен неоднократно ставил вопрос об эволюции самого естественного отбора, который возник в предбиологических процессах при формировании способности к поддержанию жизнедеятельности. В этих условиях предбиологические системы, не обладавшие способностью синтезировать необходимые для поддержания жизни и для размножения вещества, разрушались. Сохранялись же протобионты, способные использовать средства окружающей среды, сохранять свою жизнь и самовоспроизводиться: «В этом простом выживании жизнеспособных особей и находит свое выражение наиболее при-

митивная форма естественного отбора». Усложнение условий существования и повышение уровня организации живых существ привели к «значительным изменениям форм естественного отбора» (Шмальгаузен, 1968б, с. 114).

Формирование стабилизирующего отбора Шмальгаузен рассматривал как важнейший шаг в «эволюции механизмов эволюции». Исторически он возник позднее движущего отбора, так как действие его стало возможным только после появления механизмов онтогенетического развития, гетерозиготности и способности к адаптивным модификациям. В последние годы своей деятельности Шмальгаузен обращал основное внимание на следствия стабилизирующего отбора, на уникальность вызываемых им адаптаций. Под действием стабилизирующего отбора происходили создание авторегуляторных механизмов индивидуального развития, автономизация онтогенеза, повышение устойчивости организмов, накопление мутаций и т. д. Он многократно подчеркивал, что стабилизирующий отбор обеспечивал неуклонное «увеличение организованности и устойчивости популяции... при прежних условиях существования, при сохранении высокой степени ее эволюционной пластичности» (Шмальгаузен, 1968а, с. 140).

Одним из важных следствий арогенеза, по мнению Шмальгаузена, было снижение плодовитости. Однако сама плодовитость является важным фактором эволюции, и ее снижение приводит к качественным перестройкам естественного отбора. Отбор на наибольшую плодовитость особи в ходе арогенеза постепенно преобразуется в индивидуальный отбор на наибольшую приспособленность. Все более возрастает роль межгруппового отбора, который на первых этапах эволюции выполнял только элиминирующую и распределяющую функции. В дальнейшем же межгрупповое соревнование и межгрупповой отбор способствуют также и эволюции самих факторов эволюции, так как вызывают вытеснение форм, отстающих в темпах и качествах этой эволюции (Шмальгаузен, 1968а, 1968б)[9].

В итоге Шмальгаузен пришел к важному заключению: в ходе прогрессивной эволюции происходит преобразование и появление качественно новых факторов эволюции, ведущее к оптимизации ее движущих сил и к увеличению ее темпов. В результате создания «целой градации регулирующих механизмов в особях, популяциях, видах, а также в целых биоценозах... процесс эволюции, начавшийся со случайных столкновений в хаосе молекулярных явлений при самых элементарных формах отбора, постепенно усложнялся, упорядочивался, совершенствовался и ускорялся» (Шмальгаузен, 1968б, с. 182). Именно появлением качественно новых «механизмов» эволюции Шмальгаузен объяснял смену доминирующих групп животных в периоды коренных преобразований фауны. Выполненный им анализ причин вытеснения примитивными млекопитающими мезозоя ранее доминировавших рептилий является весьма важным для решения старого, но все еще не ясного вопроса о причинах «революционных» преобразований органического населения Земли (Шмальгаузен, 1946а, 1968б).

[9] В работах 1930–1940-х гг. И. И. Шмальгаузен считал, что межгрупповой отбор выполняет только элиминирующую функцию; позднее же он пришел к выводу, что межгрупповой отбор выступает главной движущей силой «эволюции эволюции».

Шмальгаузен поставил вопрос и об особенностях эволюционного процесса в современных условиях, когда человеческая деятельность становится решающим фактором преобразования природы. В результате вмешательства человека происходит сознательное или непроизвольное уничтожение одних форм, а также сознательное или непроизвольное размножение и распространение других. Прямое и косвенное воздействие человека на природу приводит к замене природных биоценозов культурными и к коренным перестройкам биотических связей в сохраняющихся биоценозах. Это ведет к уничтожению популяций и целых видов, неспособных приспособиться к создаваемым человеком условиям (Шмальгаузен, 1969). При этом он отмечает изменение процессов индивидуального развития и проявления мутаций у растений и животных, выращенных в условиях культуры. И хотя процесс адаптации продолжается, писал Шмальгаузен, однако он определяется теперь главным образом обстановкой, созданной человеком. Происходит разрыв ранее установившихся биоценотических связей, возникает новый микроклимат, изменения почв и т. п. Шмальгаузен был убежден, что при этом естественный отбор отнюдь не утратил своего значения. Даже в процессах селекции он продолжает свое действие наряду с искусственным отбором, приводя к созданию «локальных или региональных сортов, то есть экологических форм, которые отличаются от природных экологических рас лишь привязанностью к искусственным биогеоценозам» (там же, с. 258). При этом естественный отбор может как тормозить, так и усиливать действие искусственного отбора. Игнорирование роли естественного отбора может привести к вырождению ценных сортов растений и высокопродуктивных пород животных. Лишь при соблюдении биотехнических и агрономических приемов может быть обеспечено как выведение, так и поддержание на требуемом уровне хозяйственно ценных сортов и пород.

Таким образом, представления И. И. Шмальгаузена об «эволюции эволюции», базировавшиеся на богатом фактическом материале и отличавшиеся исключительной широтой, практически были квинтэссенцией его многолетней работы в области эволюционного синтеза. Однако они получили поддержку и некоторое развитие преимущественно в работах российских авторов (Парамонов, 1967; Шварц, 1967; Колчинский, 1976; Полянский Ю., 1981) (см. подр.: Завадский, Колчинский, 1977; Колчинский, 1978; Колчинский, Полянский, 1983) и вошли в программы и учебные пособия по эволюционной теории (Константинов, 1979, с. 315–324; Яблоков, Юсуфов, 2004, с. 272). Как важный вклад в современную теорию эволюции их оценил известный немецкий историк и философ биологии Р. Лётер (Löther, 1978).

Одновременно со Шмальгаузеном Ренш продолжал разрабатывать концепцию «биономогенеза», согласно которой все выделенные им эволюционные законы (более ста) «появились последовательно и постепенно», в том числе и законы, действовавшие «с момента формирования определенных типов, классов, отрядов» (Rensch, 1968, S. 116, 255). Так, например, закон Бергмана начал действовать после появления гомойотермных животных. Ренш ставил задачу разграничения общих и частных законов эволюции и неоднократно перечислял основные изобретения жизни, ставшие важнейшими факторами эволюции: молекулы нуклеопротеидов, редупликация, мутационный процесс,

митоз и мейоз, гетерозиготность, половое размножение, психика, отбор и т. д. (Rensch, 1972). Возникновение репликации, по мнению Ренша, было главным условием «для включения механизма естественного отбора». Однако под биономогенезом Ренш понимал возникновение в процессе анагенеза новых морфофизиологических тенденций, географических правил и т. д. Что же касается эволюции самих движущих сил эволюции, то здесь Ренш ограничился только заявлениями о необходимости изучать изменение борьбы за существование и естественного отбора.

В настоящее время проблема «эволюции эволюции» спустилась на молекулярно-генетический уровень. В 2004 г. в «Записках Национальной академии наук США» появилась интересная статья молекулярных генетиков Д. Эла и М. Дима «Способность к эволюции является селективным признаком» (Earl, Deem, 2004). Путем моделирования на компьютере эволюции протеинов авторы показали, как способность к эволюции (evolvability) может сама стать объектом естественного отбора, и доказали, что быстрые изменения среды ведут к отбору генетических систем, более способных к эволюции. Например, на уровне прокариот интенсивность мутабильности резко возрастает в изменяющейся среде, что свидетельствует о том, что скорость мутаций, закодированная на уровне генотипа, является адативным признаком. Авторы делают вывод: «Жизнь не только эволюировала, но эволюировала так, чтобы лучше эволюировать, т. е. в тандеме эволюировали и корреляции в структуре протеинов, и механизмы для их перестроек, а скорость способности к эволюции контролировалась отбором...» (ibid, p. 11536). Отбор на способность к эволюции у бактерии происходит благодаря генам-мутаторам, которые кодируют поврежденную версию ДНК-полимеразы, что ведет к росту мутировавших генов в 10–100 раз и к быстрому перемещению транспозонов. У высших организмов способность к эволюции возрастает благодаря рекомбинациям ДНК. В связи с эти появляется возможность предвидеть возможные изменения, которые особенно необходимо учитывать при терапевтических воздействиях на патогены.

Рецензируя эту статью в разделе «Новости и комментарии» старейшего генетического журнала “Heredity”, Г. Белл в заметке «Эволюция эволюции» заявил, что Эл и Дим, впервые показав, что генетические системы способны эволюировать предсказуемым способом, «бросили вызов нашему изучению эволюции» (Bell, 2005, p. 1). К сожалению, не только Белл, но и столь высоко оцененные им авторы не знали, что этот вызов уже 70 лет тому назад бросил его соотечественник А. Шелл (Shull, 1936), предложивший сам термин «эволюция эволюции», а в «домолекулярную эру» эту проблему успешно разрабатывали многие генетики, и особенно И. И. Шмальгаузен, а также многие ученики и последователи, и полученные ими результаты сохраняют актуальность и в наши дни.

Восприятие эволюционного синтеза Шмальгаузена

В 1949 г. книга Шмальгаузена «Факторы эволюции» была переведена на английский язык (Schmalhausen, 1949). Предисловие к книге написал Ф. Добржанский, который оценил книгу Шмальгаузена и более широко его воззрения

на эволюцию с позиций эволюционной теории конца 1940-х гг. Предисловие Добржанского в целом интересно и тем, что один из авторов эволюционного синтеза представил его восприятие на раннем этапе развития. «Сейчас вклад в теорию эволюции идет из различных биологических дисциплин. Генетика, систематика, сравнительная морфология и эмбриология, палеонтология сделали важный вклад в теорию эволюции» (Dobzhansky, 1949, p. XIV). Добржанский перечислил основных архитекторов эволюционного синтеза. Он назвал труды Добржанского, Майра, Симпсона, Хаксли и Ренша. Вместе с тем он четко определил вклад Шмальгаузена. «Книга И. И. Шмальгаузена представляет синтетическую трактовку эволюции, опираясь на широкую основу сравнительной эмбриологии, сравнительной морфологии и механики развития. Она важное звено в современном взгляде на эволюцию» (ibid). Таким образом, Добржанский поставил имя Шмальгаузена в один ряд с основными создателями эволюционного синтеза и отметил его личный вклад в синтетическую теорию эволюции.

В оценке Добржанского интересен тот момент, что он особо обратил внимание на отношения между эмбриологией и генетикой. Шмальгаузен рассмотрел процессы индивидуального развития в терминах генетической причинности. Именно этот аспект в эволюционном синтезе был наиболее оригинальным вкладом и Шмальгаузена, и Дж. Хаксли, и странно, что уже в 1970-е гг. «слабость» эволюционного синтеза виделась в отсутствии в нем эмбриологии и морфологии (Gould, 1977).

Предисловие к книге Шмальгаузена явно стимулировало крупнейших биологов-эволюционистов оценить труд российского ученого. Дж. Г. Симпсон попытался проследить историю теории стабилизирующего отбора и в этом свете оценить оригинальность книги Шмальгаузена (Simpson, 1949a). Гипотеза замены ненаследственных факторов наследственными была подвергнута резкой критике как ламаркистская в своей основе, и вместе с тем именитый палеонтолог высоко оценил макроэволюционную часть теории стабилизирующего отбора. «Обсуждение Шмальгаузеном проблем макроэволюции представляется глубоким и является большим вкладом в синтетическую теорию эволюции с совершенно свежей точки зрения» (Simpson, 1949b, p. 323). Он полностью присоединился к оценке книги Шмальгаузена, которая была дана Ф. Добржанским в аспекте широты эволюционного синтеза Шмальгаузена. «Синтез Шмальгаузена уже широко включил генетику, систематику, биогеографию, палеонтологию, сравнительную морфологию и некоторые другие дисциплины. В целом книга важна для исследователей теории эволюции. Добржанский сделал книгу Шмальгаузена доступной для нероссийского читателя, который увидел мир стимулирующих идей, заботливо выращенных и оцененных сейчас» (ibid, p. 324). В рецензии Б. Глэсса дан краткий обзор книги по главам — такая форма рецензирования широко принята в журнале «Quarterley Review of Biology». В оценочной части рецензии Глэсс обратил внимание на важные слова Добржанского: «Шмальгаузен является одним из самых выдающихся биологов в СССР, которые ныне живут» (Glass, 1951, p. 384). Из концептуальных достижений Шмальгаузена Глэсс обратил внимание на то, что тот привнес генетику для понимания эмбриологических и морфологических проблем. Рецензент высоко оценил концепцию

нормы реакции в трактовке Шмальгаузена. При этом он отметил, что теория стабилизирующего отбора Шмальгаузена в своей микроэволюционной части имеет много сходств с концепцией микроэволюции Р. Гольдшмидта, который также отводил фенокопиям важную эволюционную роль. Глэсс обратил внимание на сходство книг Шмальгаузена и Хаксли, с той разницей, что если Шмальгаузен стремился изложить свои идеи в конденсированной форме, то Хаксли старался привести как можно больше фактов. Вывод рецензента таков: «Книга читается нелегко, автор не разбрасывается множеством примеров. Изложение идей в книге Шмальгаузена идет очень компактно. Книга — очень серьезное исследование по теории эволюции, выполненное мастером. Она особенно ценна для генетиков и эмбриологов, так как носит стимулирующий характер. Это не учебник для молодых студентов, но эволюционная диалектика, которая уже обладает богатством идей и проверенных фактов» (Glass, 1951, p. 385).

В 1968 г. была переиздана книга Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (Шмальгаузен, 1968а). Сопроводительную статью под названием «Место теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена в современных эволюционных воззрениях» написала Р. Л. Берг (Берг, 1968). Статью она закончила следующими словами: «В биологии наступает эра синтеза основных эволюционных идей и идей устойчивости органических форм, которую в минувшем столетии так ярко воплотили в учении о гармонии природы Бэр и Кювье. Основоположником этого синтеза и является создатель теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузен» (там же, с. 417).

Эволюционный синтез Шмальгаузена выполнял не только теоретико-образующую роль, но служил стимулом для новых экспериментальных исследований, особенно в области теории стабилизирующего отбора.

В конце 1930-х — начале 1940-х гг. были лишь начаты работы по экспериментальному изучению стабилизирующего отбора. В 1940–1980-е гг. они были продолжены и охватили многочисленные следствия, вытекающие из теории. В целом же эволюционный синтез Шмальгаузена оказался столь богат идеями, что в их развитии приняли участие биологи самых разных специальностей.

Ученик Шмальгаузена и его сотрудник по кафедре дарвинизма МГУ А. Л. Зеликман (1946) на циклопах (*Cyclops serrulatus*) экспериментально изучал сужение нормы реакции по такому важному адаптивному признаку, как плодовитость, под непосредственным воздействием стабилизирующего отбора. В одной из серии опытов в течение 13 поколений и при суровых условиях кормления наблюдалось снижение плодовитости (число яиц в кладке). Но при переводе особей в оптимальный режим питания прежний уровень плодовитости не восстанавливался (контроль — 38–40 яиц) в кладке. Наблюдаемое явление Зеликман интерпретировал как стабилизацию признака вследствие отбора на узкую норму реагирования (один из важнейших эффектов стабилизирующего отбора).

Ученица Шмальгаузена по лаборатории феногенеза Института эволюционной морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР Р. Л. Берг (Берг, 1956; 1958) на 17 видах цветковых растений показала различия в степени стабильности разных органов растений и вскрыла условия стабилизации.

Оказалось, что из всех органов и частей энтомофильных растений именно цветок является наиболее стабильным органом. В ходе сопряженной эволюции действует интенсивный отбор на размер, форму и соотношение определенных частей цветка. Этот тип отбора А. Л. Тахтаджян при обсуждении рукописей Берг назвал стандартизирующим отбором. Современными биометрическими методами Берг удалось показать, что изменчивость размеров частей цветков, принимающих непосредственное участие в локализации пыльцы на теле насекомого-переносчика, независима от изменчивости размера вегетативных частей и соцветий растения (автономизация развития, по Шмальгаузену). Было выявлено, что степень стабильности таких частей и форм цветка, как цветочная трубка, длина тычиночной нити, наиболее высока из-за наибольшей ответственности за контакт с насекомым-опылителем. По этим структурам и идет наиболее интенсивный стабилизирующий отбор. Отсюда был сделан общий вывод, что чем более специализирована функция, выполняемая данной структурой, тем интенсивнее отбор на ее размерность и, следовательно, стабильность. Чтобы подтвердить это положение, проводились сравнительные исследования коррелятивной изменчивости других органов и других частей цветка растения. Так, например, пластинчатые части цветков, несущие вспомогательные функции при перекрестном опылении, находятся в условиях менее интенсивного стабилизирующего отбора, и независимость их развития уменьшается. Вывод становится еще более достоверным, если сравнить энтомофильные растения с самоопыляемыми и ветроопыляемыми. У последних отсутствует независимость частей цветка и наблюдается большой размах коррелятивной изменчивости. Иначе говоря, при падении интенсивного стабилизирующего отбора по определенным структурам резко возрастает их фенотипическая пластичность. А. Л. Тахтаджян широко оценил исследования по стабилизирующему отбору у растений в аспекте макроэволюции. Он видел в исследованиях Берг поиск причинных основ неравномерности темпов эволюции и ее мозаичности (Тахтаджян, 1966).

Теория стабилизирующего отбора Шмальгаузена, как и теория канализирующего отбора К. Уоддингтона (Waddington, 1942; 1953), предсказывали, что при данных условиях развития каждому генотипу соответствует один оптимальный фенотип и именно по этому фенотипу следует ожидать жесткий стабилизирующий отбор. Все индивидуальное развитие направлено на то, чтобы реализовать именно этот оптимальный фенотип или, по Уоддингтону, основной канал развития. Это важнейшее положение теории стабилизирующего отбора обосновывалось в специальных исследованиях С. С. Шварца (1968) путем энергетической интерпретации онтогенеза. Оптимальный фенотип — наиболее экономный путь развития. В силу этого и следует ожидать стабилизации того канала развития, который ведет к реализации оптимального фенотипа. Это положение обосновывалось Шварцем на многочисленном материале по изучению коррелятивных связей между размерами надпочечников и сердцем, почками и сердцем у многих видов и подвидов мелких млекопитающих, обитающих в различных географических районах. В большинстве случаев обнаружились положительные корреляции, хорошо соответствующие образу жизни

животных. У многих северных подвидов размеры почек и сердца были больше, чем у южных подвидов. Причем эти соотношения были высокостабильными и необратимыми. Упомянутые признаки находились также в положительных коррелятивных связях с размерами животных, носящих явно приспособительный характер при географической изменчивости. Шварц также показал, что существующие корреляции носят фенотипический, а не генотипический характер. Это заключение проверялось путем сравнения особей одной популяции полевки-экономки, находящихся в различных степенях родства (двоюродные, троюродные братья, генетически разнородная группа). Коэффициенты вариации оказались статистически недостоверными. Шварц привел много примеров признаков (анатомическое строение кишечного тракта у грызунов, сроки линьки у млекопитающих), которые в ряде случаев не подвержены географической изменчивости. По мнению Шварца, это обусловлено тем, что широко расселенные животные выбирают местообитания, которые способствуют реализации оптимального фенотипа. Выгодность стабилизации признаков состоит в том, что это наиболее экономный путь развития. Становится понятным, почему, как предсказал Шмальгаузен, стабилизация признаков есть стратегический путь эволюции.

В дальнейшем Шварцем (1980) и большим коллективом сотрудников возглавляемого им Института экологии Уральского филиала АН СССР были выполнены многочисленные исследования по изучению аллометрических показателей роста организмов (бесхвостые амфибии, млекопитающие), по уровню метаболизма в различных условиях развития. Эти исследования показали, что на базе одного генотипа имеется много альтернативных путей развития и среда выступает как переключатель каналов. Иначе говоря, Шварц показал, что движущий отбор может менять вектор канала развития, а стабилизирующий отбор новый канал развития может надежно закрепить необратимым образом.

Теория стабилизирующего отбора Шмальгаузена получила принципиально новые доказательства и открыла новые пути развития теории эволюции на базе селекционной практики в 1970-е гг. Это оказалось столь неожиданным, поскольку к этому времени уже были разработаны разнообразные методы изучения естественного отбора в экспериментальных и природных условиях. Возможно, лучшим доказательством того, что селекционная практика, базирующаяся на достижениях многих отраслей биологии и теории стабилизирующего отбора, способна фундаментально обогащать современную теорию эволюции, служат работы Д. К. Беляева с сотрудниками (Беляев, 1972, 1974, 1983) по доместикации и селекции пушных зверей (норки, лисицы), приведшие к формированию концепции дестабилизирующего отбора. Целесообразно привести оценку теории стабилизирующего отбора словами самого Беляева: «В современной эволюционно-генетической литературе проявление естественного отбора, которое исследовал Дарвин, относится обычно к категории движущего или ведущего отбора. В дальнейшем было выделено немало других форм отбора (консервирующий, дизруптивный и др.). Особенное значение имела концепция стабилизирующего отбора, разработанная И. И. Шмальгаузеном. Впервые в теории стабилизирующего отбора биология получила целостную систему представлений об эволюционных силах,

формирующих онтогенез и охраняющих нормальный, т. е. оптимально адаптированный в данных условиях жизни, фенотип» (Беляев, 1983, с. 266).

Экспериментальные материалы, полученные Беляевым с сотрудниками в многолетнем опыте доместикации серебристо-черных лисиц, привели к выводу, что отбор в некоторых случаях может в кратчайшие сроки вызвать резкое повышение наследственной изменчивости и дестабилизировать сложные системы онтогенеза, сложившиеся в предшествующей эволюции под давлением стабилизирующего отбора. Такой отбор и был назван Беляевым «дестабилизирующим» (Беляев, 1974). Быстрых результатов дестабилизации онтогенеза Беляеву удалось добиться благодаря отбору по поведению зверей. Именно поведение животных находится в контакте со средой и чутко реагирует на изменение вектора естественного отбора. А огромные последствия, которые вытекают при изменении генетических программ поведения, исследования Беляева доказывают убедительно. Без изучения роли поведения в эволюции трудно понять формирование крупных эволюционных новшеств и ускорение темпов эволюции в сравнительно коротких интервалах геологического времени (Мауг, 1974).

В целом же экспериментальные исследования по стабилизирующему и дестабилизирующему отбору коренным образом улучшили понимание роли естественного отбора в макроэволюции. При изучении эволюции позвоночных была показана ведущая роль малых мутаций в эволюции. Малые мутации в соединении с естественным отбором, когда они перестраивают корреляционные системы онтогенеза, приобретают характер системных мутаций. Вероятность такого пути совершенствования организации становится еще более очевидной, если учесть, что эволюционные изменения могут «опережать» генетические изменения, если они начинаются под покровом адаптивной модификации. Анцестральная фенотипическая пластичность генотипа открывает большие возможности для действия стабилизирующего отбора, и этот интеллектуальный ресурс одним из первых широко использовал И. И. Шмальгаузен.

Современная оценка эволюционного синтеза Шмальгаузена

Интерес к научному творчеству Шмальгаузена в области теории эволюции резко возрос начиная с 1980–1990-х гг., когда стали развиваться молекулярная и эволюционная биология развития, эпигенетика, и на их основе широким фронтом началось переосмысливание всего эволюционного синтеза (Воробьева, 1991, 2006, 2010; Gilbert, 1994; Carroll, 2005; Hall, 1999, 2001; Шишкин, 2006; Levit, Hoßfeld, Olsson, 2006; Hossfeld et al., 2010; Татаринов, 2007; Pigliucci, 2007).

Естественно встал вопрос, что́ из эволюционного синтеза должно войти в современную теорию эволюции. Именно в этот период были переизданы все основные труды Шмальгаузена по теории эволюции и эволюционной морфологии. В 1982 г. была выпущена книга «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» в серии «И. И. Шмальгаузен. Избранные труды» (Шмальгаузен, 1982). В книгу включена брошюра Шмальгаузена «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (с. 229–347),

ранее опубликованная в 1964 г. (Шмальгаузен, 1964б). В книге помещен полный список печатных трудов Шмальгаузена, составленный И. М. Медведевой. Во вступительной статье к данному изданию ученики Шмальгаузена Э. И. Воробьева и И. М. Медведева показали, что проблема, обозначенная как индивидуальное развитие и эволюция, была широко поставлена Шмальгаузеном еще в 1938 г., включая огромный пласт знаний от генетики до эмбриологии и морфологии (Воробьева, Медведева, 1982).

В 1983 г. в той же серии вышла книга «Пути и закономерности эволюционного процесса» (Шмальгаузен, 1983). Предисловие написал ученик Шмальгаузена М. С. Гиляров, который обратил внимание на то, что труд Шмальгаузена вышел раньше обобщающих трудов Э. Майра и Дж. Хаксли и тем самым составил основу синтетической теории эволюции (Гиляров, 1983). Гиляров сделал ряд критических замечаний с точки зрения современной науки, но, по его мнению, монография Шмальгаузена полностью сохраняет свое научное значение и сейчас.

В 1986 г. книга «Факторы эволюции» Шмальгаузена вышла вторым изданием на английском языке в США (Schmalhausen, 1986). Автор предисловия к чикагскому изданию Давид Вейк очень точно охарактеризовал значение книги Шмальгаузена для современной науки. Он пишет: «“Факторы эволюции” служат очень широкой аудитории. Книга есть заметное достижение для своего времени и великолепный пример широты синтетических способностей Шмальгаузена. Среди многих работ, посвященных большому эволюционному синтезу 1930–1940 гг., она, быть может, самая всесторонняя» (Wake, 1986, p. VIII). Автор заканчивает предисловие следующими словами: «Подобно тому, как эволюционисты XIX века внимательно изучали труды Дарвина, точно так же мы получаем большую выгоду из внимательного изучения синтеза Шмальгаузена» (ibid, p. X). С этим, видимо, согласны и инициаторы издания «Факторов эволюции» на немецком языке, приурочившие выход книги «русского Дарвина» к дарвиновскому юбилею, широко отмечавшемуся мировым научным сообществом (Wyhe, 2009; Rheinberger, 2009; Setoguchi, 2009, 2010; Колчинский, 2009, 2010; и др.). Этот юбилей наглядно показал, что идеи Шмальгаузена по-прежнему живы и стимулируют биологов разных стран на изучение взаимодействий эволюционных процессов на разных уровнях организации живого (Чарльз Дарвин..., 2010).

Переиздание книги Шмальгаузена в 1986 г. в США произошло в то время, когда биология развития уходила на молекулярный уровень и началось детальное изучение гомеозисных генов, разбросанных в самых различных филогенетических линиях и даже царствах. Именно эти гены контролируют устойчивость индивидуального развития и находятся под жестким давлением стабилизирующего отбора. Теория стабилизирующего отбора, направленная на объяснение устойчивости индивидуального развития, прошла непосредственную проверку и пригодность на уровне молекулярно-генетических исследований. Это было хорошо продемонстрировано на конференции «Эволюция. Молекулярный ландшафт», проходившей в 2009 г. в Колд Спринг Харборе под Нью-Йорком (Evolution..., 2009). В ней участвовали более 350 ученых различных специальностей (физики, химики, молекулярные биологи, геномные

биоинформатики, генетики и палеогенетики и т. д.) во главе с лауреатом Нобелевской премии Дж. Уотсоном. В ряде докладов было показано, что в фиксации адаптивных изменений главную роль играют нейтральные изменения и нормализующий отбор, действующий уже на уровне генома и очищающий генофонд от вредных мутаций.

Спустя 10 лет после написания предисловия к книге Шмальгаузена, когда уже бурно развивалась эволюционная программа evo-devo и эпигенетика, Д. Вейк возвратился к анализу творчества этого замечательного ученого (Wake, 1996). Он прямо написал, что эволюционный синтез, который стремился осуществить Шмальгаузен, обладал предвидением и чрезвычайной перспективностью. Наконец, в дни дарвиновского юбилея 2009 г. он написал небольшое предисловие к выходу на немецком языке знаменитого труда Шмальгаузена, в котором вновь отнес последнего к числу наиболее выдающихся биологов-эволюционистов середины XX в., выразив сожаление, что бурные события тех времен не позволили мировому научному сообществу подробно ознакомиться с богатством его эволюционных идей в годы создания современного эволюционного синтеза. Ведь «Факторы эволюции» стали доступны западному читателю в 1949 г., когда основные контуры этого синтеза были уже очерчены в англо-американском языковом пространстве монографиями Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Хаксли и Дж. Г. Симпсона, в Германии трудами Н. В. Тимофеева-Ресовского, В. Циммерманна, Б. Ренша и Г. Хеберера. Вейк особенно подчеркнул, что Шмальгаузен в условиях «сталинско-лысенковской эры» (Wake, 2010, S. IX.) в 1948 г. был вынужден прекратить исследования генетических основ эволюции, сосредоточившись на проблемах эволюционной эмбриологии и филогении наземных позвоночных. Однако отсутствие методологии современной филогенетической систематики в духе В. Хеннинга и многих открытых позднее промежуточных форм в становлении наземных позвоночных вынуждали Шмальгаузена реконструировать их эволюцию на базе сравнительно-анатомического метода изучения современных амфибий и некоторых палеозойских форм. Тем не менее высокое качество морфологических исследований Шмальгаузена обеспечило актуальность его трудов, которые по-прежнему широко цитируются и используются в эволюционной морфологии и эмбриологии позвоночных. По мнению Вейка, особое значение для современной биологии имеют ранние труды Шмальгаузена по сравнительной и эволюционной биологии, свидетельствующие о том, что он более чем любой другой биолог из его поколения был близок к современным эволюционным трактовкам морфогенеза лимбов, гомологии, атавизмов, значения изменчивости в онтогенезе и т. д. Более того, современные авторы чаще всего придерживаются данного Шмальгаузеном причинного объяснения эволюции ранних наземных позвоночных. По мнению Вейка, именно Шмальгаузен настойчиво добивался включения эмбриологических данных в канву осуществляемого в середине XX в. эволюционного синтеза, и актуальность поставленной им задачи стала осознаваться гораздо позднее в рамках современной биологии развития в связи с расшифровкой генетических основ эмбриогенеза и новым осознанием роли онтогенеза в филогенезе.

Вейк убежден, что весь ход развития эволюционной теории мог быть существенно иным, если бы труды Шмальгаузена были использованы при ее создании. И здесь он обращает внимание на особое значение теории стабилизирующего отбора, в которой впервые было дано исчерпывающее объяснение роли фенотипической изменчивости в становлении новых адаптивных норм и их наследственного закрепления путем отбора. При этом Вейк справедливо показывает близость взглядов Шмальгаузена с эффектом Дж. Болдуина и генетической ассимиляцией К. Уоддингтона и их принципиальное отличие от гипотезы нормализирующего отбора, которую многие западные авторы ошибочно отождествляют с теорией стабилизирующего отбора Шмальгаузена. Вейк подчеркивает: «Сегодня фенотипическая пластичность организма является важной проблемой в эволюционной биологии, и мы должны благодарить Шмальгаузена за то, что он заложил основы его изучения. Если бы ему не выпала тяжкая доля оказаться в плохом месте в неподходящее время, он, несомненно, был бы сейчас более знаменитым. Тем не менее оригинальность и значимость его трудов сейчас более очевидна, чем это представляли в 1950-х гг.» (ibid, S. X–XI).

Но вполне естественно и то, что эволюционный синтез по меньшей мере переоценивается и даже подвергается глубокой критике, ведь со времени его возникновения прошло более 65 лет. В многочисленных зарубежных и отечественных работах проводится четко сформулированная мысль о невозможности в системе эволюционного синтеза объяснить явления макроэволюции и гомологии. Эволюционный синтез построен на генетике популяций, которая оказалась очень удобной для изучения микроэволюции, но не способна сама по себе или в содружестве с другими науками объяснить происхождение крупных эволюционных новшеств, эволюцию онтогенеза и таксонов выше ранга вида. Макроэволюция — автономная область исследований, и одними экстраполяциями на весь ход эволюции знаний, полученных при изучении микроэволюции, ее никак не объяснить (Gilbert, Opitz, Raff, 1996).

Критика современного синтеза активно ведется и с позиций эпигенетики (Jablonka, Lamb, 2005). Эпигенетики обычно утверждают, что ненаследственные вариации играют большую эволюционную роль и принцип Болдуина полностью выпал из рамок эволюционного синтеза. Более того, современные исследования по фенотипической пластичности создали почву для переосмысления заново идей Болдуина, Шмальгаузена и Уоддингтона — всех авторов, которые якобы игнорировались в период господства эволюционного синтеза (West-Eberhard, 2003). Действительно, принцип Болдуина и последователи этого принципа подверглись резкой критике в работах Дж. Симпсона (Simpson, 1953b) и Э. Майра (1968), но со стороны других создателей и сторонников СТЭ подобной критики просто не было. К. Уоддингтон публиковался в журнале “Evolution”, который был основным печатным органом сторонников синтетической теории эволюции. «Позвольте мне внести ясность. В трудах Болдуина, Шмальгаузена и Уоддингтона нет ламаркизма. Но изучение роли фенотипической пластичности в эволюции сдвигает нас от чисто геноцентрической точки зрения на эволюцию к более сложной интеграции генетики, биологии развития и экологии» (Pigliucci, 2007, p. 2747).

Бриан Халл провел специальный анализ работ Шмальгаузена, начиная с книги «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» и заканчивая «Факторами эволюции» (Hall, 1999, 2001). В последней статье он выделил специальный параграф под названием «автономизация развития». «Заслуга Шмальгаузена состояла в том, что он сумел связать вместе, казалось бы, три совершенно разных процесса, протекающих на различных эволюционных уровнях: норму реакции (пластичность фенотипа), стабилизирующий отбор и автономизацию индивидуального развития» (Hall, 2001, p. 223).

Как хорошо видно из важных работ последних лет, несмотря на активную критику эволюционного синтеза, ведущие специалисты в области молекулярной биологии развития и эпигенетики стремятся заново прочесть эволюционный синтез в стремлении сохранить всё то ценное, что было наработано в нем прежде всего для понимания механизмов действия естественного отбора и макроэволюции. В этом отношении наибольший интерес проявляется к трудам И. И. Шмальгаузена, Дж. Хаксли и К. Уоддингтона.

Заключение

Шмальгаузен как эволюционный морфолог и эмбриолог значительно расширил рамки эволюционного синтеза, отойдя от чисто геноцентрической точки зрения на эволюцию. Более того, еще раз отметим, что Шмальгаузен и Дж. Хаксли отказались от деления эволюции на микро- и макроэволюцию. Оба они в рамках своего времени сделали почти невозможное: соединили генетику с классическими науками. Они показали, что генетика и классические науки не только вполне совместимы друг с другом, но и значительно расширяют само видение эволюции, что оспаривалось, особенно эмбриологами. Отказ от терминов «микро- и макроэволюция» носил у Шмальгаузена не чисто формальный характер, а подчеркивал равноправие наук в изучении процесса эволюции. Безусловно, эволюционный синтез, сложившийся в 1930–1940-е гг., не может стоять на месте, и любая научная теория подвергается реконструкции или даже фальсификации. Шмальгаузен и Хаксли создали самый широкий синтез, но и генетика и биология развития значительно продвинулись, уйдя на молекулярный уровень. Безусловно, эволюция формы не сводится к эволюции генов или генетических систем. Но без знания гомеозисных генов, гомеобоксов, генных сетей и модулей развития, вариаций, вызванных метилированием ДНК, трудно представить современную теорию эволюции. Мы действительно нуждаемся в расширении интеллектуальной базы эволюционного синтеза, достигнутого классиками науки в 30–40-е гг. XX столетия.

Литература

Астауров Б. Л. Жизнь С. С. Четверикова // Природа. 1974. № 2. С. 57–67.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 215 с.

Беляев Д. К. Генетические аспекты доместикации животных // Проблемы доместикации животных и растений М. : МОИП, 1972. С. 39–45.

Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения / отв. ред. К. М. Завадский. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. Вып. 2. С. 76–84.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. С. 266–276.

Берг Р. Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 3. С. 318–331.

Берг Р. Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору и эволюции цветка // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 1. С. 12–27.

Берг Р. Л. Место теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена в современных эволюционных воззрениях // Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. : Наука, 1968. С. 411–417.

Берг Р. Л. Иван Иванович Шмальгаузен. 2001. 34 с. (Рукопись)[10].

Биология в Санкт-Петербурге. 1703–2008 : энциклопедический словарь / отв. ред. Э. И. Колчинский ; сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб. : Нестор-История, 2011. 568 с.

Воробьева Э. И. О концепции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 2. С. 117–127.

Воробьева Э. И. Эволюционный синтез и эволюционная морфология // Современная эволюционная морфология. Киев : Наукова думка, 1991. С. 244–261.

Воробьева Э. И. Проблема целостности организма и ее перспективы // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 530–540.

Воробьева Э. И. Evo-devo и концепция эволюции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 2. С. 141–148.

Воробьева Э. И., Медведева И. И. Академик Иван Иванович Шмальгаузен и проблема целостности организма // Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. : Наука, 1982. С. 3–11.

Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов» // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 74–84.

Гептнер В. Г. Столетие дарвинизма и книга Э. Майра // Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. С. 5–13.

Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.

Гиляров М. С. О трудах академика И. И. Шмальгаузена по закономерностям филогенетического развития // И. И. Шмальгаузен. Избранные труды. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. : Наука, 1983. С. 3–11

Гудзь Ю. П., Пилипчук О. Я. Іван Федорович Шмальгаузен. Київ : Наукова думка, 1991. 148 с.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 236 с.

Зеликман А. Л. Опыт экспериментального изучения действия стабилизирующего отбора на плодовитость *Cyclops serrulatus* // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 4. С. 239–252.

Иван Иванович Шмальгаузен / отв. ред. О. Я. Пилипчук (Биобиблиография ученых Украинской ССР). Киев : Наукова думка, 1984. 98 с.

Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // ДАН СССР. 1939. Т. 23. № 4. С. 361–364.

[10] Авторы искренне благодарны Елизавете Кирпичниковой за предоставленную рукопись Р. Л. Берг.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности: М. : Мир, 1985. 394 с.

Колчинский Э. И. Идеи И. И. Шмальгаузена об «эволюции механизма эволюции» // Эволюционные взгляды И. И. Шмальгаузена (К 90-летию со дня рождения) / отв. ред. К. М. Завадский. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. С. 148–154.

Колчинский Э. И. Основные тенденции в эволюции факторов и законов эволюции // Folia Baeriana. Bd II. Tallinn : Eesti NSV Teaduste Akadeemia, 1976. P. 86–103.

Колчинский Э. И. Развитие представлений об изменяемости законов органической эволюции // Ист.-биол. исслед. Вып. 7. М. : Наука, 1978. С. 25–45.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? Историко-критические очерки. СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Юбилей Чарльза Дарвина в Англии // Вопр. ист. естествозн. и техн. 2009. № 4. С. 3–26.

Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина и эволюция дарвинизма (1909–2009) // Чарльз Дарвин и современная биология. СПб. : Нестор-История, 2010. С. 542–560.

Колчинский Э. И., Полянский Ю. И. Эволюция движущих сил эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. Л. : Наука, 1983.С. 277–295.

Константинов А. В. Основы эволюционной теории. 2-е изд., испр. Минск : Выш. шк., 1979. 398 с.

Лукин Е. И. Теория И. И. Шмальгаузена о накоплении в процессе эволюции адаптаций широкого значенеия // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 6. С. 723–731.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

Махотин А. А., Шмальгаузен О. И. Академик Иван Иванович Шмальгаузен и его вклад в изучение закономерностей онтогенеза // Онтогенез. 1974. Т. 5. № 3. С. 222–229.

Машковцев А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и в филогенезе. Эволюция онтогенеза // Изв. АН СССР. Отд. матем. и ест. наук. 1936. № 5. С. 945–997.

Машталер Г. А. Академик И. И. Шмальгаузен. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии // Сов. наука. 1938. № 4. С. 187–192.

Машталер Г. А. Роль фенотипической и генотипической изменчивости в эволюции организмов (Эволюция приспособлений). Одесса : Одес. ун-т, 1940. 212 с.

Медведева И. М. И. И. Шмальгаузен. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии // Журн. общ. биол. 1966. Т. 27. № 4. С 503–507.

Мирзоян Э. Н. Иван Иванович Шмальгаузен (К столетию со дня рождения) // Вопр. ист. естествозн. и тех. 1984. Вып. 4. С. 103–111.

Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности // Проблемы экспериментальной биологии. М. : Наука, 1977. С. 21–31.

Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Муретов Г. Д. Факторы, обусловливающие генный состав природных популяций *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1939. Т. 24. № 5. С. 476–480.

О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина. 31 июля — 7 августа 1948 г. М. : Огиз-Сельхозгиз, 1948. 536 с.

Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М. : Сов. наука, 1945. 432 с.

Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса // Современные проблемы эволюционной теории / отв. ред. В. И. Полянский и Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1967. С. 342–441.

Полянский В. И. О виде у низших водорослей. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. 71 с.

Полянский Ю. И. О внутривидовой дифференциации структуры вида у простейших // Вестн. Ленингр. ун-та. 1957. № 21. С. 45–64.

Полянский Ю. И. О специфике эволюционного процесса в крупных таксонах (на примере эволюции простейших) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения / отв. ред. Я. М. Галл. Л. : Наука, 1981. С. 156–169.

Полянский Ю. И. Выдающийся биолог-дарвинист // Природа. 1984. № 12. С. 68–73.

Презент И. И. Рец. на кн.: Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946 // Агробиология. 1947. № 3. С. 135–140.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е) гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 613 с.

Рокицкий П. Ф. С. С. Четвериков и развитие эволюционной генетики // Из истории биологии. М. : Наука, 1975. С. 63–75.

Сабинин Д. А., Формозов А. Н., Шмальгаузен И. И., Юдинцев С. Д. Наши возражения академику Т. Д. Лысенко // Лит. газ. 1947. 29 нояб.

Северцов А. Н. Эволюция и психика. М. : М. и С. Собашниковы, 1922. 54 с.

Смирнов И. Н. Творческое развитие дарвинизма — залог успехов современной биологии (К 100-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена) // Вопр. филос. 1984. № 3. С. 102–110.

Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М. ; Л. : Наука, 1966. 611 с.

Чарльз Дарвин и современная биология. СПб.: Нестор-История, 2010. 820 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.

Филатов Д. П. Об историческом подходе к явлениям механики развития и его значении // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 3–18.

Шапиро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида // Зоол. журн. 1938. Т. 17. № 4. С. 592–601.

Шварц С. С. Современные проблемы эволюционной теории // Вопр. филос. 1967. № 10. С. 143–153.

Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. № 1. С. 12–24.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 278 с.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М. : Просвещение, 1970. 216 с.

Шифрин Д. М. Совпадает ли отбор на максимальное проявление признака с отбором на его доминантность // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. Вып. 1. С. 129–142.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. С. 179–198.

Шмальгаузен И. И. Непарные плавники рыб и их филогенетическое развитие // Зап. Киев. о-ва естествоисп. Киев : Изд-во Кочак-Новинского, 1913. Т. 23. Вып. 2–3. 252 с.

Шмальгаузен И. И. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. Отд-ние ест.-ист. М.: Печатня А. Снегиревой, 1915. Т. 37. IV + 263 с.

Шмальгаузен И. И. О функциональном значении плавников рыб (Предварительное сообщение) // Рус. зоол. журн. 1916. Т. 1. Вып. 1/7. С. 185–206.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных: Руководство для вузов. М. ; Пг. : Госиздат, 1923. 425 с.

Шмальгаузен И. И. Ріст організмів. Харьків ; Київ : Медвидав, 1932. 80 с.

Шмальгаузен И. И. Антон Дорн и его роль в развитии эволюционной морфологии // А. Дорн. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М. ; Л. : Биомедгиз, 1937. С. 7–78.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. 138 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939а. 231 с. (2-е изд. — 1983).

Шмальгаузен И. И. Научная деятельность академика А. Н. Северцова как теоретика-эволюциониста // Памяти академика А. Н. Северцова : сб. ст. : В 2 т. / отв. ред. И. И. Шмальгаузен. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939б. Т. 1. С. 55–65.

Шмальгаузен И. И. Борьба за существование и расхождение признаков // Журн. общ. биол. 1940а. Т. 1. № 1. С. 9–24.

Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 4. С. 509–528.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. I. Стабилизация форм и механизм стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. 1941а. Т. 2. № 3. С. 307–330.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. II. Значение стабилизирующего отбора в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1941б. Т. 2. № 3. С. 331–354.

Шмальгаузен И.И. Темп эволюции и факторы, его определяющие // Журн. общ. биол. 1943. Т. 4. № 5. С. 253–285.

Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. 1945а. Т. 6. № 1. С. 3–25.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой // Журн. общ. биол. 1945б. Т. 6. № 6. С. 363–380.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М. : Изд-во АН СССР, 1946а. 396 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Пособие для вузов. М.: Сов. наука, 1946б. 528 с.

Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М. : Наука, 1964а. 271 с.

Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М. : Изд-во АН СССР, 1964б. 132 с.

Шмальгаузен И. И. Проблема приспособления у Дарвина и у антидарвинистов // Философские проблемы современной биологии. Л. : Наука, 1966. С. 14–28.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд., доп. М. : Наука, 1968а. 451 с.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск : Наука, 1968б. 224 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л. : Наука, 1969. 493 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции = снижение энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции / отв. ред. К. М. Завадский. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1972. С. 5–24.

Шмальгаузен И. И. Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы // Эволюционные взгляды И. И. Шмальгаузена (К 90-летию со дня рождения) / отв. ред. К. М. Завадский. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. С. 5–9.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. : Наука, 1982. 383 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. : Наука, 1983. 360 с.

Шмальгаузен И. И. Вопросы дарвинизма: неопубликованные работы / ред.-сост. И.М. Медведева ; отв. ред. А. В. Иванов. Э. И. Воробьева. М. : Наука, 1990. 157 с.

Шмальгаузен И. Ф. О растительных помесях. Наблюдения из петербургской флоры. Дис. И. Ф. Шмальгаузена, представленная в физико-математический факультет Санкт-Петербургского университета для получения степени магистра. СПб. : Тип. В. Демакова, 1874. 113 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Юго-Западной России, т. е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей. Руководство для определения семянных и высших споровых растений. Київ : Тип. С. В. Кульженко, 1886. XLVIII + 783 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 1: Двудольные свободнолепестные. Киев : Тип. И. Н. Кушнерёв и К°, 1895. XXII + 468 с. ; Т. 2: Двудольные сростнолепестные и безлепестные, однодольные, голосеменные и высшие споровые. 1897. XVI + 752 с.

Шмальгаузен О. И. Иван Иванович Шмальгаузен. М. : Наука, 1988. 255 с. (Науч.-биогр. лит.).

Эволюционные взгляды И. И. Шмальгаузена (К 90-летию со дня рождения) / отв. ред. К. М. Завадский. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. 191 с.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 5-е изд., испр. и доп. М. : Высшая школа, 2004. 310 с.

Adams M. The founding of population genetics: contribution of the Chetverikov school, 1924–1934// J. Hist. Biol. 1968. Vol. 1. № 1. P. 23–39.

Adams M. Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935// J. Hist. Biol. 1970. Vol 3. № 1. P. 107–129.

Adams M. Severtsov and Schmalgausen // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 97–112.

Bell G. Evolutionary genetics: the evolution of evolution // Heredity. 2005. Vol. 94. № 1. P. 1–2 (http://www.nature.com/index).

Carroll S. Endless forms most beautiful. The new synthesis of Evo-Devo. New York ; London : Norton and Co., 2005. 550 p.

Crispo E. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity // Evolution. 2007. Vol. 61. № 11. P. 2469–2479.

Darlington C. D. The evolution of genetic systems. Cambridge : The Cambridge Univ. Press, 1939. X + 149 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.

Dobzhansky Th. Foreword // Schmalhausen I. I. Factors of evolution: The theory of stabilizing selection. Philadelphia; Toronto: Blakiston Co, 1949. P. IX–XIV.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 3nd rev. ed. New York ; London : Columbia Univ. Press, 1951. 446 p.

Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York ; London : Columbia Univ. Press, 1970. IX + 505 p.

Dobzhansky Th., Boesiger E. Essays sur l'évolution. Paris : Masson, 1968. X + 184 p.

Earl D., Deem M. Evolvability is a Selectable Trait // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101. P. 11531–11536.

Evolution: Molecular Landscape. 74th Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. May 27 — June 1, 2009. New York : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2009. 264 p.

Ford E. Ecological genetics. London : Methuen, 1971. 410 p.

Gall Ja., Konashev M. The Reception of Darwin's Theory of Evolution in Russia: 1920s to 1940 // The Reception of Charles Darwin in Europe / ed. E.-M. Engels, T. E. Glick. London ; New York : Continium, 2008. P. 502–521.

Gilbert S. Dobzhansky, Waddington and Schmalhausen // The evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. by M. Adams. Princeton : Princeton Univ. Press, 1994. P. 143–154.

Gilbert S. Diachronic biology meets evo-devo: C. H. Waddington's approach to evolutionary development biology // Amer. Zool. 2000. Vol. 40. P. 729–737.

Gilbert S., Opitz J., Raff A. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology // Developmental Biology. 1996. Vol. 173. P. 357–372.

Glass B. [Review] Schmalhausen I. I. Factors of evolution. The theory of stabilizing selection. Philadelphia; Toronto: Blakiston & Co, 1949 // Quart. Rev. Biol. 1951. Vol. 26. № 4. P. 384–385.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven ; London : Yale Univ. Press, 1940. 436 p.

Gould S. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge (Mass.) ; London: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.

Grant V. Organismic evolution. San Francisco : Freeman & Co, 1977. 450 p.

Hamburger V. Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr & W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 97–112.

Hall B. Evolutionary developmental biology. Correct : Lower Acad. Publ. Press, 1999. 491 p.

Hall B. Organic Selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behavior // Biology and Philosophy. 2001. Vol. 16. P. 215–237.

Hoßfeld U., Olsson L., Levit G. und Breidbach O. Einleitung — von der «Modernen Synthese» zur Kybernetik: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) und sein Forschungprogramm zur Synthese der Evolutions — und die Entwicklungsbiologie // Ivan I. Schmalhausen: Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabiliesierenden Auslese. Stuttgart : Franz Steiner Verlag, 2010. S. XIV–XLVI.

Hubby J., Lewontin R. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural population. 1. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudobscura* // Genetics. 1966. Vol. 54. P. 577–594.

Huxley J. Problems of relative growth. London: Methuen, 1932. 256 p

Huxley J. Natural selection and evolutionary progress // Rep. Brit. Ass. 1936. Vol. 106. P. 81–100.

Huxley J. Evolution, the modern synthesis. 2nd edition, with new Introduction. London : Allen & Unwin, 1963. XXV + 705 p.

Jablonka E., Lamb M. Evolution in four dimensions. Cambridge (Mass) : MIT Press, 2005. 462 p.

Kaasch M., Kaasch, Hoßfeld U. «Für besondere Verdienste um Evolutionsforschung und Genetik». Die Darwin-Plakette der Leopoldina 1959 // Acta Historica Leopoldina. 2006. Bd. 46. S. 327–373.

Kolchinsky E. I. Ausgewählte Aspekte der Modernen Synthese in russischen Sprachraum zwischen 1920–1940 // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologen / Hrsg. R. Brömer, U. Hossfeld., N. Rupke. 2000. Bd. 4. S. 197–210.

Levit G., Hoßfeld U., Olsson L. From the «Modern Synthesis» to Cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) and his research program for a Synthesis of evolutionary and developmental biology // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol). 2006. Vol. 306B. P. 89–106.

Lewontin R. The genetic basis of evolutionary change. New York ; London : Columbia Univ. Press, 1974. 345 p.

Lewontin R., Hubby J. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural population. 11. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural population of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1966. Vol. 54. P. 595–609.

Löther R. Die Evolution der Evolution // Biologie in der Schule. 1978. Bd. 27. H. 9. S. 353–358.

McArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

May R. M. Mathematical models and ecology // Changing scenes in natural sciences. 1776–1976 / ed. by C. E. Goulden. Philadelphia: Academy of Natural Sciences (Special Publication № 12), 1977. P. 198–201.

Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Evolution as Process / eds. J. Huxley, A. Hardy, E. Ford. London : Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.

Mayr E. The recent historiography of genetics // J. Hist. Biol. 1973. Vol. 6. № 1. P. 125–154.

Mayr E. Behaviour programs and evolutionary strategies // Amer. Sci. 1974. Vol. 62. № 6. P. 650–659.

Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1982. 974 p.

Müller H. J. The Darwinian and modern conceptions of natural selection // Proc. Amer. Soc. 1949. Vol. 93. P. 459–470.

Müller H. J. Our load of mutations // Amer. J. Human Genet. 1950. Vol. 2. P. 111–176.

Nature (London). 2007. Vol. 447. № 7143. (Номер посвящен эпигенетике).

Needham J. Biochemistry and morphogenesis. Cambridge : Cambridge Univ. Press. 1950. 790 p.

Pigliucci M. Do we need an extended evolutionary synthesis? // Evolution. 2007. Vol. 61. № 12. P. 2743–2749.

Provine W. The origins of theoretical population genetics. Chicago ; London : Univ. Chicago Press, 1971. 201 p.

Rheinberger H.-J. Was bleibt vom Darwin-Jahr 2009? Entdeckt wurde nur ein Ei, aber der Ertrag des Jubiläums ist erstaunlich; Graswurzelbewegung // Frankfurter Allgemeine Zeitung. 2009. 7-te April. Natur und Wissenschaft. S. 5.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart: Ferdinand Enke, 1947. 436 S.

Rensch B. Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage. Panpsychistischer Identismus. Stuttgart : G. Fischer, 1968. IX + 293 p.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1972. XI + 468 S.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart ; New York : G. Fisher, 1979. 268 S.

Schmalhausen I. I. Entwicklung der Lungen bei Truipidonotus natrix // Anat. Anz. 1905. Bd. 27. № 20–21. S. 511–520.

Schmalhausen I. I. Factors of evolution. The theory stabilizing selection. With a preface to English edition by Th. Dobzhansky. Philadelphia ; Toronto : Blakiston & Co, 1949. XV + 327 p.

Schmalhausen I. I. The Origin of Amphibia // XVth International Congress of Zoology. Proceedings / ed. by H. R. Heber & N. D. Riley. London, 1959a. Sect. 2. P. 131–133.

Schmalhausen I. I. Stabilizing Selection // XVth International Congress of Zoology. Proceedings / ed. by H. R. Heber & N. D. Riley. London, 1959b. Sect. 5. P. 455–458.

Schmalhausen I. I. Factors of Evolution. The Theory of stabilizing selection / With a new forward by David B. Wake. Chicago ; London : Univ. Chicago Press, 1986. X + 327 p.

Schmalgausen I. I. Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabiliesierenden Auslese. Stuttgart: Franz Steiner Verlag, 2010. LIX + 434 S.

Setoguchi A. Darwin commemorations and three generations of historians of biology // East Asian Science, Technology and Society: An International Journal. 2009. Vol. 3. P. 531–537.

Setoguchi A. Commemorating Darwin: formation of historical perspectives on reception of evolutionary theory in Japan // The Japanese Journal of the History of Biology. 2010. Vol. 83. P. 1–19.

Shubin N., Wake D., Crawford A. J. Morphological variation in the limbs of *Taricha granulose* (Caudata: Salamandridae): evolutionary and phylogenetic implications // Evolution. 1995. Vol. 49. P. 874–884.

S*hull A.-F.* Evolution. New York ; London : McGraw-Hill Book, 1936. X + 312 p.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G. G. The meaning of evolution. A study of the history of life and of its significance for man. New Haven : Yale Univ. Press, 1949a. 364 p.

Simpson G. G. [Review]: Schmalhausen I. I. Factors of evolution. The theory of stabilizing selection. Philadelphia; Toronto: Blakiston Co, 1949 // J. Heredity. 1949b. Vol. 40. № 12. P. 322–324.

Simpson G. G. The major features of evolution. New York: Columbia Univ. Press, 1953a. 434 p.

Simpson G. G. The Baldwin effect // Evolution. 1953b. Vol. 7. №. 1. P. 110–117.

The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr & W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. 487 p.

Timofeeff-Ressovsky N. V. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei Drosophila funebris und ihre Abhängigkeit vom «genotypischen» und vom ausseren Milleu // Zs. f. induktive u. Abstammungs- und Vererbungslehre. 1934. Bd. 66. H. 3–4. S. 319–344.

Vorontsov N. N., Lyapunova E. A. Explosive chromosomal speciation in seismic active regions // Воронцов Н. Н. Эволюция. Видообразование. Система органического мира. Избр. тр. М. : Наука, 2004. С. 228–238.

Waddington C. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. Vol. 150. P. 563–565.

Waddington C. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. 1953. Vol. 7. № 1. P. 118–126.

Wake D. Foreword // Schmalhausen I. I. Factors of evolution. The theory of stabilizing selection. Chicago ; London: The Univ. Chicago Press. 1986. P. I–X.

Wake D. Schmalhausen's evolutionary morphology and its value in formulating research strategies // Systematic Biology as an Historical Science. Memor. Della Soc. Ital. di Sci. Natur, e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. 1996. Vol. 27. P. 129–132.

Wake B. Vorwort zur deutsche Aufgabe // I. I. Schmalgausen. Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabiliesierenden Auslese. Stuttgart : Franz Steiner Verlag, 2010. S. IX–XII.

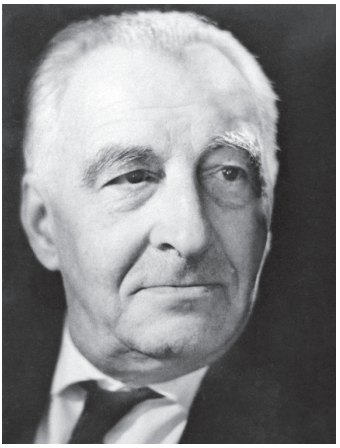
Wallace B. Topics in population genetics. New York : Norton & Co., 1968. 351 p.

West-Eberhard M. Developmental plasticity and evolution. Oxford : Oxford Univ. Press, 2003. 356 p.

Wyhe J. van. Darwin online and the evolution of the Darwin Industry // Hist. of Sci. 2009. Vol. 47. № 4. P. 459–479.

Глава 8
ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ И ЛАНДШАФТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

М. Д. Голубовский, А. И. Ермолаев, Э. И. Колчинский



В истории науки XX в. Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900–1981) занимает особое место. То, что это был великий русский генетик с общемировым имиджем, в нашей стране известно почти всем, а не только профессионалам. Этому немало способствовал Даниил Гранин, который в разгар перестройки в СССР опубликовал в журнале «Новый мир» (1987, № 1–2) повесть «Зубр». Нельзя сказать, что до этого имя Тимофеева-Ресовского абсолютно замалчивалось, но настороженное отношение властей привело к тому, что упоминать его в числе классиков отечественной науки считалось явно вызывающим. Поэтому в конце 1980-х гг. не только студенты, но и многие преподаватели познакомились с именем Тимофеева-Ресовского не из профессиональной литературы, а из биографической, основанной на личном общении с ученым, прекрасно написанной повести Д. Гранина.

Хотя Тимофеев-Ресовский умер в 1981 г., не иссякает поток публикаций, в которых рассматривается многообразная деятельность этого биолога-эволюциониста, связанная практически со всеми крупными естественнонаучными событиями XX в. — от расшифровки генетического кода и механизма мутагенеза до биологических последствий атомной радиации, полета человека в космос и учения о биосфере (Satzinger, 1999; Бабков, 2000; Бабков, Саканян, 2002; Струнников, 2003). Особо следует отметить глубокую статью эволюциониста Н. Н. Воронцова «Разноликий Тимофеев-Ресовский» (1995), написанную с огромной любовью и благодарностью к своему учителю. Непрерывно издаются сборники избранных работ Тимофеева-Ресовского, архивных материалов, связанные с различными этапами его непростого жизненного пути, воспоминания самого Тимофеева-Ресовского, а также его учеников (Чтения..., 1983; Николай Владимирович..., 1993; Тимофеев-Ресовский, 1995, 1996, 2000, 2009а, б; Рассекреченный Зубр..., 2003).

На основе идей и развития научного наследия Тимофеева-Ресовского в 2000 г. было создано научное общество «Биосфера и человечество» (на базе Объединенного института ядерных исследований в Дубне — городе,

где работал после 1964 г. и умер ученый). Общество проводит международные конференции по современным проблемы генетики, радиобиологии и эволюции. Последняя из них проводилась в Крыму осенью 2010 г. Один из авторов этой статьи (Голубовский) был организатором и куратором секции эволюции (Корогодина, 2010).

В то же время при обсуждении германского периода исследований Тимофеева-Ресовского есть дискуссионные публикации, авторы которых склонны доказать причастность ученого к выполнению проектов по заданию национал-социалистического режима, включая и разработки оборонного характера (Roth, 1986; Schmaltz, 2005). Этим попыткам противостоят отвергающие подобные обвинения статьи и книги, где приводимые факты анализируются в социально-культурном контексте того времени (Eichler, 1987; Berg, 1990; Воронцов, 1995; Левина, 1995; Junker, 1998; Бабков, 2000; Бабков, Саканян, 2002; Колчинский, 2007; Левит, Хоссфельд, 2011). В целом американские историки науки Диана Паул и Костас Кримбас (Paul, Krimbas, 1992) имели все основания назвать Тимофеева-Ресовского одной из наиболее дискуссионных фигур в науке XX в.

Конечно, быть полностью свободным от тоталитарной идеологической атмосферы нацистской Германии в деятельности руководимого ученым отдела генетики было невозможно. То и дело требовались разные *ритуальные* формы компромисса, и историки науки спокойно на них указывают (Paul, Krimbas, 1992). Вроде тех облигатных ритуальных форм солидарности с режимом, которые были обыденными в СССР: в любой характеристике, для защиты диссертации или научной поездки за рубеж, требовалась подпись секретаря парткома с неизменной «верноподданнической» концовкой «политически грамотен, морально устойчив». Простое непосещение ежегодных ритуальных демонстраций верности режиму (1 Мая, 7 ноября) могло послужить препятствием научной карьере. После же августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. для биологов СССР даже в пределах своей специальности не только «свобода слова» стала невозможной, «но для очень многих несбыточной мечтой стала “свобода молчания”» (Александров, 1993, с. 29). Однако, несмотря на эту тотальную идеологизацию в СССР и облигатную ритуализацию, примеры достойного поведения ученых хорошо известны. В историко-научном анализе, особенно при обсуждении этики ученого, необходимо следовать древнему завету: отделять зерна от ритуальных плевел.

Наиболее объективно, на наш взгляд, эти парадоксальные и необычные для привычных стереотипов обстоятельства жизни Тимофеева-Ресовского рассмотрены в статье американского историка науки Дианы Пол и греческого генетика-эволюциониста Костаса Кримбаса (Paul, Krimbas, 1992). Авторы кратко описывают и анализируют выдающуюся роль Тимофеева-Ресовского во многих областях генетики. В то же время они формулируют и разбирают ряд то и дело возникающих в этой связи трудных этико-институциональных вопросов. Мог ли ученый сохранить достоинство в той идеологической обстановке военного времени? Можно ли было проводить генетические исследования в нацистской Германии, не будучи морально скомпрометированным? И как вообще можно отличить независимого исследователя от недостойного коллаборациониста? Общий вывод историко-научного анализа двух авторов

ясен: научная деятельность и социальная активность Тимофеева-Ресовского в Германии оставались достойными.

Уникальность ситуации связана с рядом обстоятельств. Авторы прежде всего указывают, что «в целом, политическое давление на ученых в нацистской Германии было довольно слабым. Ученые не обязаны были быть членами партии, чтобы получить гранты... и члены партии не имели в этом отношении преимуществ». Далее важно, что в силу своего научного международного престижа Тимофеев-Ресовский «добился необычной независимости для своей лаборатории», включая даже финансовую поддержку от фонда Рокфеллера.

До начала 1990 г. изучению жизни и деятельности Тимофеева-Ресовского препятствовали языковые барьеры, общая обстановка Холодной войны и закрытые архивы восточногерманской (Штази) и советской (КГБ) секретных служб. Их материалы и недавние исследования отечественных и зарубежных коллег позволили более объективно реконструировать различные обстоятельства жизненного пути ученого (Конашев, 1997; Hoßfeld, 2001; Рассекреченный Зубр..., 2003; Колчинский, 2007; Левит, Хоссфельд, 2011) и рассмотреть их в контексте общих отношений между ученым и обществом, наукой и властью в XX в.

В аспекте настоящей книги главным является вопрос о роли Тимофеева-Ресовского в создании современной концепции эволюции (ее первый вариант синтеза дарвинистических концепций с генетикой иногда называют «синтетическая теория эволюции», или СТЭ). Тимофеев-Ресовский, однозначно, считал себя одним из главных создателей СТЭ. Выступая в феврале 1971 г. на Всесоюзной конференции по философским проблем эволюционной теории он заявил: «Мы создатели синтетической теории эволюции. Когда я говорю слова “мы”, я не следую традиции обезличенного повествования о собственных достижениях, принятого в наши дни. Я хочу лишь сказать, что был среди тех, кто в конце 1930-х — начале 1940-х гг. сформировал СТЭ»[1]. При этом Тимофеев-Ресовский сдержанно оценивал собственные заслуги. Оглядываясь на прошлое, в 1959 г. по случаю присуждения ему Немецкой академией естествоиспытателей «Леопольдина» плакетки Дарвина, посвященной 100-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов», он заметил: «Я верю, что мы все принадлежим к единому потоку современных исследований, которым досталась увлекательная задача оживить, модернизировать и обусловить новый расцвет классического эволюционного исследования... Меня чрезвычайно радует, что я был участником этой работы» (цит. по: Eichler, 1987, с. 347).

В коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР», вышедшей на исходе советской тоталитарной системы, рьяные сторонники

[1] Верный своей склонности к острому слову Тимофеев-Ресовский не упустил возможности съязвить, что лично ему не нравится сокращение «СТЭ», напоминающее «ВЦСПС». Председательствовавший тогда И. Т. Фролов, впоследствии один из главных идеологов перестройки, член Политбюро и редактор «Правды», а тогда редактор «Вопросов философии», который вместе с Р. С. Карпинской был главным инициатором и организатором этой конференции, рассказывал, что был благодарен Тимофееву-Ресовскому за то, что тот в запале не произнес в качестве примера неудачного сокращения КПСС. В противном случае ему пришлось бы в отделе науки ЦК КПСС объясняться, почему «антисоветская выходка» маститого ученого осталась без ответа.

которой всегда с подозрением относились к Н. В. Тимофееву-Ресовскому и стремились всячески принизить его роль в развитии эволюционной биологии, вопреки оказываемому давлению был отмечен его фундаментальный вклад в восстановление современной эволюционной теории в СССР после господства лысенковщины. Более того, ряд его статей конца 1930-х — начала 1940-х гг. был причислен к числу «важных работ, давших старт формированию современного дарвинизма», наряду с трудами Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, И. И. Шмальгаузена и других архитекторов СТЭ (Развитие...., 1983, с. 33). Трудно переоценить значение его деятельности в распространении и защите основных положений СТЭ в СССР в период борьбы с лысенковщиной и в последующие десятилетия. Его знаменитая статья «Микроэволюция» (Тимофеев-Ресовский, 1958), как и написанные в соавторстве с учениками монографии по теории эволюции и популяционной генетике (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, 1977; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1974; и др.), по существу, стали основным введением в круг представлений СТЭ для многих поколений советских биологов в 1950-х и 1970-х гг. При этом особенно важную роль играли его исследования в области экспериментальной и популяционной генетики (по искусственному мутагенезу, сравнительной мутабильности, феноменологии проявления генов, элементарным факторам эволюции), легшие в основу важнейших разделов формирующейся теории микроэволюции и видообразования в рамках СТЭ. Убедительным доказательством реальности процесса симпатрического видообразования в природе стали его совместные статьи с Э. Штреземанном о циркополярной цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая–хохотунья–клуша (Тимофеев-Ресовский, Штреземанн, 1959).

Начиная с конца 1990-х гг. в ряде публикаций историков биологии (Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Junker, 2004; и др.) было убедительно показано, что в немецком языковом пространстве (параллельно с советско-русским и англо-американским) в создании СТЭ участвовали различные протагонисты и, прежде всего, генетик Н. В. Тимофеев-Ресовский, ботаник В. Циммерманн, зоологи Б. Ренш, Г. Геберер, К. Лоренц и др. Более того, ими подчеркивалось, что Тимофеев-Ресовский сыграл ключевую роль во внедрении идей популяционной генетики в практику филогенетических работ, организовав во второй половины 1920-х гг. экспериментальные исследования микроэволюции в Германии. Его многообразная деятельность наглядно демонстрирует, что эволюционный синтез в середине XX в. отчетливо носил международный, а не национальный характер.

Жизненный путь ученого

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский родился 7 (20) сентября 1900 г. в Москве в семье инженера-путейца, имевшей родовые корни в Калужской губернии, в низовьях реки Ресы (откуда и произошла фамилия Ресовских). С детства он проявлял интерес к естественной истории, совершал

натуралистические поездки в Западную Сибирь, Туркестан, Карелию, Приднепровье, собирая зоологические коллекции для музеев Москвы и Киева. Немалую роль в этом, видимо, сыграло общение с учителем Флеровской гимназии С. И. Огневым, впоследствии ставшим крупным зоологом, профессором Московского университета. Однако самому Тимофееву-Ресовскому не удалось получить законченного университетского образования, начатого в 1916 г. в Московском свободном университете им. А. Л. Шанявского, где после 1911 г. был собран цвет российской науки, и продолженного впоследствии после службы в Красной Армии в 1918–1919 гг. на естественном отделении физико-математического факультета МГУ. Документа об университетском образовании Н. В. Тимофеев-Ресовский не получил, но уже с 1920 г. он преподавал биологию на Пречистенском рабфаке, а затем зоологию на биотехническом факультете Практического института и в Московском медико-педагогическом институте на кафедре у Н. К. Кольцова.

Тимофеев-Ресовский считал себя учеником Н. К. Кольцова, основателя московской школы эволюционной генетики. Тот, в свою очередь, был учеником известного зоолога и эволюциониста М. А. Мензбира. Лекции Мензбира по зоологии Тимофеев-Ресовский слушал на первом курсе Московского университета. Особенно же запомнились ему лекции Кольцова и большой кольцовский зоологический практикум. «Кольцов был вообще редким явлением в науке, — заключал Тимофеев-Ресовский. — Обыкновенно очень крупные ученые бывают неважными профессорами, ораторами не Бог весть какими, да и с точки зрения построения их курсы часто бывают сумбурны. И наоборот, так сказать, кафедральные златоусты обыкновенно бывают научными пустышками, ничем не интересными исследователями. Вот одно из редких исключений — это Кольцов. Кольцов, читая лекции по зоологии и сравнительной морфологии, тут же рисовал цветными мелками все схемы и рисунки. Так как он был прекрасным художником и графиком, то это было технически очень хорошо, ясно, много яснее, нагляднее любых изданных таблиц. Но кроме того, огромное значение имела синхронность: вы следили за его изложением и параллельно — за изображением. Это был прием, которым, конечно, мог пользоваться только такой всесторонне одаренный человек, как Николай Константинович Кольцов. Это уж не запомнить — ухитриться надо. Это врезается в память буквально на всю жизнь... И я до сих пор счастлив, что я тогда проявил достаточную лягавость, верхнее чутье, чтобы связаться именно с этим кругом московской зоологии, а не с каким-нибудь другим» (цит. по: Воронцов, 1995).

С 1921 г. учебу и преподавание Тимофеев-Ресовский пытался совместить с научно-исследовательской работой под руководством С. С. Четверикова и С. Н. Скадовского в качестве зоолога-гидробиолога на Звенигородской биостанции МГУ. На следующий год он стал трудиться еще и в Комиссии по изучению естественных производственных сил (КЕПС), возглавляемой создателем учения о биосфере В. И. Вернадским. Особое значение для становления Тимофеева-Ресовского как тонкого экспериментатора и глубокого теоретика имела работа в Институте экспериментальной биологии, созданном и возглавляемом Кольцовым. Именно здесь сложился уникальный коллектив молодых исследователей, сыгравших важную роль в становлении новейших

направлений биологии. Общение и сотрудничество в кольцовском институте и на его биостанциях с С. С. Четвериковым, М. М. Завадовским, С. Н. Скадовским, Г. И. Роскиным, А. С. Серебровским, Н. К. Беляевым, П. Ф. Рокицким, Б. Л. Астауровым, Д. Д. Ромашевым, А. Н. Промптовым, Г. Г. Винбергом, С. М. Гершензоном, С. Л. Фроловой, П. И. Живаго, В. В. Сахаровым, Е. И. Балкашиной способствовало формированию разносторонних научных интересов Тимофеева-Ресовского, включая увлеченность эволюционной теорией. Здесь Николай Владимирович начинал свои исследования по фенотипическому проявлению генотипа и в области популяционной генетики, которые в конце 1930-х гг. использовал при формировании теории микроэволюции. Уже через год работы в генетической лаборатории Института экспериментальной биологии были получены интересные научные результаты: изучая механизмы проявления генов, он пришел к выводу, что единичная мутация может вызывать множественные изменения во внешнем облике организма. Важное значение для приобретения навыков научной дискуссии имело участие Тимофеева-Ресовского в работе неформального семинара «Дрозсоор», или «совместного орания по поводу дрозофилы», организованного Четвериковым.

В 1920-е гг. Германия и Советская Россия были странами-изгоями в послевоенной Европе, что побуждало ученых двух стран к тесному сотрудничеству для преодоления изоляции (см. подр.: Колчинский, 2007). Директор берлинского Института мозга проф. О. Фогт, участвовавший в изучении мозга В. И. Ленина, по рекомендации Н. К. Кольцова и Наркома здравоохранения Н. А. Семашко пригласил в 1925 г. Николая Владимировича в свой институт для организации в его новом помещении в окрестностях Берлина — Бухе — отдела генетики.

До приезда в 1927 г. в Берлин 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 бесполым размножением, что позволяло им служить в качестве моделей скачкообразного видообразования. Вот почему генетику в Германии использовали, главным образом, для создания разного рода сальтационистских построений палеонтологами и ботаниками (см. подр.: Колчинский, 2002, с. 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. По воспоминаниям Майра, в те годы в Берлинском университете почти никто всерьез не интересовался проблемами эволюции (The Evolutionary..., 1980, p. 414), включая директора Института зоологии К. Циммера.

В то время в Берлине было 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, Далеме, находились Ботанический институт и Биологический институт Общества

кайзера Вильгельма. Вообще оба центра существовали как независимые миры. Два главных эволюциониста Далема Р. Гольдшмидт и К. Штерн часто бывали в длительных заграничных командировках. Вплоть до отъезда в США в 1931 г. будущий архитектор СТЭ Э. 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. В 1933 г. другой будущий архитектор СТЭ — Б. Ренш — сформулировал ряд экологических правил, демонстрирующих адаптивную природу географической изменчивости, по-прежнему комбинируя для их объяснения географическую модель видообразования с ламаркизмом. Но скоро он сделал важный шаг к признанию взаимодействия плейотропии, мелких мутаций и отбора как механизма, обеспечивающего адаптивный и градуальный характер географической изменчивости. Как признавал сам Ренш, эти изменения он внес под влиянием контактов с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и работы в его лаборатории (Rensch, 1979, S. 64–68).

Тимофеев-Ресовский не раз продлевал свою заграничную командировку, мотивируя необходимостью продолжать успешно начатые исследования. Заинтересованные в сохранении научного сотрудничества с дружеской Веймарской республикой советские власти, видимо, не очень на этом настаивали. В результате его никак не затронули ни «Великий перелом» (1929), ни связанная с ним «культурная революция» (1929–1932), положившая начало критике генетики как буржуазной и идеалистической науки (Колчинский, 1999). Приход к власти в Германии национал-социалистов изменил социально-политический контекст деятельности Тимофеева-Ресовского. В результате проведенных расовых и политических чисток из государственных учреждений было уволено, а затем и эмигрировало немало крупных ученых, включая выдающегося генетика-эволюциониста Р. Гольдшмидта. После нескольких лет травли на пенсию был отправлен и О. Фогт, пригласивший Тимофеева-Ресовского в Германию. Преемником Фогта стал нацист Г. Шпатц, который, желая избавиться от Тимофеева-Ресовского, добился выделения из Института мозга Отдела генетики как учреждения самостоятельного в административном, финансовом и научном отношениях. С апреля 1945 г. Отдел генетики стали называть Институтом генетики и биофизики.

Важно отметить, что уровень генетических исследований в Третьем рейхе продолжал оставаться высоким и соответствовал международным стандартам. Большинство лидеров немецкой генетики, включая Тимофеева-Ресовского, предпочитали заниматься фундаментальными проблемами, не вмешиваясь в политику, и сделали карьеру до 1933 г. Им удалось не только сохранить, но и упрочить свои позиции при нацистах, с которыми они с самого начала вступили на путь сотрудничества, но не подчинения. Из трех директоров Института биологии в КВГ, генетиков Ф. фон Веттштейна, М. Гартмана, А. Кюна, только Веттштейн не был членом нацистской партии. Не мог им быть Тимофеев-Ресовский как подданный СССР, гражданином которого он оставался всю свою жизнь. Высокую научную репутацию Тимофеев-Ресовский удачно использовал при нацистах для улучшения технического обеспечения

лаборатории. К удивлению своих американских коллег М. Демереца и Л. Дана, которые считали, что Тимофееву-Ресовскому грозит опасность в нацистской Германии, он отклонил их предложения эмигрировать в США для работы в Институте Карнеги, использовав саму переписку по этому вопросу для торга с нацистами (Конашев, 1997). Как советский гражданин, он чувствовал себя политически нейтральным и оценивал свое положение в Германии как вполне нормальное, если не произойдет «коммунистической революции» или войны. В решении нацистов поддержать Тимофеева-Ресовского немалое значение имел тот факт, что они не сомневались в его лояльности, будучи осведомлены о его антикоммунистических убеждениях. Вскоре оказался закрыт и путь к возвращению на Родину. Весной 1937 г. советское консульство отказало в очередной раз продлевать Тимофеевым-Ресовским паспорта, настоятельно предлагая им вернуться в СССР. В разгар «Большого террора», когда два его брата — Дмитрий и Владимир — уже были арестованы, а вскоре и расстреляны, это было бы подлинным безумием. К тому же, по словам самого Тимофеева-Ресовского, Кольцов предупредил его, что в СССР его, очевидно, ждут «большие неприятности». В итоге Тимофеев-Ресовский стал невозвращенцем, продолжая жить и работать в национал-социалистической Германии, активно участвуя в усилиях западного сообщества биологов по созданию СТЭ.

Во время Второй мировой Тимофеев-Ресовский, как и другие немецкие биологи-эволюционисты, оказался в состоянии полной изоляции от своих зарубежных коллег и был отрезан от англоязычной и русскоязычной литературы. Его сын Дмитрий стал членом подпольной антинацистской организации, был арестован гестапо и погиб в концлагере. Сам Тимофеев-Ресовский по мере сил и возможностей помогал соотечественникам, выдавая различные справки «остарбайтерам», бежавшим с фабрик, устраивал их на работу. Весной 1945 г. Николай Владимирович отказался от предложения перевести свой отдел в предполагаемую западную зону оккупации и сохранил весь коллектив и оборудование до прихода Советской Армии. В апреле 1945 г. советская военная администрация назначила его директором Института в Бухе вместо Шпатца, предполагая в дальнейшем использовать его знания и опыт при проведении радиобиологических исследований.

Но из-за нестыковки в планах разных оккупационных ведомств его обвинили в коллаборционизме с национал-социалистами, арестовали 13 сентября 1945 г. и этапировали в Москву, где поместили во внутреннюю тюрьму НКГБ. Там он сидел в одной камере с А. И. Солженицыным. 4 июля 1946 г. Военной коллегией Верховного Суда РСФСР Тимофеев-Ресовский был приговорен к 10 годам заключения и 5 годам поражения в правах по обвинению в измене Родине и отправлен в Карагандинский лагерь — известный своими жестокостями Карлаг. В 1947 г. умиравшего от голода Тимофеева-Ресовского разыскал А. П. Завенягин — начальник 9-го управления, объединившего все «шарашки» ГУЛАГа, работавшие по ядерному проекту. Как специалиста по радиационной генетике Тимофеева-Ресовского подлечили от пеллагры и отправили на «Объект 0211» в Челябинской области (теперь — город Снежинск) для работы по проблемам радиационной безопасности. С 1947 г.

он заведовал здесь созданным им биофизическим отделом «Объекта 0211». В 1951 г. его освободили из заключения, а в 1955 г., через два года после смерти И. В. Сталина, амнистировали. И фактически сразу он активно включился в противостояние лысенковщине, подписав в 1955 г. знаменитое «Письмо трехсот» (Александров, Лебедев, 1989).

Настоящим потрясением в кругу научного сообщества в 1955 г. было появление Тимофеева-Ресовского в Москве, а затем и в Ленинграде с лекциями — в период господства лысенкоизма и недавней борьбы с космополитизмом — ученого с клеймом «невозвращенца», работавшего до и во время войны в Германии. Это был биолог мирового ранга, один из основателей популяционной и радиационной генетики, эволюционист и биофизик, который лично знал и вовлек в неформальные европейские семинары (он их называл «трепы») именитых европейских биологов, химиков, физиков, и в их числе самого Нильса Бора, именуя его в разговоре попросту Нильсушка. В замороженной атмосфере тех лет, хотя и с признаками оттепели, это было подобно комете. На его лекцию в 1955 г. на знаменитой «среде» в институте П. Л. Капицы собралось более 800 человек. На этом же семинаре выступил академик И. Е. Тамм и впервые сообщил о работе Ф. Крика и Дж. Уотсона по расшифровке структуры ДНК.

Тимофеев-Ресовский, как пишет Н. Н. Воронцов (1995), «был человеком трех миров и эпох. В нем сочеталась русская дореволюционная дворянская и университетская культура (последняя оставалась еще не разрушенной до его отъезда за рубеж в 1925 г.) с европейской экспериментальной наукой. Испытав на себе и своей семье репрессии нацизма (арест и гибель старшего сына за участие в группе сопротивления режиму Гитлера), он оставался верным себе и спасал лиц “неарийского происхождения” и “остарбайтеров”. После заключения в сталинских лагерях он брал на работу в лабораторию — “шарашку” на Урале — тех, кто сидел с ним и за кем продолжали вести наблюдение “органы”».

Успешно развивая новую область исследования — радиационную биогеоценологию, Тимофеев-Ресовский около 10 лет жил и работал в Свердловске, создав в Уральском филиале Академии наук СССР биофизическую лабораторию, руководил многочисленными летними курсами на недалеко расположенной исследовательской станции на озере Миассово. Здесь формировалась мощная школа генетиков-эволюционистов, костяк которой составляли десятки учеников Тимофеева-Ресовского, ставшие ведущими учеными в различных отраслях отечественной биологии.

«Каждый год, с 1956 по 1962, я неотступно ходил за Тимофеевым на все его доклады и лекции, мы бывали вместе в домах ленинградской интеллигенции, смогли близко познакомиться с классиками отечественной биологии», — признается Воронцов (1995). Такова магическая сила влечения к таланту, к учителю. Подобное влечение, проявляется, конечно, не у всех людей, но лишь у индивидов с врожденной тягой к знаниям, расположенностью к учению, благоговением перед книгой и историей. Они сами интуитивно или сознательно выбирают себе лучших учителей. Большой талант создает вокруг себя атмосферу духовного роста, кристаллизации, и именно в такой среде происходит становление и рост других талантов.

Всё в Тимофееве-Ресовским — раскованный, свободный стиль поведения, энергия громового голоса, красочные рассказы и «трепы» — производило завораживающий и прямо-таки магический эффект. Феерическая комбинация европейских манер, шарма и внутреннего достоинства в сочетании с молодецкой удалью былинного русского богатыря — «раззудись плечо, размахнись рука!». Он был заводилой в любой компании и даже в стенах Бутырской камеры сумел организовать семинар. В его незабываемой по лексикону, образности и экспрессии речи ясность и глубина описания биологических явлений непременно соседствовали с метафорами, терпкими присловьями и «приколами», дабы не было никакой «звериной серьезности».

Хотя после 1955 г. власти разрешили Тимофееву-Ресовскому приезжать в Москву и Ленинград, где его всегда ждали с докладами или лекциями, только в 1962 г. он получил возможность покинуть Урал с «волчьим» паспортом, по которому можно было постоянно жить лишь за 101-м километром от столиц. С 1964 г. он стал «жителем Калужской губернии» в Обнинском институте медицинской радиобиологии, куда его пригласил заведовать отделом директор Г. А. Зедгенидзе.

Тимофеев-Ресовский основал в институте Отдел генетики и радиобиологии, где проводились разнообразные исследования в области радиобиологии, радиационной генетики, цитогенетики, феногенетики и генетики популяций, математической теории эволюции, биогеоценологии. Одновременно в ряде других учреждений страны по его программам проводились исследования в области радиоэкологии, феногеографии животных, факторов механизмов эволюции и др., организовывались неформальные семинары и летние школы по генетике и теоретической биологии.

В эру Лысенко, продолжавшуюся до 1964 г., у Тимофеева-Ресовского было немало трудностей, так как развитая им еще в начале 1930-х гг. теория мишеней, базирующаяся на представлении о генах как молекулах, прямо противоречила мичуринской генетике. Только после снятия Н. С. Хрущева, покровительствовавшего Лысенко, ВАК утвердил защищенную еще в 1963 г. докторскую диссертацию Тимофеева-Ресовского по радиобиологии. Но на протяжении всей послевоенной жизни Тимофеева-Ресовского сопровождали обвинения в сотрудничестве с национал-социалистами. Штатные и добровольные осведомители («дятлы») постоянно информировали власть о его свободных высказываниях и шутках по поводу режима. В конечном счете в 1968 г. ему запретили читать лекции, уволили из созданного им отдела. В дни празднования 70-летнего юбилея Н. В. Тимофеева-Ресовского из издательства «Наука» даже сообщили, что «сверху» поступило указание больше его не упоминать и ссылки на его статьи не пропускать. Как удалось впоследствии выяснить при помощи тогдашнего академика-секретаря Отделения общей биологии Б. Е. Быховского, Отделу науки ЦК КПСС не понравилось, что в связи с юбилеем Тимофеева-Ресовского в Бюллетене Московского общества естествоиспытателей природы должна была появиться статья, где его изображали чуть ли не героем антифашистского сопротивления. Было «рекомендовано» этого не делать. При передаче же негласного указания по бюрократической цепочке, как это чаще всего и случается, произошло искажение в сторону глупости.

Последние годы он работал научным консультантом в Институте медико-биологических проблем АМН СССР, участвуя в разработке программы биологических экспериментов на искусственных спутниках Земли и подготовке научных кадров в области космической биологии. Умер Тимофеев-Ресовский 28 марта 1981 г. в Обнинске, но еще более десяти лет продолжалась борьба за его реабилитацию, которая увенчалась успехом только в июне 1992 г.

Работы Тимофеева-Ресовского по феногенетике

Начальные исследования Тимофеева-Ресовского органично входили в проблематику Московской школы эволюционной генетики во главе с Н. К. Кольцовым и С. С. Четвериковым. Одно из достижений этой школы — исследования на грани генетики популяций и генетики развития. Коллеги Тимофеева-Ресовского, входившие в знаменитый четвериковский семинар по эволюционным проблемам, столкнулись с неожиданным фактом, что основу популяционной изменчивости разных морфологических аберраций в популяциях *Drosophila funebris* составляют не четкие менделевские мутации, а группа наследственных изменений со сложным и запутанным характером наследования. При этом сходные отклонения от нормального фенотипа (к примеру, неполная поперечная жилка крыла) зависели в своем наследовании от разных генотипов.

Первая же статья Тимофеева-Ресовского (1925) помогла понять причины этого явления. Статья была посвящена феногенетике — исследованию путей проявления генов в фенотипе. В фено- и эволюционную генетику вошли предложенные им тогда новые понятия, необходимые для описания изменчивости и причуд наследования сложных признаков. На модельном объекте — дрозофиле — в разных линиях-отводках изучалась сначала общая зависимость признака от генов (есть или нет наследование), затем степень его выраженности в фенотипе (экспрессивность)[2] и, наконец, анализ зависимости этих двух параметров от варьирования условий среды.

Тимофеев-Ресовский предложил общую схему проявления зависимых от определенного гена(ов) признаков, которая выделяла три основных модуса фенотипического проявления наследуемого признака — пенетрантность, экспрессивность и специфичность (время и место действия). Все три параметра зависят в своем выражении от генотипической среды, набора генов-модификаторов и могут варьировать относительно независимо друг от друга. Оказалось, что линии, выделенные из географически удаленных популяций, различны по наборам генов-модификаторов, влияющих на параметры проявления и выражения контролируемого генного признака.

Изучая механизмы действия гена, Тимофеев-Ресовский выяснил, что действие повышенной температуры на изменчивость данного наследуемого

[2] Термины «пенетрантность» и «экспрессивность» Тимофеев-Ресовский ввел в оборот позднее (Timofeeff-Ressovsky, Vogt, 1926); в статье же 1925 г. он назвал соответствующие явления «силой фенотипического проявления» и «силой фенотипического выражения». На русском языке новые термины появились в его статье в 1928 г. (Тимофеев-Ресовский, 1928), а не в 1929-м, как ошибочно указано в «Избранных трудах» (Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 14).

признака эффективно лишь в определенный критический период онтогенеза. При этом для пенетрантости и экспрессивности температурный ответ может не совпадать по знаку. На этой основе Тимофеев-Ресовский пришел к заключениям, созвучным выводам его современников Р. Гольдшмидта и Дж. Хаксли.

В онтогенезе любого признака есть две важные цепи реакций: 1) образование определенного «формативного вещества» как онтогенетической первопричины признака (в современных терминах это значит период транскрипции гена и трансляции РНК-белок); 2) конечный этап формирования признака, зависящий от реакционной способности данной ткани или органа. Эти два периода в современной трактовке относят к детерминации и дифференцировке.

Значение генотипической среды и роль комбинативной изменчивости были продемонстрированы в простых и важных опытах Тимофеева-Ресовского по анализу жизнеспособности особей, носителей какой-либо одной мутации или комбинации разных мутаций. Оказалось, что мутации, вредные поодиночке, в комплексе могут оказаться полезными за счет взаимоослабления вредных сторон воздействия. Так, сочетание мутаций '*miniature* + *bobbed*' (*miniature* — маленькие крылья, *bobbed* — маленькие щетинки) ведет к повышению относительной жизнеспособности с 69 (*miniature*) и 85 (*bobbed*) до 96,6 %. Другие сочетания мутаций могут вести к усилению негативного эффекта по сравнению с носителями единичных мутаций.

По дорогам, протоптанным Тимофеевым-Ресовским еще в середине 1920-х гг., ведутся в настоящее время популяционно-генетические исследования и человека, прежде всего анализ наследственного предрасположения к болезням или наследование свойств психики и интеллектуальных способностей. Отсюда понятно, почему именно Тимофеев-Ресовский по рекомендации своего учителя Кольцова был приглашен в 1925 г. в Германию продолжить свои работы.

Работа Тимофеева-Ресовского по изменчивости проявления генотипов сразу заинтересовала директора института О. Фогта, увидевшего ее возможное применение для нужд медицины, что и было продемонстрировано в статье «Об идиосоматических группах изменчивости и перспективах их применения для классификации болезней» (Timofeeff-Ressovsky, Vogt, 1926; ее перевод см.: Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 60–64). В 1920-е гг. Тимофеев-Ресовский опубликовал немало работ (часть из них в соавторстве с женой), выполненных на дрозофиле: о специфичности проявления генов, о влиянии температуры на проявление генов, о зависимости жизнеспособности некоторых мутаций от генотипа и внешней среды. В 1930-х гг. феногентические закономерности были обобщены Тимофеевым-Ресовским в двух обзорных статьях, перевод которых с немецкого языка появился в России только в 2009 г. (Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 65–74, 75–123).

Исследования искусственного мутагенеза, принцип попадания и теория мишени

До 1927 г. считалось, что гены не подвержены влиянию внешней среды. Когда Г. Мёллер в 1927 г. обнародовал свои результаты искусственного мутагенеза у дрозофилы под действием рентгеновских лучей, это произвело среди

генетиков впечатление разорвавшейся бомбы. Вслед за первооткрывателем подобные исследования стали проводить ученые из разных стран, в том числе и российские (Захаров, Шварцман, 1983). Вскоре были не только полностью подтверждены данные Мёллера (см., напр.: Серебровский и др., 1928), но тот же эффект был показан в опытах с кукурузой, ячменем и другими организмами. 1930-е гг. — это время интенсивного развития исследований по радиационному мутагенезу. И очень многие из основополагающих работ этого периода связаны с именами Тимофеева-Ресовского и сотрудников его лаборатории в Бухе[3]. Кульминацией этого периода явилось создание теории мишени, которая была результатом объединенных усилий генетиков и биофизиков.

Мощное биологическое воздействие рентгеновских лучей поначалу поставило физиков в тупик. Ведь речь шла о крайне малых количествах энергии. Как образно выразилась Шарлотта Ауэрбах (1978, с. 86), оказывалось, что калорий, содержащихся в чашке чая, достаточно, чтобы убить человека, если он получит эту энергию в виде рентгеновских лучей. Оставалось предположить, что в клетке существуют какие-то участки (например, гены), поглощение которыми энергии некоторых частей спектра, приводит к несоразмерно сильному эффекту. Для того чтобы выяснить, действует ли облучение непосредственно на эти «мишени», либо приводит к общему поражению организма, а на гены уже воздействуют опосредовано некие возникающие и диффундирующие в гонады химические вещества, в лаборатории Тимофеева-Ресовского были поставлены обширные опыты.

Один из опытов состоял в том, что самцов дрозофилы подвергали облучению очень большими дозами, но не жесткого, а мягкого рентгеновского излучения. Такое излучение не достигает гонад, но поражает поверхностные ткани организма. Авторы исходили из того, что если в облученной ткани возникают некие «мутагенные» вещества, то они будут проникать в гонады и либо вызовут мутагенный эффект сами по себе, либо создадут в хромосомах «предрасположенность» к мутациям, и те сильнее отреагируют на последующую дозу жестких лучей. Оказалось, что это не так. При жестком излучении доза всего в 3000 рентген вызывала 8,8 % летальных мутаций, а в двенадцать раз более крупная доза мягких рентгеновских лучей (50 000 рентген) приводила к появлению лишь 0,3 % леталей, что лишь на 0,1 больше, чем в контроле. Самцы, облученные сначала мягким, а затем жестким излучением, давали на выходе те же 8 % леталей. Таким образом был сделан вывод о том, что радиация, не достигающая гонад, не вызывает мутации в генеративных клетках и не повышает чувствительность хромосом этих клеток к мутагенному действию проникающей радиации.

В итоге был дан утвердительный ответ на вопрос о прямом действии Х-лучей. Это и послужило отправной точкой для биофизической интерпретации. На основании построенного Тимофеевым-Ресовским и его сотрудником Циммером графика линейной зависимости частоты мутаций от дозы облучения

[3] Примечательно, что когда первооткрыватель искусственного мутагенеза Г. Мёллер получил Рокфеллеровскую стипендию для работы в течение года за рубежом, то он выбрал для своей стажировки именно отдел Тимофеева-Ресовского, и в 1932–1933 гг. работал в Берлин-Бухе. Именно из этого отдела Мёллер по приглашению Н. И. Вавилова поехал работать в СССР.

(частота связанных с полом мутаций росла прямо пропорционально дозе в рентгенах), был сделан вывод, что причина мутации — это удар кванта излучения, вызывающий акт ионизации участка хромосомы (принцип попадания). Усилиями многих генетиков и биофизиков было показано, что «чувствительный объем», ионизация внутри которого приводит к мутации, вполне сопоставим с размером гена. Это был максимум, которого можно было достигнуть на уровне классической генетики первой половины XX в.

Все эти данные были подытожены в знаменитой публикации Н. В. Тимофеева-Ресовского, К. Циммера и М. Дельбрюка «О природе генных мутаций и структуре гена» (Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, Delbrück, 1935). В научных кругах того времени она сразу стала известна как «Зеленая тетрадь» (по цвету обложки). Эта работа, квалифицированная Тимофеевым-Ресовским как «биофизический анализ мутационного процесса», вошла в число работ, приведших в итоге к появлению новой науки — молекулярной биологии. Благодаря ей утвердилось представление о гене как молекуле. В Берлин-Бухе вокруг Тимофеева-Ресовского сложилась так называемая «Буховская группа», в которую кроме самого Н. В. Тимофеева-Ресовского входили Е. А. Тимофеева-Ресовская, М. Дельбрюк, К. Циммер, Х. Борн, А. Кач, К. Пэтау и некоторые другие ученые. Эта группа сыграла важнейшую роль в разработке проблем мутагенеза в 1930–1940-х гг.

Учитель Тимофеева-Ресовского Кольцов был первым, кто стал рассматривать хромосому как гигантскую макромолекулу, а его ученик попытался оценить размеры одного гена. Развивая идею Кольцова о матричном способе репродукции хромосом, Тимофеев-Ресовский сформулировал и широко пропагандировал принцип «конвариантной редупликации» наследственных молекул.

Одним из тех, кто по-настоящему понял и оценил значение «Зеленой тетради», был Нобелевский лауреат (1933) физик Эрвин Шрёдингер, которого она вдохновила на ряд лекций и написание книги, послужившей основой для широкого внедрения физико-химических методов в биологические исследования, играющие ключевую роль в формировании эволюционного синтеза XXI в. Его цикл лекций, изданный в 1944 г. под названием «Что такое жизнь с точки зрения физики» (русский перевод — 1947), стал, по сути, популяризацией идей Тимофеева-Дельбрюка-Циммера. Ученик Дельбрюка, другой Нобелевский лауреат (1962), Дж. Уотсон совместно с Ф. Криком смог доказать молекулярную природу кольцовских «наследственных молекул» и показать, что именно ДНК обладает тем свойством конвариантной редупликации, которое постулировал Тимофеев-Ресовский для молекул со способностью к матричному синтезу.

Углубленные исследования мутационного процесса во второй половине века (1950–1970-е гг.) показали, что реальное положение вещей значительно сложнее, чем можно было предположить исходя из теории мишени. Изучение процессов репарации выявило, что начальное повреждение хромосомы, вызванное ударом кванта энергии, в большинстве случаев легко «залечивается» клеткой в ходе репарации. «Настоящие» мутации возникают, как правило, тогда, когда клетка испытывает стресс и начинают ошибаться репарационные

системы (физиологическая теория мутационного процесса, одним из авторов которой был ленинградский генетик М. Е. Лобашев). Это не умаляет заслуг авторов теории мишени, потому что она была абсолютно необходимым этапом на пути изучения мутационного процесса.

Достаточно сказать, что при практическом измерении степени генетической опасности тех или иных радиационных воздействий до их пор используется наработки 1930-х гг. Уже в эпоху упомянутых молекулярно-генетических исследований виднейший специалист в этой области Шарлотта Ауэрбах писала: «В своей строгой форме теория мишени сохранила обоснованность и пригодность и еще широко применяется к генетическим данным в экспериментах по облучению и химическим воздействиям» (Ауэрбах, 1978, с. 93).

Кроме того, лишь добившись хотя бы предварительного понимания сущности мутационного процесса (что и произошло в результате исследований Г. Мёллера, Н. В. Тимофеева-Ресовского и других ученых того времени), генетика могла начинать искать пути к эффективному взаимодействию с эволюционной теорией. Вспомним, что на начальном этапе развития генетики многие ученые были склонны видеть основу эволюции в процессах перекомбинации генов, а вовсе не в мутагенезе.

От исследований роли радиации в мутагенезе Тимофеев-Ресовский еще в конце германского периода деятельности переходит к анализу накопления радиоизотопов в экосистемах. К уральскому периоду деятельности Тимофеева-Ресовского относятся труды, в которых были заложены основы радиационной биогеоценологии и радиоэкологии. Как пишет Н. Н. Воронцов (1995): «Значение этих работ в полной мере мы осознали лишь после Чернобыля. В экологии и биогеоценологии Тимофеев в широком плане был последователем В. В. Докучаева, его труды высоко ценили классики нашей экологии В. Н. Сукачев и Л. А. Зенкевич. И сегодня, когда обнаруживаются все новые “пятна” и “брызги” Чернобыля, все большее число исследователей обращается к бедно изданным на Урале трудам 35-летней давности, где в экспериментах супругов Тимофеевых и их учеников заложены основы радиационной биогеоценологии (Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, 1959). К сожалению, власти отвергли проект Тимофеева о немедленной организации на Урале радиобиологического центра, где бы изучались последствия Кыштымской ядерной аварии 1957 г. (о ней молчали до 1989 г.). Этот бесценный опыт был в условиях режимной науки лишь в крайне малой степени использован для проведения широких радиобиологических исследований».

Работы в области генетики популяций и синтетической теории эволюции

В капитальной сводке «Развитие эволюционных идей в биологии» Н. Н. Воронцова (2004, с. 288) Тимофеев-Ресовский назван в числе трех главных протагонистов эволюционного синтеза (наряду с Ф. Г. Добржанским и И. И. Шмальгаузеном). Вспомним, как рассматривал свое участие в создании СТЭ сам

Тимофеев-Ресовский. Для этого приведем пространную цитату из его лекций, прочитанных в Свердловске в 1964 г. (Тимофеев-Ресовский, 2009б, с. 105–107):

«Дело в том, что наша московская, так называемая четвериковская группа с самого начала, еще с 20-х годов, одной из главных задач поставила себе изучение с современных генетических позиций ряда эволюционных проблем. В группу мы пришли из разных разделов биологии, часть из нас, в том числе и я, Елена Александровна [Тимофеева-Ресовская], Балкашина, еще некоторые, были гидробиологами, Ромашов и сам Четвериков были энтомологами-систематиками, еще несколько человек были сравнительными морфологами — Астауров, Беляев.

С середины 20-х годов именно в нашей группе были поставлены опыты и созданы основы популяционной генетики, изучения генетической структуры природных популяций. Первая из опубликованных работ была как раз наша с Еленой Александровной 1927 года, сделанная на *Drosophila melanogaster*. Она была опубликована в 1928 году. В 1928–29 году, к сожалению, очень кратко, была опубликована работа Сергея Сергеевича Четверикова с его несколькими сотрудниками, тоже по анализу природной популяции, только другой, той же *Drosophila melanogaster*. А затем понемногу во всем мире стали появляться популяционно-генетические работы, как в Москве, так и в нашей лаборатории в Бухе, в Англии и в Америке, куда переехал работать к Моргану Феодосий Григорьевич Добржанский.

[...] Основными центрами были наша буховская лаборатория, Лондон и Оксфорд в Англии.

[...] И вот ко второй половине 30-х годов учение о микроэволюционных процессах созрело для выделения в хорошо сформировавшееся направление. Ну, сами термины “микроэволюция” и “микроэволюционные процессы” совершенно случайно пришлось ввести в литературу мне, в качестве, так сказать, некоторой антитезы макроэволюции. Подразделение на макро- и микроэволюционные направления мы стали применять в нашей группе, затем в несколько ином смысле это переняли Гольдшмидт и Хаксли».

В отличие от западных создателей генетики популяций, Тимофеева-Ресовского вслед за его учителем Четвериковым интересовали не модели, а реальные процессы в реальных природных популяциях (Timofeeff-Ressovsky, 1927, 1932, 1935b, 1935c, 1937). Бывшие дрозсооровцы (Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские в Германии, С. М. Гершензон, Я. Я. Лус, Д. Д. Ромашов и Н. П. Дубинин в СССР), Добржанский в США впервые в мире изучили генетические процессы в природных популяциях дрозофил и божьих коровок, чаек и хомяков. При этом им удалось доказать правоту пионерской работы Четверикова (1926), предсказавшего особую роль рецессивных мутаций в эволюции природных популяций.

В мае 1936 г. на совещании в Лондонском королевском обществе Н. В. Тимофеев-Ресовский объяснил действием отбора адаптивные изменения генетической структуры популяции дрозофил. Два года спустя, выступая на симпозиуме «Генетика и эволюция», организованном Немецким генетическим обществом в Вюрцбурге, Тимофеев-Ресовский дал концентрированное изложение своих взглядов на механизмы микроэволюции, опубликовав их на следующий

год в виде обобщающих сводок (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, 1939b). Он сформулировал представление об элементарных факторах эволюции, анализировал сезонный полиморфизм, роль рецессивных мутаций в динамике генетической структуры популяций. В работе созданного Н. В. Тимофеевым-Ресовским генетического семинара активно участвовал Ф. Райниг, изучавший изменчивость в популяциях птиц и насекомых. По его мнению, всю эволюцию можно объяснить действием пяти факторов: случайные мелкие мутации, их рекомбинации, волны жизни, изоляция и отбор (Reinig, 1939). Сходные позиции занимали сотрудники Института биологии КВГ К. Пэтау и Г. Мельхерс, а также генетик и биофизик Г. Гаас-Бессел (Pätau, 1939; Melchers,1939; Haase-Bessel, 1941a, b). Как отмечал в своих воспоминаниях орнитолог Б. Ренш, именно под влиянием трудов Тимофеева-Ресовского он начал рассматривать проблему географической дифференциации видов с позиций естественного отбора (Rensch, 1979).

Более того, Тимофеев-Ресовский участвовал в двух монографиях, которые наиболее ярко выражают дух СТЭ как результата коллективных усилий ученых разных стран и разных специальностей. Первая из них — это «Новая систематика», для написания которой Дж. Хаксли собрал международный коллектив из Великобритании, Германии, Новой Зеландии, СССР и США. В главе «Мутации и географическая изменчивость» Тимофеев-Ресовский обобщил огромный литературный материал и результаты собственных исследований по генетическим различиям подвидов и близкородственных видов (Timofeeff-Ressovsky, 1940a). Три года спустя вместе с генетиком Г. Бауэром Тимофеев-Ресовский написал главу «Генетика и эволюционные исследования на животных» (Bauer, Timofeeff-Ressovsky, 1943) в коллективную монографию «Эволюция организмов», подготовленную под редакцией Г. Геберера (см. гл. 11). Эта книга считается одной из главных в оформлении СТЭ в рамках немецкого языкового пространства, в ней ведущие немецкие ученые, работавшие в самых различных отраслях эволюционной биологии и разных городах Германии, посчитали необходимым обратиться к комплексному рассмотрению проблем эволюции с позиций синтеза генетики и учения о естественном отборе. В главе Г. Бауэра и Н. В. Тимофеева-Ресовского объемом около 80 страниц развиваются те же идеи, которые были изложены в статье Тимофеева-Ресовского в 1939 г., но на еще более обширном фактическом материале.

Надо сказать, что после ареста и репатриации Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, смерти Ф. фон Веттштейна, ухода Б. Ренша в другую тематику и прочих событий, развитие СТЭ в Германии сильно замедлилось. Хотя Г. Геберер выпустил два существенно расширенных издания «Эволюции организмов», он не имел должного веса в академическом сообществе из-за своего активного сотрудничества с национал-социалистами. После войны В. Циммерманн в трудах по ботанике и истории науки избегал открытой конфронтации с противниками дарвинизма, а генетик В. Людвиг даже допускал высказывания в поддержку ламаркизма. Лидирующее положение на несколько десятилетий заняли сторонники ламаркизма, сальтационизма и идеалистической морфологии в ФРГ и лысенкоисты в ГДР.

Это обусловило маргинальное положение современного немецкого эволюционизма в мировой науке, что, в конечном счете, привело к забвению заслуг

Тимофеева-Ресовского в создании СТЭ. Фактически же почти одновременно с Ф. Г. Добржанским он сформулировал представления о факторах и механизмах микроэволюции и видообразования, ставшие важным разделом СТЭ. Тем самым его труды вышли далеко за рамки немецкоязычного и русскоязычного пространств и приобрели международное значение. Подобно Ф. Добржанскому, он активно способствовал экспорту идей русской эволюционной мысли, прежде всего популяционной генетики, в мировое научное сообщество биологов-эволюционистов. Именно Тимофеев-Ресовский одним из первых попытался формализовать основные понятия теории микроэволюции, выделив ее элементарные факторы и явления. Более того, среди создателей СТЭ Тимофеев-Ресовский в наибольшей степени способствовал осознанию необходимости изучения эволюции как сопряженного процесса, одновременно протекающего на разных уровнях организации живого от молекулярно-генетического до биосферного.

На русском языке синтетическая теория эволюции была впервые изложена в обобщенном виде в статье Тимофеева-Ресовского (1958) «Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса», а впоследствии им же в соавторстве с учениками были опубликованы капитальные монографии (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973), которые стали настольными книгами для последующих поколений советских биологов.

В 1965 г. был организован Научный совет по проблемам генетики и селекции, а при нем Секция популяционной и эволюционной генетики. Секцию возглавил известный генетик Д. К. Беляев, его заместителем стала Р. Л. Берг. Одному из авторов этой статьи (М. Д. Голубовскому) было предложено стать ученым секретарем секции, и он решил начать с составления Проблемной записки. С этой целью летом в 1966 г. во время работы одной из летних биологических школ под Можайском Голубовский обратился к Тимофееву-Ресовскому за советом и помощью. И вот буквально в течение одного часа Тимофеев-Ресовский изустно диктовал, а Голубовский записывал текст Проблемной записки. Она демонстрирует тот обширный ландшафт эволюционной биологии, в котором Тимофеев-Ресовский мыслил задачи популяционной и эволюционной биологии. Ниже мы приводим ее содержание (Проблемная записка..., 2000):

Основные задачи исследователей, входящих в состав Секции, состоят в изучении генетических основ внутрипопуляционного и межпопуляционного разнообразия, закономерностей мутационной, комбинативной и модификационной изменчивости, динамики генофонда популяций, генетических основ видообразования, эволюции генетических систем. К этому кругу основных проблем генетики популяций примыкают проблемы, разрабатываемые в области, смежной между генетикой и экологией.

Разработка проблемы популяционной и эволюционной генетики приобретает все большее практическое значение в решении ряда задач селекции, теории и практики акклиматизации и интродукции, управления численностью популяций вредных и полезных для человека организмов.

Основные вопросы, входящие в круг интересов Секции

Экспериментальная генетика популяций (факторы микроэволюции):

а) анализ генетического состава природных популяций в пространстве и во времени, изучение динамики численности генетически анализируемых популяций, а также миграционной способности индивидов и их потомков за разные отрезки времени с конечной целью определения давления естественного отбора, роли изоляции и мутационного процесса, периодических и апериодических колебаний численности (генетического дрейфа) на генетический состав популяций;

б) изучение внутрипопуляционного полиморфизма, т. е. длительного, в течение ряда годичных циклов и поколений сосуществования двух или нескольких морфологических и физиологических хорошо различимых форм в состоянии динамического равновесия, с целью последующего анализа механизмов, лежащих в его основе;

в) анализ генетических процессов, протекающих в модельных популяциях с контролируемой численностью и контролируемыми генетическими и физиологическими параметрами, с целью изучения зависимости генетических и биологических характеристик популяций от внешних и внутренних воздействий.

Изучение и анализ механизмов микроэволюционного процесса:

а) сравнительное изучение и строгая формулировка понятия «популяция» у различных групп живых организмов;

б) изучение и анализ давления мутационного процесса;

в) изучение и анализ популяционных волн;

г) изучение и анализ различных форм территориально-механической и биологической изоляции;

д) изучение и анализ различных форм непрямого отбора, роли модификаций, коррелятивной и гомологической изменчивости;

е) анализ механизмов внутривидовой дивергенции.

Эколого-генетические проблемы:

а) работы по популяционной экологии, динамике численности в популяциях, половому и возрастному составу популяций и их вариациям, проводимые на основе популяционно-генетических представлений;

б) работы по анализу внутригрупповых (внутривидовых) отношений как важного фактора действия отбора и регулирования структуры популяций;

в) работы по феногеографии различных объектов, имеющие целью служить основой для разработки геногеографии соответствующих видов и позволяющие оценивать характер, объем и географическую группировку генофондов этих видов. Данные работы могут служить основой для оценки ряда практических мероприятий (использование природных ресурсов, селекция, интродукция, акклиматизация и т. д.) и для разработки ряда теоретических положений внутривидовой систематики и биогеографии.

1. Теоретико-математическое моделирование популяционно-генетических процессов: а) систематизация и критическая оценка математических моделей популяционных процессов; б) математическая разработка моделей; в) построение алгоритмов и программ для машинного моделирования популяционных процессов.

2. Видообразование: а) изучение и анализ конкуренции внутривидовых таксонов; б) изучение и анализ механизмов аллопатрического и симпатрического видообразования.

3. Сравнительное изучение генетических систем: а) сравнительное изучение генетических управляющих систем; б) изучение генетических систем самосовместимости, стерильности и фертильности у различных объектов; в) сравнительная кариосистематика.

4. Генетико-биоценотические работы: а) анализ взаимоотношений между компонентами биогеоценоза и условий динамического равновесия в биоценозе; б) изучение и анализ действия различных генетических и микроэволюционных факторов в биогеоценозах в зависимости от биотической и абиотической среды.

5. Популяционно-генетические и эволюционные основы теории селекции, интродукции и акклиматизации: а) проблема гетерозиса в популяционном аспекте; б) применение популяционно-генетических принципов к теории и практике селекции, интродукции и акклиматизации; в) разработка биометрических методов изучения количественной изменчивости, корреляций и регрессий, а также коэффициентов морфологического сходства и различия применительно к задачам популяционной генетики и теории селекции; г) разработка и анализ вопросов уровня оптимального промысла и оптимальной структуры популяций промысловых и хозяйственно используемых биологических объектов.

Легко видеть, что Тимофеев расширял проблематику генетики популяций до биоценотических проблем. Исследования его самого и исследования его учеников по существу проходили в рамках четких задач, определенных Проблемной запиской Секции. Об этом можно судить по трудам, которые собраны в вышедшей в 2009 г. книге его избранных работ, около половины которых впервые были опубликованы на русском языке (Тимофеев-Ресовский, 2009а).

Тимофеев-Ресовский как методолог и историк биологии

В условиях, когда генетика в СССР была в опале, невозможно не оценить подвижнического труда Тимофеева-Ресовского как пропагандиста истории генетики и ее историографа.

На своих семинарах в Миассово, на лекциях в Свердловске (Тимофеев-Ресовский, 2009б) он преподавал молодым ученым как основы генетики, так и историю этой науки. Многие из них позже вспоминали, что именно от Тимофеева-Ресовского они впервые услышали генетические истины. Также огромное значение он придавал воспитанию у своих учеников правильного методологического подхода к биологии.

Ученик Тимофеева-Ресовского Н. Н. Воронцов в одной фразе точно и емко определил уникальность спектра научных интересов своего учителя: «Ему удалось соединить широту натуралистического взгляда на природу, свойственного отечественным школам естествоиспытателей, с точным каузальным анализом и выявлением элементарных процессов» (Воронцов, 1995). Как естествоиспытатель Тимофеев-Ресовский всегда явно или неявно

следовал трехступенчатому подходу к анализу биологических и генетических явлений: 1) вдуматься, понять суть сложного феномена, 2) выявить его элементарные составляющие и 3) затем провести их количественный анализ.

Методологии у Тимофеева учились не только биологи, но и крупные физики и математики, вовлеченные им в биологию и внимавшие учителю на семинарах.

Ведь человек и суетен, и грешен,
Не отличает в слепоте своей
Немногие существенные вещи
От многих несущественных вещей.

Чему Вы только нас не обучали!
Но если все до афоризма сжать,
То главное — и в счастье, и в печали
Существенное в жизни отличать.

Это строки из юбилейного послания к 80-летию Тимофеева-Ресовского, которые написал участник его миассовских семинаров, известный биофизик Лев Александрович Блюменфельд, основатель кафедры биофизики Московского университета. Именно здесь Воронцов читал лекции по истории эволюционных идей в биологии, рассчитанные на «интеллигентного читателя».

Интересно общее биологическое мировидение Тимофеева-Ресовского. В ответ на вопрос о том, как возникла жизнь на Земле, он ответил: «Nobody knows, кроме Опарина... Мы все такие материалисты, что нас всех безумно волнует, как возникла жизнь. При этом нас почти не волнует, как возникла материя. Тут все просто. Материя вечна, она всегда была и не нужно вопросов. Всегда была. А вот жизнь, видите ли, обязательно должна была возникнуть. А может быть, она тоже всегда была? И не надо вопросов. Просто всегда была и всё» (Петров, 1993).

Литература

Александров В. Я. Трудные годы советской биологии. СПб. : Наука, 1993. 261 с.

Александров В., Лебедев Д. Это было «Письмо трёхсот» // Правда. 1989. 27 янв.

Ауэрбах Ш. Проблемы мутагенеза / пер. с англ. под ред. Н. И. Шапиро. М. : Мир, 1978. 464 с.

Бабков В. В. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (к столетию со дня рождения) // Информ. Вестник ВОГИС. № 15. 2000. С. 8–14.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 215 с.

Бабков В. В., Саканян Е. С. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. 1900–1981 / отв. ред. Б. С. Соколов. М. : Памятники ист. мысли, 2002. 671 с.

Воронцов Н. Н. Разноликий Тимофеев-Ресовский // Природа. 1995. № 10. С. 90–105.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : КМК, 2004. 432 с.

Воронцов Н. И., Голубовский М. Д. Популяционная и эволюционная генетика в СССР в вавиловское время (1917–1941) // Вавиловское наследие в современной биологии / отв. ред. В. К. Шумный. М. : Наука, 1989. С. 270–298.

Галл Я. М. Джулиан Сорелл Хаксли. СПб. : Наука, 2004. 293 с.

Гранин Д. А. Зубр // Нов. мир. 1987. № 1. С. 19–95 ; № 2. С. 7–92.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5/6. С. 52–95.

Захаров И. А., Шварцман П. Я. Экспериментальное изучение мутагенеза // Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. С. 79–91.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» биологии и философии. Дискуссии и репрессии 20-х — начала 30-х гг. СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Биология в Германии и России–СССР. СПб. : Нестор-История, 2007. 637 с.

Конашев М. Б. Несостоявшийся переезд Н. В. Тимофеева-Ресовского в США // На переломе: советская биология в 20–30-х годах / отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1997. С. 94–106.

Корогодина В. Л. Конференция «Современные проблемы генетики, радиобиологии и эволюции» // Информ. вестник ВОГИС. 2010. № 4. С. 769–764.

Левина Е. С. Вавилов, Лысенко, Тимофеев-Ресовский... Биология в СССР. История и историография. М. : АЙРО-XX, 1995. 257 с.

Левит Г., Хоссфельд У. Тимофеев-Ресовский в Берлине-Бухе: новые документы — старые обвинения // Ист.-биол. исслед. 2011. Т. 3. № 1. С. 39–44.

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. Очерки. Воспоминания. Материалы / отв. ред. и сост. Н. Н. Воронцов. М. : Наука, 1993. 394 с.

Онтогенез, эволюция, биосфера: Сб. науч. тр. / отв. ред. А. В. Яблоков. М. : Наука, 1989. 293 с.

Петров Р. В. Миассовский университет // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. М. : Наука, 1993. С. 286.

Проблемная записка Секции популяционной и эволюционной генетики Научного совета по проблемам генетики и селекции АН СССР (Сост. в 1966 г. Н. В. Тимофеевым-Ресовским при участии М. Д. Голубовского) // Информ. вестник ВОГИС. 2000. № 15. С. 46–47.

Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 613 с.

Рассекреченный Зубр. Следственное дело Н. В. Тимофеева-Ресовского / сост.: Я. Г. Рокитянский, В. Гончаров, В. В. Нехотин. М. : Академия, 2003. 576 с.

Струнников В. А. Красота человеческой личности (рец. на кн.: Бабков В. В., Саканян Е. С. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский) // Вестник РАН. 2003. № 1. С. 72–75.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П., Агол И. И., Слепков В. Н., Альтшулер В. Е. Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1928. Сер. А. Т. 4. Вып. 3–4. С. 161–180.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1925. Т. 1. Вып. 3–4. С. 93–142.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Влияние температуры на образование поперечных жилок на крыльях одной геновариации у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1928. Т. 4. Вып. 3–4. С. 199–214.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные и соматические геновариации определенного гена в противоположных направлениях под действием рентгеновских лучей // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1929. Т. 5. Вып. 1. С. 25–31.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Соматические геновариации определенного гена в разных направлениях под воздействием Х-лучей // Тр. Съезда по ген. и сел. Л., 1930а. Т. 2. С. 473–482.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные геновариации и изменчивость гена в разных направлениях // Журн. эксперим. биол. 1930б. Т. 6. Вып. 1. С. 3–8.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция: Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Воспоминания / авт. вст. ст. С. Э. Шноль. М. : Прогресс, 1995. 381 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Избранные труды: Генетика. Эволюция. Биосфера / под ред. О. Г. Газенко, В. И. Иванова. М. : Медицина, 1996. 478 с. (Из ист. мед. мысли).

Тимофеев-Ресовский Н. В. Воспоминания: Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами / сост. и ред. Н. В. Дубровина. М. : Согласие, 2000. 876 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Избранные труды / ред. О. Г. Газенко, В. И. Иванов. М. : Наука, 2009а. 512 с. (Памятники отеч. науки XX в.).

Тимофеев-Ресовский Н. В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании: Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. Екатеринбург : Токмас-Пресс, 2009б. 240 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 408 с. (2-е изд. — 1977).

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И. Применение принципа попадания в радиобиологии. М. : Атомиздат, 1968. 228 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Распределение излучателей в водоемах Пермь, 1959. 21 с. (Тр. совещания по вопросам эксплуатации Камского водохранилища. Вып. 1).

Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземан Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая–хохотунья–клуша // Бюл. Урал. отд-ния МОИП. 1959. Вып. 2. С. 99–115.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М. : Знание, 1974. 63 с. (Новое в жизни, науке и технике. Сер. биол., вып. 11)

Хоссфельд У. Документы Н. В. Тимофеева-Ресовского в архивах КГБ и Штази // Русско-немецкие связи в биологии и медицине. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 2002. С. 208–214.

Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // Вопр. ист. естествозн. и техн. 2000. № 1. С. 69–95.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1926. Т. 2. С. 3–54.

Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского [25–27 мая 1983 г.]. Ереван : Изд-во АН Арм. ССР, 1983. 248 с.

Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforsching bei Tieren // Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. H. Heberer. Jena : Fischer, 1943. S. 335–429.

Berg R. L. In Defence of N. V. Timofeeff-Ressovsky // Quart. Rev. of Biol. 1990. Bd. 65. № 4. P. 457–479.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.

Eichler W. Timofeef-Ressovsky — ein genialer Biologie voller Menschlichkeit // Biol. in d. Schule. 1987. Bd. 36. S. 345–348.

Haase-Bessell G. Evolution // Der Biologe. 1941a. Bd. 10. S. 233–247.

Haase-Bessell G. Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung. Jena : Fischer, 1941b. VI + 76 S.

Hossfeld U. In the «invisible vise» the secret documents of the geneticist Nicolaj V. Timofeef-Ressovsky // Medizinhistorisches Journal. 2001. Bd 36. H. 3–4. S. 335–367.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen and Unwin Ltd., 1942. 645 p.

Junker T. Factors Shaping Ernst Mayr's Concepts in the History of Biology // J. Hist. Biol. 1996. Vol. 29. P. 29–77.

Junker T. Eugenik, Synthetische Theorie und Ethik. Der Fall Timofeef-Ressovsky in international Kontext // Ethik der Biowissenschaften; Geschichte und Theorie. Berlin: VWB, 1998. S. 7–40.

Junker Th. Die Zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synhetischen Darwinismus in Deutschland 1924–bis 1950. Marburg : Basilisken-Presse, 2004. 635 S.

Kolchinsky E. Darwinism and Dialectical Materialism in Soviet Russia // The Reception of Charles Darwin in Europe / eds. E.-M. Engels, T.V. Glick. Vol. 1–2. New York ; London : Continium, 2009. P. 522–552.

Mayr E. Introduction // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / ed. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980c. P. 279–284.

Mayr E. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, Inheritance. Cambridge (Mass.) : Belknap Press,1982. IX + 974 p.

Mayr E. One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London: Penguin Books, 1991. XVI + 195 p.

Mayr E. What was the evolutionary synthesis // Trends in Ecology and Evolution, 1993. № 8. P. 31–34.

Melchers G. Genetik und Evolution (Bericht eines Botanikers) // Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 229–259.

Pätau K. Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge // Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 220–228.

Paul D., Krimbas C. B. Nikolai W. Timofejew-Ressowsky // Scient. Amer. 1992. Vol. 266. P. 86–92.

Ratner V. A. Nikolay Vladimirovich Timofeeff-Ressovsky (1900–1981): Twin of the century of genetics // Genetics. Vol. 158. P. 933–939.

Reinig W. F. Die Evolutionssmechanismen, erläutert an den Hummeln // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger Supplementband 12. 1939. S. 170–206.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart ; New York : G. Fisher, 1979. 268 S.

Roth K. H. Schöner neuer Mensch. Der Paradigmenwechsel der klassischer Genetik und seine Auswirkung auf die Bevölkerunsbiologie des "Dritten Reichs" // Der Griff nach der Bevölkerung. Aktualität und Kontinuität nazistischer Bevölkerungspolitik / Hrsg. H. Kaupten-Haas. Nördligen: Greno, 1986. S. 11–63.

Satzinger H., Vogt A. Elena Aleksandrovna Timofeeff-Ressovsky und Nikolaj Vladimirovich Timofeeff-Ressovsky // Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte. Preprint № 112. Berlin, 1999.

Schmaltz F. Kampfstoff -Forschung im Nationalsozialismus. Gottingen : Wallstein, 2005. 676 S.

Smocovitis V. Disciplining evolutionary biology: Ernst Mayr and the founding of the Society for Study of Evolution and evolution // Evolution. 1994. Vol. 48. № 1. P. 1–8.

Smocovitis V. Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton ; New Jersey : Princeton Univ. Press, 1996. 230 p.

Stadler L. J. Genetic effects of X-rays in maize // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1928. Vol. 14. P. 69–75.

The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / ed. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.), London : Harvard Univ. Press, 1980. XVII + 487 p.

The Reception of Charles Darwin in Europe / eds. E. Engels, Th. Glick. Vol. I–II. London ; New York, 2009.

Timofeeff-Ressovsky N. W. A reverse genovariation in *Drosophila funebris* // Genetics. 1927. Vol. 12. P. 125–127.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der „normalen" Allele der White-Serie aus zwei geographisch getrenhnten Populationen von *Drosophila melanogaster* // Biol. Zbl. 1932. Bd. 52. № 8. S. 469–476.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die relative Vitalitat von *Drosophila melanogaster* und *D. funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten // Arch. Naturgesch., N. R. 1933. Bd. 2. № 2. S. 285–290.

Timofeeff-Ressovsky N. W. The experimental production of mutations // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1934a. Vol. 9. P. 411–457.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps // Nachr. Ges. Wiss. Gottingen, Biol. 1934b. Bd. 1. № 6. S. 53–106.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* // Arch. Naturgesch., N. F. 1935a. Bd. 4. № 2. S. 245–257.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei *Drosophila melanogaster*. I. Versuche inner-halb normaler Temperaturgrenzen // Ztschr. Ind. Abst. Vererb. 1935b. Bd. 70. № 1. S. 125–129.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimented Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen // Der Erbarzt. 1935c. Dd. 2. № 8. S. 117–118.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden ; Leipzig : Steinkopff, 1937. 181 S.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Ztschr. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre. 1939a. Bd. 76. № 1/2. S. 158–218.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger. Supplementband. 1939b. Bd. 12. S. 157–169.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation // The new systematics. Oxford, 1940a. P. 73–136.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata L.* // Biol. Zbl. 1940b. Bd. 60. № 3–4. S. 130–137.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Frage uber „Eliminationsregel": Die geographische Grossenvariabilitat von *Emberiza Aureola* Pall. // J. für Ornithologie. 1940c. Bd. 88. № 2. S. 334–340.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Vogt O. Über idisomatische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für diese Klassifikation der Krankheiten // Naturwissenschaften. 1926. Bd. 14. № 50/51. S. 1188–1190.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbrück M. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur // Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Gottingen, Neue Folge. 1935. Bd. 1. № 13. S. 189–245.

Глава 9
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ ДЖУЛИАНА ХАКСЛИ

Я. М. Галл

Джулиан Сорелл Хаксли (1887–1975) — человек, которого знал весь мир, и не только за научные труды, но и за огромную популяризаторскую деятельность, за четко выраженную гуманистическую позицию и как одного из организаторов и первого Генерального директора ЮНЕСКО. Для биологов Хаксли был одним из создателей современной эволюционной теории, работавшим в самых различных областях биологического и социокультурного знания. Однако, создав эволюционный синтез, Хаксли всегда рассматривал его как теоретический фундамент для лучшего понимания природы человека и его будущего. Он активно участвовал в организации на всем земном шаре национальных парков, заповедников, музеев науки и искусства. В СССР после 1948 г. большинство трудов Хаксли по философии гуманизма, евгенике и критике лысенкоизма находились в спецхранах или просто не комплектовались научными библиотеками. Все эти сложные вопросы невозможно осветить в рамках одной статьи. Поэтому остановимся, как нам кажется, на одном из самых главных вкладов Хаксли в науку — в теорию эволюции, кратко осветим основные даты его жизни, его огромную организаторскую деятельность и обозначим основные направления научных исследований.

В 1920–1940-е гг. биология в Советском Союзе переживала настоящий расцвет. Помимо замечательных публикаций отечественных ученых у нас переводились труды многих классиков биологии Запада. Так, были изданы труды по эволюционной теории английского генетика и биохимика Дж. Б. С. Холдейна, немецко-американского систематика Э. Майра, американского палеонтолога Дж. Г. Симпсона. В 1944 г. в «Успехах биологических наук» Г. Ф. Гаузе опубликовал рецензию на книгу Хаксли: «Эволюция: современный синтез». В ней отмечалось, что Хаксли осуществил небывалый по размерам эволюционный синтез, охватив практически всю проблематику эволюционной теории (Гаузе, 1944). Рецензент указал, что книга предназначена самому широкому читателю и ее необходимо перевести на русский язык. В. В. Алпатов организовал группу биологов для ее перевода, который был уже готов, когда грянул август 1948 г. После смерти Алпатова его дочь Татьяна Владимировна позвонила мне по телефону и просила просмотреть библиотеку отца на предмет покупки нужных книг. Я искал перевод книги Хаксли, но нашел лишь ее твердый переплет.

Установить же авторов перевода и его сохранность тогда не удалось. В конце 1980-х гг. А. Л. Тахтаджян мечтал издать книгу Хаксли в серии «Классики науки», но и на этот раз поиск перевода оказался без результата. Правда, Нина Ованесовна Фомина, которая участвовала в этой работе, просила передать Армену Леоновичу, что перевод успели сдать в издательство, но о его дальнейшей судьбе она ничего не знала.

Происхождение и творческое многообразие

Истоки старинного рода Хаксли, давшего стране и миру немало выдающихся деятелей науки, литературы, общественной жизни, восходят к правлению Ричарда I (1157–1199), когда предки Хаксли процветали как фермеры, а в конце XVIII в. были зажиточными торговцами шёлком в Уэльсе. В 1810 г. Джордж Хаксли женился на Рахили Визерс (Withers), у них родилось восемь детей, и только с рождением седьмого ребенка Томаса Хаксли (1825–1895) (в русской литературе он более известен как Гексли) линия Хаксли действует как катализатор интеллектуальной жизни (Desmond, 1997). В 1855 г. Томас женился на Генриетте Хизон (Heathorn). Их сын, учитель и писатель Леонард Хаксли (1860–1933), подготовил к печати двухтомную переписку своего отца, снабдив ее вступительной статьей и комментариями, а также написал биографию ботаника Джозефа Хукера при помощи леди Хукер. У Леонарда от двух браков родилось четыре сына: Джулиан, Трэв, Олдос — известнейший писатель и Эндрю — физиолог, лауреат Нобелевской премии, президент Лондонского королевского общества.

Джулиан Хаксли родился 22 июня 1887 г., когда проходили юбилейные фестивали в честь королевы Виктории (1819–1901), и лишь в 10 лет начал свое образование в подготовительной школе. Три года спустя он поступил в Итонский колледж, где в свое время работал его дедушка Томас Хаксли. От дедушки Джулиан унаследовал не только огромный интерес к окружавшему его живому миру, но и скорость мышления. В Итоне на Хаксли оказали большое влияние преподаватель биологии М. Д. Хилл, а также труды любителя-орнитолога Э. Селоус. Позднее его учителями были Э. Гудрич — по сравнительной анатомии, Дж. Дженкинсон — по эмбриологии и Г. Смит — по зоологии. Все это дало важнейший результат — Хаксли серьезно увлекся биологией. При окончании подготовительного колледжа он получил стипендию в Колледже Баллиол Оксфордского университета, где с 1906 г. учил немецкий и зоологию. На летние каникулы Хаксли был послан в Германию для более углубленного изучения языка и остановился в Гейдельберге. Он читал массу литературы по биологии на немецком языке и познакомился с экспериментальным биологом, философом биологии Гансом Дришем, автором знаменитой книги «Витализм». Знание немецкого языка позволило в оригинале читать Эрнста Геккеля. Он мог с большим удовольствием читать Гомера и Горация по-латыни и по-гречески, постоянно записывал латинские названия и описывал виды животных и растений. Поэтому не следует удивляться тому, что будущий зоолог был удостоен Ньюдигейтской премии за поэзию,

потраченной на приобретение бинокулярного микроскопа. Хаксли не только работал, но и увлекался футболом. В Уэльсе во время длительных каникул Хаксли сделал свой первый вклад в оригинальное орнитологическое исследование. Вместе с братом Трэвом он наблюдал игру эстуральных птиц (птиц, обитающих в устьях рек, или эстуариях), особенно травников. По возвращении в библиотеку Джулиан обнаружил, как мало написано об ухаживании у травника (Huxley, 1912b).

В 1909 г. Хаксли оказался первым по зоологии и был удостоен стипендии для научных исследований на Зоологической станции в Неаполе, где начал работать в области экспериментальной эмбриологии и выполнил эксперименты по развитию губок. Исследование включало изучение пути, по которому губки реформируются и продолжают рост после обособления в индивидуальные клетки или фрагменты. Результаты были опубликованы и послужили основой его будущей работы по экспериментальной эмбриологии (Huxley, 1912a).

На Неапольской биологической станции Хаксли познакомился с профессором биохимии из Германии О. Варбургом[1], который в 1931 г. был удостоен Нобелевской премии за «открытие природы и механизма действия дыхательного фермента» (см. Фридман, 2000). Хаксли и Варбурга, по-видимому, сближало то, что последний любил рассматривать проблемы биохимии и онкологии в эволюционной перспективе. Биохимические и онкологические исследования Варбурга оказали влияние и на Г. Ф. Гаузе (см. Галл, 1997).

Среди визитеров был и проф. Э. Конклин из США, директор биологической лаборатории Принстонского университета. В это же время Хаксли получил предложение от Института Райса (Хьюстон, Техас) организовать отделение биологии. Последний вечер в Неаполе летом 1910 г. Хаксли провел в беседах с Э. Конклином. Американский ученый с большим энтузиазмом советовал Хаксли следовать в Райс.

В этом же году Хаксли возвратился на короткое время в Оксфорд, где получил ученую степень и стал лектором и демонстратором в отделении зоологии и сравнительной анатомии в Колледже Баллиол. Он направил свои усилия на естественную историю, особенно на орнитологию, и начал серию исследований по изучению ухаживания у птиц, которые продолжались более 15 лет (Bartley, 1995). В самом деле, орнитология захватила Хаксли целиком (см. Huxley, 1970). Он наблюдал за ухаживанием у травников и в результате этих исследований опубликовал первую из большой серии работ по ухаживанию у птиц в отношении к Дарвиновой теории полового отбора (Huxley, 1912b). Хаксли использовал слово «формализованный» для оценки некоторых действий самцов (Huxley, 1970). Теперь очевидно, что большинство случаев поведения, действительно, являются стереотипными и Хаксли, по словам Конрада Лоренца (1998), сделал полевую, естественную историю научно респектабельной.

В июле 1909 г. международное научное сообщество в Кембридже отмечало 100-летие со дня рождения Ч. Дарвина и 50-летие с момента выхода в свет его

[1] Эндрю Хаксли в воспоминаниях о брате отметил важный момент, что Джулиан изучал биохимические методы исследования. Но в отличие от Дж. Нидхэма никогда не применял их в своих исследованиях (см.: Evolutionary Studies, 1989, p. 9–25).

эпохальной книги «Происхождение видов». Хаксли был приглашен на юбилей, и он постоянно вспоминал дедушку, который считал, что теория Дарвина появилась как одна из самых больших либеральных концепций науки. Она освободила человека от мифов и догм, существовавших в науках о жизни и о человеке. И уже в Кембридже Хаксли решил, что все его исследования должны быть выполнены в духе Дарвина, а вся его исследовательская работа так или иначе должна быть связана с эволюцией в природе и с эволюцией человека. Дух Кембриджа остался с ним на всю жизнь (подр. см.: Huxley, 1970).

В ноябре 1911 г. Хаксли послал письмо Э. Конклину, в котором изложил кратко свой проект для института Райса. Перед поездкой в США Хаксли не терял времени. Весной 1912 г. в тридцати милях от Лондона он вместе с братом Трэвом изучал ухаживание у большой поганки (Huxley, 1914). В мемуарах Хаксли отметил, что место для наблюдения было выбрано идеальное, так как он не испытывал никаких проблем с информацией и литературой (Huxley, 1970)[2].

В сентябре 1912 г. на пути в Хьюстон молодой Хаксли посетил Нью-Йорк, где работало много знаменитых биологов, и побывал в Колумбийском университете в «мушиной» комнате (лаборатории Т. Моргана). Особенно тесные контакты у него сложились с будущим Нобелевским лауреатом Г. Мёллером, которого он пригласил в Райс в качестве своего ассистента. Мёллер был большим специалистом в области генетики и не совсем «уютно» чувствовал себя в Колумбийском университете. Неординарность поведения и быстрая реакция на любую новую научную проблему дали возможность Мёллеру приобрести кличку «гадкий утенок». Хаксли сразу же оценил нестандартность мышления Мёллера и надеялся на его помощь в демонстрации генетических опытов. После встречи с Морганом и его школой Хаксли также встретился с Э. Вилсоном, который был большим авторитетом в области клеточной биологии. Хаксли посетил Музей естественной истории, которым руководил крупнейший палеонтолог Генри Осборн (учитель Дж. Симпсона). Нью-йоркские газеты анонсировали: «Зоолог Хаксли здесь».

После Нью-Йорка Хаксли последовал в Принстон, чтобы встретиться с Э. Конклином, который в это время обдумывал свои труды по теории эволюции, излагая неординарные идеи о финале биологической эволюции. Хаксли с огромным интересом слушал именитого биолога, и они активно дискутировали по многим общебиологическим проблемам.

После интенсивных контактов в США Хаксли на короткое время направился в Англию, но планы изменились, когда его помолвка с Кэтлин Фордхэм разрушилась и у него случился первый нервный срыв. Депрессивными состояниями страдал и его дедушка Томас Хаксли (см.: Desmond, 1997; Waters, 1992, p. 5). Хаксли провел некоторое время в санатории недалеко от Годстоуна. В сентябре 1914 г., спустя несколько месяцев после выхода из депрессии, Хаксли возвратился в Техас и там работал два года; из них одно лето он провел в Англии, а другое — в Морской биологической лаборатории штата Массачусетс.

---

[2] Это место называлось Tring (Трин), и там находился музей Ротшильда по естественной истории и самая большая в мире коллекция птиц. Естественно, орнитологический отдел музея обладал прекрасной библиотекой (см. Rothschild, 1983).

Хаксли захватил с собой в Райс свою первую книгу — «Индивидуум в животном царстве» (Huxley, 1912c). Ее тема как бы продолжала тему первой лекции дедушки. С большим волнением я читал эту небольшую книжечку, когда работал в Оксфорде в институте полевой орнитологии им. Э. Грея при университете, и был поражен широким зоологическим кругозором молодого ученого. Хаксли писал, что в книге он стремился показать, как индивидуальность проявляется в животном царстве. Далее он добавил, что задача книги состоит и в том, чтобы уменьшить все еще существующий разрыв между наукой, философией и идеями, которые интересуют нас ежедневно. Хаксли впервые отметил, что человек, используя дополнительный эволюционный механизм (позднее он этот механизм обозначил как психосоциальную эволюцию), вполне отличается от биологической эволюции. При помощи речи и еще более письма, человек, по Хаксли, способен выйти за рамки смерти. Важно и то, что, благодаря словам и действиям, ум человека может влиять и на других людей в пространстве и во времени. Индивидуальность у животных проливает свет и на проблемы человека. Идеалы активной гармонии и взаимной помощи, как писал Хаксли, выступают самыми сильными средствами прогресса.

Жизнь в США давала Хаксли больше, чем биологический опыт. Он начал смотреть на людей и мир более объективно. Позднее он писал, что все институты и идеи его собственной страны не были неизбежными и перманентными вещами, они относительны, являясь продуктом времени, места и обстоятельств, взаимодействующих с особым видом человеческой природы. В лаборатории (Colorado Springs) он услышал от лорда Морлея (Morley) слова о том, что следующая большая задача науки будет состоять в создании религии гуманности. В «Очерках гуманиста» Хаксли написал, что необходимо расширить общую теорию эволюции к проявлениям и процессам человеческой природы[3], но в то же время опасно просто экстраполировать биологические принципы на человеческую сферу (Huxley, 1964). Слова Морлея подействовали как катализатор, и Хаксли начал оформлять мысли, которые должны были стать научным гуманизмом, религией без откровения и должны были обеспечить надежду для многих людей, но и принести Хаксли звание «большого Антихриста». Основная проблема, которую он ясно очертил, была им изложена в конце серии лекций, которые он читал в 1915 г. Заключительная лекция касалась проблемы отношений между биологией и религией. Хаксли ее поставил так: «Новые научные идеи предотвращают большую часть сообщества от принадлежности к какой-либо государственной церкви, веры в таинственное, в откровение и в авторитет Библии. Научная точка зрения ведет к освобождению мужчины и женщины от религии и сопровождается ростом образования и его более широким распространением. Конфликт между религией и наукой в конце второй половины XIX века вытекает из авторитарности церкви над умом человека. Проблема эмансипации стала проблемой настоящего времени» (цит. по: Clark, 1968, p. 173). Проблемам мировоззрения была посвящена значительная часть жизни Хаксли. В этом отношении сыграл роль и опыт двух войн.

[3] Эти идеи Дж. Хаксли и сейчас «работают», особенно идея социального отбора.

Шла Первая мировая война, в Англии преобладали разговоры о войне, это порядочно надоело Хаксли, и он возвратился в Хьюстон осенью 1914 г. Почти тайно, под парусами, он покинул Британию на целых два года, за исключением случая короткого визита на родину. Хаксли учил студентов и строил лабораторию. Джулиан путешествовал в Колорадо, приобретая большой опыт наблюдения за птицами. Позднее он писал о том, что их лагерь был среди прекрасно растущих осин, недалеко от горной реки и в одной из осин пара дятлов-сокоедов сделала себе гнезда. Дятлы-сокоеды — вид дятловых, и, подобно другим дятловым, они выдалбливают гнезда в стволах (Huxley, 1916). Впервые он увидел много новых птиц, среди них западный кулик-сорока, маленькая серо-голубая птичка, единственный представитель европейских славок. Наибольший восторг у Хаксли вызвали белые цапли и вообще цапли, обитающие на небольшом острове в Луизиане. Он получил большое удовольствие, когда обнаружил, что у цапель, как уже ранее он установил на поганках (и действительно, у всех птиц с одинаково развитыми половыми признаками у обоих полов), существует взаимное ухаживание и две птицы играют друг с другом. При этом органы, которые используются в игре у каждого вида, особенно хорошо развиты (Huxley, 1914). Хаксли также обратил внимание на эмоциональную жизнь птиц. Когда пары воссоединяются после того, как один из партнеров возвращается с рыбой, они находятся в состоянии сильного голосового возбуждения, вертят головами и машут крыльями. Позднее Хаксли осветил поведение птиц в глубокой, всесторонней статье, опубликованной в трудах Линнеевского общества (Huxley, 1923a).

В институте Райса Хаксли вел интенсивную научную работу по генетике с Г. Мёллером, изучал относительный рост у манящего краба (*Uca pugnax)* и упомянутую орнитологию. Все эти исследования в будущем были оформлены в виде монографий и статей, которые имели огромный успех в научном сообществе. Исследования на манящем крабе закончились выведением формулы аллометрического роста и написанием монографии, посвященной относительному росту, которая дала отсчет новому этапу исследований по росту животных. Орнитологические исследования Хаксли привели к выдвижению принципиально новых концептуальных структур (ритуализация, формализованная церемония, взаимный отбор), которые сами по себе и в трудах К. Лоренца составили базис для оформления этологии позвоночных животных как самостоятельной науки (Dunbar, 1989; Burkhardt, 1992; Durant, 1992).

Все Хаксли служили в армии. Свое участие в войне Хаксли начал со службы в цензурном комитете, но вскоре был откомандирован в армейский обслуживающий корпус, и уже спустя некоторое время его перевели в разведывательную службу и послали в Италию в чине лейтенанта. В период службы в армии Хаксли начал встречаться с Джульеттой Бэйллот, девушкой французско-швейцарского происхождения, которая была моложе его на 10 лет. Они поженились весной 1920 г., спустя три месяца по возвращении Хаксли в Британию. Конечно, Хаксли возвращался на короткие периоды в Райс, но все его помыслы были связаны с Оксфордом, где имелись вакансии в зоологическом департаменте.

В этот продуктивный оксфордский период мечта Хаксли сбылась, и он организовал кружок из наиболее способных студентов (Дж. Бейкер, Г. де Бир, Ч. Элтон, Э. Форд, А. Харди, П. Медавар). На заседаниях кружка обсуждали актуальные проблемы зоологии и генетики. Позднее Хаксли характеризовал своих учеников как блестящих людей, каждый из которых стал заметной фигурой (см. Huxley, 1970, p. 125). Все они впоследствии стали членами Королевского общества.

В течение 6 лет пребывания в Оксфорде (1919–1925) научные интересы Хаксли оставались очень разнообразными. Он обобщил свои орнитологические исследования, описывающие поведение ухаживания у птиц, и теоретизировал вокруг проблемы эволюционного происхождения этих ритуалов. Он начал лабораторные исследования, которые продолжались все 1920-е и частично 1930-е гг. Большинство этих исследований были направлены на изучение генетики индивидуального развития, аллометрии роста и экспериментальной эмбриологии. Быть может, наиболее важным вкладом Хаксли в экспериментальные исследования была его простая аллометрическая формула, которая выражала отношения между частями организма в процессе роста и развития. Формула Хаксли до сих пор широко используется во многих исследованиях по проблеме соотношения онто- и филогенеза (см. Gould, 1977; Martin, 1989). Он читал курсы лекций по экспериментальной зоологии, генетике и по поведению животных.

Еще в начале 1920-х гг. благодаря краткой публикации в “Nature” Хаксли сделал первый шаг к своей популярности. Статья касалась индукции метаморфоза у мексиканского аксолотля путем его вскармливания щитовидной железой быка (Huxley, 1920). У амфибий метаморфоз может быть частично или полностью подавлен, тем не менее, личинки достигают половой зрелости и размножаются. Это явление, известное как неотения, также широко распространено среди беспозвоночных. Хаксли стал задумываться о важной эволюционной роли неотении в происхождении крупных таксонов и в эволюции человека (голая обезьяна), который сохраняет ювенильные черты во взрослой жизни, например продолжающийся рост мозга в течение постнатального периода. Человек имеет длительный период созревания, а длительное детство играет большую роль в передаче от поколения к поколению того, что К. Поппер назвал третьим миром или продуктами человеческого ума, такими как, наука, искусство, орудия, институты и т. д. Интересно, что в этой краткой работе Хаксли скомбинировал два своих научных интереса: морфогенез и эволюцию. Но популярная пресса по-своему отреагировала на статью Хаксли. В газетах замелькали статьи под названием, что Хаксли якобы открыл эликсир жизни. Хаксли очень четко ответил газетчикам: если человечество хочет получить эликсир жизни, то необходимо как следует финансировать науку, открывать много государственных и частных фондов, чтобы можно было бы материально поддержать конкурирующие проекты.

Но наиболее широкий успех у публики имело издание «Наука о жизни». Работа была создана совместно с отцом и сыном Уэллсами (Wells H., Huxley, Wells G., 1929–1930), и в ней все разделы по эволюции и филогении были написаны Хаксли. Большая книга неоднократно переиздавалась в полном и сокращенном виде.

В 1931 г. Хаксли впервые посетил Советский Союз в составе английской делегации ученых и медиков. Поездка была организована под покровительством Н. И. Бухарина (Галл, Конашев, 1999). За гостями специально был послан корабль «Рудзутак», доставивший делегацию в Ленинград, где их ожидала предельно насыщенная программа. Во Всесоюзном институте растениеводства Хаксли осмотрел мировые коллекции пшениц и имел длительные беседы с Н. И. Вавиловым. Беседы произвели на Хаксли очень сильное впечатление, и он предложил Вавилову тесное творческое сотрудничество в области исследований структуры вида. Впоследствии Вавилов стал соавтором «Новой систематики», которая вышла под редакцией Хаксли (Vavilov, 1940), и это была последняя прижизненная публикация Вавилова.

В Москве программа пребывания британцев оказалась еще более напряженной, их хотели поразить не только научными, но и, в первую очередь, медицинскими и социальными достижениями. Достижения действительно произвели на Хаксли настолько сильное впечатление, что он не только в специально написанной по возвращении книге настойчиво отметил, что Советская Россия на самом деле имеет ряд преимуществ перед другими странами и неплохо этим странам кое-чему у нее поучиться (Huxley, 1934). По возвращении в Британию Хаксли принял самое деятельное участие в создании неправительственной планирующей организации, которая существовала и после Второй мировой войны.

В 1935 г. Хаксли был избран секретарем Зоологического общества Лондона. И именно в этот период он сконцентрировал основное внимание на проблемах эволюции. Зоологическое общество было открыто в 1826 г., и с самого начала оно решало не только научные вопросы, но и активно участвовало в образовательной сфере, занималось популяризацией научных идей в области исследования животных. Самым большим новшеством в деятельности Хаксли было то, что он по-новому посмотрел на отношения между Zoo и широкой публикой. Почти каждый день лондонские газеты освещали деятельность общества, и без больших денег оно стало одним из наиболее публичных Британских институтов. Вместе с тем государство и общество поддержало слишком мало научных программ, которые разработал Хаксли. Хаксли популяризировал науку и по радио. Он вел много радиопередач, полемизировал по вопросам взаимодействия науки и общества. Хаксли активно разрабатывал проекты по научному образованию, нанеся визиты в Восточную и Центральную Африку.

В 1936 г. Хаксли опубликовал эволюционный труд, в котором четко сформулировал свое эволюционное кредо, и именно этот труд в идейном отношении сыграл ключевую роль в появлении знаменитой книги «Эволюция: современный синтез» (1942).

В 1930-е гг. Хаксли проявил большой интерес к евгенике и опубликовал несколько статей, адресованных как широкой публике, так и специалистам. Он был активным членом Евгенического общества и служил его президентом с 1959 по 1962 г. (см. Allen, 1992). Хаксли сыграл ключевую роль в трансформации «старой» евгеники в «новую», или «реформированную» евгенику (Kevles, 1985).

В 1942 г. по ряду причин Хаксли ушел с поста секретаря Зоологического общества, и после этого он уже больше не занимал постоянного академического положения. Он построил свою жизнь таким образом, что читал лекции, выступал по BBC, встречался с различными группами и комитетами по высшему образованию и планированию. Уже в 1943 г. после поражения немцев под Сталинградом, в английских высших кругах обсуждали идею послевоенного устройства мира. Весной 1944 г. министр образования Великобритании Р. Баттлер предложил создать при Объединенных нациях организацию по образованию, культурной реконструкции и развитию. Реконструкция вскоре была отброшена как отдельное дело. Включение культуры прошло успешно, а науки — нет. Уже весной-летом 1945 г. Организация Объединенных Наций образовалась, а наука еще не была включена в план аналогичной организации в области образования и культуры. Хаксли и Джозеф Нидхэм (эмбриолог, биохимик, китаевед и историк) настояли на том, что появилась не ЮНЕКО, а ЮНЕСКО, то есть в поле деятельности будущей организации вошла и наука (Организация Объединенных Наций в области Образования, Науки и Культуры). Многие политические деятели были против включения науки в новую международную организацию, и фактически между политическими деятелями шла незримая ожесточенная борьба.

В 1944 г. Хаксли путешествовал в Западную Африку в качестве члена комиссии по Высшему образованию в британских колониях. По возвращении в Лондон он испытал нервный срыв. Он прошел курс шоковой терапии, которая, по его словам, принесла ему добро (Huxley, 1970, p. 280). Он восстановился ко времени путешествия в СССР, куда его пригласили на торжества по случаю 220-летия Академии наук СССР. Усилия властей по пропаганде достижений советской науки и советского строя не знали границ. Желаемый эффект, по крайней мере для внутренней пропаганды, был получен: западные ученые сказали примерно то, что от них ожидалось. Хаксли среди тех, кто выразил свое положительное мнение, однако, не оказалось. Более того, он настаивал на беседе с Т. Д. Лысенко, в которой ему под благовидным предлогом отказали, но попал на его публичную лекцию (Huxley, 1970, p. 282–284). Кратковременная беседа с Лысенко после лекции (переводчиком беседы была Р. Л. Берг) окончательно убедила Хаксли в том, что тот — Савонарола науки, не знающий и не желающий знать мировую генетическую литературу. По возвращении домой, Хаксли сначала написал письмо в “Nature” с оценкой Лысенко, а затем и целую книгу с анализом лысенкоизма как социального явления в науке, вышедшую в Лондоне и Нью-Йорке под разными названиями (Huxley, 1949a, 1949b). Показательно, что в этой книге Хаксли не рассматривал лысенкоизм как сугубо советское явление, придерживаясь той точки зрения, что феномен Лысенко лишь получил крайне уродливую, гипертрофированную форму в советских (сталинских) условиях (Галл, Конашев, 1999). Эта книга Хаксли, как и его статьи с критикой лысенкоизма оказались вместе с аналогичными статьями его английских, американских и других западных коллег в спецхране (Конашев, 1991) и были практически недоступны советскому читателю вплоть до конца 1980-х гг.

Именно сталинские «чистки» и лысенкоизм кардинально изменили отношение Хаксли к СССР и к советской науке. В то же время он оставался

убежденным сторонником концепции социального прогресса и научного (эволюционного) гуманизма, посвятив этой теме много работ послевоенного периода (Huxley, 1947, 1962).

Вернувшись из СССР, Хаксли занял пост секретаря подготовительной комиссии по созданию ЮНЕКО и начал новую организационную деятельность с письма сотруднику министерства иностранных дел Великобритании Филипу Ноэлю-Бейкеру от 14 августа 1945 г.[4] В письме прямо писалось, что Организация Объединенных Наций по вопросам Образования и Культуры должна носить более четко выраженный, чем предполагается в настоящее время, научный характер. Если прибегнуть к американскому языку, то важно вставить букву «С» в слово «ЮНЕКО».

Хаксли создал вполне законченную программу, или манифест, новой организации. Он быстро написал брошюру «ЮНЕСКО, ее цель и философия», в которой буквально настаивал на том, что организация не может полагаться на религиозные доктрины или какие-либо конфликтующие системы академической философии. Организация должна опираться на «научный гуманизм», который базируется на хорошо установленных фактах биологической адаптации и социального прогресса. Все эти феномены привносятся дарвиновым отбором и продолжают действовать в человеческой сфере на основе психосоциального давления, что, в конечном итоге, ведет к некоторым видам улучшения и даже к прогрессу с ростом человеческого контроля над средой обитания и сохранением естественных сил.

Миссию ЮНЕСКО Хаксли видел в распространении идеалов взаимопомощи, пропаганде научных идей и культурном обмене. В ноябре 1945 г. в Лондоне было объявлено о создании организации. ЮНЕСКО формально прошла инаугурацию во второй половине 1946 г., и Хаксли был избран ее первым генеральным директором (Armytage, 1989). Но он предложил для себя срок в два года, в то время как по положению Генеральный директор избирался на шесть лет (см. Huxley, 1973). Штаб-квартирой ЮНЕСКО был выбран Париж. В процессе работы над манифестом Организации Хаксли находился в тесном творческом контакте с братом Олдосом (Huxley, 1946).

В течение короткого периода работы в ЮНЕСКО Хаксли путешествовал по миру, объясняя политическим и академическим лидерам миссию новой организации, делая акцент на будущем глобальном единстве мира. Как секретарь подготовительной комиссии и Генеральный директор ЮНЕСКО, он многого достиг в развитии системы национальных парков, сохранении природы, создании музеев науки и искусств, приложении науки и техники к улучшению жизненных условий в развивающихся странах.

В возрасте 61 года Хаксли оставил пост Генерального директора ЮНЕСКО на высокой ноте. Его прощальный доклад был посвящен проблеме поиска баланса между ростом населения в геометрической прогрессии и ограниченностью природных ресурсов. Он говорил так, как будто бы Томас Мальтус

[4] Быстрое включение науки в план деятельности Организации, по-видимому, связано с атомной бомбардировкой Хиросимы и Нагасаки в августе 1945 г. Стало ясно, что возникла проблема ответственности за научные открытия.

наконец-то плотно вошел в нашу жизнь. Жаль, но жизнь оказалась еще мрачнее, чем предсказывал Хаксли, так как дикая природа исчезает просто бешеными темпами, и этот неутешительный прогноз постоянно подтверждается Всемирной комиссией по окружающей среде и развитию (Food 2000..., 1987).

После ухода с высокой должности Хаксли не потерял ключевое положение в научном сообществе. Он читал лекции на научных встречах, организовывал конференции и поддерживал профессиональные общества, включая экологическое общество, общество по изучению поведения животных, общество по изучению эволюции. Все эти общества были организованы при его помощи. Хаксли продолжал сотрудничать с ЮНЕСКО, будучи членом многих международных комиссий.

Хаксли с женой Джульеттой совершили много приятных путешествий. Со всех сторон на него «сыпались» награды и премии. Он был награжден золотой медалью за выдающийся вклад в планирование, за вклад в сохранение природы, а также медалью Ч. Дарвина. Ему была присвоена премия Калинга за популяризацию науки. Но он был подвержен депрессии, и у него случались нервные срывы (в 1951, 1957 и 1966 гг.). В последние годы Хаксли писал двухтомную автобиографию и навещал старых друзей. Он умер от пневмонии в День святого Валентина 14 февраля 1975 г.

Генетика и биология развития: скорости генов

Генетика и биология развития бурно прогрессировали в течение первой четверти XX в. Однако мало что было сделано для их синтеза. Эмбриологи были поглощены механикой процессов онтогенеза, а генетики занимались выяснением законов, по которым происходит передача признаков. Эти две фундаментальные области биологии развивались в значительной степени разобщенно. Правда, генетические открытия сыграли важную роль в развитии эволюционной теории, но экспериментальная эмбриология на последнюю никакого влияния не оказывала. Странный отрыв дисциплин друг от друга объясняется несколькими причинами. С. Гоулд правильно показал, что важнейшая причина разрыва заключалась в отрицании экспериментальными эмбриологами биогенетического закона (Gould, 1977). Д. Осповат установил, что это отрицание исходит из фундаментальных трудов К. Бэра (Ospovat, 1976). Поскольку генетика делала акцент на передаче признаков, то вполне естественно существовал ее полный отрыв от эмбриологии.

Ситуация четко была схвачена Ф. Лилли в статье «Ген и процесс онтогенеза». «В настоящее время генетика постулирует, что на протяжении всей жизни данного индивидуума его гены в любом месте и в любое время всегда одинаковы, если не считать возникновения мутаций или аномальных расхождений хромосом, которые в дальнейшем подчиняются всем тем же законам. Важнейшая проблема развития — это именно та дифференцировка в пространстве и во времени на протяжении всей жизни данного индивидуума, которую генетика, по-видимому, явно игнорирует. Успехи генетики и физиологии развития могут привести лишь к более резкому разграничению этих двух областей науки,

и все надежды на их объединение (в вейсмановском смысле), по моему мнению, тщетны. Тем, кто желает, чтобы генетика легла в основу физиологии развития, придется объяснить, каким образом некий неизменяющийся комплекс может направлять течение упорядоченного потока развития» (Lillie, 1927, p. 368).

Ясно, что такое категорическое отрицание роли генетики в развитии биологии индивидуального развития и в создании синтеза между дисциплинами было обусловлено какими-то важными причинами. Во-первых, ранние менделисты представляли себе ген как некую частицу, передаваемую потомкам в сперматозоиде и яйце. Именно эти корпускулярные факторы (гены) обеспечивают развитие индивидуума в процессе онтогенеза. Естественно, подобные взгляды категорически отвергали экспериментальные эмбриологи, так как от них веяло преформизмом, теорией давно уже «похороненной». Во-вторых, менделизм откровенно допускал, что хромосомы и гены точно реплицируются и все клетки точно получают совершенно идентичные их наборы. Факты экспериментальной эмбриологии противоречили выводу менделистов. Было хорошо известно, что процесс онтогенеза состоит в последовательном распределении цитоплазмы яйца между клетками, которое сопровождается постепенным сужением ее морфогенетических потенций. Эмбриологи единодушно утверждали, что гены вообще не могут управлять онтогенезом. В-третьих, как уже отмечалось, между генетиками и эмбриологами существовало изначальное расхождение; менделевскую генетику интересовала главным образом передача признаков из поколения в поколение, тогда как эмбриология занималась развитием признаков в пределах одного поколения.

Генетика и экспериментальная эмбриология быстро развивалась в начале XX в. Научная школа Т. Моргана создала хромосомную теорию наследственности и тем самым добилась гигантских успехов в изучении передачи признаков (Morgan, 1934; Морган, 1937). В это же время активно действовали школы экспериментальных эмбриологов в США (F. Lillie, E. Wilson, E. Conklin, P. Harrison) и европейские школы (H. Spemann, Th. Bovery, O. Hertwig) (см. Баглай, 1979). Представители генетики и эмбриологии относились с уважением друг к другу, но, к сожалению, не могли навести мосты сотрудничества, и пропасть между науками сохранялась.

Е. Форд и Хаксли называли исследования Моргана и его школы великолепными, но дополняли, что Колумбийская школа Моргана изучала лишь один аспект — генетическую основу эффектов, создающих один или несколько внешних признаков у взрослого организма, в то время как стадии развития, посредством которых достигается результат, все еще в большей части остались вне поля зрения исследователей (Ford, Huxley, 1927, p. 112). Задача исследования виделась в том, чтобы изучить то, каким образом, гены контролируют время и скорости процессов развития у животных и растений, и тем самым получить информацию о форме их действия.

Концепция «скоростей генов» впервые была предложена в 1918 г. Р. Гольдшмидтом (см. Goldschmidt, 1938, p. 51–78). Он открыл, что «генетические расы» непарного шелкопряда *Limantria dispar* отличаются в генах, контролирующих скорости отложения пигмента у гусениц. В некоторых расах более светлые тона сохраняются до стадии куколки, в других расах окраска постепенно

становится более темной, причем процесс протекает с определенными скоростями. Гольдшмидт обнаружил, что скорости были средними у гетерозиготных гибридов с промежуточной окраской. Гольдшмидт был эмбриологом в начальный период научной деятельности и связал эмбриологическое и генетическое объяснение. Резкие различия между взрослыми формами, по Гольдшмидту, могут быть результатом слабых изменений на ранних стадиях развития. Эти слабые изменения увеличиваются в процессе индивидуального развития и роста. Гольдшмидт идентифицировал это небольшое количество генов, с которыми связаны скорости их действия.

В знаменитой книге Гольдшмидта «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940) есть раздел под названием «Мутации, влияющие на раннее развитие». Гольдшмидт указал, что уже в своей книге, написанной в 1920-е гг. (Гольдшмидт, 1923), он пришел к пониманию, что «гены, которые контролируют развитие, действуют путем изменения относительных скоростей интегрированного процесса дифференциации. Я обнаружил разные состояния некоторых генов и связал это с количеством генетического материала. Это привело к идее, что определенные единичные мутации могут количественно влиять на ранний эмбриональный процесс путем изменения его скорости относительно других этапов дифференциации. Если такая мутация будет выживать, она повлечет за собой, значительное отклонение развития» (Goldschmidt, 1940, p. 309).

Исследования Гольдшмидта, безусловно, оказали прямое воздействие на работу Хаксли и его учеников. Конечно, такое воздействие было связано с идеей скорости генов и методической стороной генетических исследований. Для Хаксли, который одновременно исследовал проблему относительного роста, важно было найти генетическую основу аллометрии. Гольдшмидт фактически был основоположником генетики и биологии развития, и всегда его имя Хаксли ставил рядом со своим именем. Лучшую оценку исследованиям Хаксли трудно придумать.

Е. Секстон в 1913 г. в Плимуте изучала менделевское наследование окраски глаз у рачка-бокоплава *Gammarus chevreuxi* (Sexton, 1924; Sexton et al., 1930). Она изучила всю гамму окраски от красной до черной, доказав, что красный цвет является рецессивным признаком. В 1921 г. Хаксли стал научным руководителем Форда, и они совместно выполнили серию исследований на *Gammarus,* используя результаты генетических исследований предшественницы, но резко «уклонились» в сторону генетики развития, реализуя задачу, упомянутую выше.

У рачка-бокоплава черная и красная окраска являются альтернативными менделевскими признаками. Все окраски глаз у взрослых особей вначале появлялись красными и изменялись к черным, по мере накопления меланина с определенной скоростью в течение развития. Форд и Хаксли открыли сеть генов, которые создают серии окрасок путем изменения как скоростей, так и времени отложения меланина в фасетке глаз. Процесс частично находится под средовым контролем, так как высокие температуры благоприятствуют отложению пигмента. Но существует и весьма сложный генетический контроль процессов индивидуального развития. Это лучше всего было видно, когда животные содержались при температуре в +23 °С. В этих условиях ген

R ведет к созданию черных глаз, в то время как у гомозиготы «rr» отложение меланина происходит позднее и равновесие достигается лишь тогда, когда глаза становятся глубоко шоколадными. Далее авторы открыли, что рецессивный ген S так резко замедляет отложение меланина, что у «rrss»-особей никогда не достигается равновесия даже при +23 °С. Упорно продолжая исследования, Форд и Хаксли открыли рецессивный ген скорости роста «m», который замедляет уровень отложения меланина ниже уровня, чем действие гена S, и особи rrssmm являются более «бледными», чем rrssMM.

Хаксли и Форд также показали, что рост тела в целом воздействует на окраску глаз. Причем и здесь существует комбинация генетических и средовых факторов. Если фактор среды замедляет рост тела, то обычно глаза остаются темнее, чем в случае нормального роста. В генетическом отношении интересен случай гомозиготы «mm», при котором настолько понижается скорость отложения меланина, что глаза «белеют» во всех вариантах роста тела. Образование точного оттенка окраски глаза взрослой особи может также зависеть от соотношения между факторами, управляющими отложением меланина, и факторами, управляющими скоростью роста глаз. При умеренном образовании меланина, чем больше область фасеток, тем слабее их окраска. Если же мутация делает глаз маленьким, то плотность меланина возрастает и глаз смотрится более темным.

Удивительно, что Хаксли и Форд сразу же создали триаду: генетика, развитие и эволюция. Если гены воздействуют на скорость индивидуального развития, то это позволяет отбору замедлять или ускорять развитие в размерах тела, структурных и физиологических признаках. Здесь уже в потенции содержалось генетическое объяснение аллометрии и неотении. Неотеническое объяснение происхождение человеческих признаков, связанное с ретардацией развития, имеет генетическую основу. Скорость действия генов прямо определяет соотношение частей в развивающемся организме или время появления структур в онтогенезе. И эти труднейшие эволюционные проблемы сразу же были изложены Хаксли и Фордом в нескольких предложениях. В воспоминаниях о Хаксли Форд писал, что в процессе экспериментальной работы его учитель все время держал в уме общие проблемы роста и развития организмов и проблемы эволюции. Концепция скоростей генов была для него принципиально новым объяснением феноменов, которые уже давно изучались специалистами (Ford, 1980). В воспоминаниях об этой совместной работе, Форд отметил такой момент. Когда дело дошло уже до публикации, Хаксли сказал: «Ты сделал больше и твое имя должно стоять первым» (Ford, 1989, p. 45)[5].

Другой ученик Хаксли, А. Харди, в коллективной книге, посвященной 65-летию Дж. Хаксли и вышедшей под названием «Эволюция как процесс», следующим образом оценил работу учителя и Форда: «Хорошо известна работа по изучению окраски глаз у *Gammarus,* где менделевские гены могут воздействовать на скорости различных процессов развития, ускоряя или замедляя

[5] В монографии Э. Келлер по истории концепции гена совершенно выпало направление генетики развития Гольдшмидта–Хаксли, и на труды этих авторов нет ни одной ссылки (Keller, 2000). Правда, вышла коллективная книга историко-научного и гносеологического характера, в которой анализируются проблемы, представленные в настоящей главе (The concept..., 2000; Moss, 2003).

появление некоторых признаков или частей тела по отношению к другим; это и есть объяснение механизма неотении» (Hardy, 1954, p. 126–127).

Хаксли и А. Вольски показали, что «альбиносы» и «бесцветные« мутанты возникают не в силу отсутствия гена R или «rr», и следовательно, у них не может откладываться меланин, а потому, что у этих мутантов отсутствует ретинальная часть глаза, где, собственно, и локализован меланин. Таким образом, мутация может не затронуть гены, которые образуют пигмент, как у истинных альбиносов, а только препятствовать появлению областей, в которых пигментообразующие гены могут проявить свое действие (Huxley, Wolsky, 1932).

Дж. Бейкер (ученик Хаксли по Оксфорду) предложил ультрасовременную оценку работы Хаксли и Форда: «Анализируемая работа — один из лучших примеров взаимодействия генетических и средовых факторов, контролирующих экспрессию гена (в этом случае “r”)» (Baker, 1976, p. 220).

Гольдшмидт следующим образом обобщил исследования Хаксли и его учеников: «Мутантные гены создают эффекты, которые отличаются от эффектов дикого типа, путем изменения скоростей процессов развития. Это могут быть скорости роста или дифференцировки, скорости реакций, ведущие к определенным физическим или химическим ситуациям в определенные времена развития, скорости процессов, которые ответственны за обособление эмбриональных потенций в определенное время» (Goldschmidt, 1938, p. 51–52).

С. Гоулд видел в исследованиях Хаксли и его учеников хорошую генетическую основу для понимания механизмов ускорения или замедления (неотения, педоморфоз) развития. «Последняя надежда концепции универсальной рекапитуляции была уничтожена благодаря открытию генов, контролирующих скорости процессов развития» (Gould, 1977, p. 204–205).

Исследования Хаксли и его учеников стимулировали Дж. Б. С. Холдейна связать концепцию скорости и времени действия генов с проблемами эволюции. «В эволюции существует общая тенденция, связанная с индивидуальным развитием: определенные признаки появляются прогрессивно раньше в жизненном цикле. Это связано со временем действия определенных генов. Другая общая тенденция — ретардация определенных признаков по отношению к жизненному циклу, и таким образом эмбриональные признаки сохраняются у взрослого организма. Феномен известен как неотения» (Haldane, 1932b, p. 15–16). Концепция скоростей генов широко использовалась эмбриологами и морфологами, а также эволюционистами, которые принадлежали как к неодарвинистам, так и к «уклонистам» от ортодоксии (см. de Beer, 1930, 1951).

Впоследствии стало ясно, какое огромное значение имели исследования Хаксли и его учеников. Кратко их можно суммировать следующим образом: гены контролируют скорость процессов развития и могут таким образом оказывать сильное влияние на зависящие от них события в течение онтогенеза. Если данный ген способен влиять на скорость роста какой-то определенной структуры, то он будет контролировать размеры этой структуры относительно размеров тела (генетические основы аллометрии). Кроме того, можно представить себе, что гены скорости регулируют абсолютные сроки появления любой данной структуры. Онтогенез слагается из связанных между собой и взаимозависимых процессов; то есть формирование каждой отдельной структуры зависит

как во времени, так и в пространстве от формирования других структур. Таким образом, изменения в сроках возникновения одного морфогенетического события могут иметь глубокие последствия, изменяя многие дальнейшие зависящие от него ступени онтогенеза. Онтогенез всегда представляет собой нечто целое, а не мозаику развивающихся структур. Хаксли прекрасно понимал важность изменений сроков морфогенетических процессов в ходе эволюции, особенно в случаях неотении, наличия рудиментарных органов и формирования крупных специализированных структур. Все эти идеи прекрасно развивались независимо Гольдшмидтом, Хаксли и его учеником Г. де Биром.

Хаксли не был склонен признавать в генетике самостоятельную науку. Но это не кажется странным или чересчур парадоксальным утверждением. В генетике он видел механизм, который должен быть использован для объяснения фактов и теоретических построений в рамках классической биологии (морфология, эмбриология). И это хорошо видно на примере его статьи, написанной с Фордом в 1927 г. Концепция скоростей генов, родившаяся для объяснения окраски глаз, вполне легко была экстраполирована в область познания роли неотении в происхождении человека. Неотения — общебиологический феномен, а концепция скоростей генов лишь компонент этого построения.

Синтез генетики, эмбриологии и морфологии и до сих пор идет с большим трудом по многим причинам. Но с позиций молекулярной биологии становится ясным, что главная причина состояла в том, что необходимо было убедительно показать, что гены контролируют онтогенез. Но еще более важно было выявить, как гены это делают (Нейфах, Тимофеева, 1976). В последнее время в центре внимания многих лабораторий стоят закономерности включения и выключения действия генов в развитии, получившие аббревиатуру evo-devo, возникла молекулярно-эволюционная биология развития. Возникла также и эпигенетика, в названии которой присутствует мысль, что в регуляторных процессах на уровне ДНК сама ДНК как бы не затрагивается. Именно надгенетические механизмы решают проблему, какой быть клетке, какие гены активировать для синтеза белка и клеточных процессов, а какие гены «репрессировать» (подр. см.: Карпов, 2003; Эпигенетика, 2010).

Проблемы относительного роста и теория эволюции

Вероятно, в этой области Хаксли сделал наиболее важное открытие. Его работа на эту тему была чисто аналитической. В 1971 г. в введении к переизданию книги 1932 г. по относительному росту Хаксли писал, что свои исследования, выполненные на *Uca pugnax*, он начал в 1913 г. Но первая публикация появилась лишь в 1924 г. Он начал исследование со сравнения роста брюшного отдела самки манящего краба. Именно в этом же году аналогичную работу на манящем крабе выполнил и опубликовал Морган (Morgan, 1924). Он изучал изменчивость в ширине брюшка у самок и пришел к выводу, что самки с ненормально маленьким брюшком растут медленнее. Хаксли показал, что у очень молодых образцов ширина брюшного отдела, выраженная таким путем, очень сходная у самок и самцов, но впоследствии она становится шире у самок путем относительного ро-

ста (по отношению к телу). При этом даже у самок с очень маленьким брюшком, оно всегда растет быстрее общих размеров тела (Huxley, 1924). Несколько месяцев спустя он опубликовал в "Nature" на двух страницах статью первостепенной важности о росте клешни у самцов одного и того же вида краба. Хаксли показал, что размер «*y*» клешни по отношению к размеру тела (или в более общей форме — размер дифференциально растущего органа) «*x*» может быть выражен формулой: $y = bx^k$, где «*k*» — измерение дифференциального роста клешни по сравнению с ростом тела (соотношение удельных скоростей роста), «*b*» — скалярный множитель. Величины «*x*» и «*y*» обычно откладываются в логарифмическом масштабе. Когда $k = 1$, соотношение размеров структур не меняется, рост происходит изометрически, что довольно редко. В большинстве случаев «*k*» отличается от 1 и пропорции меняются с изменением размеров (Huxley, 1924). Существенная теоретическая особенность этой формулы следующая: константа «*k*» не есть отношение двух размеров, но есть отношение между двумя скоростями роста. Далее, Хаксли выразил свой закон в логарифмической форме:

$$\log y = k \log x + \log b.$$

Логарифмическое уравнение легко доказывает существование гетерогонического, или позднее названного аллометрического роста. Гетерогонический рост органа будет демонстрировать прямую линию с наклоном $k/1$.

После формулировки уравнения относительного роста Хаксли упорно накапливал фактический материал, чтобы продемонстрировать гетерогонический рост в самых различных аспектах, которые в дальнейшем получили специальное название или даже превратились в самостоятельные направления исследований. Специалисты отмечают, что труды Хаксли «по данной тематике были более систематическими, чем по дедифференциации и морфогенезу» (Baker, 1976, p. 218). Хаксли показал, что соединение клешневой конечности краба *Maia squinado* демонстрирует различные значения для «*k*». Палец растет быстрее чем тело, а последнее быстрее, чем конечности (Huxley, 1927a).

Хаксли установил, что значение *k* не всегда постоянно на протяжении жизни животного. В содружестве с О. Ричардсом он выявил, что у самок зеленого краба (*Carcinus maenas*) ширина брюшка была позитивно гетерогонической ($k = 1{,}26$) по отношению к длине щитка, пока последний не достиг 17–22 мм, и тогда $k = 1{,}42$. Вероятно, это произошло в период, когда была достигнута половая зрелость (Huxley, Richards, 1931).

Более сложная ситуация была представлена Хаксли, когда он изучал размер клещей у уховертки обыкновенной (*Forficula auricularia*). Было показано, что длина клещей по отношению к длине тела демонстрирует позитивную гетерогонию. Вид, однако, является бимодальным по отношению к размерам клещей. Хаксли расположил все образцы в две группы: с большими и малыми клещами. В каждой из этих групп значение *k* было близко к изогоническому росту ($k = 1$). Вывод Хаксли таков: сосуществуют две равновесные позиции, но в одной из групп размер клещей падает (Huxley, 1927b).

В книге 1932 г. «Проблемы относительного роста» Хаксли изложил огромный фактический материал по дифференциальному росту, который в дальнейшем был

использован исследователями в самых различных аспектах. Так, например, он эффектно приложил концепции относительного роста к анализу фенотипического полиморфизма. Оказалось, что хотя муравьи-солдаты из-за своих огромных головы и челюстей выглядят иначе, чем другие рабочие особи, все многообразие форм укладывается в одну кривую каст в семьях муравьев. Это означает, что, хотя более крупные рабочие выглядят иначе, чем мелкие, из-за своих огромных голов и челюстей, весь этот ряд в целом отражает проявление одного генетически детерминированного закона роста.

Хаксли специально обсудил вопрос об отрицательной гетерогонии в связи с вопросом о филогенетическом значении редуцированных структур. Долгое время считалось, что результат редукции с точки зрения филогении создает изменения относительно малого систематического значения. Распространенная точка зрения была опровергнута Гольдшмидтом в работах 1920-х гг. Гольдшмидт убедил Хаксли в важности исследований гетерогонического роста в связи с редукцией структур. Логика Хаксли сводится к следующему. Если первоначальные стадии в редукции структуры включают уменьшение в активности скоростей генов, контролирующих рост (случай отрицательной гетерогонии), простой факт существования рудиментов конечностей у эмбриона чешуенога не является доказательством какой-либо рекапитуляции признаков предковой взрослой формы; это есть доказательство репетиции эмбриональных признаков. И далее Хаксли отметил, что, так как размер гетерогонического органа связан с размером тела, то степень редукции, например, конечностей можно объяснить независимо от вопроса о функциональном значении структуры или органа.

Концепция дифференциального роста оказалась весьма продуктивной и при анализе палеонтологического материала и сравнительного морфологического анализа близких видов. При этом выявляются как явно адаптивные тренды, так и варианты направленного ортогенетического роста, определяемые принципами дифференциального роста и мало связанные с адаптивностью. В качестве примера Хаксли (а вслед за ним и Гольдшмидт) приводят гигантские рога титанотериев. «Относительный рост рогов или другого гетерогонического (аллометрического. — *Я. Г.*) органа автоматически определяется как вторичный результат общего механизма роста и поэтому *не имеет адаптивного значения* (Huxley, 1932, p. 214). Хаксли и Гольдшмидт склонялись к мысли, что эволюция этих крупных рогов представляла собой приобретение нового типа морфогенеза. Гольдшмидт считал, что эволюция в данном случае есть классический пример макроэволюции на основе системных мутаций, и склонялся к принятию ортогенетических идей Г. Осборна (Goldschmidt, 1940, p. 319). Хаксли также упоминает имя Осборна, но более осторожно. В цитируемой книге 1932 г. в разделе «Гетерогония и эволюция» (p. 218–219) он вновь вернулся к примеру с титанотерием. «Теоретически наиболее интересный случай, изученный Осборном в 1929 г., связан с *Titanotheres*. Осборн интерпретировал материал в духе строгого ортогенеза, т. е. используя представления о предетерминированной вариации зародышевой плазмы. Хотя точнее было бы сказать о направленной эволюции. Крайне трудно найти адаптивное значение для рогов на ранних стадиях их эволюционного развития, когда они представлены

лишь простыми зарождающимися шишками, и еще более трудно, когда они просто существуют в потенции!» (Huxley, 1932, p. 219).

В конце книги Хаксли однозначно писал, что изучение дифференциального роста имеет прямое отношение к решению проблем неадаптивных признаков и ортогенеза (Huxley, 1932, p. 244).

Однако уже в 1934 г. А. Херш (Hersh, 1934) сразу же представил материалы, демонстрирующие адаптивный характер дифференциального роста. Эоценовые предки титанотериев были мельче, и рога у них либо отсутствовали, либо были короче. Размеры рогов у титанотериев радикально увеличились с увеличением общих размеров тела в процессе их эволюции в течение олигоцена. Херш построил график в логарифмическом масштабе, в котором по обеим осям все виды титанотериев укладывались в одну и ту же, как позднее было названо, аллометрическую кривую с очень высоким значением «k». Следовательно, регуляция роста в процессе онтогенеза титанотерия происходила таким образом, что увеличение размера черепа сопровождалось еще большим увеличением его носовой области. Очевидно, крупные размеры всего тела и рогов создавали селективное преимущество, и поэтому данная аллометрическая тенденция сохранялась.

Наклон кривой аллометрического роста какого-либо органа может либо меняться в онтогенезе, либо различаться у разных видов. Регуляция размера зачатка, из которого развивается орган, может существенно изменить характер аллометрического соотношения. В свою очередь, размер зачатка может зависеть от скорости клеточного деления, и от мутаций генов, контролирующих эту скорость. Так легко Хаксли перебросил мост между эволюционной важностью аллометрии и важностью изменений генов, регулирующих скорости роста и развития.

Концепция скорости генов (rate of genes) была приложена для понимания соотношения онто- и филогенеза, и вообще эта концепция настолько была важна для Хаксли и его учеников (например, де Бира), что именно через нее осуществлялся поиск связей между генетикой, эмбриологией и морфологией (Churchill, 1980; Waisbren, 1988). Хаксли пытался аргументировать, что все те случаи, которые ранее оценивали в терминах рекапитуляции Э. Геккеля, можно легко объяснить в терминах скорости генов. Если ген вызывает ускоренный рост, то данный признак будет выражаться раньше в жизненном цикле, и биологи обнаружили прогрессивное смещение структур взрослого организма на эмбриональные стадии. Если же ген замедляет рост признака, то этот признак появится позднее в жизненном цикле, и это есть классический случай неотении, то есть обратное тому, что предсказывает биогенетический закон. Хаксли обратил внимание на важность связи аллометрии и генетики при объяснении редукции структур. Любая редукция структур включает на ранних этапах уменьшение активности генов, контролирующих рост, и это типичный пример отрицательной аллометрии.

Истоки генетического подхода Хаксли к проблеме аллометрии следует искать в работах Гольдшмидта 1920-х гг., когда он высказал пророческие слова, вошедшие в его книгу 1940 г. *«Высокоспециализированный дифференциальный рост может быть инициирован образованием специфических гормонов*

(детерминирующих веществ) в определенное время; можно вообразить множество эволюционных процессов, которые вызываются небольшими количественными изменениями базисных генов, приводящим к сдвигам в упорядоченных во времени координациях» (Goldschmidt, 1940, p. 311).

Эти идеи были экспериментально подтверждены в работах и самого Гольдшмидта, и Хаксли. И недаром Хаксли назвал «excellent discussion» то, как Гольдшмидт связал с эволюцией генетику развития (Huxley, 1942, p. 513). Но Хаксли одновременно отчленил исследовательскую линию Гольдшмидт–Хаксли от представителей школы Моргана, которые пытались преуменьшить эволюционную важность изменений генов, контролирующих рост и морфогенез, и важность координации их действия в пространстве и во времени.

В книге Хаксли 1932 г. имеются два раздела по таксономии: «Гетерогония и таксономия: подвиды и таксономические формы» и «Гетерогония в группах выше вида» (Huxley, 1932, p. 204–215). Это важно по следующему соображению: Хаксли был редактором «Новой систематики», и упомянутые разделы свидетельствуют о том, что он был нацелен на решение проблем систематики. В этих разделах он обобщил большой литературный материал и выполнил собственные оригинальные аналитические исследования. Особенно подробно Хаксли проанализировал случай с шотландским оленем (*Cervus elaphus L.*). У этого вида значения b и a постоянны, но у различных организмов размер тела сильно варьирует. У шотландского оленя вес тела достигает 125 кг, а у карпатского — 250 кг. Хаксли установил, что рога растут одинаковым способом и их конечный размер по отношению к весу тела является строго аллометрическим ($b = 0{,}00162$, $a = 1{,}6$). Хаксли пришел к выводу, что генетические факторы практически не определяют разницу в весе двух форм. Вторым подтверждением служит факт интродукции шотландского оленя на Новую Зеландию, где он повел себя как карпатский олень. Хаксли понял, что типичная ошибка систематиков состояла в том, что они определяли процентные отношения частей и тела в целом. Концепция аллометрии пробудила в нем большой интерес к систематике.

Хаксли искал связь между дифференциальными скоростями роста и теорией эволюции. «Существование градиентов роста дает возможность для мутаций и отбора воздействовать на ряд частей корреляционным образом, и таким путем работает селективный процесс» (ibid, p. 222). Он стремился объяснить большие изменения в структуре так, чтобы не прибегать к идеям о большой реорганизации генома (Waisbern, 1988, p. 320). «Ясно, что главные генетические факторы, контролирующие какие-либо органы, которые демонстрируют гетерогонический рост, должны быть *скорости генов*, или другими словами гены, которые определяют скорости процессов индивидуального развития» (Huxley, 1932, p. 224). Морфология, эмбриология и теория эволюции хорошо дополнялись идеями генетики индивидуального развития. Естественно, разработка концепции дифференциального роста привела Хаксли к заключению, что не вся эволюция осуществляется на основе малых мутаций и тем самым постоянно носит адаптивный характер. Идея была высказана и ранее в совместной работе с Дж. Б. С. Холдейном в 1926 г. Но теперь он обладал огромным материалом, а в выводах был чрезвычайно осторожен.

В книге 1940 г. Гольдшмидт придавал не меньшее эволюционное значение концепции аллометрического роста и обсуждал ее более детально, нежели Хаксли. Впрочем, это не удивительно, поскольку становление концепции аллометрии заняло десятилетия, с все более глубоким осмыслением параметров и их соотношений.

В аспекте эволюционного синтеза тема аллометрии наиболее глубоко и оригинально была разработана в трудах Стивеном Гоулдом в период с 1965–1971 гг. Все его статьи написаны как законченные монографии, и поэтому есть смысл остановиться на наиболее известной работе. Широкую известность получили исследования Гоулда по росту гигантских рогов вымершего плейстоценового оленя (*Megaloceros giganteus*) (Gould, 1974). У крупных самцов размер рогов достигал 3–3,5 м. Гоулд показал, что рога этого оленя подчиняются тем же законам аллометрического роста, что и рога других оленей. Поскольку это был очень крупный олень, следовало ожидать, что и рога у него будут особенно большими. Но было ли это единственной причиной гигантских размеров рогов? Гоулд высказал мнение, что отбор сильно благоприятствовал таким огромным рогам, поскольку они играли важную роль в брачном поведении. До работы Гоулда пример с плейстоценовым оленем, как и пример с титанотерией, служили классическим доказательством ортогенеза. Трудно идти дальше анализа работ Гоулда, так как это уже выросло бы в самостоятельную тему исследования. Но труды Гоулда представляют собой откровенную попытку навести мосты между эволюционным синтезом, аллометрией, морфологией и эмбриологией. Интересно, что все работы Гоулда характеризуются систематическим использованием биометрических методов. Совершенствуя аппарат количественного анализа, Гоулд в качестве базиса использовал формулу Хаксли (см. Gould, 1977, p. 238–241).

К сожалению, сейчас нет возможности объяснить механизмы регуляторных процессов, лежащих в основе аллометрического роста. «Мы освободились от концепции эволюции путем создания новых генов в результате постепенного замещения нуклеотидов и вынуждены искать механизмы эволюции на уровне организации генов и их экспрессии в процессе онтогенеза, с тем, чтобы объяснить быстрые и глубокие изменения морфологии» (Рэфф, Кофмен, 1986, с. 74). В этой связи, по-видимому, настало время переосмыслить концепцию скоростей генов, выдвинутую Гольдшмидтом, Хаксли и Фордом.

Экспериментальная эмбриология, генетика и теория эволюции: синтез

«Дженералист» и «синтетист» — обычные характеристики Хаксли. Они касаются не только Хаксли — автора книги «Эволюция: современный синтез» (1942), но также Хаксли, написавшего вместе с сыном и отцом Уэллсами книгу «Наука о жизни» (Wells, Huxley, Wells, 1929–1930). Созданные в 1934 г. Хаксли вместе с Г. де Биром «Элементы экспериментальной эмбриологии», безусловно, тоже являются большим синтезом. Это отмечали специалисты и историки науки (Филатов, 1936; Witkowski, 1992; Churchill, 1992).

Ни один ученый не способен осуществить синтез в своей области исследования, который бы охватил все проблемы, факты и мнения. Синтез предполагает выбор определенных исходных принципов, вокруг которых создается обобщающая модель. Эта модель выполняет функцию гипотетико-дедуктивного метода, прокладывающего пути поиска и обобщения фактического материала. Теория градиентов Ч. Чайлда, теория организатора Г. Шпеманна, теория полей-градиентов Хаксли и де Бира и, наконец, классическая генетика и генетика индивидуального развития — все это вошло в обобщающую модель или синтез Хаксли — де Бира. Дж. Витковски внимательно собрал и проанализировал рецензии и отзывы на «Элементы...» (Witkovski, 1992). Буквально все рецензенты критиковали Хаксли и де Бира за широкое использование идеи полей А. Гурвича и генетики индивидуального развития. Первая идея просто казалась идеалистической, и ее необходимо вообще «отсекать» от наук. Что же касается генетики, то это другой, но не менее интересный вопрос. У «классических» эмбриологов просто было шоковое состояние. Зачем эмбриологии нужна генетика? Но именно такая реакция служит лучшим доказательством радикальной новизны синтеза в области индивидуального развития. И это понял только один эмбриолог из России — Д. П. Филатов (1936). В 1936 г. книга Хаксли и де Бира была переведена на русский язык под названием «Основы экспериментальной эмбриологии» (Гексли, де Бер, 1936). Такое название оказалось очень удачным, так как книга широко использовалась и до сих пор используется как учебник для университетов. Книга вышла под редакцией Д. П. Филатова и в переводе Т. А. Детлаф, которые были широко образованными учеными в области механики развития. Л. И. Корочкин, активно работавший в области генетики индивидуального развития на молекулярном уровне, в беседе прямо сказал, что книга Хаксли и де Бира остается одной из лучших и всегда находится под рукой на его столе.

Правомерен вопрос, как повлияло сотрудничество де Бира с Хаксли на его дальнейшую творческую судьбу. Самое интересное состоит в том, что главные темы, которые разрабатывал Хаксли, получили большее развитие в трудах де Бира, чем в исследованиях его учителя. Но этот тезис необходимо документировать. Де Бир внес огромный вклад в исследования сегментации, развитие черепа и гипофизной железы. В его сравнительно-анатомических исследованиях позвоночных всегда доминировала эмбриология. Он широко использовал концепцию неотении при обсуждении вопроса о происхождении таксонов любого ранга. Более того, он дал самый широкий обзор явлений неотении у беспозвоночных и позвоночных (см. de Beer, 1951, p. 52–69). Все его исследования были прямо связаны со сравнительной эмбриологией. В то же время он имел опыт экспериментального эмбриолога и совершенствовался в этой области (путешествовал в Германию и у Г. Шпеманна освоил методику трансплантации эмбрионов). Он создал серию книг, которые вполне можно назвать классическими: «Эмбриология и эволюция» (1930), «Эмбрионы и предки» (1940a, 1951), «Атлас эволюции» (1964). Все перечисленные книги преследовали одну цель — объединить эмбриологию и теорию эволюции. Проблемы гетерохронии и гомологии доминируют во всех трудах де Бира, но он же проявил себя как великий историк науки. Он подготовил к изданию записные книжки Дарвина по теории эволюции (1837–1839), переиздал рукописи

Дарвина 1840-х гг., которые предшествовали написанию «Происхождения видов», опубликовал статьи по эволюции А. Уоллеса и, наконец, написал монографию и серию статьей о Дарвине. Безусловно, мощный рост дарвиновской историографии в 1970–1990-е гг. по многим позициям должен быть благодарен де Биру.

Влияние Хаксли на воззрения де Бира хорошо видно даже при обсуждении проблемы гетерохронии, когда тот пытался осуществить синтез генетики и эволюционной эмбриологии. Де Бир широко использовал концепцию скоростей генов при объяснении феноменов гетерохронии, неотении и педоморфоза, а также при изучении общих принципов индивидуального развития. В книге «Эмбрионы и предки», изданной в 1951 г., имеется 8 ссылок на Гольдшмидта и 8 ссылок на Хаксли.

Связь между концепциями гетерохронии и скоростей генов виделась де Биру следующим образом: «Мы поэтому можем заключить, что путем действия различных скоростей гены могут изменять время появления определенных структур, как это описано в случае с окраской глаз у *Gammarus*. Это заключение представляет огромный интерес, так как позволяет нам увидеть, как могут происходить изменения в порядке появления структур. Этот феномен удачно назван гетерохронией» (de Beer, 1951, p. 20). Де Бир видел, каким образом возникают генетические и эволюционные преимущества у организмов, когда гетерохрония переходит в педоморфоз. «Только те виды подвергаются педоморфозу, которые обладают генами, способными проконтролировать процесс потери взрослых старых признаков при неотении и замещения новыми чертами организации. Возможно, гены способствуют формированию нового пути развития. Педоморфоз, именно таким путем, может прямо содействовать росту генетической и эволюционной пластичности» (ibid, c. 93).

Все свои размышления о гетерохронии де Бир представил в виде четырех заключений (ibid, c. 88):

1) Эволюционные новшества любого качества появляются на любой стадии онтогенеза и довольно часто у взрослого организма (анаболия по А. Н. Северцову).

2) Может меняться время и порядок (здесь де Бир активно использовал генетическое объяснение) появления признаков в онтогенезе потомка по сравнению с их предком.

3) Количественные различия между признаками следуют из гетерохронии и играют важную роль в филогении в дополнение к качественным новшествам.

4) Признаки организма эволюируют с разной скоростью и неодинаковым образом (мозаичная эволюция).

Свой генетический репертуар де Бир значительно расширил при обсуждении проблемы гомологии. Касаясь генетических основ структур, которые должны быть гомологичными, де Бир анализировал фенокопии, гомеозисные мутации и мутацию *eyeless*. Он пришел к заключению: «Признаки, которые контролируются гомологичными генами, не всегда бывают гомологичными. Поэтому гомологичные структуры вовсе не всегда контролируются идентичными генами и гомология фенотипов не предполагает сходство генотипов» (de Beer, 1971, p. 15). Проблема отношений между генетикой и эмбриологией возникла в творчестве де Бира явно под влиянием Хаксли.

Прелюдия к эволюционному синтезу

Еще в 1920-е гг. Хаксли считал случайные мутации и естественный отбор главными причинами эволюции. В 1926 г. Хаксли и Дж. Б. С. Холдейн опубликовали небольшую книжку под названием «Биология животных» (Huxley, Haldane, 1926). Авторы высказали интереснейшую по тем временам идею о том, что отбор действует в природных популяциях как на мелкие мутации, так и на сальтационные изменения, и это расширяет теоретические возможности концепции селектогенеза, особенно при обсуждении проблемы происхождения надвидовых таксонов. В «Науке о жизни» (1930), посвятив главу проблеме естественного отбора, Хаксли выделил отбор как движущий фактор эволюции и фактор стабилизации популяций и видов. В разделе «Отбор как консервативная сила» он искал способы, чтобы объяснить то, что современные эволюционисты называют эволюционным стазисом. Хаксли подробно рассмотрел вопрос о географической изоляции и пришел к выводу, что эффект изоляции помогает создать новые формы и это есть каждодневный факт систематической биологии.

Таким образом, уже в 1920-е гг., когда существовал веер самых разнообразных концепций эволюции, Хаксли занял вполне четкую позицию, направленную на поиск путей взаимодействия между генетикой и теорией отбора. В 1936 г. он опубликовал статью «Естественный отбор и эволюционный прогресс» (Huxley, 1936), где сумел в сжатой форме изложить практически все важнейшие проблемы эволюционной теории, которые позднее вошли в его знаменитую книгу 1942 г. В этом аспекте ни одна из публикаций по эволюционной теории, вышедшая в 1930–1940-е годы, не может сравниться со статьей Хаксли по глубине постановки задачи. Ситуация в биологии так была охарактеризована Хаксли: «В настоящее время биология находится в фазе синтеза. До этого времени новые дисциплины работали в изоляции. Сейчас проявилась тенденция к унификации, которая является более плодотворной, чем старые односторонние взгляды на эволюцию» (ibid, p. 81). Предельно современно Хаксли охарактеризовал множественность форм эволюции. Уже тогда в воззрениях Хаксли постепенность эволюции (градуализм) и ее приспособительный характер (адаптационизм) вовсе не являлись постоянными характеристиками любого эволюционного процесса, так как для большинства наземных растений свойственна именно прерывистость и резкое образование новых видов. Любые виды, представленные небольшими изолированными популяциями, эволюируют прерывисто и не всегда адаптивно, а широко распространенные и доминантные виды чаще всего демонстрируют градуальность.

Толерантность Хаксли к разнообразию мнений наглядно проявилась при сравнении эволюционных воззрений физиологов и систематиков. Для физиолога проблема эволюции всегда есть проблема происхождения адаптаций, а систематик обычно пренебрегает существованием адаптивных признаков от уровня вида вплоть до палеонтологических трендов. Хаксли спокойно принимал крайние точки зрения как имеющие право на существование, поскольку эволюционный процесс всегда демонстрирует компромиссы между адаптивностью и нейтральностью.

При анализе проблем вида и видообразования Хаксли рассмотрел трансформацию вида во времени и дивергентную эволюцию в пространственно-временном измерении. Он представил стерильность или пониженную плодовитость гибридов (репродуктивная изоляция) в зоне вторичных контактов ранее изолированных популяций в качестве главного критерия, свидетельствующего о завершении процесса видообразования. При этом репродуктивная изоляция может возникать внезапно или резко, но последующая дивергенция может происходить градуально. Внезапность процесса видообразования, по Хаксли, лежит в специфических генетических механизмах (гибридизация, полиплоидия), но резкое происхождение новых видов путем хромосомных или геномных аберраций может иметь место и без гибридизации.

Самым главным новшеством Хаксли при обсуждении проблем естественного отбора и адаптации была идея о широком распространении в популяциях *потенциально преадаптивных мутаций*. Этот тип мутаций играет важнейшую роль в макроэволюции, особенно в периоды резких средовых перемен. Обсуждение проблемы преадаптации на генетико-популяционном уровне открыло возможность ввести эту сложную и мистическую проблему в русло строго научного анализа (Георгиевский, 1974).

Хаксли не просто возродил старую проблему о соотношении онто- и филогенеза, а пытался увязать ее с проблемами генетики индивидуального развития. Фактически он один из первых, следуя за Гольшмидтом и Дж. Б. С. Холдейном, подводил генетику под понимание эволюционной роли ранних онтогенетических перестроек, ведущих к формированию новых морфологий. Например, мутация, воздействуя на относительную скорость роста глаза, изменяет глубину его пигментации. Генетика прямо вторгалась в изучение взаимодействия частей в развивающемся организме в предложенной Хаксли и Фордом концепции скоростей действия генов (rate of genes).

Именно эта концепция, по мнению авторов, лучше всего подходила для вскрытия генетических механизмов неотении, позволяющей объяснить быструю эволюцию таксонов, находящихся в тупиках специализации. В результате неотении «*сбрасываются*» крайне специализированные конечные стадии онтогенеза, и тем самым «омоложенный» таксон приобретает высокие темпы эволюции и одновременно между крупными таксонами могут образовываться большие разрывы. При таком пути эволюции все попытки исследователя найти переходные формы являются просто безнадежными. Еще в 1933 г. Н. К. Кольцов опубликовал статью «Проблема прогрессивной эволюции», в которой показал широкую распространенность явлений неотении в животном мире, а спустя 10 лет А. Л. Тахтаджян вскрыл роль неотении в происхождении высших растений, в том числе и цветковых (Кольцов 1933; Тахтаджян 1943; Галл, 2005).

Проблему соотношения онто- и филогенеза Хаксли рассматривал в исследовательском поле, где можно обнаружить эпигенетические механизмы, объясняющие направленность эволюции. Р. Гольдшмидт, Дж. Б. С. Холдейн и Дж. Хаксли создавали физиологическую генетику и генетику индивидуального развития, стараясь при этом решать старые фундаментальные проблемы эволюции.

Из всех создателей эволюционного синтеза в англо-американском языковом пространстве лишь Хаксли еще в 1936 г. далеко ушел от исключительно

трансмиссивной (морган овской) традиции в генетике, которая доминировала в трудах Ф. Добржанского, Э. Майра, Дж. Симпсона и Л. Стеббинса. Эта сторона деятельности Хаксли или подвергалась критике, или просто замалчивалась. Но сейчас, когда вновь широко обсуждается вопрос о роли крупных онтогенетических перестроек в эволюции, следует вспомнить и о Хаксли. Надо вспомнить и то, что впервые оригинальную концепцию о роли онтогенетических перестроек в эволюции предложил А. Н. Северцов (см. главу 2 о А. Н. Северцове), в начале XX в., и идеи российского ученого продолжают воздействовать на современную науку (см. Takhtajan, 1991).

Идеи прогрессивной эволюции широко обсуждали в XIX в. и в начале XX в. Многие биологи, философы и социологи безудержно верили в прогресс. Для Хаксли важно было показать, что естественный отбор ответствен не только за адаптацию, но и за самые разнообразные морфологические преобразования. В процессе биологической эволюции прогресс, по Хаксли, прежде всего, проявляется в возникновении новых адаптивных типов. Магистральная линия эволюции, или неограниченный прогресс, связана с появлением такого новшества как концептуальное мышление, благодаря которому биологическая эволюция переросла в психосоциальную. Хаксли с неуемным оптимизмом писал о человеке, который как бы в своих руках держит эволюционный прогресс, и его будущей судьбе. Он высказал надежду, что изучение эволюционного прогресса позволит биологам войти в число компетентных специалистов, изучающих становление и развитие человеческого общества. Итак, концепция эволюционного прогресса очень важна была для Хаксли, так как составила теоретический фундамент для выявления преемственности между биологической и социальной эволюцией.

Статья Хаксли 1936 г. не просто была одним из первых исследований по синтетической теории эволюции, но значительно выходила за канонические рамки эволюционного синтеза, в рамках которого эволюционисты пытались практически все экстраполировать из генетики популяций или систематики на уровне небольших таксонов на большую эволюцию. Выбор триады «генетика — индивидуальное развитие — эволюция» определил принципиально новые пути теоретизирования, по которым никто не пошел так последовательно, как Хаксли еще в 1936 г. Позднее на этот нестандартный творческий путь в некоторой степени стали И. И. Шмальгаузен в 1939 г. и Р. Гольдшмидт в 1940 г. Эволюционные воззрения великих биологов существенно различались по кардинальным проблемам эволюции, и это свидетельствует о том, какие огромные возможности до сих пор таит в себе упомянутая триада. Концепция Хаксли была иерархической системой, в которой четко выделяются уровни генетико-популяционных процессов, видообразования, эволюционных трендов (от семейств до филума), эволюционного прогресса, а также строго объясняется формирование эволюционных новшеств.

Новая систематика: клинальная изменчивость

В 1937 г. Комитет по таксономии Великобритании организовал Ассоциацию по изучению систематики по отношению к общей биологии (Winsor, 1995). В Ассоциацию вошли видные ботаники и зоологи, а Хаксли практически

единогласно был избран ее председателем. Выбор Хаксли руководителем нового объединения был вполне закономерным шагом. Ассоциация ставила задачу исследовать взаимоотношения между систематикой и теорией эволюции в новых исторических условиях. После публикации Адреса 1936 г. Хаксли автоматически выдвинулся в число лидирующих эволюционных биологов. Деятельность Ассоциации была настолько активной, что уже в 1940 г. был издан коллективный труд «Новая систематика» и Хаксли стал его организатором и ответственным редактором. Но прежде чем подготовить коллективный труд, Хаксли выполнил важные работы по внутривидовой изменчивости, которые обсуждались в литературе по систематике и теории эволюции.

Работы Хаксли по клинам фактически продолжили исследовательскую линию статьи 1936 г. Хаксли настаивал на том, что эволюция в многочисленных видах со сплошным ареалом и постепенными климатическими изменениями и в географически отдаленных малочисленных видах идет принципиально поразному. Соседние популяции будут сходны по внешним и внутренним признакам, и здесь, как правило, нет резких изменений в условиях среды, в таких областях, как, например, соседние районы на континенте или цепь островов, где каждый локальный климат постепенно переходит в соседний, образуя один непрерывный градиент. Пользуясь уже хорошо апробированным аналитическим методом (проблема относительного роста), Хаксли сконцентрировал внимание на «градации в измеряемых признаках», имеющих место у широко распространенных видов. Для градаций Хаксли предложил общий термин «клины» (Huxley, 1938). Термин оказался не только очень коротким, но и удачным, так как охватывал большой круг явлений по географической изменчивости, которую изучали более века самые различные специалисты (см. Майр, 1947; Галл, Попов, 1998).

Всесторонняя работа Хаксли по клинам была опубликована в 1939 г. Он выделил несколько типов градаций и детально рассмотрел пути, по которым признаки могут изменяться, когда вид переходит из одной области в другую (Huxley, 1939). Самым важным было деление на непрерывистые и прерывистые клины. В первом случае рассматривалась свободно скрещивающаяся популяция. В рамках прерывистых клин географически изолированные популяции могут быть подвидами или даже видами. В статье 1939 г. Хаксли определил клину как «географический градиент в фенотипических признаках». Широкое изучение географической изменчивости показало, что она носит клинальный характер. Ботаники установили, что клины могут расширяться и сужаться в силу климатических различий. Рассматривая вид во времени и палеонтологические тренды, Хаксли предложил термин «хроноклины».

Авторы «Новой систематики» широко приняли концепцию клин и использовали ее при интерпретации материалов по географической изменчивости. Хаксли явно привнес новые моменты в обсуждение проблемы (Huxley, 1940). Он рассмотрел все случаи клинальной изменчивости с точки зрения теории естественного отбора и, во-вторых, с позиций концепции широкого политипического вида. Подвид и географическая раса стояли в центре внимания Хаксли.

Н. В. Тимофеев-Ресовский использовал концепцию клин для объяснения случаев «сжимания» генофонда популяции в период резкого падения численности (Timofeeff-Ressovsky, 1940, p. 121). Далее он рассмотрел проблему клин

в самом широком аспекте. «Во многих случаях внутривидовая (и иногда также межвидовая) изменчивость демонстрируют явление географических градиентов признака, для которых Хаксли (1939) недавно предложил термин "клины". Географические клины часто представлены признаками, которые следуют так называемым "географическим правилам". Клины — полезная область для исследования и дискуссий в биогеографии» (ibid, p. 125). Н. В. Тимофеев-Ресовский рассмотрел различные биогеографические ситуации, при анализе которых очевидна ценность концепции Хаксли. Он полагал, что сужение клинальной изменчивости, связано с резким «сжиманием» популяции на периферии ареала, но, в отличие от Майра, не связывал этот феномен так прямолинейно с видообразованием (Timofeeff-Ressovsky, 1940, p. 125–127). Тимофеев-Ресовский оставил в стороне вопрос о прерывистости любой клинальной изменчивости в случае географического видообразования, то есть он активно не «выжимал» из малых изолятов их видообразовательные возможности.

Много примеров геоклин у водных животных содержится в статье Е. Вортингтона (Worthington, 1940, p. 293). Философ Дж. Джильмоур, активно участвовавший в работе Ассоциации, пришел к выводу, что для создания новой систематики особенно важны были работы Г. Турресона, Вавилова и Хаксли. Все они направлены на вскрытие сложной структуры вида путем комбинирования различных методов генетики, экологии и географии (см. Gilmour, 1940, p. 461–474).

Р. Гольдшмидт имел 25-летний опыт изучения географической изменчивости у непарного шелкопряда. Он быстро воспринял концепцию клин, но, в отличие от Хаксли, не столь категорически настаивал на селекционистской интерпретации клинальной изменчивости. Гольдшмидт нигде не подверг сомнению саму оригинальность идеи клин (Goldschmidt, 1940, p. 77, 88). Но, что удивительно, он провел прекрасный анализ клинальной изменчивости у европейских и японских рас непарного шелкопряда *Lymantria dispar*. Хотя между материковыми и островными расами имеется резкое различие, Гольдшмидт нашел клинальную изменчивость в направлении север–юг даже внутри японских рас, и обнаружил, что направление клины может быть различным для разных признаков. Клинальную изменчивость у бабочек Гольдшмидт впервые выявил не только для морфологических, но и для экологических и поведенческих признаков, и связал эти особенности с адаптацией к среде (подр. см.: Голубовский, Галл, 2003). Позднее, Хаксли назвал эти исследования Гольдшмидта «замечательными» (Huxley, 1944, p. 211).

И все же в вопросе об эволюционном значении клин Гольдшмидт скорее находился в двусмысленном положении. «Дарвиновские зарождающиеся виды имеют смысл лишь тогда, когда путь, ведущий к видовым различиям, есть продолжение подвидовых клин. Иначе любая изолированная популяция потенциально была бы зарождающимся видом» (Goldschmidt, 1940, p. 141). Теперь хорошо известно, что в малых изолированных популяциях процессы видообразования идут наиболее активно. Клины же чаще всего встречаются там, где найдены непрерывные серии популяций, как, например, в континентальных областях. Если же возникают какие-либо изолирующие факторы, в клинах возникает прерывистость. Поэтому клины служат признаком непрерывности,

но поскольку формирование видов требует прерывистости, то уменьшение числа клин — необходимое условие видообразования. Майр даже сформулировал правило, противоположное по смыслу высказыванию Гольдшмидта: *«Чем больше клин обнаружено в какой-либо области, тем менее активно в ней формирование видов»* (Майр, 1947, с. 161). Это положение Майр пытался подтвердить примерами. В сплошных континентальных областях умеренного пояса с многочисленными клинами имеется гораздо меньше признаков активного формирования видов, чем на тропических архипелагах или в других областях с островными ареалами видов.

В 1954 г. вышла коллективная монография «Эволюция как процесс», посвященная 65-летию Дж. Хаксли (Evolution as process, 1954). Майр в статье «Изменение генетической среды и эволюция» выдвинул принцип основателя (Mayr, 1954). При этом клинальный подход вошел в качестве важного компонента доказательств в пользу идеи быстрого видообразования в малых изолированных популяциях. Широко распространенные и процветающие виды с большим запасом генетической изменчивости, часто демонстрируют разнообразные клины. Наличие клин свидетельствует об эволюционном консерватизме вида. Таким образом, по Майру, широкая клинальная изменчивость — доказательство стабильности видов или «затухания» видообразования.

Концепция клинальной изменчивости вошла в современные монографии по истории эволюционных идей в биологии (Воронцов, 1999). Более того, Н. Н. Воронцов рассмотрел проблему клин в широком контексте адаптивности и нейтральности эволюции. «Клинальный характер изменчивости может быть не только свидетельством адаптивности того или иного признака, но и результатом интрогрессивной гибридизации двух ранее изолированных популяций, приобретших в прошлом в условиях изоляции мономорфизм по разным аллелям одного гена, а ныне интеградирующих в широкой области при отсутствии существенных географических барьеров. Перерыв клины почти всегда говорит о недавнем возникновении контакта между ранее изолированными популяциями и о том, что фиксация разных аллелей в разных изолятах произошла *случайно* (курсив мой. — *Я. Г.*)» (Воронцов, 1999, с. 528).

Как оценить коллективный труд «Новая систематика»? Типичная концепция вида старой систематики была основана на степени морфологического различия, и даже сейчас она представляет единственную практическую концепцию для всех музейных систематиков, которые описывают и каталогизируют группу. Основоположником этой классической концепции вида был К. Линней. Современная систематика делает акцент на популяционной структуре вида и изучении различных биологических свойств популяций (концепции политипического вида и биологического вида). Хаксли, Добржанский и Майр одинаково могут быть названы главными творцами новой систематики.

Для написания «Новой систематики» Хаксли собрал интернациональный коллектив — 23 авторов из пяти стран (Великобритания, США, Новая Зеландия, СССР, Германия). Авторами книги стали такие авторитетные ученые, как Н. В. Тимофеев-Ресовский (раздел «Мутации и географическая изменчивость»), С. Дарлинтон (раздел «Таксономический вид и генетические

системы»), С. Райт («Статистические закономерности менделевской наследственности и связи с видообразованием»), Г. Мёллер («Значение исследований дрозофилы для систематики»), де Бир («Эмбриология и систематика»), Э. Форд («Полиморфизм и систематика»), Н. И. Вавилов («Новая систематика культурных растений»).

Ясно, что по отдельным позициям коллективный труд «Новая систематика» превосходит любую работу по данной тематике. Но преимущество одного автора состоит в том, что есть возможность последовательно и в целостном виде изложить законченную концепцию. Это, действительно, было сделано Майром в 1942 г. в книге «Систематика и происхождение видов» (Мауг, 1942).

Итак, «Новая систематика» — на самом деле важный этап в развитии систематики в целом. Адрес 1936 г. (Huxley, 1936) и концепция клины позволили Хаксли, можно сказать, раньше всех «прочувствовать» быстро развивающиеся новые области биологии как истоки новых теоретических основ самой фундаментальной биологической науки — систематики.

Эволюция: современный синтез

После публикации Адреса 1936 г. «Естественный отбор и эволюционный прогресс» Хаксли сразу же приступил к написанию обобщающей монографии по теории эволюции. Книга объемом 652 страницы увидела свет в 1942 г. Второе издание вышло уже в 1944 г.

В предисловии Хаксли очень кратко изложил суть задуманного в книге: «Наступило время для нашего быстрого продвижения в понимании эволюции. Генетика, физиология развития, экология, систематика, палеонтология, цитология, математический анализ доставляют новые факты или новые средства исследования. Сейчас необходим синтез» (Huxley, 1944, p. 8). Посмотрим на последовательность дисциплин в синтезе Хаксли. После генетики он сразу же называет биологию развития. Уже здесь можно искать многие особенности труда Хаксли, отличающегося от других авторов. Хаксли как бы продолжает исследовательскую линию 1920–1930 гг., и в этом отношении его можно сравнить с Р. Гольдшмидтом.

В отличие от монографий Добржанского, Гольдшмидта, Майра, в анализируемой книге нет четкого деления на микро- и макроэволюцию. В ней все излагается в цельном едином русле. Генетика пронизывает всю книгу, причем не только популяционная генетика, но и анализ эволюции генетических систем, генетика индивидуального развития. Все это легко просматривается даже по оглавлению книги Хаксли. Но так как книга Хаксли не переводилась на русский язык, необходимо воспроизвести оглавление книги, которое уже само по себе говорит о многом.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие
Глава 1. Теория естественного отбора
1.1. Теория естественного отбора

1.2. Природа вариации
1.3. Затмение дарвинизма
Глава 2. Множественность (форм. — *Я. Г.*) эволюции
2.1. Гетерогенность эволюции
2.2. Данные палеонтологии
2.3. Эволюция редких и широко распространенных видов
2.4. Адаптации и их интерпретации
2.5. Адаптация и отбор
2.6. Три аспекта биологического факта
2.7. Главные типы эволюционного процесса
Глава 3. Менделизм и эволюция
3.1. Мутации и отбор
3.2. Гены и признаки
3.3. Изменения в экспрессии гена
3.4. Эволюция доминантности
3.5. Типы мутаций
3.6. Специальные случаи: меланизм, полиморфизм, флюктуирующие популяции
3.7. Мутации и эволюция
Глава 4. Генетические системы и эволюция
4.1. Факторы эволюции
4.2. Ранняя эволюция генетических систем
4.3. Система мейоза и ее значение
4.4. Последствия полиплоидии
4.5. Гибридизация и детерминация пола: заключение
Глава 5. Проблема вида. Географическое видообразование
5.1. Биологическая реальность вида
5.2. Различные формы видообразования
5.3. Географическое замещение: природа подвидов
5.4. Клины
5.5. Пространственные и экологические факторы в географической дивергенции
5.6. Последовательное изменение областей при географической дифференциации
5.7. Принципы географической дифференциации
Глава 6. Видообразование, экологическое и генетическое
6.1. Локальная дифференциация по сравнению с дифференциацией географической. Экологическая дивергенция
6.2. Перекрывание ареалов у пар видов
6.3. Биологическая дифференциация
6.4. Физиологическая и репродуктивная дифференциация
6.5. Специальные случаи
6.6. Дивергенция с низкой конкуренцией: океаническая фауна
6.7. Генетическая дивергенция
6.8. Конвергентное видообразование
6.9. Ретикулярная дифференциация

6.10. Иллюстративные примеры
Глава. 7. Видообразование, эволюция и таксономия
7.1. Различные типы видообразования и их результаты
7.2. Видообразование и эволюция
7.3. Формы видообразования и метод систематики
Глава 8. Адаптация и отбор
8.1. Вездесущность адаптации
8.2. Адаптация и функция: типы и примеры адаптации
8.3. Закономерности адаптации
8.4. Адаптация как относительное понятие
8.5. Преадаптация
8.6. Происхождение адаптаций: неадекватность ламаркизма
8.7. Происхождение адаптаций: естественный отбор
8.8. Адаптация и отбор не всегда полезны для вида
Глава 9. Эволюционные тренды
9.1. Тренды в адаптивной радиации
9.2. Селективная детерминация адаптивных трендов
9.3. Очевидный ортогенез адаптивных трендов
9.4. Неадаптивные тренды и ортогенез
9.5. Ограниченность вариации
9.6. Последовательная эволюция. Следствия дифференциального развития
9.7. Другие последствия эволюционных трендов
Глава 10. Эволюционный прогресс
10.1. Является ли прогресс научной концепцией?
10.2. Определение эволюционного прогресса
10.3. Природа и механизм эволюционного прогресса
10.4. Ход эволюционного прогресса
10.5. Прогресс в эволюционном будущем

Уже оглавление «Эволюции...» Хаксли показывает, что ни один из обобщающих трудов по эволюции 1940–1950-х гг. по охвату материала и разнообразию тем не может сравниться с этой книгой. В ней как бы все время присутствует историческая перспектива. Историко-научный подход целиком положен в организацию первой главы как очерка методологических и философских проблем теории эволюции. Хаксли впервые в истории науки обрисовал конфликт между менделизмом и дарвинизмом в первой четверти XX в., в параграфе 1.3 «Затмение дарвинизма». Возрождение дарвинизма произошло, в первую очередь, в связи с рождением неоменделизма (второе поколение генетиков и генетиков-математиков). Хаксли кратко показал вклад и других наук в современную эволюционную теорию, всячески подчеркивая, что она уже совсем другая, чем учение Дарвина и его последователей.

Многие историки науки и философы уже даже не подозревают, что именно Хаксли впервые выполнил логико-методологический анализ структуры самой теории Дарвина. Он отмечал строгий дедуктивный элемент в дарвинизме. Хаксли подчеркивал, что Дарвин основал свою теорию на трех наблюдаемых

фактах и двух дедукциях из них. Первый факт есть тенденция всех организмов увеличивать свою численность в геометрической прогрессии (параметр Т. Мальтуса). Второй факт: несмотря на тенденцию к прогрессивному росту численности любой популяции, численность данного вида остается более или менее константной. Следствие 1, дедуцированное из этих двух фактов, — борьба за существование: так как молоди рождается больше, чем может выжить, то должна быть конкуренция за выживание и, следовательно, за размножение.

Третьим фактом Дарвина Хаксли назвал вариацию: все организмы варьируют в разной степени. Следствие 2, дедуцированное из следствия 1 и трех фактов, — естественный отбор (Huxley, 1944, p. 14). Хаксли подробно «разложил» и предельно ясно прокомментировал логическую структуру теории Дарвина, при этом он сделал акцент на современном понимании вариации в связи с достижениями генетики. Но этот комментарий Хаксли с позиций гипотетико-дедуктивного метода нашел полное понимание и развитие лишь спустя много лет (Ghiselin, 1969; Mayr, 1982, 1992).

Во второй главе (всего 16 страниц) Хаксли в сжатом виде затронул большинство проблем эволюции и четко изложил свою позицию. Он употреблял выражение «множественность форм» в двух значениях. Во-первых, различия в интенсивности действия эволюционных факторов у различных групп организмов. Во-вторых, иерархия эволюционных уровней от популяционной динамики до эволюционных трендов и эволюционного прогресса[6].

При обсуждении множественности форм эволюции, Хаксли проявил самый широкий плюрализм, не замыкаясь в рамках теоретической популяционной генетики. Он даже указал на то, что объяснительные возможности теоретической генетики популяций должны иметь пределы, и пытался определить пути их поиска. Причем наличие пределов в действии и в распространении теории есть явный признак ее зрелости и подтверждает мысль о том, что это действительно научная теория, а не метафизическое построение. «Мы начинаем понимать, что различные группы могут показывать различные виды эволюции» (Huxley, 1944, p. 45). И тут же вполне резонно отметил, что различные группы организмов проявляют различные свойства индивидуального развития, физиологические, генетические и групповые качества. «Различные эволюционные агенты отличаются в интенсивности и иногда в качестве у различных групп организмов, частично благодаря различиям в образе жизни, частично благодаря различиям в генетической конструкции. Ни одна *формула* (курсив мой. — *Я. Г.*) не может быть универсально приложима; но различные аспекты эволюции должны быть изучены в каждой группе животных и растений» (Huxley, 1944, p. 46). Для обозначения особенностей эволюции в разных группах животных и растений Хаксли ввел понятие «*сравнительная эволюция*» (ibid, p. 128). К. М. Завадский и Э. И. Колчинский развивали идею *«эволюция эволюции»*, которая в идейном плане близка воззрениям Хаксли (Завадский, Колчинский, 1977).

При анализе множественности форм эволюции Хаксли весьма кратко, хотя и в разных аспектах, обсудил проблему адаптивности и нейтральности. Далее

[6] Позиция Дж. Хаксли в вопросе об иерархичности эволюции целиком была воспринята Н. Элдриджем в его книге, где эта идея заняла центральное место (Eldredge, 1985).

эта актуальная проблема прошла через весь текст книги, включая и макроэволюцию («большую эволюцию»). Добржанский в 1937 и Майр в 1942 гг. также проверяли и широко использовали модель генетического дрейфа Райта при изучении генетического полиморфизма, внутривидовой дифференциации и видообразования. Но проблемы «большой эволюции» они оставили за скобками.

Хаксли рассматривал панадаптационизм А. Уоллеса, А. Вейсмана, Е. Паультона как крайние и уже выпавшие из рамок современных воззрений на естественный отбор и теорию эволюции в целом.

Хаксли широко использовал данные экологов и генетиков. «Элтон хорошо показал, что периодические колебания в численности популяций позволяют чисто случайно закрепить редкую мутацию или комбинанацию генов» (Huxley, 1944, p. 112). Взгляды эколога нужно было подтвердить мнением генетика. Хаксли цитировал работы своего ученика Форда, а также Р. Л. Берг, которая показала, что в микропопуляциях *Drosophila melanogaster* случайная мутация растет в численности, а давление отбора падает (Berg, 1941).

При решении эволюционной проблемы любого ранга Хаксли пытался использовать возможности теоретической генетики популяций, в особенности идею генетического дрейфа Райта. В «Эволюции...» Хаксли содержится 37 ссылок на работы Райта и его идею генетического дрейфа. Приведем некоторые примеры, демонстрирующие то, как многопланово использовал Хаксли идею генетического дрейфа. Обсуждая значение для эволюции размера популяции, Хаксли писал: «Вид достигает самых больших эволюционных возможностей, когда он распадается на небольшие популяции. Частичная изоляция между группами создает благоприятные условия для взаимодействия между адаптацией к локальным условиям, дрейфом и неадаптивными рекомбинациями Сьюэлла Райта» (Huxley, 1944, p. 60; см. также p. 155).

Случай и адаптация занимают одинаковое место в эволюции. Хаксли отметил, что случайный аспект в эволюции всегда приводил в замешательство ранних селекционистов, когда они сравнивали дивергенцию форм на островах и на материке. Пятая глава «Эволюции...», посвященная географическому видообразованию, построена на широком использовании концепции генетического дрейфа. Хаксли привел множество конкретных примеров и дополнительных концептуальных подтверждений. Особенно высоко была оценена *концепция микрогеографической расы* Добржанского, предложенная в 1937 г. (см.: Галл, Конашев, 1979), и концепция Гольдшмидта *subsubspecies*, изложенная в его книге 1940 г. Хаксли отмечал, что примеры исследований неадаптивной внутривидовой дифференциации можно найти в работах по саранчовым Б. Уварова, различным видам островных птиц Майра и пресноводным рыбам С. Хаббса (см. Huxley, 1944, p. 202). В пятой главе Хаксли дополнил список примеров, доказывающих роль случайных процессов в дифференциации вида. Самый яркий пример описан Дж. Гуликом (обобщение 1905 г.), исследовавшим разнообразие форм сухопутных улиток островов Тихого океана (ibid, p. 232–233). Хаксли особенно ценил личное сообщение великого авторитета в орнитологии Э. Штреземанна о быстрой случайной дифференциации птиц, обитающих на островах Ява и Суматра. Штреземанн показал, что родственные формы из

островов больших размеров не демонстрируют такой степени дивергенции от материковых предков. «*Здесь случайный тип изменения должен быть решающим*» (ibid, p. 238; курсив мой. — *Я. Г.*).

Но, пожалуй, интереснее всего то, что Хаксли обсудил проблему «нейтральность — адаптивность» на уровне макроэволюции, или «большой эволюции». В «Эволюции...» этому посвящен параграф 9.4 «Неадаптивные тренды и ортогенез». Естественно, при обсуждении темы в рамках «большой эволюции» необходимо сравнить книгу Хаксли с книгой Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции», изданной в 1944 г. (рус. пер. — Симпсон, 1948). Но такое сравнение невозможно, так как Симпсон проблему адаптивно-нейтральной эволюции вообще не обсуждал. В книге Симпсона имеется 12 ссылок на Райта, но ничего определенного не говорится о генетическом дрейфе. Его имя просто упоминается в ряду других авторов математической теории эволюции, при этом в разделах, не имеющих отношения к «большой эволюции». Обстоятельства заставляют рассматривать взгляды Хаксли «в одиночку».

Изложив огромный материал по адаптивной радиации различных групп животных, Хаксли перешел к анализу неадаптивных эволюционных трендов. «Кроме обычных трендов, составляющих радиацию группы, большинство ведут к адаптивной специализации, существуют и другие, для которых адаптивное значение не обнаружено» (Huxley, 1944, p. 504). Лучшим доказательством существования неадаптивных трендов служит параллельная эволюция многих линий лабиринтодонтов (группа вымерших амфибий). Линии лабиринтодонтов претерпевали радикальные изменения в биологии, причем вполне независимо и синхронно. Они переходили от водной к наземной жизни и обратно к вторично водной.

Хаксли перевел проблему адаптивно нейтральных признаков в русло дарвиновой идеи о коррелятивной вариации. Адаптивно бесполезный признак может быть сцеплен с полезным признаком. Но «существование факторов скорости генов имеет отношение к бесполезным признакам» (ibid, p. 533). Проблема адаптивной бесполезности органов рассматривалась Хаксли в связи с множественными эффектами генов. Органы, которые находятся под воздействием прямого отбора, будут модифицироваться системой генов; но гены подобной полигенной системы будут также иметь вторичные эффекты на «индифферентные» органы, и большинство вторичных эффектов будут вызывать дегенерацию в размерах или в функции. Хаксли писал: «Когда две связанные полигенные системы размещаются в одной хромосоме, то отбор действует так, чтобы изменить главный признак, который контролируется одной системой, в то время как признак, который контролируется другой системой, может стать бесполезным и путем рекомбинации разбивается (break up)» (ibid, p. 476).

Но в главе об эволюционных трендах имеется специальный параграф 9.4, посвященный неадаптивной эволюции, — лучшее доказательство того, что проблема большой эволюции действительно более всего волновала Хаксли и требовала вполне определенного решения. На уровне «популяция–вид» Райтом был разработан хороший «рабочий» аппарат. На уровне большой эволюции аналогичного специального аппарата не было; концепция скоростей генов

имела выход на проблемы макроэволюции, но непосредственно связывать ее с нейтрализмом просто было невозможно, да в этом и не было необходимости. Концепция Форда–Хаксли успешно служила «двум богам» сразу.

Проблемы градуализма, прерывистости и сальтации Хаксли широко обсуждал в главах 5–8. В Адресе 1936 г. Хаксли в нескольких предложениях четко сформулировал всю проблему. Он отметил, что видообразование может быть постепенным, внезапным и прерывистым, и затем воспроизвел эту проблему в «Эволюции...» (ibid, p. 30–31). Хаксли именно в главах по виду и видообразованию представил много доказательств о существовании множественных путей эволюции: от «чистого» градуализма до типичной прерывистой эволюции.

Явно принимая концепцию биологического вида, Хаксли указал на трудности, с которой сталкивается данная концепция. «Мы не можем просто утверждать, что вид — свободно скрещивающаяся группа, полностью изолированная от сходных групп. Это есть сверхупрощение. Существует много различных типов вида, дифференцированных в различной степени» (ibid, p. 168). Хаксли высказал идею о неравноценности видов, которую последовательно развивал в главах по видообразованию. Эта идея стала одной из руководящих при анализе проблем внутривидовой дифференциации и видообразования.

В параграфе 5.2 «Различные формы видообразования» Хаксли фактически изложил всю свою концепцию вида и видообразования, демонстрирующую широкий плюрализм. Поскольку раздел невелик по объему, то есть смысл держаться поближе к тексту. «Отдельный вид как целое может трансформироваться градуально и в конце концов получить новое видовое название (речь идет о трансформации вида в ископаемых сериях. — *Я. Г.*). Вид может и распадаться так же градуально на две или более дивергентные линии. При этом процесс обособления групп может идти вплоть до достижения бесплодия между изолятами, и процесс может происходить случайно, но последовательная дивергенция может проистекать и резко, и градуально. Это бывает тогда, когда вид гибридизирует с другим видом и их гибридный продукт может становиться затем новым видом. Но здесь первый вид дивергирует от второго, а второй конвергирует к первому (возможно, что подобное внезапное происхождение новых видов посредством хромосомных или геномных аберраций может иметь место без гибридизации). Мы можем теперь высказаться о типах видообразования, учитывая принципиально различные пути. Видообразование может быть градуальным и непрерывным или внезапным и резким, видообразование может быть дивергентным и конвергентным; и все эти процессы связаны с образованием видов» (ibid, p. 171). В нескольких предложениях Хаксли одновременно изложил свои взгляды на видообразование и целую исследовательскую программу. Она и была реализована в четырех главах, посвященных проблеме вида и видообразования.

Хаксли выделил четыре основных типа вида и соответственно формы видообразования: сукцессионное, географическое, экологическое и генетическое. Географическая модель видообразования, по Хаксли, чаще всего градуальна. Лишь генетическая модель, быть может, наиболее отчетливо демонстрирует внезапность процесса. Он точно отметил, что в случае географического видообразования пространственная изоляция является главной и первичной. Все

генетические трансформации являются просто последовательными и вторичными. Более того, видообразование может быть частью адаптивного тренда, как, например, лошадиные или слоны. «Наш анализ показывает, что большие тренды являются адаптивными. Таким образом, главный агент в создании сукцессионного видообразования есть отбор, хотя, возможно, что в некоторых случаях работает и *ортогенез*» (курсив мой. — *Я. Г.*) (ibid, p. 173). Но даже при анализе этого аспекта эволюции, где всегда господствовал градуализм и ортогенез, Хаксли допускал и прерывистость, и откровенный сальтационизм. «Сукцессионное видообразование частично или целиком может совершаться за счет прерывистых изменений. Они обычно называются "Мутациями Ваагена" по имени палеонтолога, который первый обратил на них внимание» (ibid, p. 174). Именно через анализ видообразовательных процессов у ископаемых видов можно выйти на проблемы большой эволюции. Хотя объем знаний здесь куда скуднее, чем при анализе рецентных видов, но эволюционных возможностей куда больше.

Н. Н. Воронцов, анализируя ситуации в современной эволюционной теории, весьма емко и точно определил характеристики эволюционного процесса. «Дискретность и континуальность, целостность и мозаичность, адаптивность и нейтрализм, детерминизм и стохастика неразрывно связаны в эволюционном процессе друг с другом. Вопрос "или-или" является ложным противопоставлением, он должен быть заменен на "и-и"» (Воронцов, 1999, с. 533).

В шестой главе «Эволюции...», посвященной экологическому и генетическому видообразованию, Хаксли привел огромный фактический материал об образовании гибридных форм и полиплоидов. Но встает трудный вопрос, как ранжировать эти образования. Он осторожно назвал их просто формами. Правда, Хаксли точно проанализировал географические и адаптационистские преимущества полиплоидов. Эти формы способны проникать в границы ареалов обычных видов и более жизнеспособны, чем их родичи или предки. Полиплоидность дает возможность виду выжить в условиях средового стресса. «В общем, тетраплоидные формы представляются лучше приспособленными к трудным условиям среды. Многие из них более устойчивы к холоду, чем их диплоидные братья. Соответственно, мы находим много тетраплоидных форм на севере и в горных районах. Почти все травы Шпицбергена являются полиплоидами» (Huxley, 1944, p. 337). Далее, как бы в современном цитогенетическом аспекте, Хаксли продолжал: «Скрещивание иногда имеет место между членами серий, создающих новые полиплоидные типы, которые затем могут быть преадаптированы к другим условиям. Полиплоидия, однако, редуцирует перспективную пластичность» (ibid, p. 338, 374).

Многие современные цитогенетики растений показали связь между полиплоидами и их распространением. Возрастание частоты полиплоидов с юга на север интерпретировали как результат большей устойчивости полиплоидов к крайним экологическим условиям. Обзор по данной проблеме составлен крупнейшим австрийским ботаником Ф. Эрендорфером в рукописи «Полиплоидия и распространение» (Ehrendorfer F. Polyploidy and Distribution. 1986. 96 p.). Многие цитогенетики отмечали, что полиплоидия повышает устойчивость к стрессовым ситуациям, но одновременно уменьшает экологическую пластичность.

Анализируя инверсии, Хаксли фактически поставил вопрос о том, что при некоторых обстоятельствах они способны внезапно создать репродуктивную изоляцию. «Дарлингтон был первым, кто нашел приложение фактам инверсий, вытекающим из их свойств (самое главное — инверсии "запирают" кроссинговер. — *Я. Г.*), и подобная "хромосомная изоляция" одинаково важна с другими более очевидными видами изоляции, такими как географическое обособление» (ibid, p. 332–333). Как первоклассный эволюционист, Хаксли добавил очень важное примечание к словам Дарлингтона: инверсии будут приобретать важное эволюционное значение, если они будут уменьшать плодовитость гетерозигот. Он как бы обошел самую главную трудность в проблеме хромосомного видообразования. Дело в том, что если хромосомные перестройки создают гетерозиготы, которые по фертильности превосходят обе гомозиготы, то процесс приведет к созданию хромосомного полиморфизма, но никогда не приведет к видообразованию. По сути дела, Хаксли наткнулся на проблему, которая является ахиллесовой пятой всей теории хромосомного видообразования. Хаксли грамотно справился с проблемой, указал на «самое слабое звено», которое надо преодолеть, чтобы запустить видообразовательный процесс на основе инверсий, а именно — уменьшение плодовитости гетерозигот (подр. см.: White, 1978, chapt. 6).

Внезапное видообразование происходит на основе партеногенеза и апомиксиса. На основе партеногенеза возникшие комплексы могут существовать или элиминироваться. В существующих комплексах после фазы быстрого возникновения следует фаза медленной дивергенции посредством малых мутаций (ibid, p. 334). Открытие партеногенеза у многих видов позвоночных животных, и особенно у ящериц, позволило выдвинуть идею о широком характере видообразования на основе и партеногенеза, и полиплоидии (см.: Боркин, Даревский, 1980). Российские цитогенетики растений с большим мастерством вскрыли структуру многих апомиктических комплексов, имевших принципиальное значение для понимания специфики быстрого и разнообразного видообразования (Рубцова, 1989).

Изложенные материалы однозначно свидетельствуют о том, что Хаксли не был ортодоксальным градуалистом, а признавал множественные пути видообразования.

Девятую главу «Эволюции...», посвященную эволюционным трендам, Хаксли основал на широком синтезе экспериментальной эмбриологии, аллометрии роста, генетики развития. Скорее всего, он один из самых первых написал, что экспериментальная эмбриология вносит важный вклад в теорию эволюции. Между тем многие крупнейшие эволюционные эмбриологи и морфологи, полагали, что экспериментальная эмбриология не вносит ничего нового и принципиально не способна что-либо дать теории эволюции (Adams, 1980, p. 193–225; Gilbert, 1994, p. 197). Через всю девятую главу «Эволюции...» прошла идея эмбриологического синтеза Хаксли — де Бира, освещенного эволюционным подходом.

Хаксли внес новые генетические аспекты в проблему макроэволюции. В самом деле, он в различных аспектах осветил воздействие генов на индивидуальное развитие и вытекающие эволюционные следствия. Особенно это видно

при обсуждении проблемы соотношения онто- и филогенеза. Никто до Хаксли не привносил так широко в эту проблему генетический аспект. Хаксли через небольшие изменения в скорости генов выходил на большие фенотипические эффекты, а Гольдшмидт очень часто просто фиксировал крупные морфологические изменения и называл их макромутациями. На улитках *Cepaea* Хаксли показал, как мутации в скоростях генов изменяют пигментацию и скорости роста. Но в других случаях эти же сравнительно небольшие генетические изменения приводят к резкому воздействию на метаморфоз, сдвигам в половой зрелости или в общей скорости роста и развития. Таким путем создается видимость макромутаций (Huxley, 1944, p. 532).

Хаксли, подводя итоги к главе об эволюционных трендах, писал: «*Ход Дарвиновой эволюции, таким образом, определяется (в различной степени у различных форм) не только типом отбора, не только частотой мутаций, не только прошлой историей вида, но также природой развивающихся эффектов генов и онтогенетическим процессом в целом* (курсив мой. — *Я. Г.*)» (ibid, p. 555).

Хаксли на протяжении всего творчества был в поиске критериев и интерпретаций эволюционного прогресса. «Эволюция...» вполне закономерно заканчивается главой, посвященной эволюционному прогрессу. Он утверждал, что эволюция птиц и насекомых всего лишь есть «длительная специализация». Крылья птиц привели их к эволюционному концу. Чрезмерная загруженность у насекомых врожденными рефлексами на «все случаи жизни» — аналогичный конец эволюции. Хаксли предложил три термина: «специализация» — для эволюции внутри высшего таксона; «ограниченный прогресс» — для почти всех случаев происхождения высших таксонов и «неограниченный прогресс» — для отобранной линии высшего таксона, ведущей к человеку (ibid, p. 563–564). Главный критерий неограниченного прогресса — контроль над средой и независимость от среды обитания. В Романесовской лекции 1943 г. он переформулировал проблему прогресса: всестороннее достижение, которое не закрывает дорогу дальнейшим достижениям. Исходя из такого понимания прогресса, он вполне однозначно отнес эволюцию птиц и насекомых к категории специализации. Концепция эволюционного прогресса позволила Хаксли раскрыть всю значимость эволюционной теории не только в пределах биологии, но и как теоретическое или научное основание для понимания возникновения человека и его свойств: морали, религии, литературы и искусства. Все прогрессионисты до Хаксли рассматривали проблему прогресса или в рамках социальных наук, или в рамках телеологического взгляда на эволюцию. Во всяком случае, в «Эволюции...» Хаксли, как и в Адресе 1936 г., «дотянул» теорию эволюции на основе естественного отбора до такого высокого иерархического уровня.

Таким образом, книга Хаксли «Эволюция...» была написана с позиций самого широкого плюрализма. В 1963 г. она была переиздана с новым обширным введением, в котором давалась оценка эволюционных событий, начиная с первого издания. В новом введении Хаксли сумел на нескольких десятках страниц упомянуть все важнейшие открытия в биологии и геологии. Например, он сделал переоценку идеи Вегенера о дрейфе материков. «Нам необходимо

знать данные о направлении и расстоянии дрейфа для различных континентальных блоков. Изменения в климате, которые они производят, должны вести ко многим эволюционным изменениям у животных и растений» (Huxley, 1963, p. XXIII). Хаксли высоко оценил исследования по эпигенетике К. Уоддингтона, так как любые знания о фенотипе помогают лучше понять природу естественного отбора (ibid, XXII). Конечно, из введения трудно однозначно судить о том, изменил ли Хаксли свою позицию в 1963 г. Но сам факт, что Хаксли не редактировал и не переписывал текст 1942 г., говорит, конечно, о том, что в его взглядах никаких принципиальных изменений не произошло. Об этом также свидетельствует его оценка книги Форда «Экологическая генетика» (1964). В письме к Форду Хаксли прямо писал, что автор книги явно переоценил роль естественного отбора в дифференциации популяций улиток *Cepaea* и принизил роль генетического дрейфа (см. Beatty, 1992, p. 187).

Во введении к «Эволюции...» 1963 г. Хаксли выразился более спокойно. Он указал, что Форд приводит в книге много примеров действия естественного отбора и стремится показать неадекватность генетического дрейфа (Huxley, 1963, p. XXII–XXIII). Здесь же во введении к новому изданию «Эволюции...» он высоко оценил принцип основателя Майра, который в законченной форме был опубликован в 1954 г. (Mayr, 1954), и показал его родственную идейную связь с концепцией генетического дрейфа, предложенной Райтом в 1931 г. Хаксли показал, что книга Майра 1963 г. «Зоологический вид и эволюция» во многом напоминает затвердённый синтез Форда. Майр переосмыслил свой нейтрализм 1942 г. с позиций естественного отбора и адаптации (вплоть до коадаптации генов). В рецензии на книгу Майра Хаксли прямо писал, что Майр оценил дрейф как второстепенный фактор (Huxley, 1963). Во введении к «Эволюции...» 1963 г. Хаксли отметил и большие изменения во взглядах Добржанского с 1937 г. по 1953 г., и реакцию С. Гоулда на это. Хаксли подчеркнул, что в 1930-е гг. Добржанский чаще всего интерпретировал хромосомный полиморфизм в манере Райта, позднее же главный акцент стал делать на естественном отборе. Из адаптационизма Добржанского, по сути дела, выросла балансовая модель генетической структуры популяций. Гоулд издал именно первую редакцию книги Добржанского «Генетика и происхождение видов» (1937), отмечая ее новизну и даже революционный характер. Таким образом, в теории эволюции в 1940–1960-х гг. произошли большие перемены в трактовке вопроса о роли случайных процессов и естественного отбора в эволюции. Но сам Хаксли остался при своем мнении.

В поисках новых принципов теории эволюции: эволюция, стазигенез, грады и клады

В сентябре 1950 г. Хаксли по приглашению Генетического общества США находился в Нью-Йорке, где произошла его встреча с Симпсоном. Две длительные беседы способствовали тому, что ученые резко изменили последующую тематику, которая обсуждалась в письмах и печатных трудах. В центр совместных интересов двух эволюционистов была поставлена

проблема стабилизации морфологического изменения. Мнение Симпсона, как палеонтолога, было чрезвычайно полезно Хаксли для будущей работы с ископаемым материалом. Он писал письма Симпсону и просил его стать экспертом по ископаемым рептилиям, птицам и млекопитающим.

В письмах Симпсон прямо писал о своем скептическом отношении к взглядам Хаксли на «большую эволюцию». Но он очень хотел как-то обрадовать коллегу и отмечал: «Существует сильное доказательство, что физические, структурные и функциональные различия становятся все менее и менее радикальными» (Swetlitz, 1995, p. 205). Симпсон попытался оценить величину морфологической стабилизации внутри отрядов и семейств млекопитающих. Для каждого отряда и семейства он выбрал период появления, период, как он думал, стабилизации морфологии и, наконец, период вымирания таксона. Он прямо писал, что совершенно ясно: морфологические изменения у большинства таксонов в конце концов стабилизируются. Но он не думал, что все стабилизируется в такой степени, что невозможна дальнейшая прогрессивная эволюция. Не собирая детальных доказательств, палеонтолог заключил: «Marsupialia, Insectivora, Primates, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla — каждая содержит группы, которые все еще эволюционно прогрессивны или вполне способны к прогрессу, если возможности среды этому позволяют». Эти интереснейшие наброски вошли в рукопись под названием «Total Tendency of Evolution» (1951– ?) (Swetlitz, 1995, p. 206). Таким образом, для Симпсона стабилизация морфологии в течение длительного геологического периода не носит абсолютный характер. Некоторые группы начали изменяться после длительного периода стабилизации. Например, рыбы были высоко стабилизированной группой и в Мезозое продемонстрировали мощную прогрессивную эволюцию. В знаменитой книге 1953 г. «The Major Features of Evolution» Симпсон также допускал, что стабилизация иногда следует из «наследственного» или «механического» лимитов, таких как редукция пальцев в эволюции лошадиных (Simpson, 1953, p. 255–258).

Хаксли получил драгоценную информацию по ископаемой летописи от Симпсона и в 1957 г. в "Nature" опубликовал статью, в которой ввел термин «стазигенез», обозначив им эволюционные процессы, ведущие к стабилизации и персистированию типов и паттернов организации, от вида к филуму (Huxley, 1957, p. 454–455). Хаксли целиком одобрил концепции анагенеза и кладогенеза Б. Ренша, но значительно расширил концепцию анагенеза, включив все степени улучшения. И лишь после этого Хаксли указал, что в эволюции действует третий процесс, который почти полностью эволюционистами игнорировался, и в то же время он представляет общее явление и его следует назвать «стазигенезом».

Наконец проблема стабилизации форм и путей эволюции, над которой так много лет трудился Хаксли, получила четкое оформление в виде теоретической конструкции. Краткая характеристика феномена звучит так: когда среда остается сравнительно постоянной в течение длительного времени, то организмы, которые уже хорошо адаптированы к ней, будут находиться в неизменном состоянии путем действия естественного отбора, отсекающего все вариации от нормы. Все хорошо знают случаи «живых ископаемых», они-то и сохранились

благодаря стазигенезу. Персистирование — значительное явление в эволюции с малыми изменениями *групп* организмов на всех таксономических уровнях. Такие длительно персистированные группы, по Хаксли, являются эволюционно успешными группами, их успех зависит от поддержания интегрированного плана организации, вариаций, которые не выходят за рамки плана организации, и все это вместе поддерживается именно стазигенезом.

В качестве убедительного примера Хаксли процитировал случай о муравьях, которые принадлежат к самой высокоорганизованной и самой успешной группе насекомых. Примером служит и эволюция птиц, достигшая высокой эволюционной продвинутости 20 млн лет тому назад, но затем проявившая мощный эволюционный консерватизм. Трахейное дыхание у насекомых оказалось мощным ограничением как в размере тела, так и в развитии умственных способностей.

Далее Хаксли привел определения анагенеза и кладогенеза. *Анагенез* — достижение в общей организации или в совершенствовании общей функции. Этим термином обозначены все типы биологического улучшения — от детальных адаптаций к общему организационному достижению. *Кладогенез* — ветвление филетических линий от подвида через адаптивную радиацию к расхождению филумов и царств. Важно и то, что при характеристике анагенеза и стазигенеза Хаксли сделал акцент на действии естественного отбора, а при ветвлении филетических линий он особо отметил взаимодействие естественного отбора, изоляции и дрейфа генов. Очевидно, что ветвление Хаксли тесно сближал с процессами видообразования; точно так же рассуждал и Симпсон, введя представление о виде в палеонтологии.

Затем Хаксли использует терминологию для характеристики град. Большинство таксонов признаются как в качестве град, так и как клады. Но главным критерием ограничения грады будет ее стазигенетическое персистирование. Здесь Хаксли соединил свою терминологию с термином Т. Хаксли (Huxley, 1859).

В 1970-е гг. проблема стабилизации в эволюции стала широко обсуждаться палеонтологами, генетиками и эмбриологами. Но не следует забывать, что стазиз был важным компонентом биологии Хаксли.

В 1957 г. в Упсале состоялся симпозиум, посвященный 250-летию со дня рождения Карла Линнея. Для Хаксли особенно важным стало приглашение на симпозиум Ренша — автора концепций кладо- и анагенеза. Тема симпозиума была заявлена очень широко — общие проблемы систематики. Хаксли сделал доклад, который в обобщенном виде можно назвать так: «Эволюционные процессы и таксономия» (Huxley, 1958). На этом докладе Хаксли следует остановиться подробнее, так как его основные идеи позднее широко обсуждались и вошли в теории эволюции и классификации таксонов, которые являются главными противниками так называемой филогенетической системы В. Хеннига.

Свой доклад Хаксли начал с характеристики трех главных типов эволюционного процесса: улучшение; диверсификация и персистирование (возврат к термину Т. Хаксли). Все три типа выделял Дарвин. Концепция персистирования в законченном виде появилась в 1859 г. по предложению Т. Хаксли. Переходя к проблемам систематики, он начал с критики филетической классификации. Его аргумент сводился к тому, что филетические группы не объясняют

своих собственных эволюционных трендов и, следовательно, внутри подобных групп не обозначены этапы, через которые они прошли в геологическое время. «Чисто филетические системы продуцируют кладогенез, но пренебрегают анагенезом. Чтобы объяснить оба процесса, мы нуждаемся в системе, находящейся в двух измерениях. Одна сеть измерений должна объяснить анагенетичекую продвинутость, а другая — кладогенетичекую дивергенцию монофилетических единиц» (Huxley, 1958, p. 26). Более ясно и точно просто не сказать.

По Хаксли, животные классифицируются в *клады*, то есть на основе морфологической дивергенции. Но они также распределяются по *градам*, на основе степени биологического улучшения, и это точно такой же факт, как и реальность морфологической дивергенции. Хаксли искал случай прямого приложения идеи прогресса к классификации. Он выбрал пример с классификацией человека, так как прогрессивный характер эволюции в этом направлении, во всяком случае для него, никаких сомнений не вызывал. Он построил анализ в рамках двойной системы классификации. В терминах филогенетических классификаций гоминиды были «просто одной филетической кладой» (семейство гоминид), выше приматов и антропоидов. Анагенетически они классифицируются как различные грады, и он описал *Psychozoan* как радикально новую и высокоуспешно доминирующую группу, быстро эволюирующую посредством метода культурной трансформации. По словам Хаксли, гоминиды были настолько успешными и уникальными, что должны быть эквивалентны всему царству животных. «Они составляют всецело новый Сектор (царство или надцарство) эволюционного процесса, который называется психосоциальным» (Huxley, 1958, p. 36).

Концепция град и клад широко вошла в современную теорию эволюции и широко используется для объяснения надвидовой эволюции, ранжирования и взвешивания таксонов (Ayala, Valentine, 1979, p. 266). Главный признак град есть происхождение потомков с новыми признаками по сравнению с их предками. Эволюция от одной грады к другой требует чистого эволюционного прогресса. Рептилии являются холоднокровными; млекопитающие эволюировали от рептилий и стали теплокровными, они имеют совершенно новую функциональную способность и достигли новой грады. Птицы также продвинулись в сторону теплокровности совершенно независимо от млекопитающих. Но они имеют холоднокровного предка. Поэтому града может быть полифилетичной и иметь различных предков.

Клада же представляет собой единичную ветвь дерева жизни и, следовательно, должна быть монофилетичной, она может иметь много ветвей в результате кладогенетических явлений. Все члены клады, однако, должны иметь основателя клады, то есть общего предка. Такой подход к классификации сегодня отражает эволюционную историю всех родов, семейств, отрядов, классов и филумов, которые представлены кладами (Ayala, Valentine, 1979, p. 256). В 1970–1990-е гг. широко обсуждалась проблема роли регуляторных и структурных генов в происхождении высших таксонов и новых типов организации (см. Gould, 1977). Формирование новых град связывается с более высокой активностью регуляторных генов, а возникновение клад — с менее активной ролью последней части генома. Проблема град и клад в широком

эволюционном контексте обсуждалась Элдриджем. Он целиком опирался на идеи Хаксли (Eldredge, 1985, p. 101–103).

Ведущие биологи-эволюционисты в самых различных аспектах показали, что подход Ренша–Хаксли лучше всего дает основу для надвидовой классификации в соответствии с протеканием процесса эволюции (см.: Dobzhansky, Ayala, Stebbins, Valentine, 1977; Северцов, 1990; Татаринов, 1984, 1987; Воронцов, 1999; Takhtajan, 1991). И все же не следует забывать, что базисные идеи прогресса, частично зафиксированные в терминах «ароморфоз» и «идиоадаптация», были разработаны А. Н. Северцовым, а Ренш лишь изменил терминологию (анагенез, кладогенез), тем самым следуя по пути, проложенному выдающимся российским биологом (см. главу 2 об А. Н. Северцове).

Оценка эволюционного синтеза Хаксли

К 65-летию Хаксли в 1954 г. вышел всемирно известный коллективный труд «Эволюция как процесс» (Evolution as process, 1954), участниками которого были крупнейшие биологи-эволюционисты. В этом труде Майр опубликовал статью, посвященную принципу основателя, а А. Харди — большую статью об уходе от специализации при помощи педоморфоза (Mayr, 1954; Hardy, 1954). Редактором тома был Хаксли и его ученики Харди и Форд.

В конце 1970-х гг. Майр и У. Провайн по итогам конференции по истории эволюционного синтеза подготовили коллективную монографию, которая была опубликована в 1980 г. под названием «Эволюционный синтез. Перспективы унификации биологии» (The evolutionary synthesis..., 1980). Вполне естественно, что многие авторы тома стремились оценить научные труды Хаксли, и в особенности его книгу 1942 г. «Эволюция: современный синтез». До выхода в свет коллективного труда Хаксли обычно всегда входил в число самых главных архитекторов эволюционного синтеза, наряду с Добржанским, Майром, Симпсоном, Реншем и Стеббинсом. Эта традиция сохранилась и в книге 1980 г., но прозвучали и некоторые «дифференцированные» оценки.

Майр видел ценность книги Дж. Хаксли в том, что тот осветил новые генетические аспекты в проблеме макроэволюции (Mayr, 1980, p. 37). По мнению Майра, это удалось сделать потому, что Хаксли имел опыт исследования в области физиологической генетики, аллометрии. Ничего об исследованиях Хаксли в орнитологии и этологии не было сказано. Два года спустя Майр в книге по истории эволюционной теории практически не отметил ни одного интересного момента в эволюционном синтезе Хаксли (Mayr, 1982). Вместе с тем Майр так оценил воззрения Хаксли по проблеме вида и его эволюции: «Роль вида в эволюции часто недооценивалась. Хаксли (1942) рассмотрел большинство видообразовательных процессов как одну из сторон эволюции, однако большая их часть — это в некотором смысле случайность, биологическая расточительность, не имеющая отношения к большим и непрерывным трендам эволюционного процесса» (Mayr, 1982, p. 296). Но Майр совсем не указал пути перехода от проблемы видообразования к эволюционным трендам. В методическом и дисциплинарном плане такого пути пока не видится.

Историк эмбриологии В. Гамбургер, изучавший творчество Хаксли в области экспериментальной биологии, расставил акценты в совершенно иной плоскости: «В книге Хаксли 1942 г. ясно видно, что Хаксли натуралист доминировал над Хаксли эмбриологом» (Hamburger, 1980, p 97). Другой историк эмбриологии Ф. Черчилл как бы снял проблему своего коллеги: «По-видимому, Дж. Хаксли с большой легкостью перешел от проблем относительного роста к эволюционному синтезу» (Churchill, 1980, p. 119). Ф. Черчилл тонко подметил, что Хаксли не осуществил бы эволюционного синтеза, если бы остался в рамках собственных (хотя и широких) экспериментальных исследований. Поэтому он синтезировал «свое» и с генетикой популяций (мутации, рекомбинации, комплексы генов и др.), и главное, с естественной историей в самом широком смысле слова (систематика, палеонтология, биогеография).

В коллективной монографии «Эволюционный синтез. Перспективы унификации биологии» У. Провайн написал содержательное введение к разделу, в котором изложена история синтеза в Англии (Provine, 1980). По мнению историка, проблема возникновения эволюционного синтеза в Англии исключительно поучительна, поскольку в этой стране был создан самый широкий эволюционный синтез в лице Хаксли. Помимо анализируемых трудов Хаксли 1920–1930-х гг., Провайн обратил особое внимание на небольшую книжку Хаксли «Поток жизни» (Huxley, 1926): «В этой книжке Дж. Хаксли рассмотрел естественный отбор как главный механизм эволюции в природе. Книга объемом всего лишь 63 страницы содержит так много удивительного и интересного в аспекте неодарвиновского взгляда на эволюцию, что многое из нее широко было принято в 1930–1940-е гг.» (Provine, 1980, p. 331). Далее историк высоко оценил роль Хаксли в развитии эволюционной теории в целом. «Дж. Хаксли на протяжении всей жизни держал в уме все направления в развитии эволюционной мысли и в родственных науках. Все это позволило Дж. Хаксли сделать наиболее документированный современный синтез, направленный скорее к биологам, чем к широкой публике» (Provine, 1980, p. 332). Провайн оценил труд Хаксли значительно выше, чем других соавторов синтеза. «“Эволюция: современный синтез” была наиболее всесторонней по проблемам и документам, по сравнению с другими работами на эту тему, выполненными в тот период. Например, книги Дж. Б. С. Холдейна “Причины эволюции” (Haldane, 1932a); Ф. Г. Добржанского “Генетика и происхождение видов” (Dobzhansky, 1937); а также Э. Майра “Систематика и происхождение видов” (1942); Дж. Г. Симпсона “Темпы и формы эволюции” (1944). Книги Дж. Б. С. Холдейна и Добржанского были написаны главным образом для генетиков, Майра для систематиков и Дж. Г. Симпсона для палеонтологов. Книга Хаксли вместе с его Адресом 1936 г. стала доминантной силой в эволюционном синтезе» (Provine, 1980, p. 332).

Современные оценки эволюционного синтеза Хаксли

В 1987 г. Евгеническое общество Лондона провело ежегодный 24-й симпозиум под названием «Эволюционные исследования», посвященный 100-летию со дня рождения Хаксли. В опубликованом томе материалов симпозиума

представлены статьи многих авторов, развивающих научные темы, которые разрабатывал Хаксли: от орнитологии и аллометрического роста до евгеники в эволюционной перспективе (Evolutionary studies, 1989). Докладчики стремились показать, что многие биологические и евгенические идеи, которые разрабатывал Хаксли, «живут» в современной науке. Но в сборнике нет историко-научных докладов или работ, за исключением небольших заметок брата Хаксли Эндрю и ученика Э. Форда.

Совсем по-другому была организована конференция в сентябре 1987 г. в Университете Райса, посвященная юбилею Хаксли. Участниками конференции были профессиональные историки науки и друзья Хаксли. Материалы конференции были опубликованы в 1992 г. в виде коллективной монографии (Julian Huxley..., 1992). В томе помещена статья Провайна под названием «Прогресс в эволюции и значение жизни» (Provine, 1992, p. 165–180). Статья Провайна в новых исторических условиях представляет собой полную переоценку эволюционного синтеза Хаксли.

В 1983 г. С. Гоулд утверждал, что эволюционный синтез уже не способен к восприятию новых идей и в буквальном смысле *затвердел*. Главное утверждение Гоулда состоит в том, что во времена синтеза естественный отбор был признан как значительный, но не единственный эволюционный фактор. Другим агентам, особенно генетическому дрейфу, отводилась важная эволюционная роль. Но после синтеза, в 1940–1960-е гг., все случаи генетического дрейфа были успешно переинтерпретированы в понятиях естественного отбора. В этом смысле синтез «затвердел» в пользу естественного отбора (Gould, 1983). Панселекционизм, адаптационизм и градуализм настолько прочно вошли в эволюционный синтез, что он уже был не способен к развитию. Интересно, что соавтор Гоулда по концепции прерывистого равновесия Н. Элдридж оценил синтез более «мягко» и более точно. Он назвал эволюционную теорию до возникновения концепции прерывистого равновесия *незавершенным синтезом*, а новые идеи как бы завершают интеллектуальный процесс, начавшийся в 1920–1930-е гг. (Eldredge, 1985).

Провайн полагает (Provine, 1992), что книга Хаксли «Эволюция: современный синтез» — лучший пример эволюционного сужения. Она базируется на небольшом числе переменных, но сеть переменных в труде Хаксли значительно больше, чем у Добржанского, Райта, Симпсона, Ренша и других больших фигур этого периода (почему-то Майр не назван). Это важный момент, так как позволяет оценить книгу Хаксли выше, чем других авторов синтеза. Если упомянутые ученые писали свои труды для генетиков, систематиков и палеонтологов, то Хаксли стремился создать двойник Дарвина в XX в. До Хаксли существовало много целевых концепций эволюции, и все они были прогрессионистскими. Хаксли пошел на трудную хитрость, сохранив идею прогресса без цели. По мнению Провайна, какие бы критерии прогресса ни предлагались, они всегда были и остаются антропоморфными. Поэтому и Хаксли оставался в этих же рамках. Полностью присоединяясь к оценке Гоулдом эволюционного синтеза, Провайн еще раз повторил, что полная характеристика синтеза Хаксли будет *затвердённое сужение*.

Приведем лишь два примера несправедливой оценки историка науки. Идеи Ламарка использовались Хаксли, когда он пропагандировал концепцию

органического отбора, или «эффекта Болдуина» (Baldwin, 1896). Хаксли через анализ «эффекта Болдуина» нашел еще один путь стыковки генетики и биологии развития. Об этом убедительно сказано в рецензии Гаузе (1944). В разных направлениях британский ученый пытался синтезировать идеи Ламарка и Дарвина. В этом аспекте можно говорить не только о возрождении дарвинизма, но и о принципиально новом возрождении идей Ламарка об эволюционном прогрессе и о важной роли ненаследственных изменений в эволюции. Но весь парадокс ситуации заключался в том, что на «ламаркистской» основе была расширена теория естественного отбора Дарвина. Конечно, о концепции эволюционного прогресса Хаксли можно постоянно спорить, но вполне очевидно, что благодаря созданию концептуального аппарата эволюционной систематики концепция прогресса как бы в «чистом» виде вошла в современную систематику и теорию эволюции. Современные конструкции эволюционной систематики дают возможность однозначно оценить всю значимость концепции прогресса — достижение не только Хаксли, но и других выдающихся биологов-эволюционистов. Идея прогресса прямо влияла на развитие взглядов Хаксли, которые относятся к евгенике, этике и эволюционному гуманизму.

Итак, в трудах одного авторитетного историка мы получили два совершенно разных образа Хаксли. Но самое интересное заключается в том, что Гоулд в последней книге «Структура эволюционной теории» полностью изменил оценки эволюционного синтеза Хаксли. В разделе большой книги Гоулд продолжил трактовать синтез как «затвердённый» и еще добавил характеристку Провайна — «эволюционное сужение», но Хаксли он вынес из славной плеяды эволюционистов, поместив специальный раздел под названием «Книга Хаксли — тип плюрализма» (Gould, 2002, p. 516–518). Гоулд видел плюрализм Хаксли в том, что он взвешенно, через всю книгу «Эволюция: современный синтез», сумел изложить роль естественного отбора и генетического дрейфа в эволюции. В этом одна из причин того, что «Эволюция: современный синтез» не переписывалась и не модифицировалась и выдержала так много изданий. В книге Гоулда плюрализм Хаксли упоминается в нескольких местах (ibid, p. 190, 503–504).

Заключение

Вряд ли в эволюционной биологии XX в. найдется ученый, который своей масштабностью мог бы сравниться с Хаксли. В новейшей истории биологии широко существует разделение биологов на два класса: натуралисты и экспериментаторы. Хаксли никак не укладывается в эту удобную классификацию. Он был широким натуралистом и первоклассным экспериментатором. Он был настоящим синтетистом в самом высоком значении слова. Никто в эволюционную теорию XX в. не внес такой разнообразный и непреходящий вклад, как Хаксли. Он стремился показать, что эволюционная теория помогает лучше познать природу человека и прогнозировать его будущее (Галл, 2004; Голубовский, 2007). В условиях массовой критики евгеники как науки он сумел защитить ее научный статус. Евгеника была для него не только наукой об улучшении человеческих качеств, но и наукой, способствующей *сохранению*

человечества в единстве с биосферой (Галл, 2004). До Хаксли никто так высоко не поднимал статус эволюционной теории, и не осознавал ее важнейшие последствия научного и социокультурного плана.

Литература

Баглай (Музрукова) Е. Б. Формирование представлений о причинах индивидуального развития. (Исторический очерк). М. : Наука, 1979. 153 с.

Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 4. С. 485–506.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс, 1999. 640 с.

Галл Я. М. Г. Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб. : Альманах, 1997. 160 с.

Галл Я. М. Джулиан Сорелл Хаксли. СПб. : Наука, 2004. 293 с.

Галл Я. М. Н. К. Кольцов и проблемы прогрессивной эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 3. СПб. : Нестор-История, 2005. С. 34–51.

Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов» // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 74–84.

Галл Я. М., Конашев М. Б. Джулиан Хаксли в советской Академии наук // Петербургская академия наук в истории академий мира : мат-лы Междунар. конф. Т. 3. СПб., 1999. С. 145–150.

Галл Я. М., Попов И. Ю. Географическая изменчивость и «эволюционный синтез» // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 3. С. 302–317.

Гаузе Г. Ф. (рец). Huxley J. Evolution: The Modern Synthesis // Успехи совр. биол. 1944. Т. 18. Вып. 3. С. 400–401.

Гексли Дж., Бер Г. де. Основы экспериментальной эмбриологии. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. 467 с.

Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л. : Наука, 1974. 147 с.

Гольдшмидт Р. Механизм и физиология определения пола / ред. Н. К. Кольцов. М. ; Пг. : Госиздат, 1923. 168 с.

Голубовский М. Д. Мир эволюциониста Джулиана Хаксли (о кн. : Я. М. Галл. Джулиан Сорелл Хаксли. 1887–1975) // Информ. вест. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3–4. С. 672–682.

Голубовский М. Д., Галл Я. М. Гольдшмидт и Дж. Хаксли: Творческие параллели // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 6. С. 510–518.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Карпов В. Л. ДНК, хроматин, гистоновый код // Вестник РАН. 2003. Т. 73. № 6. С. 505–514.

Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции. // Биол. журн. 1933. Т. 2. Вып. 4–5. С. 475–500.

Конашев М. Б. Генетика и спецхран // Свобода научной информации и государственные секреты. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1991 С. 25–27.

Лоренц К. Оборотная сторона зеркала. М. : Республика, 1998. 493 с.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М. : ГИИЛ, 1947. 502 с.

Морган Т. Г. Развитие и наследственность. М. ; Л. : Биомедгиз, 1937. 242 с.

Нейфах А. А., Тимофеева М. Я. Молекулярная биология процессов развития. М. : Наука, 1976. 312 с.

Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Историко-критическое исследование. Л. : Наука, 1989. 153 с.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. М. : Мир, 1986. 402 с.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М. : Изд-во МГУ, 1990. 270 с.

Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М. : Гос. изд-во иностр. лит, 1948. 358 с.

Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 3–16.

Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М. : Наука, 1987. 250 с.

Тахтаджян А. Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (Этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71–176.

Филатов Д. П. Предисловие к русскому изданию // Гексли Дж., Бер Г. де. Основы экспериментальной эмбриологии. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. 467 с.

Фридман С. А. Евреи — лауреаты Нобелевских премий (1900–2000). М. : Дограф, 2000. 302 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. : Изд-во АН СССР, 1939. 223 с.

Эпигенетика. Мир биологии и медицины / пред. С. Д. Эллис, Т. Дженювейн, Д. Рейнберг ; пер. с англ. под ред. А. Л. Юдина. М. : Техносфера, 2010. 495 с.

Adams M. Severtsov and Schmalhausen: Russian morphology and the evolutionary synthesis // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 193–228.

Allen G. Julian Huxley and the eugenical view of human evolution // Julian Huxley. Biologist and statesman of science / eds. C. Waters, A. Van Helden. Huston, Texas : Rice Univ. Press, 1992. P. 193–222.

Armytage W. The first Director — General of UNESCO // Evolutionary studies: centenery celebration of the life Julian Huxley / eds. M. Keynes, G. Harisson. London : London Univ. Press, 1989. P. 186–193.

Ayala F., Valentine J. Evolving. The theory and processes of organic evolution. California : The Benjamin Publishing Company, 1979. 452 p.

Baker J. Julian Sorrel Huxley // Biographical Memories of Fellows of the Royal Society. 1976. Vol. 22. P. 207–238.

Baldwin J. A new factor in evolution // Amer. Naturalist. 1896. Vol. 30. P. 441–445.

Bartley M. Courtship and continued progress: Julian Huxley's studies on Bird Behavior // J. Hist. Biol. 1995. Vol. 28. № 1. P. 91–108.

Beatty J. Julian Huxley and the evolutionary synthesis // Julian Huxley: biologist and statesman of science / eds. C. Waters, A. Van Helden. Huston, Texas : Rice Univ. Press, 1992. P. 181–189.

Beer de G. Embryology and evolution. Oxford : Oxford Univ. Press, 1930. 116 p.

Beer de G. Embryos and ancestors. Oxford : Claredon Press, 1940a. 141 p.

Beer de G. Embryology and taxonomy // The new systematic / ed. J. Huxley. Oxford : Claredon Press, 1940b. P. 365–394.

Beer de G. Embryos and ancestors. Oxford : Claredon Press, 1951. 159 p.

Beer de G. Atlas of evolution. London : Nelson and Sons Ltd, 1964. 202 p.

Beer de G. Homology: An unsolved problem. London : Oxford Univ. Press, 1971. 126 p.

Berg R. L. A genetical analysis of wild population of *Drosophila* // Drosophila Inform. Serv. 1941. № 15. P. 20.

Burkhardt R. Huxley and the rise of ethology // Julian Huxley. Biologist and Statesman / eds. C. K. Waters, Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 127–149.

Churchill F. The modern evolutionary synthesis and the biogenetic law // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 112–122.

Churchill F. The Elements of Experimental Embryology: a Synthesis for Animal Development // Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science / eds. C. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 107–126.

Clark R. The Huxleys. New York and Toronto : McGraw-Hill book Company, 1968. 398 p.

Desmond A. Huxley: from devil's disciple to evolution's high priest. London : Penguin book, 1997. 817 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 446 p. (2 ed. —1941 ; 3 ed. — 1953).

Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins G., Valentine J. Evolution. San Francisco : Freeman and Co, 1977. 572 p.

Dunbar R. Julian Huxley and the rise of modern ethology // Evolutionary studies. A centenary celebration of the life of Julian Huxley / eds. M. Keynes, A. Harrison. London : Macmillan, 1989. P. 58–79.

Durant J. The Tension at the Heart of Huxley's Evolutionary Ethology // Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science / eds. C. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 150–160.

Eldredge N. Unfinished Synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought. New York and Oxford : Oxford Univ. Press, 1985. 237 p.

Evolution as process / eds. J. Huxley, A. Hardy and E. Ford. London : George Allen & Unwin Ltd, 1954. 370 p.

Evolutionary studies: A centenary celebration of the life of Julian Huxley / eds. M. Keynes, A. Harrison. London : Macmillan, 1989. 275 p.

Food 2000: Global policies for sustainable agriculture: Report to the world commission on environment and development. London : Z books, 1987. 37 p.

Ford E. Ecological genetics. London : Methuen, 1964. 410 p.

Ford E. Some recollections pertaining to the evolutionary synthesis // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 334–342.

Ford E. Scientific work by Sir Julian Huxley, FRS // Evolutionary studies. A centenary celebration of the life of Julian Huxley / eds. M. Keynes, G. A. Harrison. London : Macmillan, 1989. P. 41–45.

Ford E., Huxley J. Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi* // Brit. J. exp. Biol. 1927. Vol. 5. P. 112–134.

Ghiselin M. The triumph of the Darwinian method. Los Angeles : Univ. California Press, 1969. 287 p.

Gilbert S. Dobzhansky, Waddington and Schmalhausen // The evolution of Theodosius Dobzansky / ed. M. Adams. Princeton : Princeton Univ. Press, 1994. P. 143–154.

Gilmour S. Taxonomy and philosophy // The new systematics / ed. J. Huxley. Oxford : Claredon Press, 1940. P. 461–474.

Goldschmidt R. Physiological genetics. New York : Mcgraw-Hill, 1938, 375 p.

Goldschmidt R. The basis of evolution. Hanover : Yale Univ. Press, 1940. 436 p.

Gould S. Positive allometry of antlers in the «Irish Elk» *Megaloceros giganteus* // Nature. 1974. Vol. 244. № 5415. P. 375–376.

Gould S. Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.

Gould S. The hardening of the modern synthesis // Dimensions of Darwinism: themes and counterthemes in twentieth-century evolutionary theory / ed. M. Grene. Cambridge : Univ. Press, 1983. P. 71–93.

Gould S. The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 2002. 1433 p.

Haldane J. B. S. The causes of evolution. London : Longmans, Green and Co, 1932a. 231 p.

Haldane J. B. S. The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems // Amer. Nat. 1932b. Vol. 66. P. 5–24.

Hamburger V. Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory // Evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 97–111.

Hardy A. Escape from specialization // Evolution as a process / eds. J. Huxley, A. Hardy, E. Ford. London : George Allen & Unwin Ltd, 1954. P. 122–142.

Hersh A. Evolutionary relative growth in the titanotheres // Amer. Nat. 1934. Vol. 68. P. 537–561.

Huxley J. Some phenomena of regeneration in *Sycon*; with a note on the structure of its collar — cells // Phil. Trans. Royal Soc. London, 1912a. B 202. P. 165–189.

Huxley J. A first account of the courtship of the redshank (*Totanus calidris* Linn) // Proc. Zool. Soc. Lond. 1912b. Vol. 2. P. 647–655.

Huxley J. The individual in the animal kingdom. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1912c. 112 p.

Huxley J. The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection // Proc. Zool. Soc. Lond. 1914. Vol. 2. P. 491–562.

Huxley J. Bird watching and biological science. Some observations on the study of courtship in birds // Auk. 1916. Vol. 33. P. 142–161.

Huxley J. Metamorphosis of axolotl caused by thyroid feeding // Nature. 1920. Vol. 104. P. 435.

Huxley J. Courtship activities in the red-throated diver (*Colymbus stellatus Pontopp*), together with a discussion of the evolution of courtship in birds // J. Linn. Soc. Zool. 1923a. Vol. 35. P. 253–292.

Huxley J. Essays of a biologist. London : Chatto and Windus, 1923b. 304 p.

Huxley J. The variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs considered in relation to its relative growth — rate // Amer. Nat. 1924. Vol. 58. P. 468–475.

Huxley J. The stream of life. London : Watts, 1926. 63 p.

Huxley J. Further work on geterogonic growth // Biol. Zbl. 1927a. Bd. 47. S. 151–163.

Huxley J. Discontinuous variation and heterogony in *Forficula* // J. Genet. 1927b. Vol. 17. P. 309–327.

Huxley J. Problems of relative growth. London : Methuen. 1932. 276 p.

Huxley J. A scientist among the Soviets. London : Chatto and Windus, 1934. 115 p.

Huxley J. Natural selection and evolutionary progress // Rep. Brit. Ass. 1936. Vol. 106. P. 81–100.

Huxley J. Clines: an auxiliary taxonomic principle // Nature. Lond. 1938. Vol. 142. P. 219–220.

Huxley J. Clines: an auxiliary method in taxonomy // Bijdr. Dierk. 1939. Bd. 27. 491–520.

Huxley J. Towards the new systematic // The new systematic / ed. J. Huxley. Oxford : Claredon Press, 1940. P. 5–46.

Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London : Allen& Unwin, 1942. 652 p. (2nd ed. — 1944).

Huxley J. UNESCO: its purpose and its philosophy. Washington : Public Affairs Press, 1946 (1947). 61 p.

Huxley J. Evolution and ethics 1893–1943. London : Pilot Press, 1947. 256 p.

Huxley J. Soviet genetics and world science, Lysenko and the meaning of heredity. London : Chato and Windus, 1949a. 239 p.

Huxley J. Heredity, east and west. New York : Schumann, 1949b. 246 p.

Huxley J. The three types of evolutionary process // Nature. 1957. Vol. 180. P. 454–455.

Huxley J. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Systematic of today / ed. O. Hedberg. Uppsala, 1958. P. 21–39.

Huxley J. Eugenics in evolutionary perspective // The Eugenics Review. 1962. Vol. 54. P. 123–141.

Huxley J. Evolution: the modern synthesis. Second edition, with new Introduction. London : Allen and Unwin, 1963. 652 p.

Huxley J. Essays of a humanist. London : Chatto and Windus, 1964. 288 p.

Huxley J. Memories. London : Allen and Unwin, 1970. 267 p.

Huxley J. Memories II. London : Allen & Unwin, 1973. 269 p.

Huxley J., Haldane J. B. S. Animal biology. London : Allen & Unwin, 1926. 168 p.

Huxley J., Richards O. Relative growth of the abdomen and the carapace of the shore — crab *Carcinus maenas* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1931. Vol. 17. P. 1001–1015.

Huxley J., Wolsky A. Structure of normal and mutant eyes in *Gammarus chevreuxi* // Nature (London). 1932. Vol. 129. P. 242–243.

Huxley T. On the persistent types of animal life // Proc. Royal Inst. 1859. Vol. 3. P. 151–153.

Julian Huxley. Biologist and statesman of science / eds. C. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. 344 p.

Keller E. The Century of the gene. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 2000. 186 p.

Kevles D. In the name of eugenics: genetics and the uses of human heredity. Berkley and Los Angeles : Univ. California Press, 1985. 426 p.

Lillie F. The gene and the ontogenetic process // Science. 1927. Vol. 66. № 1712. P. 361–368.

Martin R. Size, Shape and Evolution // Evolutionary studies. A Centenary celebration of the life of Julian Huxley / eds. M. Keynes, A. Ainsworth. London : Macmillan, 1989. P. 96–141.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Evolution as a process. London: Allen & Unwin Ltd, 1954. P. 157–180.

Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

Mayr E. Prologue. Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980. P. 1–48.

Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1982. 974 p.

Mayr E. One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. London : Penguin books, 1992. 195 p.

Morgan T. Futher evidence on variation in the width of the abdomen in immature fidller crabs // Amer. Nat. 1924. Vol. 57. P. 274–283.

Morgan T. Embryology and genetics. New York : Columbia Univ. Press, 1934. 240 p. (см. рус. пер. — 1937).

Moss L. One, two (too), many genes? // Quart. Rev. Biol. 2003.Vol. 78. № 1. P. 57–67.

Ospovat D. The influence of Karl Ernst von Baer's embryology, 1829–1859 : A reappraisal in light of Richard Owen's and William B. Carpenter's Paleontological Application of von Baer's // J. Hist. Biol. 1976. Vol. 9. P. 1–28.

Provine W. England. Introduction // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 329–333.

Provine W. Progress in evolution and meaning in life // Julian Huxley. Biologist and statesman of science / eds. C. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 165–180.

Rothschild M. Dear Lord Rothschild: birds, butterflies and history. Philadelphia, Rehovod : Philadelphia press, 1983. 351 p.

Sexton E. The moulting and Growth — stages of Gammarus, with description of the normals and intersexes of the *G. chevreuxi* // J. Mar. Biol. Ass. 1924. Vol. 13. P. 340–342.

Sexton E., Clark A., Spooner G. Some new eye-colour changes in *Gammarus chevreuxi* Sexton // J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1930. Vol. 16. P. 189–190.

Simpson G. The Major Features of Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Swetlitz M. Julian Huxley and the end of evolution // J. Hist. Biol. 1995. Vol. 28. № 2. P. 181–217.

Takhtajan A. L. Evolutionary trends in flowering plants. New York : Columbia Univ. Press, 1991. 241 p.

The concept of the gene in development and evolution // eds. P. Beurton, R. Falk, H.-J. Rheinberger. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2000. 384 p.

The new systematics / ed. J. Huxley. London ; Oxford : Claredon Press, 1940. 584 p.

The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p.

Timofeeff-Ressovsky N. V. Mutations and geographical variation // The new systematics / ed. J. Huxley. Oxford : Claredon Press, 1940. P. 73–136.

Vavilov N. I. The new systematics cultivated plants // The new systematics / ed. J. Huxley. Oxford : Clarendon press, 1940. P. 549–566.

Waisbren S. J. The importance of morphology in the evolutionary synthesis as demonstrated by contributions of the Oxford group: Goodrich, Huxley, and de Beer // J. Hist. Biol. 1988. Vol. 21. № 2. P. 291–330.

Waters K. Revising our picture of Julian Huxley // Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science / eds. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 1–30.

Wells H., Huxley J., Wells G. The science of life: a summary of contemporary knowledge about life and its possibilities. 31 parts. London : Amalgamated Press, 1929–1930. 796 p.

White M. Modes of speciation. San Francisco : Freeman and Co, 1978. 455 p.

Winsor M. The English debate on taxonomy and philogeny, 1937–1940 // HPLS. 1995. Vol. 17. № 2. P. 227–252.

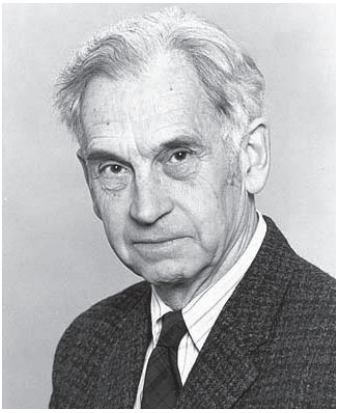
Witkowski J. Julian Huxley in the laboratory: Embracing inquisitiveness and widespread curiosity // eds. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press, 1992. P. 79–103.

Worthington E.B. Geographical differentiation in fresh waters with special reference to fish // The New Systematics / ed. J. Huxley. Oxford : Clarendon Press, 1940. P. 287–302.

Wright. S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

Глава 10
Э. МАЙР – АРХИТЕКТОР, ПРОПАГАНДИСТ И АДВОКАТ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ*

Э. И. Колчинский



Среди главных архитекторов синтетической теории эволюции (СТЭ) на долю Э. Майра (1904–2005) выпала судьба пережить не только период ее расцвета и популярности, но принять активное участие в дискуссиях с ее критиками, начавшихся в конце 1960 — начале 1970-х гг. вокруг теории нейтральной эволюции и концепции прерывистого равновесия (King, Jukes, 1969; Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1979; Eldredge, 1985, 1989; Кимура, 1985; Futuyma, 1988 и др.)[1]. Со временем его обращения к эволюционным проблемам приобретали скорее оборонительный, чем наступательный характер, а резкость прежних формулировок и выводов смягчалась (Mayr, 1980a, b, c, 1992, 1993, 1998, 1999). Тем не менее до последних дней своей жизни он продолжал отстаивать, пропагандировать и защищать СТЭ не как некий набор постулатов и неизменных выводов, а как широкую и развивающуюся научно-исследовательскую программу[2], позволяющую на базе теории естественного отбора с максимальной эффективностью решать проблемы эволюции живого с учетом новейших достижений биологии.

До последних дней своей жизни Э. Майр оставался не просто живым классиком, но активно работавшим исследователем. Видимо, из-за этого до 2004 г. ему были посвящены, как правило, юбилейные статьи (Beatty, 1994; Bock, 1994, 2004; Burkhardt, 1994; Cain, 1994; Hull, 1994; Скворцов, 2004; и др.), и только в 2005 г. в связи со столетием вышли два сборника (Ernst Mayr..., 2005; Systematics..., 2005). В силу «общеизвестности» Майра и очевидности его авторитета как

* При финансовой поддержке РГНФ. Грант № 12-03-00239а.

[1] Э. Майр скончался на 101-м году жизни, проявив редчайший пример творческого долголетия в эволюционной биологии.

[2] Согласно И. Лакатосу развитие науки представляет собой соперничество научных школ и направлений, победа в котором обеспечивается не накоплением фактов и подтверждением выдвинутых гипотез, а эвристическим потенциалом научно-исследовательских программ, их способностью обеспечить прирост нового эмпирического знания, доступного экспериментальной проверке. Время существования таких программ иногда исчисляется столетиями, а иногда и тысячелетиями, и их реализация идет нередко в рамках нескольких отраслей естествознания. Их примерами в биологии являются научно-исследовательские программы Ч. Дарвина, Л. Пастера, Г. Менделя, С. С. Четверикова и многие другие.

эволюциониста долгое время даже его ученики — историки биологии — не осмеливались дать общий обзор жизненного пути Майра, прежде всего, формирования и развития его эволюционных воззрений[3]. Исключение составлял большой раздел «Эрнст Майр — орнитолог, систематик и зоогеограф» в прекрасной книге выдающегося орнитолога Ю. Хаффера о школе Г. Зеебома — Э. Хартерта, его главных представителях и корреспонденции между ними (Haffer, 1997). Он же стал и первым автором, опубликовавшим фундаментальный труд «Орнитология, эволюция и философия. Жизнь и научное творчество Э. Майра» (Haffer, 2007), представляющий собой уникальное сочетание авторизированной биографии и автобиографии, так как Ю. Хаффер в течение многих лет находился в переписке с Майром и неоднократно его интервьюировал. Незадолго до этого на русском языке была опубликована моя книга «Э. Майр и современный эволюционный синтез» (Колчинский, 2006), построенная в основном на анализе опубликованных трудов Э. Майра и их значения для биологического сообщества России. На русском языке была опубликована также статья трех немецких авторов, посвященная памяти Э. Майра (Юнкер и др., 2006). Эти публикации далеко не исчерпали многообразия его научной деятельности. Результаты уникальной творческой активности Майра, длившейся более 75 лет, лучше всего подведены в его публикациях: 26 монографиях, 15 из которых написаны им лично, без соавторов, а также примерно в 700 журнальных статьях. В них достаточно полно отражена творческая эволюция Майра, а его короткие воспоминания (Mayr, 1980d) позволяют в первом приближении понять, как и чем были детерминированы основные ее повороты, то есть также причины его обращения к той или иной биологической, историко-научной или философской проблеме[4].

По доминированию научных интересов и смене мест работы всю научную деятельность Э. Майра условно можно разделить на четыре перекрывающих друг друга периода. В 1925–1953 гг. он занимался систематикой птиц и теорией систематики в Берлинском университете и Американском музее естественной истории. Выполненные тогда исследования стали базой для второго периода, который 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 орнито-

[3] 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, p. 265). В итоге составители номера журнала «Биология и философия» («Biology and Philosophy»), в котором печатались материалы этого симпозиума, были вынуждены просить американского орнитолога В. Бока (Bock, 1994) расширить статью о Майре как о систематике, добавив разделы об его эволюционных трудах и взглядах.

[4] 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, они кажутся цепью событий, изначально призванных реализовать некую программу его становления как эволюциониста.

логических коллекций. Третий период четко обозначился с переходом Майра в 1953 г. в Гарвардский университет на должность «Агассис профессора». Здесь его интересы были сконцентрированы в основном на проблемах систематики и эволюции. Занятие ими в свою очередь обеспечило в 1974 г. плавный переход к работам 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.

И больше века длился путь

Эрнст Вальтер Майр родился 5 июля 1904 г. в небольшом немецком городке Кемптоне в Баварии. У его отца, юриста по профессии, были широкие интересы, в том числе и увлечение естественной историей и палеонтологией. Он часто брал своих сыновей на загородные прогулки, приучая определять местные растения и животных. Закончив гимназию в Дрездене, Э. Майр в 1923 г. поступил на медицинский факультет в университете Грейсвальда. К тому времени он зарекомендовал себя наблюдательным орнитологом, предпочитавшим изучать птиц в природе, с учетом всех сложностей их поведения и взаимодействий с другими видами и средой обитания. 23 марта 1923 г. Майр сделал первое открытие — обнаружил пару красноносых нырков (*Naetta rufina*), которых не видели в Центральной Германии с 1846 г. Уверенный в важности своего наблюдения, запасшись рекомендательным письмом, Майр отправился в Музей естественной истории Берлинского университета, чтобы сообщить о своем открытии куратору коллекции птиц Э. Штреземанну. Последний, убедившись в обширных познаниях Майра в области естественной истории, предложил ему подготовить публикацию и предоставил возможность бесплатно работать в Музее.

После окончания в 1925 г. Грейсвальдского 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 (Мауг, 1926), и занял вакантную должность помощника куратора в Музее естественной истории. На следующий год он опубликовал первую большую таксономическую статью о снежных вьюрках (Мауг, 1927). В те годы орнитологи не видели возможности использовать в полевых исследованиях труды генетиков о мутациях. В свою очередь генетики как представители экспериментальной биологии с пренебрежением относились к трудам систематиков и натуралистов. Предпринятая в 1929 г. на конференции в Тюбингене попытка достичь взаимопонимания между генетиками, натуралистами и палеонтологами закончилась неудачей. Сам Майр был далек от этих дискуссий, считая, что мутациями нельзя объяснить ни формирование адаптаций, ни процессы видообразования.

У него сложились тесные дружеские отношения с Штреземанном, которому удалось убедить своих коллег привлечь Майра в два проекта. С февраля 1928 г. он должен был провести коллекционные сборы в Голландской Новой

Гвинее для Музея Ротшильда в Великобритании и для Американского музея естественной истории, а также выполнить аналогичную работу для Штреземанна в находившейся под контролем Германии Новой Гвинее. Затем Майр присоединился к экспедиции П. Уитни на острова южных морей, чтобы завершить сборы для Американского музея естественной истории. Экспедиции предоставили Майру уникальный шанс не только изучить богатейшую орнитофауну на островах Юго-Восточной Азии, но и установить близкие отношения с влиятельными в сообществе орнитологов фигурами — В. Ротшильдом, обладавшим самой большой частной коллекцией птиц, директором его музея Э. Хартертом и шефом Орнитологического отдела Американского музея естественной истории Л. С. Сэнфордом.

После статьи «Новичок-исследователь в Новой Гвинее» и публикаций о птицах других островов юго-восточной части Тихого океана, написанных по экспедиционным материалам, Майра воспринимали как восходящую звезду орнитологии. Вскоре его наняли в Музей естественной истории США для завершения обработки орнитологических материалов, собранных в южных морях. 18 января 1931 г. он прибыл в Нью-Йорк, покинув Германию за два года до прихода к власти нацистов и массовой эмиграции немецких ученых в США (Колчинский, 2007). В 1932 г. В. Ротшильд продал Музею естественной истории свою коллекцию, которую надо было обработать и включить в собрания музея. Это стало обязанностью Майра, получившего постоянную должность куратора. Росла его мировая известность как главного знатока орнитофауны Новой Гвинеи и Полинезии. В 1935 г. Майр женился на Маргарет (Гретел) Симон, которая была его надежным секретарем и помощницей. У них было две дочери и одиннадцать внуков.

Для Э. Майра, как для Б. Ренша и частично для Дж. Хаксли, путь к СТЭ лежал через орнитологию, которая оставалась его основной специальностью в течение всей жизни (Haffer, 1997, p. 62–100). Птицам были посвящены пять из его первых шести книг (Mayr, Meise, 1929; Mayr, 1941a, 1945 и др.) и одна из последних прижизненных (Mayr, Diamond, 2001). В мире птиц он черпал основные аргументы и доказательства своих 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 7,0 % по видообразованию (Gill, 1994, p. 13). 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?». По систематике птиц он опубликовал более 250 статей, описал 26 новых видов, 445 подвидов, провел ревизию многих родов и семейств. Значительным был его вклад в подготовку и публикацию «Каталога птиц мира», который выходил под общей редакцией Дж. Питерса в 1931–1987 гг., а после смерти последнего в 1952 г. фактически под редакцией Майра. В 1930–1940-е гг. он играл активную роль в Линнеевском обществе Нью-Йорка, состоявшем из профессиональных орнитологов и любителей, а впоследствии был президентом Американского

орнитологического общества (1957–1959), вице-президентом XI (1958) и президентом XIII (1962) Международных орнитологических конгрессов.

С переходом в Музей сравнительной зоологии Гарвардского университета Майр все реже публиковал труды, базировавшиеся на обработке собственных сборов и коллекций. Можно сказать, что в соответствии с излюбленным им градуализмом его превращение из орнитолога в теоретика систематики и биолога-эволюциониста происходило медленно и постепенно. Он никогда не порывал ни с систематикой птиц, ни с их биогеографией и естественной историей: его труды по эволюции, истории и философии биологии так или иначе связаны с различными аспектами орнитологии.

Занимаясь систематикой, биогеографией, историей происхождения и расселения птиц юго-западной части Тихого океана, Майр все больше интересовался проблемами видообразования и эволюции в целом. В конце 1930-х гг. он выработал собственный подход к проблеме вида и видообразования, изложенный впервые в декабре 1939 г. на симпозиуме по видообразованию, организованном Американским обществом натуралистов и Генетическим обществом США. Сразу после симпозиума Л. Данн пригласил Майра прочитать в марте 1941 г. курс по проблемам систематики и видообразования. Майр превратил прочитанные лекции в книгу «Систематика и происхождение видов» (Мауг, 1942), ставшую одним из краеугольных камней в фундаменте современной эволюционной теории и принесшую ему всемирную известность. Неожиданно для самого себя он оказался одним из лидеров сообщества эволюционных биологов США, выступавших за объединение ученых, заинтересованных в исследовании проблемы видообразования с позиций дарвинизма. Английский зоолог Дж. Хаксли охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «новый синтез», или «современный эволюционный синтез» в книге «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1963) (см. гл. 9). По инициативе Дж. Хаксли и энтомолога А. Эмерсона было организовано «Общество по изучению видообразования», в котором состояло 375 ученых из англоязычных стран, представлявших разные отрасли биологии (Smocovitis, 1994, p. 2), а в исполком вошли Э. Андерсон, Л. Дайс, Ф. Добржанский, Э. Майр, С. Райт, Дж. Симпсон, А. Эмерсон и другие сторонники «эволюционного синтеза» (Конашев, 2011, с. 8). Создание такого общества означало признание новой «синтетической» эволюционной концепции большим числом биологов с международным авторитетом[5].

Важным шагом в координации эволюционных исследований генетиков и палеонтологов стал возникший в 1940 г. в Колумбийском университете и Музее естественной истории Нью-Йоркский кружок, в который входил У. Буче, возглавлявший Секцию геологии и географии Национального совета по научным исследованиям и выступавший за создание Комитета по общим проблемам генетики и палеонтологии (Cain, 1993, p. 10). Майра привлекли к редактированию

[5] В программе общества 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». — UUBS, 1941. P. 87–88.

и распространению «Бюллетеня» будущего комитета. 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 письмами о наиболее важных результатах, которые Майр опубликовал в нескольких «Бюллетенях» в 1944 г. (Exploring..., 2004).

В последующие пять лет Майр посвятил много времени институционализации синтетической теории эволюции[6]. 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 основало международный журнал «Evolution». Тогда же было распущено Общество по изучению видообразования, так как его цели являлись составными частями задач нового общества. По свидетельству его первого президента Дж. Г. Симпсона, подлинным лидером группы, организовавшим оба общества, был Э. Майр (Simpson, 1978, p. 129). Он 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 исследований в области эволюции, становилась все более острой» (Mayr, 1947, p. I). По мнению авторов коллективного фундаментального труда «Эволюция. Первые четыре миллиарда лет», посвященного 150-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов», Майр «играл центральную роль в эволюционной теории и систематике XX века» (Evolution..., 2009, p. 724).

Майру и его соратникам удалось организовать под эгидой Национального исследовательского совета США Международную конференцию по генетике, палеонтологии и эволюции, прошедшую в г. Принстоне в январе 1947 г. В ней участвовали «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Mayr, 1980a, p. 42). Все они 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. Джепсена, Э. Майра и Дж. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства СТЭ. (Genetics..., 1949). Казалось, что прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. В новом Комитете по общим проблемам генетики, палеонтологии и эволюции Майр возглавил секцию систематики.

Таким образом, вместе с Ф. Г. Добржанским и Дж. Симпсоном Э. Майр участвовал в создании нескольких организаций, быстро вставших на ноги, а предложенные этими учеными интерпретации видообразования и других эволюционных явлений были приняты многими биологами. Майр контролировал очень важные позиции в различных организационных структурах. Он много писал и публиковал, часто выступал, рекламируя свои идеи. Будучи редактором

[6] Об институциализации СТЭ подробно говорится в главе о Ф. Г. Добржанском, написанной М. Б. Конашевым.

журнала «Эволюция», Майр проводил курс на углубление кооперации, используя журнал как средство реформы эволюционных исследований и эволюционной систематики. Эти реформы призваны были формировать сообщество исследователей, заинтересованных в обсуждении таких эволюционных понятий, как «факторы», «силы» и «механизмы» эволюции, а также ввести баланс в это обсуждение, призванное скорректировать, с одной стороны, преувеличение роли эволюционной генетики и биологии дрозофилы, а, с другой стороны, убеждение работников музеев в том, что эволюционная систематика и изучение эволюционных механизмов являются высшей целью таксономии (Cain, 2000, p. 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 — систематики, 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.

В 1953 г. Майр стал «Агассис профессором» Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета, а затем, в 1961–1970 гг., и его директором. В эти годы эволюционная теория всецело доминировала не только в его научно-организационной и редакторской деятельности, но и в публикациях. В то же время усиливалось влияние Майра как систематика. Книга «Методы и принципы зоологической систематики», написанная Майром в соавторстве с Э. Линсли и Р. Юзингером (Mayr et al., 1953), оказалась авторитетным учебным пособием, переведенным на многие языки, в том числе в 1956 г. на русский. Майр становился известным широкому кругу ученых 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, Американском обществе натуралистов, Обществе по зоологической систематике, а также в Международной комиссии по зоологической номенклатуре, где он проработал 26 лет (1953–1979). В конце 1960-х гг. Майр опубликовал новую книгу по систематике, также изданную в СССР (Mayr, 1969a; Майр, 1971).

Майр не раз признавал, что в момент написания «Систематики и происхождения видов» его знания в области генетики были незначительны. Впоследствии он принял приглашение Добржанского использовать для изучения механизмов возникновения изоляции 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 знакомился и устанавливал тесные контакты,

а нередко и дружбу, с ведущими американскими генетиками (М. Демерецом, С. Райтом, Б. Уоллесом, М. Уайтом и др.), а также с иностранными учеными, включая будущих лауреатов Нобелевской премии М. Дельбрюка, В. Мак-Клинтона, Э. Лурию, А. Львова, Ж. Моно, Д. Уотсона и др. Это позволило ему не только быть в курсе главных событий в области генетики, но и получать информацию из первых рук и, в конечном счете, преодолеть трудности в трактовке генетических факторов эволюции.

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 признание его как одного из лидеров СТЭ, а с другой стороны, именно ему в начавшийся век молекулярной биологии пришлось защищать право эволюционной теории на существование. 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. 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 (Mayr, 1963; Майр, 1968). Ее популярности способствовал более краткий вариант книги, вышедший под названием «Популяция, виды и эволюция», также изданной на русском языке (Mayr, 1970; Майр, 1974).

1959 г., когда отмечался 100-летний юбилей теории естественного отбора, стал годом триумфа дарвинизма и был отмечен рядом международных конференций, важнейшей из которых была конференция в Чикаго. Ее участники провозгласили окончательную победу теории естественного отбора в биологии. С этого времени Майр все чаще и чаще обращается к истории и философии эволюционной теории, занятия которыми стали основными в его деятельности с 1974 г., когда он ушел на пенсию и стал почетным профессором. Сферой его интересов стали историко-научные проблемы общих закономерностей в развитии биологического знания, формирования предпосылок теории естественного отбора, дарвиновской революции и создания СТЭ. Свое видение этих событий Майр изложил в ряде фундаментальных монографий, принесших ему славу крупного историка и философа биологии: «Рост биологического знания: Разнообразие, эволюция, наследственность» (Mayr, 1982c); «На пути к новой философии биологии. Наблюдения эволюциониста» (Mayr, 1988b); «Один долгий аргумент. Чарльз Дарвин и генезис современной эволюционной теории» (Mayr, 1991a.). Особое внимание он уделял популяризации достижений современной биологии в целом и эволюционной теории особенно. На многие языки были переведены его книги «Это есть биология» (Mayr, 1998) и «Что такое эволюция» (Mayr, 2001). Природе биологического знания была посвящена и последняя опубликованная книга Э. Майра, вышедшая в год его столетия: «Что делает биологию уникальной? Обсуждение автономности научной дисциплины»

(Mayr, 2004)[7]. Важнейший источник для понимания развития эволюционных идей в XX веке на протяжении уже почти 30 лет — книга «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии», вышедшая под редакцией Э. Майра и историка науки В. Провайна (The evolutionary..., 1980).

Майру всегда был свойственен юмор. Осенью 2003 г., готовясь к празднованию юбилея Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН, я 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! В это время Майр уже жил постоянно в доме престарелых в Бедфорде, в штате Массачусетс.

3 февраля 2005 г. Майр спокойно ночью, во время сна покинул мир. С ним в прошлое ушла целая эпоха интеллектуальной истории человечества, которую он сам предпочитал называть «второй дарвиновской революцией» (Mayr, 1991a, p. 132), но которую обычно именуют «временем создания синтетической теории эволюции» или «современным синтезом в эволюционной теории» (Ayala, 2004, p. 3). Он был награжден почти всеми главными научными наградами, доступными биологу-эволюционисту, и избран действительным или почетным членом большинства авторитетных академий и университетов ведущих мировых держав.

На пути к эволюционному синтезу

В Нью-Йорке Майр зарекомендовал себя сторонником новой трактовки задач и целей систематики, создатели которой старались переключить 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 практики в орнитологии, с данными, почерпнутыми из обширной литературы, а также в контактах с североамериканскими систематиками. Без богатого опыта Майра как натуралиста-орнитолога и таксономиста был бы немыслим его разнообразный вклад в современную систематику, место которой среди других дисциплин он четко определил. Именно благодаря ему систематику начали воспринимать не как описательную, коллекционирующую и классифицирующую дисциплину, подобную филателии и нумизматике, а как одну из краеугольных основ наук о жизни. Начатая Майром институционализация систематики привела к ее кардинальной реформе, в результате которой она должна была прийти в соответствие с современными методами исследований, почерпнутыми в разных биологических дисциплинах. Систематике пришлось взять на себя функцию по синтезу их результатов, так как проблема вида как основная проблема эволюционной теории была и центральной проблемой теоретической систематики. Как и другой ученик Э. Штреземанна Б. Ренш, отдав в молодости дань

[7] В 2007 г. вышло второе издание этой книги.

механоламаркизму, Майр в конце 1930-х гг. не только перешел на позиции селекционизма, но и активно включился в создание современного дарвинизма.

К тому времени стало ясно, что генетические теории естественного отбора Р. Фишера, В. Райта, Дж. Б. Холдейна не могут быть моделями видообразования и роста биологического разнообразия. Еще ранее дарвиновский механизм адаптивной дивергенции был подвергнут критике М. Вагнером, который считал, что в случае отсутствия географической изоляции между прежним и новым видами видообразование невозможно. Потребовалось более 70 лет, чтобы миграционная теория Вагнера была принята и интегрирована в дарвинизм. И произошло это, прежде всего, благодаря орнитологам, так как 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 синтезу генетики и теории отбора. Это хорошо продемонстрировали Э. Штреземанн и идущие по его стопам в 1920-х — начале 1930-х гг. его ученики Б. Ренш и Э. Майр.

Штреземанн стал протагонистом популяционного подхода в систематике птиц, а также концепций биологического вида и географического видообразования (Stresemann, 1927–1934, 1936). Вид Штреземанн понимал как группу 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, причем вновь и вновь подчеркивалось, что нескрещиваемость является главным критерием вида. Для него без длительной географической изоляции градуальные и направленные наследственные изменения, завершающиеся возникновением нового вида, были невозможны, за исключением случаев внезапного возникновения репродуктивной изоляции. Еще ранее он объяснял возникновение градуальной (клинальной, как ее впоследствии назвали) изменчивости вторичным контактом и интеградацией форм, которые во время предшествовавшей географической изоляции приобрели видовые отличия (Stresemann, 1919). Среди орнитологов Штреземанн тогда был наиболее активным сторонником объединения географически варьирующего ряда видов в «круг рас» (Rassenkreise), то есть в политипический вид. Позднее Майр не раз отмечал, что его представления о виде базировались, прежде всего, на ранних публикациях Штреземанна (Mayr, 1999, p. 23), который, исследуя полиморфные виды птиц, установил связь орнитологии с генетикой (Stresemann, 1926). Признавая мелкие наследственные изменения основой видообразования, Штреземанн считал себя ортодоксальным дарвинистом, полагая, что не только мутационный процесс и отбор, но и наследование приобретенных признаков и ортогенез могли совместно обеспечить возникновение и стабилизацию вида. Сам термин «мутация» воспринимался им как редкое и существенное изменение, отличавшееся от градуальной (дарвиновской) изменчивости.

В конце 1929 г. Б. Ренш опубликовал книгу «Принцип географических кругов рас и проблемы видообразования», содержавшую изрядную дозу механоламаркизма и ортогенеза (Rensch, 1929) (см. гл. 13). Книга произвела глубокое

впечатление на Майра, так как в ней Ренш подробно анализировал корреляции географической изменчивости различных признаков птиц с климатическими условиями их ареалов. Для Ренша 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. «Круги 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 «круги видов» (Artenkreise). В 1933 г. Ренш сформулировал ряд экологических правил, демонстрирующих адаптивную природу географической изменчивости, по-прежнему комбинируя для их объяснения географическую модель видообразовании с ламаркизмом (Rensch, 1933). Но скоро под влиянием работы в лаборатории Н. В. Тимофеева-Ресовского Ренш сделал важный шаг к признанию взаимодействия плейотропии, мелких мутаций и отбора как механизма, обеспечивающего адаптивный и градуальный характер географической изменчивости (Rensch, 1979, S. 64–68). Майр всегда внимательно следил за работами Ренша. Естественно, изменения взглядов последнего на механизм эволюции сразу же были отмечены Майром.

Первые шаги Майра как систематика 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 пищуховых (*Certhiidae*) (Stresemann, 1919). Этому способствовал и объект занятий Майра — птицы Новой Гвинеи и Соломоновых островов (Mayr, 1980d, p. 417). У них не было ни одного рода или широко распространенного вида, которые бы не демонстрировали ярко очерченные случаи географического видообразования (Mayr, 1992, p. 2). Майр активно использовал возможность изучать видообразование не в лаборатории, а в природе, обдумывая модели эволюции, предложенные его европейскими коллегами-орнитологами, и сравнивая их с воззрениями некоторых американских орнитологов, знавших генетику. Он интенсивно читал новейшую литературу по теории эволюции, палеонтологии, антропологии, этологии, экологии и т. д.

В те годы началась его переписка с Ф. Г. Добржанским, переросшая в многолетнюю дружбу. Они легко понимали друг друга, так как оба были представителями российской и немецкой школ натуралистов, развивавшихся в тесном контакте друг с другом в течение почти двух веков (Колчинский, 2007). По собственному признанию, Майр вначале полагал, что существуют две формы генетической изменчивости вида: скачкообразная и градуальная, имевшие бóльшее эволюционное значение, чем резкие, прерывистые мутации. Для него было важно узнать, что генетик, ученик Т. Моргана Добржанский имеет работы по систематике и географической изменчивости у божьей коровки (*Coccinellidae)* и понимает ее адаптивное значение (Dobzhansky, 1933). Прочитав эту статью Добржанского, Майр послал ему письмо, в котором выразил радость по поводу того, что наконец-то появился генетик, который говорит на

языке натуралистов. Как и Добржанский, Майр жаждал синтеза систематики и генетики, натуралистического и экспериментального подходов. В 1936 г. он прослушал Джесуповские лекции Добржанского в Колумбийском университете, затем тщательно изучил его книгу «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937). Путь к синтезу был открыт, но оставались принципиальные разногласия о трактовке соотношений процессов внутри популяций с видообразованием. Особенно Майра разочаровало, что у Добржанского не было даже глав о виде, видообразовании и их отношений к макроэволюции.

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 адаптациогенез. Постепенно вызревало желание продолжить начатый русскими энтомологами и немецкими ботаниками (Э. Бауром, С. С. Четвериковым, Н. В. Тимофеевым-Ресовским) синтез с позиций систематики, а не генетики и дать новую трактовку взаимоотношений между изменением генофонда популяций, видообразованием и макроэволюцией. Сделанный им в конце 1939 г. доклад о значении географического видообразовании у птиц имел большой успех, а его публикация стала первой теоретической статьей Майра (Mayr, 1940). На следующий год вышла серия его статей об островной биогеографии птиц Полинезии, в которых рассматривались история, расселение птиц и формирование новых видов (Mayr, 1941b, c). В этих статьях он четко показал, как важно для понимания распределения животных обладать полным знанием о видовых и внутривидовых таксонах и эволюционных отношениях между ними, а также о способностях организмов к расселению.

Систематика и происхождение видов

Переломным моментом в научном и жизненном пути Э. Майра стала книга «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942). Как и в случае монографии Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937), само ее название указывало на претензию автора дать модернизированную версию дарвинизма в вопросе о механизмах эволюции. Важным моментом в создании Майром этой книги стало принятие им «новой или, точнее, биологической концепции вида», созвучной представлениям Э. Штреземанна (Mayr, 1942, p. 103–146). Однако было существенное отличие. Добржанский, определив «вид не как стадию», а как «результат процесса, связанного с возникновением репродуктивной изоляции», основное внимание уделил динамической стороне вида, фактически характеризуя 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». Встать на защиту географического видообразования Майра побуждала и новая

книга Р. Гольдшмидта «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940), в которой развивалась концепция макроэволюции на основе «системных мутаций» и «перспективных монстров» (см. гл. 23).

В этой книге Майр уделил генетическим аспектам эволюции мало места, полагаясь всецело на Добржанского, завершившего начатый С. С. Четвериковым синтез микросистематики с популяционной генетикой и теорией естественного отбора. Майр стремился с позиций теории естественного отбора объяснить происхождение адаптаций, вида и высших таксонов. Причем ключевой проблемой в этой триаде он считал происхождение вида и полагал, что, введя горизонтальное рассмотрение вида в пространстве, сможет показать возникновение дискретных видов на базе непрерывной географической изменчивости и тем самым объяснить противоречие между реальным хиатусом видов и их градуальным возникновением. Это видение 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 присоединился к положениям о том, что единственным источником эволюции является генетическая изменчивость, что индивидуальная и географическая (как прерывистая, так и непрерывная) изменчивость имеют одну и ту же генетическую основу. Анализируя изменчивость таксономических признаков, Майр указал на ведущее эволюционное значение генетической, а не фенотипической изменчивости популяции. При этом «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» (Mayr, 1942, p. 32).

При обсуждении географической изменчивости Майр приходит к выводу, что она способствует созданию различий между внутривидовыми группами, многие из этих различий влияют на физиологические и экологические признаки, усиливая прерывистость между двумя изолированными популяциями, и являются потенциальными изолирующими механизмами. Тем самым географическая изменчивость способна создавать два компонента видообразования: дивергенцию и прерывистость (Mayr, 1942, p. 57–58). При анализе вида и видообразования Майр акцентировал внимание на политипичности вида и значении изолирующих механизмов, опираясь в основном на литературу по систематике птиц и насекомых, но советовал использовать доказательства из сводок как «синтетистов», так и «антисинтетистов».

В «Систематике и происхождении видов» была четко обозначена специфика подхода Майра к проблеме видообразования, а все его дальнейшие сочинения можно по аналогии с названием одной из его монографий (Mayr, 1991a) назвать «одним долгим аргументом» в пользу аллопатрического 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, подчеркивал ведущую роль географической изоляции в их становлении и приводил аргументы в пользу аллопатрического видообразования, предполагающего 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» (Mayr, 1954; Майр, 1968, с. 427–430).

Постепенность эволюции в трактовке Майра не означала постоянства ее темпов. Напротив, Майр с самого начала был убежден, что скорости эволюции могут существенно меняться. Ссылаясь на фауны Галапагосских, Соломоновых и Гавайских островов, 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» (Mayr, 1942, p. 236). Способностью мелких популяций к быстрой дивергенции он объяснял 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 аберрации он не был склонен объяснять дрейфом генов, связанным со случайной потерей гена вследствие резкого уменьшения численности популяций. Вопреки 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, оказавшиеся основателями новой популяции, предопределяют её дальнейшую эволюционную судьбу. Этим принципом он объяснял и однообразие даже больших популяций, если они расположены на границе ареалов вида и хорошо изолированы.

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 бóльшим, 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 (bridgeless), 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 симпатрических моделей (ibid, p. 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 для него подобная система размножения свидетельствовала о тупике эволюции. В целом Майр был убежден, что доказательства реальности «внезапного

видообразования» и у них 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 первичную роль 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, p. 159). 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, то есть, в конечном счете, от внутренних факторов эволюции. К числу последних он относил характер и скорость мутационного процесса, размах внутрипопуляционной 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 учитывал не только казуальные, но и субстратные факторы эволюции, демонстрируя сложный, многофакторный характер детерминации видообразования. 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 механизмам, особенно разнообразным чертам брачного поведения, предшествующего образованию пар или копуляции. При этом он указывал, что многие из них выполняют двойную или тройную функцию: это угроза или предостережение конкурентам на спаривание; это опознавательный признак, обеспечивающий спаривание особей одного вида; это 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 (Mayr, 1942, p. 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 этологов, Майр приходит к выводу о наследственно закрепленных формах поведения.

В качестве механизмов, страхующих сбои в этологической изоляции, выступают механические и физиологические факторы изоляции, препятствующие успешной копуляции в результате несоответствия половых органов, предотвращения оплодотворения, бесплодности гибридов или снижения их плодовитости. Однако Майр не вдавался в подробное рассмотрение действия этих 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 (ibid, p. 254–255).

Хотя в целом Майр как дарвинист признавал роль естественного отбора в детерминации географической изменчивости и видообразования, но вынужден был констатировать, как мало достоверного известно о его действии. 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 (ibid, p. 273). 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» (ibid, p. 273). Например, в эволюции низших беспозвоночных велика роль фенотипической изменчивости, порождающей много 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), привязанностью к месту произрастания, специальными механизмами расселения в виде семян и спор, высокой зависимостью отногенеза 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. Реально проникнуть в сущность процессов видообразования, понять их распространение и относительное значение в различных группах животных и растений невозможно до тех пор, пока этологические 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.) (Mayr, 1942, p. 274). 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. подр.: Завадский, Колчинский, 1977), 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 обсудил вопрос о филогенетической систематике, ее недостатках и преимуществах по сравнению с другими систематиками в практическом применении. Сознавая 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 (ibid, p. 278). В целом он следовал принципу единства микро- и макроэволюции, полагая, что несопоставимость их результатов и специфика протекания объяснима 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 новую адаптивную зону. Этих факторов, как он считал, достаточно для объяснения «законов» или явлений макроэволюции (ортогенез, увеличение размеров в филогенетических линиях, конвергентность эволюции, нарастающая специализация, необратимость и т. д.).

Из главных создателей СТЭ Майр 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» (ibid, p. 298). Жесткость этих заключительных высказываний в книге 1942 г., видимо, и создала Майру репутацию наиболее ортодоксального соавтора СТЭ. На самом же деле уже в этой книге, где впервые были цельно изложены его эволюционные воззрения, он демонстрировал открытость критике, готовность к диалогу и к ассимиляции новых идей, а также ясное понимание дискуссионности ключевых положений.

Эволюционная систематика

В отличие от Добржанского, Майр полагал, что именно систематика, а не генетика должна взять на себя основную функцию по синтезу знаний об эволюции. В США Майр возглавил энергичную группу систематиков, жаждавших превратить свою дисциплину в эволюционную. Двумя другими лидерами этого

движения были Дж Г. Симпсон и А. Кэйн, но 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 (Mayr et al., 1953).

В первой главе книги Майр и его соавторы (Э. Линсли и Р. Юзингер) рассмотрели теоретически вопросы и понятия систематики, ее историю и задачи. Особое внимание они уделили проблеме вида и внутривидовым категориям, способам классификации надвидовых категорий, понимаемых чаще всего как субъективные единицы, их выделению в практической и филогенетической систематике. Центральное место в книге заняла вторая глава, посвященная собиранию и хранению материала, анализу определенных ситуаций, с которыми сталкивается систематик при обработке и описании этого материала, а также форме изложения и изображения полученных результатов. Наконец, в третьей главе дан анализ исторических и теоретических основ зоологической номенклатуры, рассмотрены вопросы приоритета и трудности наименования всех таксономических групп от внутривидовых форм до типа.

Популярность книги объясняется, прежде всего, тем, что авторы стремились отразить прошедшие в систематике изменения. Они обсуждали пути разграничения различных форм внутривидовой изменчивости, выяснения генетической основы географической изменчивости, 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 видообразования[8].

В 1969 г. Майр выпустил новое учебное пособие «Принципы зоологической систематики» (Mayr, 1969a). Главное отличие этой книги от предыдущей заключалось в приоритете целей. Если в 1953 г. доминировало стремление дать начинающим исследователям обзор литературы по таксономии, то новая книга претендовала на изложение теории систематики и содержала больше оригинальных материалов по таксономии, методам классификации и теории номенклатуры. 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

[8] 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.

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 строить свои работы на концепции биологического вида. Он отметил трудности ее применения для организмов с разными способами бесполого размножения, а также в случаях слабой изученности внутривидовой индивидуальной изменчивости, различных форм полового, возрастного, сезонного и тому подобного 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 отводил 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 соответствовало дарвиновской традиции. Впервые после Дарвина Майр показал, что образование нового вида является ключевым звеном в эволюции, осуществив тем самым 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 Р. Сокаля и П. Снита, которые выделяли таксоны по степени выявленного сходства. По мнению Майра, нумерические классификации оказывались сходными с эволюционными, так как обычно организмы тем больше похожи, чем ближе они по происхождению. Вместе с тем приписывание признакам одинаковой ценности вело к смешению фенетического сходства с филогенетическим родством, так как при этом не учитывали параллелизмы, конвергенцию, генетический и морфогенетический гомеостаз, мозаичную эволюцию и т. д. В связи с этим он резко выступал против операционализма, считая его методологию неприемлемой для эволюирующих систем (Майр, 1971, с. 88–89).

Центральное место в критическом анализе Майра занял кладизм, жаркие дискуссии вокруг которого вели к росту его популярности среди систематиков. Кладизмом было обозначено одно из направлений филогенетической систематики, основанное немецким морфологом и палеонтологом В. Хеннигом (Hennig, 1950). 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, с. 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» (Mayr, 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» (Mayr, 1995, p. 415). В итоге кладистская классификация строится на признаках, которые эволюционные систематики считают несопоставимыми. Кладограмму, по мнению Майра, вообще нельзя считать классификацией, так как в ней нет демаркации таксонов на одном и том же древе по рангам, а 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 и вносит 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 К. 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 (Mayr, 1995, p. 421). Майр полагал, что здесь его взгляды совпадали с позицией не только самого Хеннига, но и других умеренных кладистов — П. Акса, Дж. Гриффитса и др.

Возражения против подхода Хеннига Майр суммировал в нескольких пунктах (ibid, p. 427–430), большинство из которых связано с тем, что в кладизме игнорируется или генетическое, или фенотипическое сходство, а в крайних случаях и 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 эволюирующие признаки, а информация о предковых (плезиоморфных) признаках игнорируется; 3) традиционные предковые таксоны рассматриваются как парафилетические; 4) отсутствие теории «ранжирования» (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 филогенической системы как альтернативы идеалистическим морфологическим системам, отождествлявшим сходство и родство. По иронии судьбы пропагандируемый Хеннигом подход имел черты додарвиновской систематики, так как апоморфия (apomorphy) каждой клады 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. 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 (Mayr, 1995, p. 431).

В 2002 г., комментируя статью П. Бойртона (Beurton) об эволюции концепции биологического вида, Майр подчеркнул, что автор не смог преодолеть смешение вида как логической категории и вида как таксона (т. е. реального природного объекта), что продолжалось в систематике вплоть до 1950 г. (Mayr, 2002a) и не изжито сторонниками филогенетической кладистики по сей день. Подобное смешение двух разных понятий, обозначаемых одним термином «вид», продолжает приводить ко многим недоразумениям, как в систематике, так и в эволюционной теории.

«Генетическая революция» и отбор

Авторитет Майра как признанного лидера СТЭ подкреплялся тем, что в течение более полувека он совершенствовал свою концепцию, пересматривая прежние взгляды, выдвигая и проверяя новые гипотезы, отвечая на вызовы

СТЭ. Эволюция его воззрений связана, прежде всего, со стремлением понять генетические основы видообразования; показать единство механизмов макро- и микроэволюции и, следовательно, ключевую роль видообразования в возникновении крупных новшеств. Развитие его эволюционных воззрений на протяжении 30 лет с наибольшей полнотой отражено в книгах «Зоологический вид и эволюция» (Mayr, 1963, Майр, 1968) и «Популяции, виды и эволюция» (Mayr, 1970; Майр, 1974). В этих 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 фенотипа 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 в этих книгах, в которых подробно рассмотрены генетические аспекты видообразования, проанализировано влияние потока генов на интеграцию генотипа и генофонда, на генетическую структуру популяций, на взаимодействие генотипических и биотипических сред и т. д. Майр воочию демонстрировал 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 аллопатрического видообразования.

К тому времени лидером нового холистического подхода к генотипу и генофонду стал эмигрант из России М. Лернер (Lerner, 1958), выдвинувший концепцию генетического гомеостаза, продемонстрировав важность неаддитивного действия генов в эволюции. Большое влияние на Майра оказали также труды Б. Уоллеса о сбалансированном полиморфизме, также свидетельствовавшие о целостности генотипа и генофонда (Mayr, 1993, p. 14). В 1953 г. Майр участвовал в симпозиуме в г. Павия, где после жарких дискуссий убедили даже Р. Фишера в недостаточности чисто аддитивной характеристики действия генов в эволюции. Эта встреча стала стимулом к эволюции взглядов Майра в сторону осознания единства фенотипа и генотипа как единиц действия естественного отбора.

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 1942 г. 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 и в другие их разделы. Эти книги стали вершиной в творчестве Майра как биолога-эволюциониста и апогеем в развитии СТЭ.

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 к тому времени 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», используя гипотезу квантовой эволюции Дж. Симпсона (Simpson, 1944). В нее Майр добавил данные систематики, генетики, зоологии и биогеографии. Он также воспринял представления Райта и Симпсона об особой роли малых периферических популяций, а в качестве их модели использовал островные популяции на архипелагах. Такие популяции основаны обычно небольшой группой эмигрантов: несколькими парами особей, или, в крайнем случае, одной беременной самкой, из обширной панмиктической популяции. Их генофонд 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, меняется и селективная ценность многих генов, иногда на прямо противоположное значение. Подобные резкие изменения Майр назвал «настоящей генетической революцией» (Майр, 1968, с. 465). Ее результатом могло стать образование на базе периферической популяции не просто нового вида, а вида нового типа, порою столь резко отклоняющегося от родительского, 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 связи с этим можно напомнить, что именно отмеченные идеи послужили основой для формирования гипотезы К. М. Завадского об арогенной популяции (см. гл. 20).

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, обеспечивавших

эпистатическое равновесие в популяциях со сбалансированным полиморфизмом и противодействующих давлению отбора. Тем самым Майр дискуссию о целостности генотипа на уровне организма переводил в плоскость обсуждения целостности генофонда популяции (Plutynski, 2008, p. 610).

В пользу гипотезы Майра говорили и математические расчеты Дж. Холдейна (Haldane, 1957), показавшие наличие других факторов, которые благоприятствуют быстрому обороту в популяциях, проходящих «сквозь узкое горлышко» сокращения численности. Размер популяции и изначальная частота аллеля прямо воздействует 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 1963 г. еще раз подчеркнул, что она в значительной степени связана с прохождением популяции через резкое сокращение численности, названным 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, с. 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» (Mayr, 1954, p. 176). Подобно Симпсону, Майр указывал на связь между генетическими революциями 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 создать новую экологическую нишу, размножиться и выжить. Сохраняется 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, 2002, с. 373–386): в гипотезах «катастрофического отбора» Х. Льюиса, «квантового видообразования» В. Гранта, «гомосеквенциального видообразования» Х. Карсона, «неоформогенного видообразования» К. М. Завадского, «генетического видообразования» М. Уайта, Н. П. Дубинина, Н. Н. Воронцова и др. Она заняла ключевое место и в трудах сторонников концепции «прерывистого равновесия», бросивших вызов СТЭ в 1970-х гг.

Обобщая огромный материал о генетических основах внутрипопуляционной изменчивости, источниках ее поддержания и уменьшения, Майр пришел к выводу, что бóльшая 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, с. 154). Этот вывод подводил черту под спором о достаточности генетической изменчивости для возникновения биоразнообразия. Генетическая изменчивость в популяции, по мнению Майра, зависит: 1) от внесения нового генетического материала за счет отбора и случайных мутаций; 2) от уменьшения этой изменчивости за счет отбора и случайных отклонений в выборке, включая дрейф генов; 3) от 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, 1974, с. 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, с. 240–241; 1974, с. 205–207). Коадаптация генов обеспечивает гармоничное эпистатическое их взаимодействие в ходе морфогенеза. Каждый ген благоприятствует отбору той генотипической среды, на фоне которой он способен внести максимальный вклад в приспособление.

Работы Бриттена и Дэвидсона (Britten, Davidson, 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, 1974, с. 205).

Интегрированное действие генов, по мнению Майра, сказывается на всех уровнях, от хромосомного до организменного, проявляясь 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. Эти представления Майра легли в основу рассуждений пунктуалистов (С. Гоулд, Р. Элдридж) 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-е гг. Майр доказывал, сколь неоправданно было игнорировать роль модификационной изменчивости и фенотипа в эволюции (Майр, 1968, с. 164–165). Благодаря ему в англо-американском языковом пространстве стало укрепляться разработанное преимущественно в Германии и СССР (Г. Ф. Гаузе, В. Йоллос, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, И. И. Шмальгаузен и др.) (см. гл. 7, 15, 17) представление о том, что единицей действия отбора являются не отдельные гены и даже не генотип, а фенотип, который всегда представляет собой компромисс 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 создание новой экологической ниши в качестве ответа на изменения среды. Генотип, как правило, может создавать различные фенотипы в разных условиях существования, а замены фенокопий 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 представления об активной роли фенотипа как одного из главных и общих факторов эволюции. Отсюда следовал и его вывод об оппортунистическом характере отбора, всегда действующего на нужды сегодняшнего дня и всегда направленного на успех при размножении.

После работ С. С. Четверикова (1926) и С. Райта (Wright, 1931) колебания численности популяции («популяционные волны») и связанный с ним 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. Флуктуации численности популяций возникают в результате взаимодействия ряда факторов, относительная роль которых может значительно меняться в зависимости от экологических условий, а также от 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, обусловливая в итоге колебания численности популяций. Благодаря теоретическим исследованиям Майра было признано, что дрейф генов — это проявление суммарного эффекта процессов разных форм элиминации и естественного 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, с. 179). Тем не менее он полагал, что отказ от ссылок на дрейф генов как на причину эволюции «способствовал бы внесению ясности в дискуссии по эволюционным вопросам» (там же, с. 179), поскольку 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 подчеркивал, что введенный им «принцип основателя» отнюдь не является «еще одним вариантом» теории генетического дрейфа (Мауг, 1954). Напротив, весь пафос 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 естественного отбора как дифференциального воспроизводства потомства, избирательной плодовитости, избирательной передачи генов новым поколениям, репродуктивного успеха (Майр, 1968, с. 168–170). В обеспечении репродуктивного успеха он особое внимание уделял половому отбору, не отказываясь 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.

Майр суммировал представления о различных формах естественного отбора (апостатический, дизруптивный, нормализирующий, стабилизирующий,

канализирующий, центробежный, катастрофический и т. д.) без достаточно четкой их классификации. Отмечал он и такие формы, как отбор сородичей (kin selection), K-отбор, r-отбор и т. д. При этом Майр опирался на многие экспериментальные работы и наблюдения за дикими популяциями, свидетельствовавшими об эффективности отбора в природе, включая данные об отборе на ядоустойчивость различных видов насекомых, на резистентность микроорганизмов к антибиотикам, на устойчивость к заболеванию, 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-е 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 моделях, и что селективная ценность новых генотипов или прежних генотипов в измененной среде может достигать 30 или даже 50 % (Майр, 1974, с. 126). 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 ультраселекциониста, повторяя снова и снова, что отбор — результат противодействующих факторов и векторов, а фенотип как объект его действия представляет собой компромисс между ними. Отбор, по Майру, всегда оппортунистичен, 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 (темп 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. Для него было неприемлемо считать единицей отбора популяцию, семью, стадо, а не индивид. Подобная точка зрения, по мнению Майра, имела бы право на существование, если бы существовала реальная конкуренция за пищу, территорию, гнездование, самку и т. д. между популяциями и различными внутрипопуляционными группами, а не индивидами. Но в природе конкуренция идет в сторону повышения 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. Уилсона «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 внимание 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 антропоидов. 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 и гоминин более сплоченными и альтруистическими (Мауг, 1990). В процессах антропогенеза 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» (Мауг, 1991а, с. 157).

Вид и видообразование

По признанию самого Майра, его представления о ключевой роли вида в процессе эволюции основано 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 отпочковать 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 классификаций, многие из которых существенно перекрываются. В качестве главных критериев он называл системы размножения, структуру вида, характер расселения (Майр, 1968, с. 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 недостатками и преимуществами различных способов размножения и свой механизм поддержания этого компромисса 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, 1974, с. 275). Этот компромисс предопределяет и эффективность изолирующих механизмов, без изучения которых, как и без 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-е 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 трудах представлены такие модели видообразования, как филетическое или расщепляющееся, автогенное или аллогенное, аллопатрическое или симпатрическое и т. д. (Майр, 1974, с. 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. Майр стремился показать, что построенная Уайтом модель стазипатрического видообразования, согласно которой хромосомная мутация, расширяя рубежи своего распространения, образует узкую зону полиморфизма, оказалась несостоятельной (Mayr, 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; постепенное симпатрическое. 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.

Майра часто критиковали за отрицание постепенного симпатрического видообразования. Чтобы разорвать замкнутый круг в дискуссиях с оппонентами, Майр так определил симпатическое видообразование: «Возникновение изолирующих механизмов в пределах области рассеивания потомков данного дема» (Mayr, 1963, p. 361). Иными словами, степень симпатричности разных морф, экотипов, рас и так далее 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 эмигрантов. Как и раньше, Майр не отрицал симпатрическое видообразование в результате разного рода резких

генетических изменений (хромосомные мутации, полиплоидия и т. д.), отмечая генетические и экологические трудности формирования макромутантами репродуктивных сообществ и их успеха 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 упрощенный градуализм все более и более уступал место признанию возможности внезапного видообразования. Майр отверг объяснения биоразнообразия видов в тропиках высокой интенсивностью мутагенеза, полагая, что правильнее говорить об особых экологических факторах, включая экологические барьеры и ограничения в расселении потомков одного дема (Mayr, 1969b). В то же время он 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 сальтационного, скачкообразного органообразования, возникновения изоляции и т. д. В качестве основы внезапного появления новых таксонов называли хромосомные перестройки, дупликации 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 на генетически замкнутую репродуктивную систему, особенно у прокариотов.

Но Майр продолжал настаивать, что убедительных случаев, подтверждающих постепенное симпатрическое видообразование, соответствующее данному им определению, нет в литературе. Его не убеждали многочисленные примеры формирования экологических рас насекомых-паразитов на различных деревьях или разных структур 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 симпатрии.

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 (Mayr, 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 (recognation-patterns) близких форм. Эти более привлекательные половые признаки могут стать маркером для опознания в зоне контакта зарождавшихся видов, способствуя тем самым дивергенции симпатрических групп.

Микро- и макроэволюция

Со временем Майр все больше внимания уделял проблемам надвидовой эволюции, подчеркивая единство механизмов микро- и макроэволюции, адаптивный характер и ключевую роль видообразования в арогенезе (Майр, 1968, с. 465–466). Он по-прежнему не принимал различные варианты ортогенеза и макросальтационизма, подчеркивая специализированность видов, ставших предками крупных таксонов. Главную ошибку ламаркистских, ортогенетических и сальтационистских концепций эволюции Майр усматривал в том, что в них основной единицей эволюции признавали 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 создать 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 большее внимание Майр уделял поведению, общей активности фенотипа, «эффекту Болдуина», модусам перестройки онтогенеза и так далее как важнейшим факторам макроэволюции. В конце 1950-х гг. он заинтересовался принципом «смены функций» А. Дорна, (Mayr, 1960), которым, по его мнению, можно объяснить возникновение многих эволюционных новаций, а также завершающие стадии видообразования, связанные с формированием поведенческих изоляционных механизмов под действием полового отбора (Mayr, 1988a).

В конце 1980-х — начале 1990-х гг. Майр попытался в свете новых данных рассмотреть проблему рекапитуляции (Mayr, 1994, p. 226). 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 генетических, 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 нападок на СТЭ. Первой серьезной попыткой ограничить сферу действия СТЭ в объяснении макроэволюции и ее темпов была концепция нейтральной (или недарвиновской) эволюции на молекулярном уровне (King, 1965; King, Jukes, 1969; Кимура, 1985), в которой частично была использована критика Майром ультра-адаптационизма. Несколькими годами позже была предложена еще одна, альтернативная по отношению к СТЭ, эволюционная концепция, призванная осветить все ту же проблему неравномерности темпов эволюции на морфологических данных, — гипотеза прерывистого равновесия (punctuated equilibria) (Eldredge, Gould, 1972, Gould,

Eldredge, 1977). На этот раз в основном использовали принцип основателя Майра, представления о периферийных популяциях, генетической революции и аллопатрическом видообразовании, из которых, однако, делались несколько иные выводы. Таким образом, критика СТЭ осуществлялась сразу в двух направлениях (Колчинский, 2002, с. 430–434). В дискуссиях вокруг обеих концепций Майр принял участие, причем его активность 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, с. 143) высказал ряд сомнений в их значимости для пересмотра основ СТЭ. Во-первых, он указал на отсутствие экспериментальных данных о том, что обратные мутации 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 белках, которые на сегодняшний день считают не имеющими специфических функций или 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. 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» (Mayr, 1991a, p. 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 в свете выдвинутых им концепций аллопатрического видообразования, периферийных популяций и генетической революции (Gould, Eldredge, 1977). Аллопатрические процессы авторы новой концепции и их сторонники рассматривали отныне с учетом того, что идут они главным образом на основе перестройки локальных периферических изолятов, поэтому вероятность отражения их в исследуемой выборке пластов чрезвычайно низка. Формирование морфологических различий между видами происходит практически одновременно со становлением генетических барьеров между ними, чаще всего тогда, когда дочерняя популяция еще малочисленна, и все это происходит в условиях аллопатрии. 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 Элдриджа, гомеостатическая зарегулированность вида столь сильна, что нарушить ее могут только процессы типа «генетической революции» 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. 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 его интерпретацию (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, p. 96). Данную модель авторы назвали «прерывистым равновесием», поскольку в основе ее лежит представление о длительном стабильном существовании видов, прерываемом эпизодическими процессами бурного видообразования (ibid, p. 98). С традиционной точки зрения, по мнению Гоулда и Элдриджа, трудно объяснить почти одновременное появление большого числа классов, так как нет данных о длительности предшествующей эволюции, в ходе которой они медленно и постепенно дивергировали. 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. Эти несоответствия преодолеваются, если исходить из гипотезы прерывистого равновесия. Видообразование происходит 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 малым числом родов не должно вызывать удивления.

Хотя модели аллопатрического видообразования и генетической революции по иронии судьбы заняли ключевое место в построениях Гоулда и Элдриджа, Майр (Mayr, 1982b) оказался наиболее последовательным оппонентом сторонников прерывистого равновесия в 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 отметает нейтральные признаки. Применительно к видовому отбору Майр показал, 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, Элдриджа и их сторонников лежат не столько реальные, сколько семантические проблемы (Mayr, 1982b, 1993, 1997a). 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 (Mayr, 1989).

Концепция периферического видообразования, по мнению Майра, всецело лежит в рамках СТЭ. Он был уверен, что любая из 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 любая абсолютизация

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 классификация организмов. На самом деле ими в скрытой форме вводится представление о том, что всякая систематическая иерархия есть результат проекции эволюции группы. Однако филогенетическая систематика на практике сталкивается с большими трудностями, так как процесс эволюции настолько сложен, что «никакая схема не может дать адекватного представления о филогении» (Майр, 1971, с. 293), а следовательно, невозможно верифицировать по данным систематики ту или иную эволюционную модель, имеющую филогенетическое содержание.

Положительный эффект дискуссий вокруг концепции «прерывистого равновесия» Майр видел в том, что благодаря им «палеонтологи наконец всецело познакомились с проблемами видообразования... и осознали частоту стазиса» (Mayr, 1998, p. 195–196). Его не удовлетворили попытки ультраселекционистов объяснить стазис нормализирующим 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 бы способен полностью подавлять его действие. 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 Майр как бы отказался от дрейфа генов Райта, предложив взамен свой принцип основателя, по существу речь здесь идет о том же результате случайной выборки генов, так как в обоих случаях скрещивание небольшого количества особей, случайно выбранных из членов большой группы, ведет к инбридингу, гомозиготизации и к новому дрейфу генов. В обоих случаях формы, случайно оказавшиеся адаптивными, пройдя через «узкое горлышко», дают начало новым видам. 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 умения находить новые аргументы для защиты СТЭ, которую объявили устаревшей как ультра-адаптационистскую, панселекционистскую и градуалистскую. 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. Не случайно в последнем издании популярной в США энциклопедии по эволюции, предисловие к которому написал С. Гоулд, взгляды Майра на видообразование оценены как фундамент концепции прерывистого равновесия (Miller, 2009, p. 298).

Уникальный биологический вид

Трудно переоценить вклад Майра в разработку мировоззренчески наиболее важной эволюционной проблемы — происхождения человека (Майр, 1968, 1973–1974, Mayr, 1998). Впервые он ею занялся в начале 1950-х гг., когда, опираясь на опыт в таксономии птиц, провел ревизию ископаемых гоминид, сведя многих ископаемых гоминин и современного человека, признаваемых тогда отдельными родами, к трем видам единого рода *Homo* (Mayr, 1951). Майр был единственным среди создателей СТЭ, кто дожил до сенсационных находок ископаемых гоминид в 1970–2000-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 (Die Evolution..., 2004; Wood, 2005).

Он не просто синтезировал прежние данные об уникальности человека как биологического вида и его основных отличиях от других высших животных с новыми открытиями в палеоантропологии, этологии и геносистематике, но способствовал выработке нового взгляда на движущие силы, этапы и сущность антропогенеза.

Еще в 1960-е гг. Майр считал необходимым отказ от типологической концепции вида при изучении антропогенеза (Майр, 1968). 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 внутрипопуляционного полиморфизма, по мнению Майра, огромное влияние оказывает высокая мобильность человека (Майр, 1968, с. 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, политическими и тому подобными ограничениями свободной панмиксии. В то же время индивидуальная и межпопуляционная изменчивость человека, указывал Майр, не столь высока, 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. Вместо доминировавших ранее попыток дать всякой новой находке ископаемого человека видовой, а порой и родовой ранг, стали распределять их по трем видам (*H. habilis, H. erectus, H. sapiens*), в пределах каждого из которых выделяли 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 генеалогических связях между разными видами его ближайших предков. Наиболее подробно он изложил свои уточненные воззрения в 1998 г. в книге «Это биология» (Мауг, 1998). В ней Майр с удовлетворением отмечал, что политипическая концепция применительно к ископаемым и рецентным гоминидам, куда по новым классификациям обычно включают гориллу и шимпанзе, согласуется с данными приматологии, свидетельствующими о том, что большинство родов отряда приматов, за исключением лемуров, состоит из аллопатрических видов. Это подтверждают находки ископаемых австралопитековых (*Australopithecus)*, остатки которых обнаружены в разных районах Африки: *A. africanus* на юге, *A. afarensis* — севернее, *A. boiesei* — восточнее и т. д. Указывая на тот факт, что большая часть Африки, покрытая тропическими лесами, остается неизученной в палеоантропологическом отношении, Майр предполагал, что «буквально десятки аллопатрических видов австралопитековых (*A. ramidus, A. afarensis, A. africanus, A. boesei* 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 филуме» (ibid, p. 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 арогенными популяциями, давшими начало новым крупным таксонам, вероятность найти их ископаемые остатки крайне мала.

Еще в 1963 г. Майр (Mayr, 1963) отмечал, что эволюция гоминид является классическим примером мозаичной эволюции, где каждый орган и их система обладают 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, свойственных 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), ни с последовавшим полвека спустя предложением Дж. Дайэмонда (Diamond, 1992) рассматривать современного человека как один из видов шимпанзе, хотя он без колебаний воспринял сведения молекулярной биологии об огромном сходстве в генетическом отношении человека и двух видов шимпанзе и их относительно недавнем, приблизительно 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. Майр 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. Майр 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» (Mayr, 1998, p. 235). В целом Майр считал правомерным постановку вопроса о человеке как неком 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.

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 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 представлениях того же Майра 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 огромном протяжении от Китая до Западной Европы и Африки с остатками *H. erectus* по всем признакам, кроме большого объема головного мозга (Mayr, 1998, p. 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, обусловливавшую 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 Д. Шаллером и Дж. ван Гудолл соответственно, а также анализ морфологии ранних гоминид показали, что использовать и изготовлять орудия высшие антропоиды начали 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. Это стало возможно благодаря развитию у самцов способности заботиться о самке, для чего она должна была стать сексуально более привлекательной и способной к оргазму. Специфическое сочетание постоянной бипедии с ношением младенцев (infant-carrying) и сверхсексуальностью самок, по мнению Майра (ibid, p. 237), стало ранним диагностическим

признаком предлюдей, сформировавшимся в какой-то изолированной периферической популяции австралопитековых.

Становление бипедии 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 коммуникаций, то есть языка.

Коэволюция 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 соотношение 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 процессом увеличения головного мозга, прекратившимся внезапно примерно 100 000 лет тому назад.

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 мозга 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)» (Мауг, 1998, p. 241). 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 не только местом выращивания и охраны потомства, но и 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 (ibid, p. 244–247). Он снова подчеркнул, что большинство расовых признаков не связано с социальными, этическими и культурными характеристиками людей, а последние не определяются генетически. Нельзя говорить о генетически предопределенных дружелюбных, жестоких, интеллектуальных, глупых, надежных, хитрых, коварных, ленивых, подозрительных и так далее 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 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 индентичны у людей.

Одной из последних книг Э. Майра, изданных при его жизни, стал труд «Вот такая эволюция» (Mayr, 2001). В ней Майр в яркой форме рассказал о своем видении трех главных разделов эволюционной теории: это доказательство эволюции, объяснение эволюционных изменений и адаптаций, происхождение и значение 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. Дайэмонда, этой книгой Майр сделал проблемы эволюции и антропогенеза доступными и интересными для любого образованного человека (Diamond, 2004, p. 32–33).

Историк и адвокат СТЭ

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 как новой области своих усилий по развитию и защите СТЭ, проявляя склонность анализировать скорее когнитивные, чем социально-политические аспекты в развитии науки. Тем не менее его труды заняли центральное место в ведущих и международных историко-научных журналах, а сам он создал мощную школу историков биологии. В 1986 г. за серию фундаментальных книг Майр был отмечен высшей для историка науки наградой — медалью Дж. Сартона.

Майр в исторических трудах стремился к энциклопедичности и фундаментальности, уделяя основное внимание истории проблем, идей, принципов и концепций, растягивавшейся нередко на многие столетия. Методика Майра как историка науки с наибольшей силой проявилась в коллективной монографии «Эволюционный синтез. Перспективы унификации биологии» (The Evolutionary..., 1980), подготовленной под редакцией Э. Майра и В. Провайна, а также в его монографии «Рост биологического знания» (Mayr, 1982c), во введении к которой он кратко изложил свое понимание истории биологии, ее предмета, задач и методов (ibid, p. 1–20). Майр надеялся, что выбранный им путь позволит объективно проследить историю фундаментальных проблем и попытки их решения, а также историю принципов, формирующих концептуальную структуру науки (ibid, p. 1). Он признавал, что историк, рассматривающий столь обширную область, неизбежно вынужден изложить результаты в общем, кратком и отселектированном виде (ibid, p. 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 и сохранившихся до наших дней. История науки была для него способом рефлексии современного научного знания, способом защиты от создания новых околонаучных мифов, а также предостережением против повторения ошибок прошлого. Майр прекрасно осознавал, что выполнение подобной функции по плечу только историку, ориентирующемуся в современной науке, и тратил много сил и труда как на биологическое образование историков науки, так и на философское и историческое образование биологов (Cain, 2009).

Всякий историк науки, стремящийся к объективному изложению прогресса научного знаний и всесторонней интерпретации тех или иных концепций, по мнению Майра, должен ответить на следующие вопросы: «Кто? Когда? Где? Что? Как? Почему?» (Mayr, 1982c, p. 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. Для понимания сути проблем биологии Майр считал важным изучать их историю в хронологической последовательности, включающей не только достижения, но и бесчисленные ошибки, заблуждения. Такой подход предполагал специальный анализ мировоззренческих постулатов, определявших то или иное решение проблемы, а также используемые при этом фактические доказательства. Социологические и биографические аспекты Майр использовал в той мере, насколько это было необходимо для понимания причин выбора анализируемым автором определенной стратегии решения проблем. 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?» (ibid, p. 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. и т. д. Подобный подход к истории биологии, по мнению Майра, в максимальной степени служит гарантией от субъективизма в истории науки.

Сформулированным 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. Он обращался к первоисточникам, нередко интерпретируя их с позиций сегодняшнего дня. Выделяя центральные моменты в мировоззрении и научных взглядах своих предшественников, Майр не только рассказывал

о восприятии их современниками, реакциях автора на труды других ученых, особенно научных оппонентов, но также сравнивал используемые ими понятия и созданные концепции с собственными трактовками. Упрекая других авторов в предвзятости изложения тех или иных концепций и призывая к максимальной объективности, Майр не скрывал симпатии к авторам наиболее близких ему по духу концепций и изучал только темы, занимавшие центральное место в его научных интересах: дилеммы популяционного или типологического мышления, дискретную или слитную наследственность, роль натуралистских традиций в современных исследованиях эволюции и биоразнообразия. При этом он был убежден, что суть проблем эссенциализма, эволюции и наследственности была в прошлые эпохи такой же, как и в наши дни.

Пытаясь комбинировать логическое с историческим, презентизм с антикваризмом, интернализм с экстернализмом, Майр отдавал явное предпочтение первым членам этих классических дилемм в истории биологии. В итоге, 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). 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 современные концепции, но и частные воззрения прошлых эпох, историческое изложение которых предполагает понимание их сути и наличие специальных научных знаний. В то же время 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 теоретических положений. Это был способ защиты своих взглядов и СТЭ в целом, что становилось актуальным в период 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 с первыми триумфальными открытиями в области молекулярной генетики. При помощи интеллектуальной истории Майр стремился показать, что основные проблемы биоразнообразия, наследственности и изменчивости, эволюции решались и могут решаться только совместными усилиями представителями 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 учеников и последователей, а в личных беседах и корреспонденциях по истории биологии искал ответы на

современные проблемы. 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 проведение историко-биологических конференций и симпозиумов.

При такой трактовке задач истории биологии понятен выбор Майром основных тем и героев своих публикаций. В их число попадали проблемы, интересовавшие Майра как систематика, биогеографа и эволюциониста, а также ученые прошлого, способствовавшие их прогрессу. Среди них были Ж. Л. Агассис, Б. Альтуме, К. Жордане, Й. Кельрейтер. Ж.-Б. Ламарк и др. С начала 1970-х гг. центральное место в исторических трудах Майра заняло творчество Дарвина. В десятках публикаций он дал анализ интеллектуальных предпосылок в формировании взглядов великого английского натуралиста, раскрыв когнитивную природу дарвиновской революции и логическую структуру его теории (Mayr, 1972, 1983, 1991a). 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. 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 теории Дарвина, а также попытки использования ее различными политическими силами от либерализма до фашизма.

Наиболее подробно взгляд Майра на формирование дарвиновской теории в интеллектуальной обстановке XIX в. и ее последующее развитие в неодарвинизме, вплоть до достижения консенсуса между экспериментальными генетиками и натуралистами, изложен в книге «Один длинный аргумент» (Mayr, 1991a). Ее название в немецком переводе: «Дарвин был прав» – точнее выражает основную идею, разрабатываемую Майром на протяжении почти 70 лет. Майр показал, что наибольшее сопротивление теории Дарвина оказывала не церковь, как это принято считать, а члены научного сообщества, особенно философы науки (Mayr, 1988b, 1991b). Только с появлением нового поколения ученых, свободных от догм физикализма и логического позитивизма, пришло осознание, что эссенциализм, телеология и жесткий детерминизм имеют ограниченные сферы использования.

Четверть века Майр исследовал историю формирования СТЭ, считая ее возникновение «второй дарвиновской революцией», связанной с изживанием эссенциализма. Проблема формирования СТЭ стала предметом специального обсуждения на конференциях, организованных Э. Майром и В. Провайном в 1974 г. На конференциях выступали участники этого эволюционного синтеза (Э. Безигер, Г. Карсон, К. Дарлингтон, Ф. Добржанский, Е. Форд, И. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. Олсон и др.), их ученики (З. Левонтин, С. Гоулд), а также

историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, и др.). Часть приглашенных прислали воспоминания в письменной форме (Б. Ренш, Дж. Симпсон). В итоге в 1980 г. вышла книга «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии» (The Evolutionary...,1980), в которой СТЭ трактовалась как многодисциплинарный и интернациональный феномен. 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. При этом он активно защищал важность сохранения натуралистической традиции в решении вечных вопросов биологии об эволюции, биоразнообразии и наследственности. 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 Майра, указывалось на незавершенный характер синтеза. Майр подчеркивал: «Новый синтез, несомненно, воспринимался по-разному Реншем, Добржанским, Симпсоном, Фордом и мной. 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» (Mayr, 1980d, p. 422). Вместе с тем все авторы признали, что в ходе реализации эволюционного синтеза были объединены данные различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований популяций.

Через два года Майр существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Mayr, 1982a, p. 567–570). По его новой оценке, 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 (Mayr, 1988b, 1992, 1993), 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, ортогенеза, сальтационизма и развитие холистского подхода к генотипу и генофонду (Mayr, 1988b, p. 526, 530).

В поисках новой философии биологии

Историко-научные сочинения Э. Майра тесно связаны с его философскими трудами, которые также создавались и для отстаивания собственных воззрений в систематике и СТЭ. Его философское кредо, излагавшееся 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» (Mayr, 1988b). Этот труд следовало бы назвать философией актуальных проблем эволюционной биологии (адаптации, теории естественного отбора, биоразнообразия, видообразования и т. п.). К философии Майр обратился, будучи неудовлетворенным доминировавшим тогда физикализмом и стараясь показать специфику биологии и ее автономность от других естественнонаучных дисциплин. Эта специфичность, по Майру, связана с уникальностью биологических объектов и процессов на всех уровнях организации живого, с неизбежной их теленомичностью, с особенностью причинности и непредсказуемостью многих ее результатов. Из-за этого биологи по-прежнему должны ставить вопрос «для чего?», которого уже не задают физики и химики. Поэтому и биологию нельзя редуцировать до физико-химических законов, и в этом она более сходна с гуманитарными, чем с точными науками. Незадолго до смерти его позиция значительно смягчилась, что объяснялось сближением биологии и физики, проникновением физических приборов и методов в биологическую практику (Mayr, 2004). Отныне он упор делал на то, что физикалистические методы, чуждые биологии, не используются и в современной физике, которая стала вероятностной и имеет дело с уникальными явлениями, процессами, состояниями. Ликвидация разрыва между биологией и физикой способствует искоренению последних остатков витализма и телеологии (Mayr, 1996, p. 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 рассмотреть предпосылки для создания общей философии науки (Mayr, 2002b, p. 25). Как философ Майр внес вклад в разработку концепции причинности, уточнил понятия непосредственных и конечных причин, показал различие между телеологией и теленомией, отвергая всякие попытки определить отбор как телеологический фактор, указывая на оппортунистический характер его действия на нужды сегодняшнего дня.

Квинтэссенцией философских раздумий Майра стали его последние книги «Это биология. Наука о живой природе» (Mayr, 1998), «Вот такая эволюция» (Mayr, 2001), «Что делает биологию уникальной» (Mayr, 2004), в которых он вновь изложил свои взгляды на мировоззренческие проблемы.Это сущность жизни и ее возникновение, каузальность и закономерности в живой и неживой природе, место биологии в системе современного знания, цели, задачи, методология и методы биологических дисциплин и объекта их исследования и т. д. Майр на сей раз обращался в своих книгах ко всем образованным людям, полагая, что без знания основных концепций биологии человечество не сможет справиться с вызовами XXI в. и решить демографические, экологические и социальные проблемы, коренящиеся в природе человека и всей биосферы. Много внимания он уделил вопросам происхождения человека и эволюционных аспектов его морали и этики: 1) эволюции как механизму формирования этики; 2) адаптивной значимости моральных и этических норм для современного человека; 3) сходству механизмов этического выбора и отбора (Mayr, 1998, p. 249–270). При этом он старался избегать крайностей как биологизации, так и социологизации этики и морали, предпочитая говорить об их биологических корнях и предпосылках и выделяя в мире животных две формы альтруизма:

взаимный, реципрокный (reciprocal), и подлинный, искренний (genuine). Последний означал для Майра свободу выбора, диктуемого сложным балансом индивидуальных и групповых интересов.

В философских исканиях Майр пришел к необходимости рассмотреть такую систему как диалектический материализм и «неожиданно для себя открыл», что по крайней шесть его идей «в той или иной степени разделяются большинством диалектических материалистов» (Mayr, 1997b, p. 12)[9]. Он полагал, что современный эволюционизм 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. Более того, он утверждал, что другие создатели СТЭ «выступали с тех же диалектических позиций» (Майр, 2004, p. 74). Все темное в истории советской биологии, включая лысенкоизм, Майр объяснял социально-политическими причинами и невежеством И. В. Сталина и Н. С. Хрущева, а не воздействием диалектического материализма. Будущая всеобъемлющая «философия природы» виделась Майру как синтез разнообразных принципов и подходов различных дисциплин. Такая философия, по его мнению, должна быть «одинаково справедлива для всех наук» (Майр, 2004, p. 76).

Эволюционный синтез как процесс

Столкнувшись в начале 1970-х гг. с резкими нападками на СТЭ как якобы несовместимую с новейшими открытиями в биологии, Майр активно включился в обсуждение выдвинутых возражений, стараясь показать надуманность лозунга «Дарвинизм мертв». Он не обращал внимания на атаки со стороны «научного креационизма», полагая их продиктованными сугубо идеологическими соображениями, подробно разобранными и отвергнутыми в трудах П. Китчера, Н. Д. Ньювела. М. Рьюза, Д. Футуюмы и др. Не отвечал Майр на многочисленные статьи и книги, написанные не биологами, а философами и популяризаторами науки. В книге «Один долгий аргумент» Майр сосредоточился на аргументах, выдвинутых против СТЭ биологами-эволюционистами: 1) данные молекулярной биологии несовместимы с дарвинизмом; 2) в природе более распространены различные формы неаллопатрического видообразования; 3) новые концепции

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

эволюции (нейтральной эволюции, прерывистого равновесия и т. д.) несовместимы с СТЭ; 4) из-за редукционизма СТЭ не способна объяснить роль онтогенеза в эволюции; 5) СТЭ, принимающая индивид за основной объект естественного отбора, не способна объяснить эволюционные процессы, протекающие на надындивидуальных уровнях организации живого; 6) панадаптационизм и ультраселекционизм СТЭ, связанные с отрицанием роли стохастических процессов, не дают возможность объяснить новые феномены в эволюции (Mayr, 1991a, p. 141–142).

По его мнению, все эти возражения вызваны незнанием сути СТЭ. Майр не уставал повторять, что в развитии дарвинизма необходимо выделять, по крайней мере, три этапа: экспериментальный неодарвинизм А. Вейсмана; генетико-математические и редукционистские модели, названные им «фишерианским дарвинизмом» (по фамилии одного из главных их создателей — Р. А. Фишера); СТЭ, возродившую натуралистические и холистические традиции Ч. Дарвина. Критики, смешивающие эти три разные школы в селекционизме, 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. Хаксли. Все они отвергли редукционизм неодарвинистов 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 котором на первый план выдвигалась эволюция вида (1954–1972); 3) переоткрытие эволюционного значения полового отбора (1969–1980). Как видно, Майр «скромно» связывал все основные события в дарвинизме последних десятилетий с эволюцией собственных взглядов, датируя начало концепции прерывистого равновесия публикацией своей гипотезы генетической революции, а переоткрытие полового отбора – фактически своими первыми публикациями 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, а не эволюционистов, которые исследовали лишь роль различных модусов преобразования онтогенеза и различных его стадий в макроэволюции. При этом он подчеркивал, что сам тип онтогенеза (жестко запрограммированный, мозаичный и т. д.) становится фактором, предопределяющим ее ход.

По мнению Майра, никто не сделал так много для доказательства многоуровневого характера эволюции, как он сам и Дж. Симпсон. Иерархический характер эволюции на надындивидуальном уровне был еще раз блестяще продемонстрирован в трудах других создателей СТЭ (Stebbins, Ayala, 1981; Grant, 1983). Майру 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 (Mayr, 1991a, p. 146).

В то же время 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 аллопатрическом 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 создатели СТЭ доказали, что решение указанных проблем может происходить в рамках дарвиновской парадигмы.

Неприятие разнообразия мнений в СТЭ — свидетельство неспособности ее противников осознать многофакториальный характер детерминации эволюции, обусловливающий разнообразие ее форм, модусов и темпов, а соответственно, неизбежность плюрализма в их изучении. 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”, нельзя сказать, что это должно происходить всегда» (Mayr, 1991a, p. 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, не использованной 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.

В специальной статье «Что такое эволюционный синтез» (Мауг, 1993, p. 4–6) еще раз подчеркнул, что эволюцию нельзя свести к изменению частот генов в популяции, как это было сделано в математических моделях отбора 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, в котором не было места видообразованию и макроэволюции. Главная заслуга СТЭ заключается в решении проблемы адаптации и биоразнообразия. Для этого биологами были усвоены три концепции: ненаследование приобретаемых признаков; 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) (Lack, 1947) и Дж. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (1950) (Stebbins, 1950) демонстрировавших важность таксономии для понимания эволюции, Майр относил к постсинтетическому периоду (Mayr, 1993, p. 9).

Восприятие вклада Э. Майра в современный синтез[10]

В 1972 г. К. М. Завадский (Колчинский, 2010), сообщая о предстоящем посещении Майром сектора истории и теории эволюционного учения ЛО ИИЕТ АН СССР, 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 оказала бы на развитие человечества столь же огромное и разнообразное влияние, как концепция Ч. Дарвина. Однако Майр был среди тех,

[10] Для того чтобы дать более или менее полный обзор отзывов современников Майра на его работы, потребовалась бы монография, и, возможно, не одна, учитывая все богатство и разнообразие его творческого наследия.

кто способствовал утверждению эволюционной теории как специальной отрасли знаний, проблемы которой отныне обсуждают профессионалы в десятке журналов, учрежденных при его непосредственном участии. Судьба дала ему возможность пережить взлет, триумф и резкую критику созданных им теорий. Но он выстоял вместе с ними, перекинув мост от классической науки к молекулярной биологии, от биологии конца XX в. к науке третьего тысячелетия.

Его книга «Систематика и происхождение видов» сразу заняла центральное место в синтезе эволюционных знаний, объединив систематику и биогеографию с популяционной генетикой. Майра, как и Ф. Г. Добржанского, прежде всего, интересовала проблема происхождения видов. Популяционная генетика, как указывал сам Майр, заняла всего «68 из 11 324 строк» в его первой книге по эволюции (Mayr, 1992, p. 6), в которой он основное внимание уделил вопросам видообразования. У Добржанского все было почти зеркально наоборот. Позднее Майр не раз подчеркивал, что это ни в коем случае не означало, что он пренебрегал генетикой и что были существенные расхождения с Добржанским в политипической концепции вида. Чувствуя себя некомпетентным в генетике, Майр основное внимание уделил экологии и биогеографии видообразования. Детально разработанная им концепция аллопатрического образования и тесно связанный с ним принцип основателя создавали возможность для решения ключевой проблемы видообразования — возникновения репродуктивной изоляции между популяциями ранее единого вида.

Отличие книги Майра от воззрений Добржанского сразу было отмечено современниками. Не случайно, несмотря на тяготы Второй мировой войны, она была переведена на несколько иностранных языков. Современники ее единодушно оценили как прямое продолжение главной книги Ч. Дарвина. Именно эволюционные воззрения Э. Майра были положены в учебный курс теории эволюции в высшей школе. Не менее известной стала книга ученого «Зоологический вид и эволюция» (Mayr, 1963). «Принципы зоологической систематики» (Mayr, 1969a) изучались не только зоологами, но ботаниками. В целом был принят и его подход к истории формирования СТЭ, а книга «Эволюция и разнообразие жизни» стала основой современной философии биологии. Все эти труды, как и работы Майра по орнитологии, зоологической систематике, биогеографии, этологии и т. д., вызывали живой отклик современников, десятки рецензий. Они были переведены на многие языки, а ссылки на них стали необходимым атрибутом любой книги по теории эволюции как для сторонников СТЭ, так и для ее критиков. Например, в книге Добржанского «Генетика эволюционного процесса» (Dobzhansky, 1970) Майр цитируется на 29 страницах, а в книге Н. Элдрижда «Макроэволюционная динамика» (Eldredge, 1989) — на 39.

Особое место занимал Э. Майр в истории отечественного биологического сообщества в период расцвета СТЭ. Пожалуй, ни одному из зарубежных биологов-эволюционистов XX в. не повезло в смысле признания и «пропаганды» в нашей стране так, как Э. Майру. «Систематика и происхождение видов» была переведена на русский язык и издана в СССР вскоре после войны. Эта книга, так же как и издание в 1948 г. на русском языке монографии «Темпы и формы эволюции», сыграла важную роль в воспитании молодых поколений отечественных

биологов, 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 по систематике и виду, которыми комплектовали библиотеки университетов и АН СССР и которые зачитывали буквально до дыр. Его статьи в эти годы не раз печатали в отечественных журналах, включая и наиболее серьезный научно-популярный журнал «Природа». 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. 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 максимально большим количеством людей, с которыми он находился в переписке и, желая понять, как в СССР обстоит дело с дарвинизмом, который, по его мнению, по-прежнему подвергался гонению со стороны властей, поддерживавших Т. Д. Лысенко.

Э. Майр всегда 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 оттиски 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[11]. Можно привести много примеров исключительного отношения Майра к российским коллегам, его стремление помочь в поисках нужной литературы, организовать перевод и издание книги в США, что, однако, чаще всего оставалось, увы, безуспешным из-за различного рода бюрократических преград.

В многочисленных рецензиях и откликах на книги Майра среди его важнейших достижений в области эволюционной теории обычно отмечали 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 генов, 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. Эти, на первый взгляд, достаточно далекие друг от друга области знания были включены в рамку единой, строго продуманной научно-исследовательской программы, целью которой было доказать всеобщность биологической и политипической концепций вида и реальность модели географического видообразования.

[11] В 2001 г., увидев в моей публикации, вышедшей 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 вспоминал, 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.

Майр был членом более 50 научных обществ и академий, включая Национальную академию наук США, Лондонское королевское общество, Российскую академию наук, Германскую академию естествоиспытателей «Леопольдина», Национальную академию деи Линчеи, Берлинско-Бранденбургскую академию наук и др., почетным доктором нескольких наиболее прославленных университетов мира, лауреатом около 40 престижных научных премий и медалей.

Современная оценка вклада Майра в эволюционный синтез

Развивая концепцию биологического вида и изолирующих механизмов как необходимых факторов становления вида как замкнутой генетической системы, Майр в 1940-х гг. придал СТЭ статус полноценной дарвиновской концепции, где образование вида — ключевой момент в эволюции. Разработанная им теория аллопатрического видообразования стала общепризнанной. Особо ценятся его представления о генетической революции и мгновенном видообразовании, об особой роли малых периферийных популяций, сформулированный им принцип основателя. Опираясь на внутривидовое разнообразие как главную предпосылку эволюции и адаптивной радиации, Майр показал, как в условиях генетической революции и репродуктивной изоляции происходит смена адаптивных зон и вырабатываются видовые признаки. По существу он впервые создал генетически и экологически обоснованные модели прерывистого равновесия и доказал возможность дарвиновской эволюции на молекулярном уровне (Miller, 2009, p. 298).

Часть идей, изложенных в книге «Систематика и происхождение видов», Майр позаимствовал у своих берлинских учителей Э. Штреземанна и Б. Ренша. Сильное влияние на формирование его взглядов оказали американские коллеги, прежде всего Добржанский. Тем не менее в СТЭ 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. Майр 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 них 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 изучение процесса 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 в значительной степени и облегчило усвоение этих моделей систематиками других областей зоологии.

Однако далеко не все таксономисты приняли эволюционную систематику Майра и ее рекомендации. Быстро выявились трудности при использовании биологической концепции вида в классификации организмов с бесполым 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 объектами, у которых трудно использовать критерий репродуктивной изоляции. Ее 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 филетической эволюции, протекающей как цепь непрерывных, градуальных изменений (в виде эволюционной серии популяций) во времени, а не пространстве, особенно при изучении ископаемых популяций. Для преодоления этой трудности Дж. Симпсон предложил эволюционную концепцию вида, в которой видом называли группу популяций, имеющую 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. 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-х — начале 1980-х гг., содействовала вытеснению биологической концепции вида из систематики и укоренению в ней эволюционной концепции вида (Боркин и др., 2004, с. 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 аллопатрическое 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 (Mayr, 1993, p. 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) сохранялось представление о виде как целостной репродуктивной системе, в которой происходит рекомбинация генов. Однако в ней был сделан упор не на изоляционные механизмы, а на эволюционные связи (механизмы 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 отрицают, а фактически развивают эволюционную систематику 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, с. 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 резкому их увеличению. Использование молекулярных методов в систематике выявило бóльшую 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 группа популяций, а как минимальные единицы филогенеза (Боркин и др., 2004, с. 939). В целом Майр оказался более успешным во внедрении своих концепций о виде 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.

Политипическая концепция современного человека и гипотеза генетических революций, сформулированные Майром, сняли многие трудности в классификации современных рас. Майр способствовал изживанию расовых теорий в антропологии. В СССР, где господствовала трудовая концепция Ф. Энгельса о происхождении человека публикация статьи Майра об антропогенезе (Майр, 1973, 1974) имела особое значение в преодолении марксистского постулата о доминировании социальных факторов в антропогенезе. В то же время последние годы таксономия гоминид встала вновь на путь дробительства ископаемых форм (Lockwood, 2008). Среди ближайших предков человека, после их дивергенции с предками шимпанзе, принято выделять уже три одновидовых рода *Sahelantropus* (6,5 млн лет), *Orrorin* (6 млн лет), *Kenyanthropus* (4,5 млн лет), два вида рода *Ardipithecus* (5,5–5 млн лет), пять видов *Australophitecus* (4–3 млн лет), три вида рода *Paranthropus* (3–2 млн лет). В роде же Homo за последние два миллиона лет сменились восемь видов, причем большинство из них (*H. erectus, H. antecessor, H. heldelbergensis, H. floresiensis, H. neanderthalensis)* могли быть современниками *H. sapiens* и вымерли, видимо, не без его помощи 130 000–200 000 тыс. лет тому назад. Вместе с тем в целом Майр оказался прав — общий ареал многих из выделяемых видов и родов был достаточно огромен и в их рамках существовали разнообразные географические расы и подвиды. Вновь вырисовывается запутанная филогения со сложной системой линий.

Трудно переоценить заслуги Майра в институционализации СТЭ, его участие в создании международных научных обществ, журналов, в организации симпозиумов, конференций по эволюционной теории, истории и философии биологии. Сыграв решающую роль в формировании СТЭ и ее утверждении в биологическом сообществе, 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. Он причастен к подготовке нескольких поколений биологов-эволюционистов, историков и философов биологии.

Именно ему пришлось принять основной удар критики СТЭ, построенной, как ни странно это звучит, на абсолютизации некоторых гипотез и теорий самого Э. Майра и, прежде всего, его идей о генетической революции и важной роли в эволюции малых периферийных популяций. Так, палеонтолог С. Гоулд в период дискуссий 1980-х гг. считал СТЭ неспособной к дальнейшему развитию и обвинял ее в панселекционизме, адаптационизме и градуализме, а ее сторонников — в поиске надуманных форм естественного отбора (Gould, 1983). Позднее Гоулд существенно изменил свою позицию. В последнем фундаментальном труде «Структура эволюционной теории» он подчеркивал, что концепция прерывистого равновесия не предлагает новую концепцию о механизмах или формах видообразования и макроэволюции (Gould, 2002), а используя модель аллопатрического видообразования Э. Майра, лишь разъясняет ее действие в масштабах геологического времени при участии видового отбора. В посмертно изданной книге «Богатство жизни» он уверял, что его критика была направлена не против СТЭ, а против абсолютизации градуализма и селекционизма

Э. Вильсоном, Д. Деннетом, Р. Доукинсом, Р. Фишером и др., чреватой переходом к социал-дарвинизму (Gould, 2006).

Его соавтор по программной статье 1977 г. Н. Элдридж изначально занимал 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, p. 207). Аллопатрическая концепция вида предполагала первоначальную адаптивную дивергенцию с образованием новых экологических ниш с последующим генетическим закреплением механизмов репродуктивной изоляции. Между тем, как полагал Элдридж, виды представляют собой изолированный генетический пул уже на начальных стадиях видообразования.

По мнению других сторонников концепции прерывистого равновесия, создатели СТЭ, в том числе Э. Майр, элиминировав все недарвиновские концепции эволюции, сыграли негативную роль в развитии эволюционной биологии (Antonovich, 1987). Особенно критически в отношении Майра были настроены эмбриологи за то, что в его трудах 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 осуществленного им синтеза к математическим моделям Фишера–Райта[12].

Неожиданно среди критиков СТЭ оказался и 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-е 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). 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. Кроме того, Провайн 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.

Начиная с 1990 г. предпринимаются и попытки пересмотреть представления Майра о формировании СТЭ как междисциплинарном и международном процессе. Ее содержание пытаются свести к объединению популяционной генетики

[12] Сам Майр резко протестовал против попыток рассматривать редукционистские, математические модели отбора С. Райта, Р. Фишера, Дж. Холдейна как начало создания СТЭ, согласно которой не судьба отдельного гена, а сбалансированность генофонда и типичного эпигенотипа имела значение в эволюции.

с идеей естественного отбора в книге Ф. Г Добржанского (Dobzhansky, 1937) и ограничить англоязычным пространством. Об этом писал 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 других в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англоязычного пространства характерно для публикаций В. Смоковитис (Smocovitis, 1996).

В многочисленных откликах на книгу Э. Майра «Рост биологического знания» (1982) в самых престижных международных общенаучных и историко-биологических журналах особое место занимает большая критическая статья Дж. Грина, вышедшая через десять лет после самой книги (Green, 1992). Автор подчеркивал, что история в изложении Майра имеет ярко личностный характер, и автор в трудах выдающихся биологов и мыслителей прошлого искал, прежде всего, дополнительные аргументы для защиты СТЭ. В то время как в трудах Майра доминировал анализ истории идей и их интерпретация в духе, скорее, интернализма, среди историков науки все больше преобладал экстерналистский подход к науке как к социальной практике, к ее институционализации в виде социальных сетей и культурных измерений. По мере профессионализации и институционализации история 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 связи с этим многим кажется устаревшим стремление Майра с позиций сегодняшней науки рассматривать дискуссии прошлого, когда сами обсуждаемые проблемы, не говоря уже о контексте их постановки и решения, были совершенно другими. Вместе с тем очевидна роль Майра в развитии «дарвиноведения», 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, 2008). Появился даже термин «недарвиновская революция» для обозначения периода утверждения идеи эволюции в биологии, когда доминировали антидарвиновские концепции механоламаркизма, ортогенеза и неокатастрофизма.

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, предопределяют ее дальнейшую эволюционную судьбу. Одним из таких основателей СТЭ был Э. Майр, которого во многих энциклопедиях и справочниках называют «Дарвином XX века» (Moore, Decker, 2009, p. 243). 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-е гг. и сохранению ее лидирующего

положения в современной биологии. Более того, его труды по эволюции, теории систематики, биогеографии, орнитологии, этологии, виду и видообразованию, истории и философии биологии, эволюционной этике в значительной степени предопределили облик биологии XX в.

На протяжении всего творческого пути Майр был 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 архитекторам СТЭ веры в ее завершенность. В целом Майр личным примером и непрекращающейся публикационной активностью продолжал демонстрировать огромный творческий потенциал СТЭ.

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 ему было 94 года), проявил себя подлинным, страстным борцом, “fighter”, как он сам любил себя называть (Green, 1999, p. 103). Эту борьбу Майр вел за процветание не только человечества, но и других обитателей планеты Земля, за прогресс биологии и научной деятельности. Возможно, в этой борьбе, защищая свой жизненный выбор, свои воззрения, свою науку и свою любимую биологию, Майр не всегда мог оставаться беспристрастным и «дать сбалансированный взгляд на историю человечества, но мы, помня о его заслугах, можем и должны простить его» (Green, 1999, p. 115). Вся жизнь Эрнста Майра — пример вечного обновления научного знания как единства постепенного развития и бурных революций, как наглядного единства градуализма и сальтационизма.

Литература

Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 4. С. 485–506.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936–960.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 398 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. СПб. : КМК, 2006. 149 с.

Колчинский Э. И. Биология России и Германии в первой половине XX века. СПб. : Нестор-История, 2007. 637 с.

Колчинский Э. И. Кирилл Михайлович Завадский: от истории науки через эксперимент к теории // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2010. № 4. С. 68–99.

Конашев М. Б. Феодосий Григорьевич Добржанский и институциональные аспекты эволюционного синтеза // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2011. № 2. С. 3–21.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога / пер. с англ. Н. О. Юзбашевой. Под ред. и со вступит статьей проф. В. Г. Гептнера. М.: Изд. и тип. Гос. изд.иностр. лит-ры – Образцовая типография, 1947. 504 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М. : Мир, 1971. 454 с.

Майр Э. Человек как биологический вид // Природа. 1973. № 12. С. 35–46 ; 1974. № 2. С. 36–43.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

Майр Э. Корни диалектического материализма // Природа. 2004. № 9. С. 73–76.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Скворцов А. К. Лидер эволюционной биологии // Природа. 2004. № 9. С. 69–70.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.

Юнкер Т., Хоссфельд У., Левит Г. С. Эрнст Майр (1904–2005): in memoriam // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 2. С. 139–144.

Adams M. B. Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America // The Evolution of Theodosius Dodzansky. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1994. P. 3–28.

Antonovich J. The evolutionary dyssynthesis: which bottles for which wine? // Amer. Nat. 1987. Vol. 129. P. 321–331.

Ayala F. Introduction. Ernst Mayr and the theory of evolution // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. № 21. P. 3–12.

Beatty J. The proximate-ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 333–356.

Bock W. J. Ernst Mayr, Naturalist: His contribution to systematics and evolution // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 267–327.

Bock W. J. Ernst Mayr at 100: a life inside and outside of ornithology // The Auk. A Quart. J. of Ornith. 2004. Vol. 121. № 3. July. P. 637–651.

Bowler P. What Darwin disturbed: The Biology That Might Have Been // Isis. 2008. Vol. 99. № 3. P. 560–567.

Britten R., Davidson E. Repetitive and nonrepetitive DNA sequences and speculation on the origin of evolutionary novelty // Quart. Rev. Biol. 1971. Vol. 46. № 1. P. 111–133.

Burkhardt R. W. Ernst Mayr: Biologist-Historian // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 359–371.

Cain J. Common problems and cooperative solutions. Organizational activity in evolutionary studies, 1936–1947 // Isis. 1993. Vol. 84. № 1. P. 1–25.

Cain J. Ernst Mayr as a community architect: launching the society for the study of evolution and the journal *Evolution* // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 387–429.

Cain J. For the 'Promotion' and 'Integration' of various fields: first years of Evolution, 1947–1949 // Arch. Nat. Hist. 2000. Vol. 27. P. 231–259.

Cain J. Rethinking the Synthesis Period in Evolutionary Studies // J. Hist. Biol. 2009. Vol. 42. P. 621–648.

Cracraft J. Speciation and its ontology: the empiricial consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // Speciation and its Consequences / eds. D. Otte, J.A. Endler. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates, 1989. P. 28–59.

Diamond J. The Third Chimpansee. The Evolution and Future of the Human Animal. New York : Harper Holins Publisher, 1992. 407 p.

Diamond J. Mayr's view on evolution // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. № 21. P. 29–33.

Die Evolution des Menschen // GEOkompakt. Die Grundlagen des Wissen. 2005. № 4. 163 S.

Dobzhansky Th. Geographical varation in lady-beetles // Amer. Nat. 1933. Vol. 67. P. 97–126.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York : The Columbia Univ. Press, 1937. 321 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the Evolutionary Proccess. New York : The Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.

Eldredge N. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1985. VII + 237 p.

Eldredge N. Macroevolutionary Dynamics. Species, Niches and Adaptive Peaks. New York ; St. Louis ; San Francisco : McGraw-Hill Publishing Company, 1989. 228 p.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. San Francisco : Freeman Cooper, 1972. P. 82–115.

Ernst Mayr at 100: ornithologist and naturalist / eds. W. J. Bock, M. R. Lein. Washington, D. C. : American Ornithologists' Union, 2005. VII + 108 P.

Evolution. The First Four Billion Years / eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London : The Belknap Press, 2009. 979 p.

Exploring the borderlands: documents of the Committee on Common Problems of Genetics, Paleontology and Systematics / ed. J. Cain // Trans. of the Amer. Philos. Society. 2004. Vol. 94. Part 2. XLII + 160 p.

Futuyma D. J. «Sturm und Drang» and the evolutionary synthesis // Evolution. 1988. Vol. 42. P. 217–226.

Genetics, Paleontology and Evolution / eds. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.

Gill F. Ernst Mayr, the Ornitologist // Evolution. 1994. Vol. 48. № 1. P. 12–18.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1940. 395 p.

Gould S. The hardening of the modern synthesis // Dimension of Darwinism: themes and counterthemes in twentieth century evolutionary theory. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1983. P. 71–93.

Gould S. J. The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII + 1433 p.

Gould S. J. The Richness of Life. The Essential Stephen Jay Gould / eds. P.McGarra, S. Rose. London : Vintage Books, 2006. 646 p.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.

Grant V. The synthetic theory strikes back // Biol. Zbl. 1983. Bd. 102. S. 149–158.

Greene J. From Aristotle to Darwin: Reflections on Ernst Mayr's interpretation in "The growth of biological diversity, evolution inheritance through thought" // J. Hist. Biol. 1992. Vol. 25. № 2. P. 257–284.

Greene J. Introduction // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 265.

Greene J. Reflections on Ernst Mayr's *This Biology* // Biol. Phil. 1999. Vol. 14. № 1. 3. P. 103–116.

Haffer J. (with comtribution by E. Mayr). «We must lead the way on new path». The work and correspondens of Hartert, Stresemann, Ernst Mayr — international ornitologists. Ornithologen — Briefe des 20. Jahrhunderts. Ludwugsburg, 1997. 980 S.

Haffer J. Ornithology, Evolution, and Philosophy: The Life and Science of Ernst Mayr: 1904–2005. Berlin ; New York : Springer, 2007. 473 p.

Haldane J. B. S. The cost of natural selection // J. Genetics. 1957. Vol. 55. P. 511–524.

Henning W. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin : Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.

Hull D. Ernst Mayr's Influence on the History and Philosophy of Biology: A personal memories // Biol. and Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 375–386.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Urwin, (1-е изд. — 1942), 1963. 652 p.

King J. L. Genetic implication in the origin of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. P. 249–258.

King J. L., Jukes T. H. Non-Darwinian evolution // Science. 1969. Vol. 164. № 3881. P. 788–798.

Lack D. Darwin's finches: An Essay on the General Biological Theory of Evolution. Cambridge, UK : Cambridge Univ. Press, 1947.

Lerner I. M. Genetic basis of selection. New York ; Wiley: Chapman & Hall, 1958. 298 p.

Lockwood Ch. The Human Story. Where we come from and how we evolved. London : Natural History Museum, 2008. 111 p.

Mayr E. Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.). Ein Beitrag zur Tiergeographie // J. für Ornithol. 1926. Bd. 74. S. 571–671.

Mayr E. Die Schneefinken (Gattungen Montifringilla und Leucosticle) // J. für Ornithol. 1927. Bd. 75. S. 596–619.

Mayr E. Speciation phenomena in birds // Amer. Natur. 1940. Vol. 74. P. 249–278.

Mayr E. List of New Guinea Birds. A Systematic and Faunal List of the Birds of New Guinea and Adjacent Islands. New York : Amer. Mus. Natur. Hist., 1941a. 260 p.

Mayr E. Borders and subdivision of the Polynesian region as based on our knowledge of the distribution of birds // Proc. 6th Pacific Sci. Cong. 1941b. № 4. P. 191–195.

Mayr E. The origin and the history of the bird fauna of Polynesia // Proc. 6th Pacific Sci. Cong. 1941c. № 4. P. 197–216.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Birds of the Southwest Pacific. New York : The Macmillan Company, 1945. 316 p.

Mayr E. Preface // Evolution. 1947. Vol. 1. № 1. P. I–III.

Mayr E. The role of the antennae in the mating behavior of female Drosophila // Evolution. 1950. Vol. 4. № 2. P. 149–154.

Mayr E. Taxonomic categories in fossil hominids // Cold Spring Harber Symposium. Quant Biol. 1951. Vol. 15. P. 109–118.

Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Evolution as Process / eds. J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford. London : Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.

Mayr E. The emergence of evolutionary novelties // The Evolution of Life. Chicago : Univ. Chicago Press, 1960. P. 349–380.

Mayr E. Accident or design. The paradox of evolution // The Evolution of Living Organism / ed. G. W. Leeper. Melbourne : Melbourne Univ. Press, 1962. P. 1–14.

Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

Mayr E. Principles of Systematic Zoology. New York : McGraw-Hill, 1969a. 428 p.

Mayr E. Bird speciation in the tropics // Biol. J. Linn. Soc. 1969b. Vol. 1. P. 1–17.

Mayr E. Populations, Species and Evolution. An abridgement of Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.

Mayr E. The nature of the Darwinian revolution // Science. 1972. Vol. 176. P. 981–989.

Mayr E. Prologue. Some Thoughts on the History // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980a. P. 1–48.

Mayr E. Systematics // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980b. P. 123–136.

Mayr E. Introduction // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980c. P. 279–284.

Mayr E. How I became Darwinian // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1980d. P. 413–423.

Mayr E. Processes of speciation in animals // Mechanisms of speciation / ed C. Barigozzi. New York : A. R. Liss, 1982a. P. 1–20.

Mayr E. Speciation and macroevolution // Evolution. 1982b. Vol. 36. № 6. P. 1119–1132.

Mayr E. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, Inheritance. Cambridge (Mass.) : Belknap Press, 1982c. IX + 974 p.

Mayr E. Darwin, intellectual revolutionary // Evolution from Molecules to Man. Cambridge (Mass) : Harvard Univ. Press, 1983. P. 23–41.

Mayr E. Evolution of fish species flocks: a commentary, introduction // Evolution of fish species flocks. Orono : Univ. of Maine at Orono, 1984. P. 3–11.

Mayr E. The why and how species // Biol. Phil. 1988a. Vol. 3. P. 431–441.

Mayr E. Towards a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1988b. VII + 564 p.

Mayr E. Speciational evolution or punctuated equilibria // J. Soc. Biol. Structures. 1989. Vol. 12. P. 137–158.

Mayr E. Myxoma and group selection // Biol. Zbl. 1990. Bd. 109. S. 453–457.

Mayr E. One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London : Penguin Books, 1991a. XVI + 195 p.

Mayr E. The ideological resistance to Darwin's theory of natural selection // Proc. Amer. Phil. Soc. 1991b. Vol. 135. № 2. P. 123–139.

Mayr E. Controversies in retrospect // Oxford Surveys in Evolutionary Biology / eds. D. Futuyma, J. Antonovics. Vol. 8. London : Oxford Univ. Press, 1992. P. 1–34.

Mayr E. What was the evolutionary synthesis // Trends in Ecology and Evolution. 1993. № 8. P. 31–34.

Mayr E. Recapitulation reinterpreted: the somatic program // Quart. Rev. Biol. 1994. Vol. 69. № 2. P. 223–232.

Mayr E. Systems of Ordering Data // Biol. Phil. 1995. Vol. 10. № 4. P. 419–434.

Mayr E. The autonomy of biology: the position of biology among the sciences // Quart. Rev. Biol. 1996. Vol. 71. P. 97–106.

Mayr E. Goldschmidt and the evolutionary synthesis: A response // J. Hist. Biol. 1997a. Vol. 30. № 1. P. 31–33.

Mayr E. Roots of Dialectical Materialist // На переломе. Вып. 1 : Советская биология в 20–30-х гг. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1997b. С. 12–18.

Mayr E. This is Biology: The Science of the Living World. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1998. XIX + 323 p.

Mayr E. Thoughts on the Evolutionary Synthesis in Germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin : VWB, 1999. S. 19–29.

Mayr E. What Evolution is. New York : Basis Book, 2001. xv + 318 p.

Mayr E. Comments by Ernst Mayr // Theory in Bioscience. 2002a. Vol 121. P. 99–100.

Mayr E. Die Autonomie der Biologie // Natur. Rdsch. 2002b. Bd 55. S. 23–29

Mayr E. What makes biology unique? Considerations on the autonomy of a scientific discipline. New York : Cambridge Univ. Press, 2004. xiv + 232 p.

Mayr E., Ashlock P. Principles of Systematic Zoology. New York : McGraw-Hill, 1991. XX + 475 p.

Mayr E., Diamond J. The Birds of Northern Melanasia. Speciation, Ecology and Biogeography. Oxford : Oxford Univ. Press, 2001. XXIV + 492 p.

Mayr E., Linsley E. G., Usinger R. L. Methods and Principles of Systematic Zoology. New York : McGraw-Hill, 1953. 328 p. (рус. пер. — 1956).

Mayr E., Meise W. Zeitschriftenverzeichnis des Museums für Naturkunde Mittellungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin, 1929. Bd 14. 187 S.

Miller R. Darwin's Universe. Evolution from A to Z. Berkley ; Los Angeles ; London : Univ. of California, 2009. 488 p.

Moore R., Decker M. More than Darwin. The People and Places of the Evolution-Creationism-Controversy. Berkley ; Los Angeles ; London : Univ. of California, 2009. 415 p.

Paterson H. E. The recognition concept of species // Species and Speciation. Pretoria. Transvaal Museum Monograph. 1985. № 4. P. 21–29.

Plutynski A. The rise and fall of the adaptive landscape // Biol. Phil. 2008. Vol. P. 605–623.

Provine W. Progress in evolution and meaning of life // Evolutionary Progress. Chicago: Chicago Univ. Press. 1988. P. 53–70.

Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin : Gebrüder Bornträger, 1929. 338 S.

Rensch B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Leipzig : Acad. Verlag, 1933. 655 S.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulente Jahrhundert. Stuttgart ; New York : Fischer, 1979. S. 64–68.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p. (рус. пер. — 1948).

Simpson G. G. The Major Features of Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Simpson G. G. Concession to the Improbable: An unconventional autobiography. 2nd print. New Haven ; London : Yale Univ. Press, 1978. XII + 291 p.

Simpson G. G. Autobiology // Quart. Rev. Biol. 1982. Vol. 57. P. 437–444.

Smocovitis V. Disciplining evolutionary biology: Ernst Mayr and the founding of the Society for Study of Evolution and Evolution // Evolution. 1994. Vol. 48. № 1. P. 1–8.

Smocovitis V. Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton ; New Jersey : Princeton Univ. Press, 1996. 230 p.

Stanley S. M. Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco : Freeman & Co, 1979. XII + 332 p.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. New York : Columbia Press. 1950. 643 p.

Stebbins G. L., Ayala F. J. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. 1981. Vol. 213. № 4511. P. 967–971.

Stresemann E. Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatos* und ihre Kreuzugen // Beiträge zur Zoogeographie der Paläarktischen Region, 1919. Bd. 1. S. 1–24.

Stresemann E. Übersicht über die «Mutationsstudien». I–XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse // J. f. Ornithologie. 1926. Bd. 74. S. 377–385.

Stresemann E. Aves // Handbuch der Zoologie. Bd. 7. Abt. 2. / Hrsg. W. V. Kükenthal, T. Krumbach. Berlin ; Leipzig : W. de Gruyter, 1927–1934. S. 1–817.

Stresemann E. Zur Frage der Artbildung in der Gattung Geospiza // Organ des Club van Niederl. Vogelkundigen. 1936. № 9. S. 13–21.

Systematics and the origin of species: on Ernst Mayr's 100th anniversary / eds. J. Hey, W. M. Fitch, F. Ayala. Washington, D. C. : National Academies Press, 2005. XIII+367 p.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p. (2nd ed. — 1998. XVII + 487 p.).

White M. J. Models of Speciation. San Francisco : Freeman & Co, 1978. IX + 436 p.

White M. J. Tales of long ago // Paleobiology. 1981. Vol. 7. P. 287–291.

Wilson E. O. Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge (Mass.) ; London : The Belknap Press of Harvard Univ, 1975. 697 p.

Wood B. Human Evolution. A very short introduction. New York : Oxford Univ. Press, 2005. 131 p.

Wright S. Evolution of mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. № 1. P. 97–159.

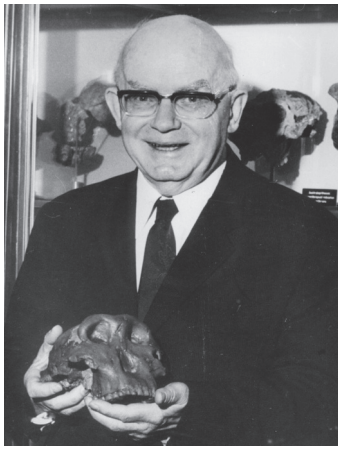
Wukettis F. This is biology // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. № 21. P. 149–158.

Wynne-Edwards V.C. Self-regulating systems in populations of animals // Science. 1965. Vol. 147. P. 1543–1548.

Глава 11
ГЕРХАРДТ ГЕБЕРЕР И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ В НЕМЕЦКОМ ЯЗЫКОВОМ ПРОСТРАНСТВЕ*

Э. И. Колчинский, У. Хоссфельд

Введение



Долгое время практически отсутствовали исследования событий в немецком языковом пространстве, способствовавших формированию предпосылок для возникновения СТЭ. Только со второй половины 1990-х гг. они стали активно обсуждаться немецкими историками биологии (Reif, 1999; Hoßfeld, 1998, 1999a; 2000; Junker, 2000; Junker, Hoßfeld, 2000, 2002 et al.). В декабре 1996 г. на кафедре этики в биологических науках Тюбингенского университета было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?», результатом которого стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии». В декабре 1997 г. в Институте истории науки Гёттингенского университета состоялся международный симпозиум «От Дарвина до наших дней», на котором было продолжено обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (Die Entstehung..., 1999). К ним вновь вернулись в марте 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и/или идеология» (Darwinismus..., 2001) и русско-немецком симпозиуме «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» (Санкт-Петербург, октябрь 1998), а затем этот вопрос не раз обсуждался на ежегодных конференциях «Русско-немецкие связи в истории биологии и медицины» в 1999–2002 г. (Русско-немецкие связи..., 2000–2003). Появились публикации на этом тему и на русском языке (Юнкер, Хоссфельд. 1999; Хоссфельд и др., 2000; Бабков, Саканян, 2002; Колчинский, 2007). Наконец, несколько лет тому назад вышло фундаментальное исследование Т. Юнкера, посвященное формированию СТЭ в Германии (Junker, 2004).

Среди многочисленных причин столь долгого игнорирования событий в 1930–1950-е гг. в одной из ведущих научных держав особую роль играли события социально-политического и идеологического характера. Научное сообщество биологов-эволюционистов, сложившееся в рамках англо-американского

* При финансовой поддержке РГНФ. Грант № 12-03-00239а.

языкового пространства, никогда не было институционально оформлено в международном масштабе, так как советские, а частично и немецкие биологи-эволюционисты не могли свободно участвовать в обществе «Эволюция». Биологи в СССР и в Третьем рейхе, как правило, должны были действовать в соответствии с идеолого-политическими установками властей, что само по себе ограничивало возможность сотрудничества с иностранными коллегами в период создания СТЭ и утверждения ее в качестве доминирующей парадигмы.

Особое значение имело сотрудничество многих немецких сторонников СТЭ в годы Третьего рейха с нацистами, их участие в различного рода национал-социалистических организациях, проповедь ими дарвинизма как естественнонаучной основы для реализации целей и задач расовой политики и установления «нового порядка» на оккупированных территориях. Это побудило многих ученых антигитлеровской коалиции воздерживаться от контактов с ними в первые годы после Второй мировой войны и всячески игнорировать их вклад в создание СТЭ. В самой же Германии вплоть до начала 1970-х гг. в главных обществах немецких ботаников, зоологов, палеонтологов продолжали доминировать лидеры телеологических, ортогенетических, неокатастрофистских и неоламаркистских концепций эволюции, и даже приверженцы креационизма. Только с приходом нового поколения, индифферентного к политической позиции того или иного ученого, ситуация изменилась коренным образом. СТЭ стала доминировать в немецком языковом пространстве, что и побудило немецких историков заняться перипетиями ее развития, поисками немецких протагонистов СТЭ. И сразу в центре внимания оказалась одна из ключевых фигур биологического сообщества Третьего рейха, зоолог, антрополог, историк науки Герхард Геберер, который на протяжении более 30 лет вел огромную научно-организационную и редакторскую работу по идейному оформлению и институционализации СТЭ в Германии и включению ее немецких сторонников в международные научные сети.

Благодаря ему в разгар Второй мировой войны немецкие ученые из разных научных учреждений и разных специальностей заявили о себе как о сторонниках нового синтеза в эволюционной биологии, что привело к созданию фундаментального труда «Die Evolution...» (1943) (Hoßfeld, 1999a; Hoßfeld, Junker, 2003). В этот авторский коллектив входили генетики Г. Бауэр, В. Людвиг, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Ф. Шваниц, зоологи Б. Ренш, В. Франц, ботаник В. Циммерманн, этолог К. Лоренц и многие другие. Война прямо сказалась на их научной карьере и месте в национальном и мировом научном сообществе, расколов научную и общественную деятельность на два принципиально разных этапа.

Подобный раскол был и в творческом пути Геберера. С 1938 по 1945 г. он был директором Института общей биологии и антропологии в Университете им. Фридриха Шиллера в Йене и отличался близостью к национал-социалистическому режиму. Он относился к протагонистам «немецкой биологии», трактуемой тюбингенским ботаником профессором Эрнстом Леманном (1880–1957) с позиций расоведения, что документировано многочисленными публикациями и докладами Геберера по вопросу о прародине индогерманцев. С другой стороны, всем интересующимся историей науки и эволюционной

биологией хорошо известны три издания коллективной монографии «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943, 1959, 1967–1974), создавшей теоретическую основу СТЭ в немецкоязычном пространстве, статья Геберера «Происхождение человечества» в коллективном труде «Пропилеи мировой истории» (Heberer, 1961), а также предложенное им понятие о переходном состоянии от животного к человеку (Tier-Mensch-Übergangsfeld) (Heberer, 1958).

Тем не менее в силу указанных обстоятельств его вклад в СТЭ освещен недостаточно. Долгое время его деятельность в области эволюционной теории кратко освещалась только в юбилейных изданиях или некрологах (Evolution und..., 1962, Die Evolution, 1967–1974; Памяти..., 1975). Затем главное внимание стали уделять рассмотрению научного наследства Геберера в контексте взаимодействия политики и науки в XX в. (Deichmann, 1992; 1995; Weingart et al., 1992). Первая монографическая биография Геберера появилась только во второй половине 1990-х гг. (Hoßfeld, 1997a). В ней дан всеобъемлющий обзор его многообразной деятельности как зоолога, особенно в области зоогеографии и цитогенетики, эволюционной биологии, палеоантропологии и истории биологии, а также подробно анализируется вопрос о месте Геберера в идеологии и научной политике национал-социализма. Основанная на обширном архивном материале и многочисленных трудах Геберера монография Хоссфельда стала стимулом для последующих публикаций о роли Геберера в создании СТЭ (Die Entstehung..., 1999; Evolutionsbiologie..., 2000; Reif et al., 2000; Darwinismus..., 2001; Junker, Hoßfeld, 2002; Junker, 2004; et al.).

Был рассмотрен также вклад Геберера в разработку проблемы макроэволюции (Колчинский, 2002). В ряде публикаций освещалась деятельность ученого в области антропологии, истории биологии и т. д. (Kämpferische..., 2003; Hoßfeld, Junker, 2003; Hoßfeld, 2005a, b). Далее, с опорой на эти публикации и многочисленные труды самого Геберера, мы постараемся, кратко осветив его творческую биографию, показать значение его идей для формирования и развития СТЭ не только в немецкоязычном, но и в международном масштабе. Особое внимание будет уделено сформулированной им концепции аддитивного типогенеза.

Биографический очерк

Герхардт Рихард Геберер родился 20 марта 1901 г. в Галле на Заале. Он был вторым сыном в семье проректора Рихарда Вильгельма (1853–1949) и Хедвиг Марии Марты (1856–1929), урожденной Квуденфельд. С 7 лет мальчик посещал общеобразовательную школу, а с 1911 г. — городскую гимназию. После сдачи экзаменов на аттестат зрелости в 1919 г. 27 апреля 1920 г. юный Геберер записался для изучения естествознания в объединенный университет им. Фридриха в Галле-Виттенберге. С летнего семестра 1920 г. до зимнего 1924 г. он изучал, главным образом, зоологию, геологию, философию и немецкую предысторию. Его университетские учителя, генетик и зоолог Валентин Геккер (1864–1927) и антрополог и расовед, специалист по древнейшей истории Ганс Гахне (1875–1935), столь сильно воздействовали на формирование

личности юного студента, что их влияние сказывалось еще долгое время на его научных исследованиях (проблемы индогерманцев, цитогенетики копепод), а также общей методологии и жизненной идеологии. Немалое значение в формировании жизненной позиции начинающего биолога имела общая обстановка в Веймарской республике, где тяжело переживалось поражение Германии в Первой мировой войне и популярными были националистические и реваншистские настроения.

21 февраля 1924 г. Геберер получил степень доктора естествознания за цитогенетическую диссертацию «Сперматогенез копепод. 1. Сперматогенез центропадиг вместе с данными об овогенезе *Diaptomus castor J.*», а спустя 10 месяцев, 24 декабря 1924 г., ему присвоили звание доктора естественных наук. После недолгой службы научным ассистентом у антрополога и расоведа Г. Гахне в Музее истории первобытного общества в Галле Геберер в 1927–1928 гг. отправился вместе с Б. Реншем в экспедицию на Зондские острова (Krüger, Hoßfeld, 1999). В качестве района интенсивных исследований были выбраны острова Индонезийского архипелага, Малые зондские острова (Ломбок, Зумбава, Флорен), представлявшие огромный интерес с точки зрения зоогеографии и тропической биологии (линия А. Уоллеса). Геберер планировал заняться также антропологическими и лимнологическими проблемами. По результатам экспедиции он совместно с В. Леманном в 1928–1930 гг. опубликовал две небольшие статьи по антропологии и расовым отношениям жителей Индонезии. Его интерес к антропологии в какой-то мере связан с тем, что именно в этих местах, на острове Ява, Э. Дюбуа открыл питекантропа (Hoßfeld, 1999b). После окончания экспедиции Геберер еще полгода проработал в Ботаническом саду в Бейтензорге (теперь Богор), расположенном в 50 км к югу от Джакарты, а затем пересек цепь островов Ментави у западного берега Суматры и вернулся в Германию в марте 1928 г.

В течение 10 лет, с мая 1928 г. по октябрь 1938 г., Геберер работал ассистентом у неоламаркиста Ю. Хармса в Зоологическом институте Тюбингенского университета, занимаясь в основном проблемами цитологии и зоологии. 11 марта 1932 г. он защитил работу «Строение и функционирование мужского полового аппарата у копепод» (Heberer, 1932) и получил право читать лекции по зоологии и сравнительной анатомии. Уже в те годы он задумывался над проблемами объединения данных морфологии, антропологии, генетики и дарвинизма. У него выходит ряд научно-популярных статей и брошюр по генетике и эволюционным воззрениям Э. Геккеля (Heberer, 1933; 1934 et al.). Одним из первых он откликнулся на опубликованную в Германии книгу А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции (Heberer, 1931/32). Его рецензия на нее была напечатана в журнале «Биолог» (Der Biologe), основанном в том же году по инициативе протагониста немецкой биологии, директора Института ботаники в Тюбингенском университете Э. Леманна, с характерным подзаголовком «Ежемесячный журнал для сохранения значения немецкой биологии». Сам факт публикации в журнале, который по замыслу его создателя должен был стать выразителем воли немецких биологов в их противодействии угрозам арийской науки и борьбе за ее сохранение (Lehmann, 1931), говорит о симпатиях Геберера к воззрениям националистов еще

до прихода Гитлера к власти и к одному из главных инициаторов создания «немецкой биологии». Впоследствии этот журнал стал органом Имперского союза немецких биологов, а также Сектора науки о жизни и расоведения Национал-социалистического союза учителей. На его страницах на протяжении всего существования Третьего рейха шла активная пропаганда нацистской политики в области биологии (Bäumer, 1990, S. 127–147), согласно которой генетика, антропология и расовая гигиена были тремя естественнонаучными столпами национал-социализма. В те годы Геберер считал, что к ним следует добавить и эволюционную теорию.

Политические события 1930–1940-х гг. оказали огромное влияние на научную карьеру Геберера, что особенно проявилось в чтении им лекции в университете Франкфурта-на-Майне с целью получения кафедры зоологии, а также в его избрании профессором университета Йены. Приход к власти нацистов явно оживил интерес Геберера к палеоантропологии, генетике человека, расоведению и эволюционной теории. С 1934 г. почти все его труды посвящены этим наукам. Геберер был вторым среди зоологов (после В. Хенчеля, ученика Э. Геккеля) ученым, кто после прихода к власти нацистов концентрировал интересы исключительно на вопросах антропологии, но он явно превосходил Хенчеля по своей организационной и публикационной активности. Если до 1933 г. Геберер, как правило, в год публиковал в среднем одну-две статьи, то в 1934 г. список публикаций содержал уже 8 названий, а в 1935 г. была опубликована 31 работа, правда, 23 из них – рецензии и, в основном, в национал-социалистических биологических изданиях: «Биолог», «Расовый журнал» («Zeitschrift für Rassenkunde») и т. п. В последующие годы при нацистах Геберер ежегодно публиковал от двух до четырнадцати статей и порядка двадцати рецензий, вкоторых с середины 1930-х гг. все большее внимание уделял обзору книг по генетике и эволюционной теории.

Проблему происхождения человека, трактуемую с позиции дарвинизма, он использовал для доказательств высшей биологической ценности нордической расы, превратив труды о биологических факторах возникновения индогерманцев в трамплин для своей академической карьеры. Профессионально занимаясь проблемами палеоантропологии, он старался доказать существование нордической расы в Германии с древнейших времен. Свои взгляды на эти проблемы он изложил в ряде докладов, прочитанных в разных университетах Германии и суммированных в небольшой книге «Историческое расовое исследование о месте зарождения индогерманцев» (Heberer, 1943a). Его научные воззрения в этой области лежали в русле национал-социалистического расоведения, соответствуя задачам научной политики и пропаганде Третьего рейха.

Такая позиция импонировала руководству национал-социализма. Его устраивали представления Геберера об арийцах, нордической расе и индоевропейских народах, суть которых сводилась к тому, что арийцы-индоевропейцы — истинные представители нордической расы, возникшей в Германии, а национал-социалисты являются прямыми наследниками ее ценностей и морали. Тем самым Геберер вводил абстрактные расологические представления национал-социалистов в научный контекст и приводил современные «доказательства» гомогенности арийской расы, а также временну́ю связь и единство

древних и современных индоевропейских народов. Вскоре его труды заинтересовали руководство СС, по инициативе которого его пригласили читать лекции в университете Франкфурта-на-Майне в зимнем семестре 1935/36 с перспективой занять кафедру. Здесь ярко проявилось неоднозначное распределение политических сил в немецкой высшей школе. В курсе общей биологии и медицины Геберер подробно разъяснял суть немецких расовых законов, трактуя их исключительно в «духе последовательного национал-социализма»[1]. Его лекции вызвали одобрение национал-социалистически настроенных студентов, но также протесты и возражения со стороны студентов-католиков, для которых были неприемлемы не столько расовые и политические воззрения Геберера, сколько его эволюционные убеждения. В итоге они выступили против его избрания профессором, он не получил искомой кафедры и вернулся в Тюбинген.

Эта неудачная попытка имела дальнейшие последствия. После скандала, который, по мнению Геберера и его эсэсовских покровителей, был инициирован и спровоцирован скрытыми либералами и противниками режима, он оказался в зоне особого внимания и заботы со стороны национал-социалистов, убедившихся в его идейной близости к ним. Как специалист в области расоведения, он регулярно выступал на заседании Национал-социалистического союза учителей. В 1937 г., когда был снят мораторий на прием в Национал-социалистическую немецкую рабочую партию (НСДАП), он стал ее членом, а до этого уже четыре года состоял в штурмовых отрядах (СА). В том же 1937 г. рейхсфюрер СС Г. Гиммлер присвоил ему звание унтерштурмфюрера и назначил сотрудником штаба Главного совета по расам и колониям СС. Его деятельность в СС была явно успешной. Уже в 1938 г. он стал оберштурмфюрером (лейтенантом), а еще через четыре года — гауптштурмфюрером (капитаном). Его старались использовать и при подготовке научных сотрудников в духе преданности идеям национал-социализма. С 1937 по 1945 г. он был одним из редакторов издания «Годичные курсы повышения квалификации врачей» (Jahreskurse für ärtzliche Fortbildung), где часто печатал обзорные статьи по проблемам антропологии и эволюционной теории.

Помимо всемогущего фюрера СС ему покровительствовал и генеральный секретарь фонда СС «Наследие предков» (Ahnenerbe), оберфюрер (полковник) СС Вольфрам Зиверс (1905–1948). Возглавляемый им фонд, созданный в 1935 г., был наиболее идеологизированным научным учреждением Третьего рейха, в котором ярко отразилась связь немецкого мистицизма и романтизма, концепции «крови и почвы» В. Р. О. Даррé (1895–1953) с политическими доктринами нацистов с их претензиями на научную легитимность. В задачи фонда входило исследование «пространства, духа, дел и наследия расово-чистокровных индоевропейцев, чтобы результаты исследований были в яркой форме представлены народу». Предполагали, что усилия индоевропейцев в познании природы столь же древни, как и сама нордическая раса. Открытые ими законы жизни они использовали для устройства общества и в межрасовом поведении. Даже в периоды массового смешения кровей лучшие представители немецкого народа якобы вели борьбу за право следовать законам жизни.

[1] Berlin Document Center (BDC). Akte HEBERER. SIEVERS. Pismo 28.02.1936. S. 165–167.

АЭ (Ahnenerbe), по мнению его инициаторов, должно было очистить истинное знание, передаваемое из поколения в поколение, от догматических представлений так, чтобы биологическое мышление соответствовало идеям единства жизни во всех ее проявлениях. Современные немцы, как члены непрерывной цепи предков и потомков, должны пользоваться этим наследием в соответствии с интересами своего вида. Таким образом, руководители фонда считали биологию и особенно антропологию важнейшей областью своей исследовательской и преподавательской деятельности, хотя основное внимание они уделяли поиску разного рода оккультного, мистического знания, Шамбалы, котла Арианта, чаши Грааля и т. п.

Об огромном интересе руководителей нацистов к Гебереру и его творчеству свидетельствует активный обмен письмами между министерством, фондом «Наследие предков», университетами Тюбингена, Франкфурта-на-Майне, Йены и Страсбурга. Особый интерес для руководителей национал-социалистической науки и пропаганды представляли работы Геберера по вопросу индогерманцев в средней Германии как прародине нордической расы. По этому вопросу в период 1938–1940 гг. ученый опубликовал более двадцати трудов, включая и книгу «Историческое расовое исследование о месте зарождения индогерманцев» (Heberer, 1943a), в которой наряду с палеоантропологическими данными были рассуждения, соответствовавшие устремлениям национал-социалистов внедрить «арийскую биологию», особенно в университет Йены, который должен был стать опорным пунктом «нового порядка» в сфере высшего образования (Kämpferische..., 2003; Hoßfeld, Šimunek, 2008).

Вот почему, несмотря на неудачу Геберера во Франкфурте-на-Майне, Гиммлер продолжал добиваться для него какой-либо вакантной кафедры в университетах Тюбингена, Эрлангена или Галле, где тот имел бы возможность свободно заниматься расоведением и генетикой. Однако Гиммлеру не сразу удалось сломить сопротивление некоторых кругов в Имперском министерстве науки, воспитания и народного образования. Непреклонными оставались и ученые советы названных университетов. Гебереру отказали в повышении даже в Тюбингене, где он проработал более десяти лет. Мотивировка этого в письме декана физико-математического факультета ректору университета была формальной: назначение на столь высокую должность «юного» (37-летнего!) приват-доцента якобы вызовет неадекватную реакцию в профессорско-преподавательском корпусе (Deichmann, 1992, S. 285).

В конечном счете, благодаря новому ходатайству Гиммлера, а также поддержке К. Астеля, ректора Йенского университета и президента Комитета по расам Тюрингии, Геберера в ноябре 1938 г. пригласили в Йенский университет и назначили с 5 января 1939 г. сверхштатным профессором. В октябре того же года его перевели на свободную штатную должность экстраординарного профессора и поручили читать лекции и вести практические занятия по общей биологии и антропогенезу. Одновременно его назначили заведующим кафедрой общей биологии и антропологии, учрежденной специально для него. Так, благодаря мировоззрению, сформированному в студенческие годы, и исследованиям по проблеме индогерманцев, Геберера внедрили в профессорский корпус как передового борца за «немецкую биологию». В этом немалую роль

сыграло и покровительство одного из ведущих нацистов, гауляйтера Тюрингии, обергруппенфюрера СА и обергруппенфюрера СС Ф. Заукеля, который еще с начала 1930-х гг. прилагал огромные усилия для превращения Йенского университета в образцовое национал-социалистическое образовательное учреждение. По его инициативе уже в 1930 г. здесь была создана кафедра социальной антропологии для Г. Ф. К. Гюнтера, и до конца Второй мировой войны этот университет, именуемый чаще всего как эсэсовский университет, был оплотом сторонников монизма Э. Геккеля и немецкой расологии. Г. Гиммлер, Ф. Заукель и К. Астель старались превратить этот университет в научно-образовательное учреждение, соответствовавшее по масштабам и тематике глобальным задачам национал-социализма.

В результате Йена стала центром расовой гигиены и расовой политики немецкого университетского образования (Kämpferische..., 2003; Im Dienst..., 2005; Hendel et al., 2007). При нацистах лекции практически по одним и тем же проблемам антропологии и расоведения одновременно читали профессор социальной антропологии Б. Штрук и профессор филогенетической зоологии, генетики и истории биологии В. Франц (один из старейших членов НСДАП среди биологов, с 1930 г.). Сам Астель, будучи доктором медицины, возглавлял сначала кафедру расологии и генетики, затем кафедру генетики человека и расовой политики. Все они вместе с Геберером составляли некий необычный для университетов Третьего рейха «расовый четырехугольник», символизировавший единство расового учения и национал-социализма. Здесь же работал один из комментаторов «Закона о предотвращении наследственно больного потомства» юрист Ф. Рутке.

Таким образом, молодой, энергичный, хорошо образованный биолог, признанный академическим сообществом, да к тому же исповедовавший национал-социализм, хорошо вписался в планы правящих партийных кругов по превращению университета в научный оплот СС (SS-Universität). Именно так формулировал эту задачу в 1937 г. ректор университета Астель. Тем не менее и в последующие годы карьера Геберера протекала шероховато и стала классическим примером того, какие порой коллизии возникали между политикой и наукой во время Третьего рейха и как, нередко с трудом, лидеры Третьего Рейха продвигали своих протеже, особенно убежденных дарвинистов, в некоторые университеты (см. подр.: Колчинский, 2007).

В 1941 г. рассыпалась еще одна надежда Геберера стать директором Института биогенетики в немецком университете, созданном в Страсбурге после оккупации Франции. Здесь впервые на факультете естественных наук открывали Институт по проблемам эволюции, которая к тому времени постепенно становилась сферой его главных научных интересов. Геберер подал заявление на занятие должности директора Института и профессора кафедры биогенетики, учения о наследственности и генетики животных, где кафедру генетики растений планировали для Э. Кнаппа. Партийная канцелярия и В. Зиверс поддержали заявление Геберера, но, к великому его разочарованию, назначение получил только Кнапп. Некоторым утешением для него стало избрание действительным членом Академии общеполезных наук в Эрфурте в 1944 г. 23 ноября того же года как вновь избранный член он произнес речь «Эволюционная

теория и развитие человека в свете современных исследований». Но он уже, видимо, понимал, что ему недолго придется наслаждаться этим признанием. В начале 1940-х гг. он организовал коллектив сторонников нового эволюционного синтеза на базе генетики и теории естественного отбора для написания коллективной монографии «Эволюция организмов», которая увидела свет в разгар Второй мировой войны и осталась практически не замеченной мировым научным сообществом.

1 апреля 1945 г. Геберер был призван в вермахт, а летом интернирован в американской зоне оккупации и помещен в военную тюрьму в Праге, где находился три года. Во время процедуры денацификации он уверял, что состоял только в НСДАП, а к СА и СС никогда не принадлежал, что в партию вступил потому, что это создавало лучшие возможности для занятия антропологией и для публикации научных трудов, что не носил униформу СС, а чин гауптштурмфюрера получил от рейхсфюрера чуть ли ни по ошибке. После освобождения из плена и неудачных попыток заняться прикладной антропологией в Обществе Кайзера Вильгельма в Далеме или получить профессорскую должность в университете В. фон Гумбольдта в Берлине Геберер оказался в Гёттингенском университете, где, начиная с зимнего семестра 1947/48 г., вел антропологические исследования в Зоологическом институте. Ему не удалось получить кафедру, а его педагогическая нагрузка была невелика. И хотя он много сделал для развития и популяризации СТЭ в немецком языковом пространстве в первые послевоенные десятилетия, опубликовал немало статей, книг и коллективных монографий по эволюции, в том числе и два существенно переработанных и дополненных издания «Эволюции организмов», ему не удалось занять видного места в мировом сообществе эволюционистов и получить признание как одного из архитекторов СТЭ.

В тоже время его ценили как высококвалифицированного специалиста по палеоантропологии, но средства, выделяемые на исследования, были незначительны. В 1961 г. он совершил две поездки в Африку для изучения австралопитеков, одну в Олдувайское ущелье, «долину происхождения человека», а другую в Южную Африку в бухту Салдан. В Африке он встретил свое 60-летие. В честь этого события немецкие и зарубежные коллеги выпустили юбилейный сборник «Эволюция и гоминизация» (Evolution..., 1962), а через пять лет вышло его второе издание. Геберер работал во многих музеях мира, хранящих материалы о доисторическом прошлом человека. Увиденные собственными глазами останки предков людей и переживания во время путешествий и раскопок позволяли в научно-популярной форме создавать яркие картины первобытной истории. Благодаря Гебереру Гёттингенский университет имел одну из наиболее полных в Германии коллекций скульптур ископаемых по первобытной истории человечества, которая сейчас хранится на кафедре антропологии.

Скончался Геберер 13 апреля 1973 г. после тяжелой болезни. В некрологе ректор Гёттингенского университета К. Шикманн отметил и его заслуги в сохранении значительной части коллекций одного из основателей антропологии И. Блюменбаха.

Из-за проблем послевоенных лет и наступающей старости у Геберера было немного учеников. Он практически не готовил аспирантов. Тем не менее ему

удалось оказать значительное влияние на формирование СТЭ в Германии и на восприятие немецкого варианта синтеза за рубежом. Что касается разрабатываемого им вопроса о месте происхождения и путях культурной экспансии нордической расы индоевропейцев, то в послевоенные десятилетия этот вопрос оставался предметом многочисленных дискуссий и гипотез антропологов, археологов, палеолингвистов, культурологов, и построения Геберера на их фоне не кажутся столь уж экзотическими, хотя на их содержание и выводы прямое влияние оказала социально-политическая и идеологическая практика Третьего рейха.

Главные научные труды Г. Геберера и эволюционный синтез в Германии

Геберер опубликовал около 300 научных статей, книг и рецензий, из них 160 работ по антропологии и эволюционной теории, которые в целом составляют 65 % от общего числа его библиографии (Hoßfeld, 1997a, S. 161–184). В остальных публикациях обсуждаются цитогенетические и систематические проблемы копепод, генетика человека, история науки (Ч. Дарвин, Э. Геккель, развитие дарвинизма и т. д.). Анализ научного наследства ученого и архивные материалы однозначно свидетельствуют о том, что участие в экспедиции Б. Ренша, одного из будущих главных архитекторов СТЭ, имело особое значение для формирования научных интересов юного ученого и его взглядов. Экспедиция позволила ему добиться первых научных успехов, познакомиться с неизвестной ранее культурой и посетить места, где были сделаны важные находки по предыстории человечества. Флора и фауна островов позволила Гебереру представить биоразнообразие в тропических экосистемах и способствовала углублению его знаний в области зоогеографии. Как натуралист он приобрел опыт полевых исследований в разных областях биологии и сформировался как широко мыслящий и разносторонне образованный биолог. В публикациях, увидевших свет в период 1928–1931 гг., им было описано 10 новых родов, 222 новых видов и более 30 новых географических кругов рас растений и животных. В годы Третьего рейха наряду с проблемами индогерманцев Геберер опубликовал более тридцати трудов по эволюционной теории в целом и ее ключевым проблемам. Особое внимание было уделено деятельности Э. Геккеля в дни празднования его столетнего юбилея (Heberer, 1934). Во многих работах он обсуждал восточноафриканские останки древнего человека (1935), а также новейшие находки в Китае, Африке и Индонезии (1939), общие результаты палеонтологических исследований (1938) и проблемы типов (1941, 1943b).

Как и многие другие нацистские антропологи, Геберер отрицал азиатское или восточноевропейское происхождение нордической расы и доказывал, что она возникла в Центре или на Севере Германии (Heberer, 1943a). Две известные к тому времени группы ископаемых кроманьонцев, различавшиеся по длине черепа, он расценивал как две популяции нордической расы, которые сохранились как нордический и фальский роды внутри арийцев. Идею существования фальского рода среди арийцев, которую с момента ее выдвижения

отрицали почти все антропологи, Геберер взял у Г. Ф. К. Гюнтера, именуемого «расовым Гюнтером» (Rasse-Günther) (Günther, 1922; Гюнтер, 2002), и считал установленным, что из древних представителей нордической расы в Северной и Центральной Германии в мезолите произошли первые индоевропейцы, которые стали современными народностями в период неолита. В доказательство существования двух родов индоевропейцев в период неолита он приводил своеобразие керамики.

Для расовых антропологов было важно, что Геберер, связывая происхождение всех индоевропейских народов с нордической расой, представлял эту гипотезу как теорию, вытекающую из беспристрастного научного анализа. Индоевропейские языки, по его мнению, брали свое начало в нордических племенах. От их праязыка произошли и все европейские языки и наречия. Осуществляя экспансию в южном направлении, заселяя бассейн и побережье Средиземного моря, северные индоевропейцы якобы уже в период мезолита препятствовали проникновению на их территорию южных народов. Из своего строго «научного опровержения» теории азиатского или восточноевропейского происхождения индоевропейских народов Геберер делал вывод, что доминирование индоевропейских народов со времен неолита на евроазиатском пространстве — свидетельство культурного превосходства нордической расы.

Этим, по его мнению, определялись современные ему политические задачи. Геберер писал: осознание того, что «мы являемся наследниками народа, призванного к высшим культурным достижениям, требует соответствующих усилий и в наше время» (Heberer, 1943a, S. 53). В разгар Второй мировой войны он с пафосом заявлял: «Как в древности нордическая раса своей огромной творческой энергией оказала благотворное влияние на весь мир четыре тысячелетия тому назад, так в ужасных муках сейчас формируется новое человечество в центре Европы». С его точки зрения новое человечество, которое должно возникнуть на основе нордической расы в результате расовых, селекционных мероприятий в Германии, должно истреблять и выселять низшие расы евреев и славян для того, чтобы использовать освободившееся пространство для собственного развития. В предисловии к книге Геберер выражал надежду, что его сочинение имеет особое значение в то время, когда осуществляется объединение Европы, так как в нем объясняются доисторические корни некогда единой Европы.

Страстный приверженец Э. Геккеля и неодарвинизма, Геберер, как член СС, столь же пылко и самозабвенно боролся против нападок на Геккеля и эволюционизм со стороны католических национал-социалистических кругов. В журнале «Народ и раса» (Heberer, 1937) он защищал селекционный механизм происхождения человека, показав, что утверждения католиков о недоказанности симиальной теории антропогенеза голословны. При этом он подкреплял научные положения политическими доводами: конечная цель критиков дарвинизма состоит в том, чтобы подорвать биологические корни расоведения, так как эволюционное учение является его фундаментом, а расоведение, в свою очередь, — естественнонаучная основа национал-социалистической идеологии. Спор о происхождении рас человека он перенес на страницы журнала «Биолог», который с 1939 г. был органом фонда «Наследие предков». В нем с 1936 г.

Геберер был соредактором и отвечал за проблемы филогении. Однако без его ведома в журнале появилась статья Э. Бергдольта с критикой теории происхождения видов (Bergdolt, 1940). В письме к коллеге, соредактору журнала В. Грайту, Геберер выражал возмущение по поводу того, что в его собственной цитадели позволено критиковать концепцию естественного происхождения человека (Deichmann, 1992, S. 286–287). Только после личной просьбы Зиверса Геберер согласился не печатать ответную критику.

Одним из первых в Германии он прекрасно понял огромное значение книги Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов», переведенной в 1939 г. на немецкий язык, а также предшествовавших ей трудов по популяционной генетике Дж. Б. Холдейна и Р. Фишера в Англии и С. Райта в Америке. Он был уверен, что Добржанский впервые реально осуществил синтез теории естественного отбора и популяционной генетики, позволяющий принципиально по-новому обсудить не только проблемы видообразования, но и макроэволюции. Для него очевидным было единство основных теоретических установок книги Добржанского и вышедшей годом позже книги ботаника Циммерманна «Наследование приобретенных признаков и отбор» (Zimmermann, 1938). Обе книги представлялись ему надежным фундаментом для построения новой теории: «Книга Циммерманна показала нам убедительно, как далеко естественнонаучная филогенетика сегодня продвинулась. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberer, 1939). В эти годы он интенсивно штудирует и труды многих других ведущих немецких биологов (это Г. Бакманн, Ф. Брока, Э. Хеннинг, К. Бойрлен, Р. Гольдшмидт, Э. Дакке, Л. Плате, А. Ремане, Я. фон Юкскюль и др.), претендовавших на создание собственных эволюционных концепций или даже нового эволюционного синтеза, а также сторонников креационизма (О. Кляйншмидт, О. Кун, А. Нэф, В. Тролль). Подробно рассмотрев их аргументы во многих рецензиях, опубликованных в 1936–1939 гг., он не нашел их претензии обоснованными. Напротив, его симпатии оказались на стороне тех авторов (это Дж. Б. Холдейн, Г. Штуббе, Ф. Г. Добржанский, Г. Нахтхайм, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Райнинг, Б. Ренш, В. Франц и др.), которые шли по пути синтеза данных экспериментальной и популяционной генетики с результатами полевых наблюдений на базе теории естественного отбора. Это он подчеркивал в многочисленных рецензиях на их труды, также опубликованные в эти годы. Поразительна широта и разнообразие рецензируемой им литературы. За годы интенсивной работы над выработкой собственной версии СТЭ он проштудировал огромное количество книг по генетике, систематике, биогеографии, морфологии, палеонтологии, что зафиксировано в более чем 120 рецензиях, опубликованных в 1935–1941 гг., на труды ведущих немецких и иностранных биологов. Особое внимание он уделял публикациям по генетике, откликаясь помимо уже упомянутых авторов на сочинения Э. Геккера, М. Гартмана, П. Гертвига, В. Йоллоса, П. Колера. А. Кюна, В. Людвига, Г. Мельхерса, О. Фишера.

Вполне закономерно он стал организатором коллективного труда немецких биологов «Эволюция организмов», на котором мы подробнее остановимся далее. Здесь же отметим, что в своей статье «Проблема типа в филогении» в первом издании «Эволюции организмов» Геберер (Heberer, 1943e, S. 545–583)

исследовал вопрос о возможности использовать механизмы микроэволюции для каузального объяснения процесса эволюции, подчеркивая: «ведь речь идет на самом деле о существеннейшей проблеме современной филогенетики, т. е. о так называемом вопросе типов и их генезисе» (ibid, S. 547). Он принял ключевую идею СТЭ о том, что факторы микроэволюции (мутации, отбор, и механизмы изоляции), по мнению большинства генетиков, можно было переносить без всяких ограничений на процессы макроэволюции. Этот конструкт стал существенным положением СТЭ, изложенным в первом издании «Эволюции организмов» в 1943 г., которое Геберер совершенствовал на протяжении почти 30 лет.

1950–1960-е гг. были наиболее плодотворными в научном отношении для Геберера как антрополога, но ему удалось внести дальнейший вклад в обсуждение важнейшей проблемы макроэволюции, связанной с пониманием механизма типогенеза, а также в продвижении СТЭ в немецкоязычном пространстве. Эти годы были ознаменованы многочисленными ископаемыми находками, ставшими основами для выдвижения разнообразных теорий и гипотез о происхождении человека. Это, прежде всего, открытие частей зинджантропа Л. и М. Лики в 1959–1960 гг., ставших первыми ископаемыми остатками *Homo habilis*. Исследования Э. Симонсом найденной Эдвардом Левисом в 1932 г. окаменевшей челюсти человекообразной обезьяны, названной рамапитеком, вызвали дискуссию в литературе, которую английский антрополог В. Ле Кросс Кларк назвал «спором о костях». Вопрос о филогенетических связях отдельных находок, который обсуждался с начала истории изучения ископаемых остатков, оказался вновь в центре дискуссий. Однако новые находки не упростили решение, а, напротив, усложнили ситуацию, сделав дискуссии более многослойными и многоаспектными. Геберер активно включился в обсуждение и популяризацию исследований ископаемых гоминид: «Общее значение описанных находок состоит в том, что благодаря им у нас опять появилось новое звено в предполагаемой цепи форм, которая от примитивных человекообразных обезьян привела к человеку» (Heberer, 1950, S. 160). Наряду с проблемой предков разумного человека особый интерес вызвал у него и вопрос о существовании гигантских человекообразных обезьян, как их представлял антрополог Ганс Вайнерт, а также проблема эоантропуса (пилтдаунского человека). В середине 1950-х гг. Гебереру удалось сформулировать два важных теоретических подхода, которые способствовали укреплению его авторитета как эволюциониста. Это сформулированная им концепция аддитивного типогенеза (Heberer, 1959a) и предложенное понятие «области перехода от животного к человеку» (Tier-Mensch-Übergangsfeldes) (Heberer, 1958).

В апреле 1961 г. во время своей первой поездки по Южной и Восточной Африке Геберер лично изучил весь найденный до этого палеоантропологический и археологический материал из Олдувайского ущелья в Кордон-музее (сегодня Национальный музей Кении) в Найроби и провел его сравнительное изучение, как отмечено в его африканском дневнике. От посещения самого ущелья вследствие неблагоприятного времени года пришлось отказаться. В октябре 1961 г. он принял вторичное приглашение Луиса Лики поехать с ним на некоторое время в Олдувайское ущелье и наблюдать за раскопками.

Этот опыт полевой практики вместе с личными переживаниями нашли отражение в большинстве его последующих публикаций, дискуссий и изображений.

Геберер в эти годы интенсивно работал над созданием филогенетического древа гоминид и участвовал в дискуссиях о возникновении *Homo sapiens sapiens*. В 1960 г. он предложил гипотезу предбрахиаторов, которые стояли у истоков линии гоминид и еще не были специализированными понгидами, то есть не были приспособленными к передвижению только на деревьях, как гиббоны. Из этой предковой группы вышли современные человекообразные обезьяны, а также гоминиды, приспособленные к жизни на земле. Позднее, в середине 1960-х гг. Геберер пропагандировал радиационную гипотезу эволюции гоминид как противоположную представлениям о ступенях или фазах гоминизации. Эта гипотеза наглядно представлена в предложенном Геберером филогенетическом древе, в котором были суммированы новейшие данные о провизорных системах плейстоценовых гоминид. В 1960 г. появилась его книга «Происхождение человека», в 1965 г. статья «Будущее человека», и, наконец, в 1968 г. ставшие широко известными книги «Начало человечества» и «Homo — прошлое и будущее».

Много усилий предпринимал Геберер для полноценного участия в мировом сообществе биологов-эволюционистов. Однако заслуги немецкой биологии в создании СТЭ в те годы признавали лишь в лице старого друга Э. Майра Б. Ренша. Его книга «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (Rensch, 1947) была переведена и издана в США в год дарвиновских юбилеев в 1959 г. Что же касается книги «Эволюция организмов», то переизданная на немецком языке в 1959 г. в существенно дополненном и переработанном виде (Die Evolution..., 1959), она по-прежнему практически не цитировалась ни в англоязычной, ни в русскоязычной литературе. Напрасно Г. Геберер в предисловии подчеркивал ее международное значение, указывая, что, хотя первое издание книги готовилось в условиях изоляции биологов Германии от ученых Англии и США, ее цели и задачи лежат в русле создаваемого в те годы синтеза дарвинизма, генетики и экспериментальной филогенетики (ibid, vol. 1, S. III). Выпячивал он и коллективную сущность немецкого варианта синтеза, и его более глобальный характер. Биологи стран антигитлеровской коалиции помнили, что больше половины авторов нового издания книги (И. Вайгель, Г. Динглер, В. Гизелер, В. Гере, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шваниц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Геберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма (Колчинский, 2007, с. 507–511).

Не привлек особого внимания юбилейный сборник «Сто лет эволюционным исследованиям» (Hundert..., 1960), подготовленный Геберером вместе с Ф. Шваницем, хотя им и удалось рекрутировать в ряды его авторов двух общепризнанных архитекторов СТЭ. Правда, статья Дж. Хаксли «Дарвин и идея эволюции» и Ф. Г. Добржанского «Причины эволюции» были взяты из вышедшего в Питтсбурге в 1958 г. сборника «Книга, которая потрясла мир», а другая статья Ф. Г. Добржанского «Эволюция и внешний мир» представляла немецкую версию его доклада в Чикаго в ноябре 1959 г. Тем не менее публикация в ФРГ трудов двух ведущих биологов-эволюционистов из англоязычных стран

была знаковым событием и означала, что «топор войны зарыт» и нацистское прошлое самого Г. Геберера больше не препятствует сотрудничеству с ним ученых стран — победительниц во Второй мировой войне.

Вместе с Б. Реншем Геберер участвовал в представительном симпозиуме «Генетика и дарвинизм XX века», организованном М. Демерецем в Биологической лаборатории Колд Спринг Харбор около Нью-Йорка, который чем-то напоминал конференцию «Генетика, палеонтология и эволюция», состоявшуюся в Принстоне в начале 1947 г., на которой биологи Англии и США заявили о завершении строительства СТЭ как современной версии дарвинизма. Как и в Принстоне, в Колд Спринг Харборе собрались генетики, экологи, антропологи и палеонтологи (Heberer, 1959b). На этом симпозиуме Геберер выступил с докладом о происхождении человека и новейших находках в области антропологии (Heberer, 1959c) и не затрагивал вопрос о путях формирования СТЭ. Об этом говорили Ф. Г. Добржанский и Э. Майр, излагавшие свое видение становления и перспектив развития СТЭ, в котором не упоминали тогда об «Эволюции организмов». Геберер не был докладчиком на конференции в Чикаго, ставшей главным событием юбилейных торжеств 1959 г. (Smocovitis, 1999, p. 278). Здесь одну из основных ролей также играл Майр, а немецкий синтез представлял Б. Ренш. Не попал Геберер, как и другие немецкие биологи, связанные в прошлом с национал-социалистическими организациями, и в число награжденных престижной медалью Дарвина–Уоллеса, а также специальной бронзовой плакеткой Дарвина, учрежденной Академией естествоиспытателей «Леопольдина» для наиболее выдающихся биологов-эволюционистов первой половины XX в. (Kaasch et al., 2006; Колчинский, 2009).

Таким образом, активная общественно-политическая деятельность Геберера в годы Третьего рейха и его попытки представить эволюционную теорию в качестве одной из естественнонаучных опор идеологии и расовой политики национал-социализма, неизбежно сказались на отношении к нему в послевоенные десятилетия. Тем не менее он не прекращал усилий для преодоления негативного отношения к нему и к другим немецким биологам-эволюционистам. Помимо уже названных книг в год юбилея он опубликовал книги «Чарльз Дарвин. Его жизнь и труд», «Документы к основанию теории эволюции 100 лет тому назад», «Антропология», «Происхождение человека». До конца своих дней он пытался вывести и себя, и немецкое сообщество биологов-эволюционистов из состояния негласной изолированности. И практически сразу после юбилейных мероприятий приступил к подготовке уже третьего издания «Эволюции организмов», завершенного только после его смерти.

В целом его научные труды базировались не только на интенсивных исследованиях в различных областях эволюционной биологии, но и на огромном литературном материале. Они способствовали объединению менделевской генетики, дарвиновской теории и антропологии, наведению мостов между исследованиями микро- и макроэволюции, преодолению эссенциализма и опровержению различных недарвиновских концепций эволюции (ламаркизм, сальтационизм, ортогенез). Его труды по палеоантропологии способствовали формированию современных представлений о многофазном и дивергентном процессе антропогенеза.

Эволюция организмов

Страстный приверженец Э. Геккеля и неодарвинизма, Геберер пылко и самозабвенно боролся против нападок на своих кумиров со стороны католических национал-социалистических кругов. В журнале «Народ и раса» он защищал селекционный механизм происхождения человека, а в дальнейшем спор о происхождении рас человека перенес на страницы журнала «Биолог», в котором с 1936 г. отвечал за проблемы филогении. Весь этот комплекс естественнонаучных, социально-политических, идеологических и карьерных соображений побудил Геберера стать инициатором создания коллективного труда по современному дарвинизму.

В итоге три года спустя после появления коллективной монографии под редакцией Дж. Хаксли «Новая систематика» (1940) в Германии в разгар Второй мировой войны увидела свет книга, которая, как сейчас признано, по значению для утверждения СТЭ как интернациональной концепции сопоставима с трудом Хаксли. По мнению историков биологии, коллективная монография «Эволюция организмов» стала реальным основанием «современного синтеза» в Германии. Об истории и мотивах ее возникновения Геберер впервые написал в предпринятом им в 1951 г. издании немецкого перевода монографии Симпсона. «В то время, в середине войны, оставались для нас неизвестными эти публикации (из Америки и Англии). То, что независимо от них в Германии появился подобный синтетический труд, доказывает, что и здесь существовало стремление к синтетической теории эволюции и признавалась возможность такого синтеза» (Heberer, 1951, S. 4).

В предисловии же к первому изданию «Эволюции организмов» Геберер отмечал, что в 1930-е гг. эволюционное учение в Германии оказалось в удивительной ситуации. С одной стороны, экспериментальные генетики стремились разработать основы для каузального понимания филогенеза, в то время как палеонтологи, с другой стороны, с неожиданным изобилием умножали данные о филогении и ее закономерностях. Этот материал, приведенный к общему знаменателю вопреки мировоззренческим проблемам, нужно было теперь интегрировать в общий поток филогенеза. «При таком положении вещей издатель все более убеждался в необходимости ясной и однозначной интерпретации результатов специальных областей биологии, добываемых здесь только компетентно соответствующими профессионалами, с позиций общей проблематики эволюционного учения. К этому добавлялось, что в течение долгого времени в немецких сочинениях вообще отсутствовало всеохватывающее изложение современной филогенетики. Один ученый, конечно, больше не мог написать такую книгу» (Heberer, 1943d, S. IV). Выход этой книги в разгар ожесточенных боев на Восточном фронте Геберер оценивал как вклад ученых в оборону Германии. Он не забыл подчеркнуть, что многие из соавторов книги, например Б. Ренш и В. Циммерманн, находились в это время на фронте, а В. Зюндорф погиб под Сталинградом. Через год ему самому пришлось уйти на фронт.

В монографии впервые была предпринята попытка как-то объединить усилия немецких биологов, осознававших необходимость синтеза эволюционно-биологических знаний в Германии, и междисциплинарно связать отдельные

области эволюционной биологии, представив их результаты в форме, уравновешивающей теоретические и практические исследования. Отдельные статьи и коллективный труд в целом тем самым способствовали «современному синтезу» в немецком языковом пространстве, который представлялся универсальным и интернациональным, так как, в конечном счете, тематическая постановка вопросов и контекст их обсуждения ни в коем случае не были только национальной проблемой. И в Германии отталкивались от классического труда Добржанского, опирались на него и использовали его в качестве основы для дальнейших исследований.

Статьи были разделены на четыре раздела: 1) общие основания, принципы и методы; 2) история организмов; 3) причины филогенеза; 4) происхождение человека, филогения гоминид. Эта структура сохранялась и в последующих изданиях. Авторы коллективной монографии частично опирались на существующие достижения и теории англосаксонского языкового пространства (см. указатели литературы к каждой статье в коллективной монографии), но, с другой стороны, вырисовывался и собственный контур дискуссий внутри немецкоязычного пространства. Среди 19 авторов книги были философ Г. Динглер, антропологи Г. Вайнерт, В. Гизелер, Х. фон Крог, О. Рехе, генетики Г. Бауэр, В. Людвиг, Н. В. Тимофеев-Ресовский, зоологи Г. Геберер, В. Гере, Б. Ренш, В. Франц, ботаники В. Зюндорф, К. Мэгдефрау, Ф. Шваниц, В. Циммерманн, палеонтологи И. Вайгельт, Л. Рюгер, этолог К. Лоренц. Список показывает, что к подготовке первого издания были привлечены многие компетентные тогда в Германии представители экспериментальных отраслей биологии, а также палеонтологи и антропологи, за исключением креационистов и ярых противников «современного синтеза», как, например, О. Шиндевольф и К. Бойрлен. Естественно, что при таком количестве авторов Геберер у как редактору-составителю было сложно гарантировать наряду с идейным единообразием и равноценное качество отдельных статей и разделов книги. Детальный анализ их здесь увел бы нас в сторону от обсуждаемой проблемы и потребовал бы особого исследования, которое в значительной степени уже выполнено немецкими историками биологии (Reif, 1999; Reif et all, 2000; Hoßfeld, 1999a; 2000; Junker, 2000, 2004; Колчинский, 2007). Кратко охарактеризуем лишь содержание разделов и отметим некоторые характерные черты монографии.

Первый раздел (S. 3–127) был посвящен философским основаниям и методологии эволюционных исследований. Начинался он главой философа Г. Динглера, за которой следовала глава о методах филогенетики, написанная известным ботаником В. Циммерманном, а также главы крупного орнитолога Б. Ренша о методиках доказательств в эволюционных исследованиях и юного ботаника В. Зюндорфа об идеалистической морфологии и филогенетике. Замыкала раздел новаторская работа будущего лауреата Нобелевской премии К. Лоренца о психологии и филогении. В совокупности эти главы призваны были показать, что формирующийся эволюционный синтез строится на твердом методологическом фундаменте и при его создании используется весь арсенал биологических знаний от сведений об ископаемых до проявления интеллекта у высших животных.

Второй раздел (S. 131–332) охватывал главным образом филогенетические проблемы и доказательства эволюции. С одной стороны, в главах В. Франца и К. Мэгдефрау соответственно излагались истории животных и растений. С другой стороны, приводились данные палеонтологии (И. Вайгельт) и абсолютная геохронология геологических событий (Л. Рюгер).

Центральное место в монографии занимал третий раздел, посвященный причинам эволюции (S. 335–585). Здесь анализировались генетические основы эволюции (Г. Бауэр и Н. В. Тимофеев-Ресовский) и эволюции растений (Ф. Шваниц). В. Людвиг предложил математическую модель теории естественного отбора, а сам Г. Геберер попытался проанализировать взаимосвязь процессов микро- и макроэволюции. Весьма характерно и появление в этом разделе главы зоолога В. Гере, который, продолжая традиции классического дарвинизма, использовал новейшие данные по селекции доместицированных животных для обоснования СТЭ.

В последний раздел (S. 589–734) поместили главы о различных проблемах антропогенеза, интерпретации которых в условиях Третьего рейха неизбежно приобретали идеолого-политическое звучание. Ф. фон Крог, будучи скорее политиком, чем антропологом, дал обзор сведений о месте человека в царстве животных. А один из лидеров немецкой антропологии и расологии В. Гизелер, рассматривая филогению человека, доказывал, что шимпанзе и человек являются ближайшими родственниками, чьи генеалогические ветви разошлись в плиоцене, а единым предком для неандертальца и современного человека был питекантроп. Гизелер критиковал воззрения некоторых немецких антропологов, пытавшихся реанимировать представления о том, что обезьяны произошли от человека в процессе его деградации.

Один из наиболее титулованных расовых антропологов О. Рехе уверял, что антропогенез и расогенез можно объяснить только с позиций генетики и теории естественного отбора. Приспосабливая положения СТЭ к реалиям нацистской Германии и учению о расах, он писал: «Без генетических различий, отбора и вымирания никогда не могли бы образоваться прогрессивные и деятельные расы и роды, никогда не была бы создана более высокая человеческая культура» (Reche, 1943, S. 705). По его мнению, победителем в борьбе за существование была нордическо-фальская раса, в доминировании которой в современном мире он усматривал гарантию дальнейшего прогресса человечества. Как и другие сторонники существования нордическо-фальской расы (Ф.-К. Биккер, Г. Ф. К. Гюнтер и Г. Геберер), колыбелью индоевропейцев Рехе называл Северную Европу. Практические приложения антрополого-генетических исследований он усматривал в более осознанной селекции в человеческом обществе с целью сохранения крепкого, генетически здорового и творческого населения. Однако при обсуждении генетически-эволюционных проблем антропологии Рехе воздерживался от радикальных национал-социалистических выражений, сохраняя в целом научный стиль аргументации и изложения.

И наконец, крупный антрополог Г. Вайнерт, взгляды которого вызывали нарекания со стороны национал-социалистических идеологов, проанализировал основные этапы становления сознания в антропогенезе. Возникновение современного разумного человека неолита он связывал с появлением

примитивной металлургии и технических средств, изобретенных, конечно же, арийцами. В предлагаемой им схеме интеллектуальные способности человека эволюировали параллельно его морфофизиологическому облику (Weinert, 1943).

Работу готовили в условиях, когда часть немецких биологов, как вскоре показал О. Кун (Kuhn, 1947) еще сомневалась в реальности самой эволюции. Это подчеркнул в своем предисловии Геберер (Heberer, 1943d), посвятив значительную часть книги доказательству самого факта эволюции, рассмотрению методологических, мировоззренческих и естественнонаучных аспектов современного селекционизма. Геберер писал: «Дело зашло так далеко, что в образованных кругах Германии эволюционное учение рассматривают как опровергнутую и отставленную будто бы с позиций современной биологии гипотезу. И поскольку перед историческим пониманием жизни возникли серьезные трудности, очевидно, что мировоззренческие последствия должны быть особенно значительными» (Heberer, 1943d, S. IV). Такое методологическое и мировоззренческое обоснование теории эволюции было дано в главах, подготовленных В. Циммерманном и Г. Динглером. Геберер был уверен, что вопреки всему эволюционная теория переживает особенно благодатное время, так как успехи генетики позволили понять каузальные механизмы эволюции, в то время как палеонтология накопила громадное количество данных о реальной эволюции.

Даже из столь беглого обзора видно, что национальные особенности синтеза в Германии особенно ярко сказались в книге в несоизмеримости генетики и палеонтологии при обсуждении эволюционных проблем, в дебатах о понятии «тип» и соотношениях причин микро- и макрофилогении, в развитых математических моделях популяционной генетики, в недооценке значения микросистематики в познании эволюции, в особом внимании к специфике эволюционного процесса у растений, животных и человека и т. д. «Эволюция организмов» наряду с «Новой систематикой» Дж. С. Хаксли (1940) в наибольшей степени отражала междисциплинарный характер нового синтеза и его коллективистскую сущность. В то же время ей были свойственны и недостатки, связанные все-таки с серьезными разногласиями между авторами по ряду ключевых проблемам.

В те годы даже не все генетики считали отбор и мутации единственными факторами эволюции и были осторожны в оценке перспектив синтеза популяционной генетики и селекционизма. Например, А. Кюн полагал, что только тщательные биохимические и биофизические исследования генов могут дать ответ, в какой мере закономерности микроэволюции могут быть перенесены на макроэволюционный уровень. Ф. фон Веттштейн и Г. Штуббе также считали, что современные знания генетической изменчивости не позволяют сделать окончательный вывод о роли мелких и крупных мутаций в процессах микро- и макроэволюции.

Помимо повышенного внимания к проблеме возникновения человечества и расообразования, книга отражала и другие особенности немецкого варианта эволюционного синтеза, где, за исключением Циммерманна, ботаники и генетики были уверены, что, в отличие от животных, у растений крупные мутации, затрагивающие общее строение, важнейшие органы и некоторые физио-

логические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но уже превосходят в некотором отношении исходную форму. Это нашло отражение в статье Ф. Шваница об особенностях эволюции культурных растений, опиравшегося на работы Г. Брюхера, Г. Штуббе и Ф. фон Веттштейна, которые показали, что иногда мутанты львиного зева в измененных условиях превосходят исходную форму по интенсивности роста, высоте стебля, величине листьев, числу цветков и продукции семян. Встречаются мутанты, иммунные к заболеваниям. При этом вполне жизнеспособными оказываются носители довольно крупных мутаций, затрагивающих не только видовые признаки, но и такие признаки, которые считаются характерными для более крупных таксономических единиц. Шваниц дал подробный обзор этих данных в главе «Генетика и эволюция растений», которую он совершенствовал на протяжении более 30 лет (Schwanitz, 1971).

Как уже говорилось, среди авторов книги был К. Лоренц, будущий лауреат Нобелевской премии, которую в 1973 г. получил вместе с Н. Тинбергеном и К. фон Фришем. Благодаря этому в немецкий вариант СТЭ изначально была включена важная проблема о роли поведения в эволюции, особенно в возникновении изолирующих механизмов. Лоренц доказывал, что сложные акты поведения животных и человека являются выполнением генетических программ, которые реализуются целостно в ответ на воздействие пусковых механизмов — факторов внешней среды. Занимаясь генетическими основами поведения высших животных, Лоренц, пожалуй, больше других биологов имел право рассуждать о биологических основах социальных ролей и поведения человека, его ценностей и норм. И этим правом он воспользовался в конце 1930-х — начале 1940-х гг. в максимальной степени, став классическим примером биолога — убежденного сторонника расизма и нацизма (Nisbett, 1976; Burkhardt, 2005). Даже его ученик Н. Бишоф характеризовал статьи Лоренца нацистского периода как «подстрекательства к погрому» и как «невыносимо раболепный стиль изложения, который далеко превосходил все требования конформизма» (Bischof, 1991, S. 36–37). Лоренц в своих трудах полностью поддерживал и оправдывал расово-гигиенические мероприятия Третьего рейха, включая их апологетику, приводя все новые и новые биологические доводы для их проведения. В статьях, опубликованных в журнале «Биолог», Лоренц громил антиэволюционистов и подчеркивал, что критика дарвинизма означала расхождение с национал-социалистической идеологией и практикой. Скорее всего, он был в этом искренне убежден, так как созданная им этология совпадала с немецкой биологией во многих пунктах. Геккелевский монизм биологического и общественного Лоренц трансформировал в отождествление поведения животных и человека, холизм — в целостность поведенческого акта, разрушение инстинктов животных при одомашнивании — в признаки дегенерации, равные вырождению человечества под влиянием цивилизации. Он был уверен в генетической обусловленности деградации человека, в отражении внутреннего мира человека, его интеллектуальных и духовных способностей во внешнем облике. Лоренц разделял мнение Шпенглера о кризисе культуры, генетической деградации немецкого народа в результате ослабляющего воздействия цивилизации, но отрицал его пессимистические выводы. По его

мнению, только евгеника с жестким отбором способна возродить нацию. Его позиция была радикальным биологизаторством социальных процессов.

С точки зрения Лоренца, человек всецело подчиняется биологическим законам, и эволюция животных при доместикации может служить моделью воздействия цивилизации на психику человека. Негативными последствиями доместикации Лоренц называл количественные изменения в реализации врожденных форм движения. Доместицированные формы дряблы, малоподвижны, пессимистичны. В то же время он отмечал неотению как важный фактор доместикации, указывал на нее как на источник вечного обновления человечества. Потеря жестких структур поведения, по Лоренцу, позволяла до старости сохранить возможность обучения, выработки новых форм поведенческих реакций и свободу действия. Эта свобода ведет к социальным конфликтам, которые, как он считал, можно разрешать только с помощью селективных мероприятий, отсекая формы с асоциальным поведением, вызванным распадом врожденных программ и норм. Нордическую расу Лоренц выводил от классических греков как наиболее интеллектуальных и расово чистых, требуя проведения расовых мероприятий для возвращения к классическим типам арийцев. Правда, его высказывания на этот счет носили довольно общий характер, касаясь лишь необходимости селекции по группам, отличавшимся биологическими чертами. Как и Шваниц, Лоренц сравнивал расслабляющее воздействие доместикации животных с вредным влиянием цивилизации на людей и уверял, что Германия должна разделить население на «ценных» и «низших» индивидов и не давать возможности последним разлагать общество.

Для него эволюционная теория существовала в виде дарвинизма, где главными факторами являются мутации, жесткая борьба за существование и естественный отбор. Лоренц подчеркивал неразрывную связь теории Дарвина с национал-социализмом и прямо заявлял, что в ламаркистских теориях заинтересованы евреи и коммунисты. Характерно, однако, что в его главе «Психология и эволюция» нет славословия национал-социализму и расовой политике, а встречаются лишь отдельные высказывания в пользу евгеники. Для него теперь доместикация стала процессом возникновения современного человечества, благодаря которому «человек становится человеком».

Несмотря на все эти различия в подходах и установках, к совместной работе под руководством Геберера авторов монографии побудило осознание необходимости синтеза современных знаний о проблемах эволюции и понимание невозможности осуществить всеобъемлющий синтез такого знания одному человеку. Учитывая трудности военного времени, когда многие авторы оказались даже на разных фронтах, особенно удивительно, что редактору, в конечном счете, удалось создать книгу, написанную с единых теоретических позиций. Как объяснял сам Геберер, это стало возможным благодаря готовности участников коллективного труда учитывать замечания редактора и вносить в свои тексты его формулировки. И хотя каждая глава книги может быть рассмотрена как завершенная работа, в целом все они представляют единую, логически связанную цепь, а не простой набор отдельных глав. Эта коллективная монография является наиболее полным синтезом эволюционных знаний того времени. Это хорошо сознавал и Геберер, когда писал: «Ее гармоничное строение объединяет

результаты теоретиков и практиков, геофизиков и геологов, палеонтологов, зоологов, ботаников, генетиков, антропологов, физиологов и философов, что само по себе говорит достаточно об истинности ее содержания» (ibid, S. V).

Общая установка не мешала тому, что в соответствии со специальностью автора и принадлежностью его к тому или иному направлению их взгляды на механизмы и формы эволюции сильно отличались. Национальные особенности немецкого синтеза проявлялись при обсуждении проблемы «эволюции эволюции», называемой Б. Реншем «биономогенезом», возможности быстрого видообразования за счет размножения «перспективных монстров», с самого начала репродуктивно изолированных от исходного вида (полиплоидия, отдаленная гибридизация, симбиогенез, крупные хромосомные мутации и т. д.), и симпатрического видообразования, в трактовке борьбы за существование и т. п. Взгляды немецких создателей СТЭ на основные факторы эволюции и на удельный вес последних в преобразованиях организмов и популяций, на принцип единства механизмов микро- и макроэволюции были далеки от тождества. В то же время они все существенно отличались от ламаркистских, номогенетических и сальтационистских концепций.

Книга была направлена прежде всего против ламаркизма, который в те годы рассматривали как эволюционную идеологию, чуждую арийскому духу и политически тяготеющую к левым взглядам. В полемике с научными оппонентами, прежде всего, неоламаркистами, сторонники СТЭ пытались использовать власть в качестве арбитров. Г. Геберер, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Циммерманн и другие писали, что в ламаркистских теориях заинтересованы евреи и коммунисты. По мнению Шваница, широкую популярность ламаркизма в США, с его признанием возможности изменения наследственности под влиянием внешней среды, можно объяснить далеко зашедшим там смешением кровей разных рас и особенно высоким процентом евреев среди генетиков и эволюционистов. Он говорил о типичных «представителях науки США», которые не являются арийцами. Шваниц связывал свои занятия селекцией и генетикой культурных растений со сценарием генетической деградации народа, типичной для национал-социалистического варианта расовой гигиены, а также с идеологией народничества, с прославлением простых людей, сохранивших расовую чистоту, с пропагандой обычаев древних германцев. Он не заботился о доказательствах своих пророчеств, просто заявляя о соответствии своих рекомендаций современной генетике и эволюционной теории. Вместо представления доказательств он угрожал, что только невежда в этих отраслях знаний или еврей может отрицать их тесную связь с расологией и расовой гигиеной. Однако подобные пассажи, как правило, не имели последствий. Реально нацисты не преследовали биологов за научные взгляды. Неоламаркист Г. Пржибрам был уничтожен не за научные взгляды, а по расовым соображениям; за пораженческие высказывания погиб зоолог В. Арндт.

Попытки уличить антидарвинистов в мировоззренческих и политических ошибках особого успеха не имели и потому, что противники дарвинизма также проявили себя как верные сторонники расовой гигиены. Здесь продолжало существовать мощное направление ламаркизма (Г. Бёккер, Ю. Хармс, Л. Плате) и неокатастрофизма (К. Бойрлен, Э. Дакке́, О. Шиндевольф и др.). Причем

и неокатастрофист К. Бойрлен, и ламаркодарвинист Л. Плате зарекомендовали себя как убежденные нацисты. Выступая на страницах журнала «Раса» с ответом на критику ламаркизма, Г. Бёккер и Л. Плате доказывали, что ламаркизм не противоречит учению национал-социализма о расах. Однако в целом развитие биологии в нацистской Германии характеризовалось антиламаркистской направленностью, что в какой-то мере способствовало отходу ряда исследователей от ламаркизма. Примером тому может послужить судьба одного из авторов «Эволюции организмов» Б. Ренша (см. гл. 13), который в 1930-е гг. был одним из наиболее активных сторонников механоламаркизма.

В формировании оппозиции сторонников СТЭ сальтационистским теориям особое место занимает концепция филетического типообразования Г. Геберера, которую он в общих чертах изложил в первом издании книги «Эволюция организма» и которую позднее назвал аддитивным типогенезом (Heberer, 1948). Ее мы подробнее рассмотрим в следующем параграфе. Здесь же отметим, что Геберер (Heberer, 1943e) уже в первом издании отстаивал положение о единстве механизма микро- и макроэволюции и предпринял одну из наиболее продуктивных попыток преодолеть антиселекционистскую направленность большинства палеонтологических работ в Германии и объяснить факты быстрых эволюционных преобразований механизмами микроэволюции. Практически одновременно с Дж. Г. Симпсоном и независимо от него Геберер попытался «каузальные основы микроэволюции экстраполировать на макрофилогению» (Heberer, 1943e, S. 547) что считали невозможным сделать К. Бойрлен, Э. Дакке, О. Кун, О. Шиндевольф. Еще раньше он убедительно показал это в рецензиях на их статьи и книги. Так, отвечая на статью Шиндевольфа «Эволюция в свете палеонтологии» (см. гл. 26), Геберер подчеркнул, что палеонтологические материалы могут рассказать как шла эволюция, но она ничего не говорит о ее движущих силах (Heberer, 1942). При этом он старался доказать, что все приводимые Шиндевольфом доказательства скачкообразного характера возникновения новых типов вполне объяснимы дарвинистскими механизмами. Фактически в этой статье Геберер привел все те же аргументы, что и в книге «Эволюция организмов», и на них мы остановимся позже, отметив лишь следующее. Эти статьи в журнале «Биолог», созданном протагонистом «немецкой» биологии Леманном, положили начало длительной дискуссии в печати и в письмах между наиболее твердыми приверженцами двух принципиально разных интерпретаций соотношений между микро- и макроэволюцией (Amrein, 2010, S. 52–58).

Из авторов монографии только четверо — Б. Ренш, Л. Рюгер, Н. В. Тимофеев-Ресовский и В. Циммерманн — не состояли в нацистских организациях. Из остальных шестнадцати некоторые, например В. Франц, В. Крог, поддержали нацистов еще до прихода их к власти, вступив в НСДАП, СС и СА (Юнкер, Хоссфельд, 1999, с. 151). Однако за исключением глав по антропологии книга была свободна от высказываний в нацистском духе, которые авторы позволяли себе в других публикациях. Это, видимо, объяснялось тем, что Геберер, сам активный деятель НСДАП, СС и СА, старался подчеркнуть строго научный характер книги и интернациональный характер эволюционного синтеза. Кроме того, в разгар войны, когда публиковали книгу, идеологизация науки

уже отходила на второй план, уступая место технократии и практичности. Авторы подчеркивали функциональное значение эволюционной теории, пропагандируя коллективный труд как вклад биологов в борьбу Третьего рейха с врагом. В то время в научные издания все реже включали не только идеологемы национал-социализма, но даже биологические понятия, вошедшие в его язык (отбор, борьба за существование). Возросла частота использования идеологически нейтральных или даже чуждых терминов (миграция, дрейф генов, гибридизация, макромутации и т. д.). Активнее использовали иностранную литературу, забыв о пропаганде «арийской биологии».

Таким образом, именно Геберер первым опубликовал развернутое обоснование взгляда о возможности объяснения данных палеонтологии с позиций современных знаний о генетических факторах эволюции. Он же впервые с позиций СТЭ дал развернутую и аргументированную критику концепций сальтационизма и неокатастрофизма. К несчастью для него книга «Эволюция организмов» вышла в 1943 г., когда Германия была изолирована от остального научного сообщества, поэтому в ней учитывались лишь довоенные работы англо-американских и русских авторов. Повторное издание книги появилось лишь через 16 лет, когда ситуация в эволюционной теории изменилась коренным образом, а в области эволюционной палеонтологии утвердилось господство работ Дж. Г. Симпсона. Впоследствии Геберер включил многие соображения Симпсона в свою аргументацию и никогда, насколько известно, не претендовал на приоритет.

Мировое сообщество приняло книгу «Эволюция организмов» с прохладцей. Ее первое издание не удалось найти ни в одной из российских библиотек. К 100-летнему юбилею Ч. Дарвина Гебереру удалось выпустить второе, значительно переработанное и расширенное издание книги, а в конце 1960-х — начале 1970-х гг. уже в трех томах вышло третье издание с прекрасными иллюстрациями и очень содержательными статьями. Каждое последующее издание существенно отличалось от предыдущего и по составу авторов, и по содержанию, и по объему. Включались все новые и новые статьи, написанные, как и прежде, ведущими специалистами в соответствующих отраслях биологии. При этом теоретико-методологический подход использования «четвертичной» схемы, выбранный Геберером, был во всех опубликованных томах одним и тем же.

Однако акценты в главах значительно менялись не только за счет новых данных. Это хорошо видно по работам Ф. Шваница, который в третьем издании «Эволюции организмов» опубликовал две большие главы об эволюции диких и культурных растений. Одну из них он назвал «Эволюция культурных растений как модель для понимания всего растительного мира» (Schwanitz, 1971). На сей раз все выглядело сугубо академически, без всяких аналогий селекции культурных растений с эволюцией человека. Селекцию культурных растений он определял, согласно Н. И. Вавилову, как «эволюцию, управляемую волею человека» (ibid, S. 175). Шваниц не ссылается здесь на труды своей молодости, кроме работ о полиплоидии и крупных мутациях как исходном материале для быстрого формирования новых видов.

Незадолго до завершения третьего издания ушел из жизни его главный вдохновитель — Геберер. Но даже после его смерти некоторые не прощали ему

активную общественно-политическую деятельность в Третьем рейхе [2]. Несмотря на два послевоенных переиздания книгу редко цитировали и в англоязычной, и в русскоязычной литературе и старались как-то замолчать ее значение. В коллективной монографии о становлении СТЭ в разных отраслях биологии и разных странах, предпринятой по инициативе Э. Майра и В. Провайна, ничего не говорится о книге «Эволюция организмов», а сам Геберер лишь мимоходом упоминается в статье Б. Ренша о развитии «современного синтетического неодарвинизма в Германии» (Rensch. 1980, p. 284–285, 288, 290, 300). Это выглядит странно, так как и Ренш, и Майр, конечно, прекрасно понимали значение книги «Эволюция организмов». Оба они были учениками крупного орнитолога Э. Штреземанна, который еще в 1951 г. оценил этот труд как важнейший теоретический вклад в обоснование СТЭ (Stresemann, 1951, S. 281), а Ренш сам был в числе главных авторов «Эволюции организмов».

Правда, уже вскоре в книге «Рост биологического знания» Э. Майр поставил книгу «Эволюция организмов» в один ряд с основополагающими трудами главных архитекторов синтеза: «Две коллективные монографии равным образом содействовали синтетической теории: изданная Геберером книга “Эволюция организмов” (1943) и книга Дж. Хаксли “Новая систематика” (1940)» (Mayr, 1984, S. 456). Позднее в книге «К новой философии биологии» в разделе «Исторические перспективы — эволюционный синтез и последствия» Майр отметил, что «Эволюция организмов» Геберера (1943) стала «наглядным проявлением немецкого синтеза, которая также подтверждает один аспект развития эволюционной биологии в Германии. Со времен Геккеля в Германии всегда главное внимание в эволюционной биологии уделяли филогении, и большинство статей книги Геберера (400 страниц из 735) также посвящены филогении и методологии. К несчастью, те главы, в которых рассматривались причины эволюционных изменений (генетика), за исключением одной, были написаны сотрудниками исследовательских институтов, что не позволило утвердить специальную школу синтетистов...» (Mayr, 1988, p. 549–550). На самом деле, причины неудачи СТЭ были гораздо серьезнее, и длительное игнорирование этого труда было обусловлено общей социально-политической обстановкой в обеих частях послевоенной Германии и тем сложным положением, в котором оказались немецкие биологи после Второй мировой войны. Коллективный труд Геберера, бесспорно, представлял собой инновационный и оригинальный вклад в развитие эволюционной биологии не только в Германии. С одной стороны,

[2] По моей инициативе в третьем выпуске периодического сборника «История и теория эволюционного учения» был напечатан некролог Г. Геберера (Памяти..., 1975). Один из ведущих советских биологов-эволюционистов в письме к редактору сборника К. М. Завадскому оценил сам факт публикации двухстраничного текста как крупную политическую ошибку, способную якобы подорвать имидж СТЭ в глазах властей предержащих. Но особенно удивительна была реакция Н. В. Тимофеева-Ресовского, к которому я обратился с просьбой о консультации по поводу развития эволюционной теории в довоенной Германии. Конечно, он ничего не сказал о возможной негативной реакции ЦК КПСС, но выразил возмущение, почему мы собираемся писать об эсэсовском антропологе, да еще посвятили ему некролог. Пришлось ответить, что мы отдали дань уважения не члену СС, СА и НСДАП, а автору концепции аддитивного типогенеза, одному из главных архитекторов СТЭ в Германии, редактору коллективной монографии «Эволюция организмов», в которой участвовал и сам Тимофеев-Ресовский. (Примеч. Э. И. Колчинского.)

он задумывался оригинальным как по содержанию, так и в дидактическо-методическом отношении и тем самым резко отличался от прежних публикаций по эволюции внутри немецкоязычной литературы. С другой стороны, он не сильно отличался по своему общему замыслу и структуре от книги «Новая систематика». Оба труда преследовали одну и ту же цель и тем самым идеально дополняли друг друга. Геберер, установив связь между исследователями микро- и макроэволюции, связал воедино две разные исследовательские традиции (натуралистическую и экспериментальную — Forschungstraditionen) (Laudan, 1977). Нельзя забывать и о том, что такие недарвиновские теории, как ортогенез, ламаркизм, идеалистическая морфология и сальтационизм, все еще отчасти популярные тогда, благодаря статьям коллективной монографии были опровергнуты с позиций новейших данных биологии и, в конечном счете, оставлены по научным соображениям и в немецком языковом пространстве. И хотя массовый переход немецкоязычных биологов на позиции СТЭ произошел только в 1960–1970-е гг., но книга «Эволюция организмов» способствовала восприятию и распространению идей СТЭ в Германии.

Концепция аддитивного типогенеза Г. Геберера

В формировании оппозиции сальтационистским теориям особое место занимает концепция аддитивного типогенгеза Г. Геберера, в которой он на протяжении трех десятилетий отстаивал положение о единстве механизма микро- и макроэволюции. Уже в первом издании «Эволюции организмов», отметив успехи генетики в познании каузальных основ эволюции, Геберер так сформулировал задачу: «...Можем ли мы взгляды на каузальные основы микроэволюции экстраполировать на макрофилогению» (Heberer, 1943e, S. 546). Отвечая на поставленный вопрос, Геберер указывал, что противоположные ответы на него дают генетики Ф. Г. Добржанский, Г. Нахтхайм, Н. В. Тимофеев-Ресовский, ботаник В. Циммерманн с одной стороны, и палеонтологи К. Бойрлен, О. Кюн, О. Шиндевольф с другой. Ключевым в решении этого противоречия Геберер считал понятие о типе. Он критически рассмотрел многочисленные гипотезы о двух основных фазах макрофилогенеза (О. Йекель, Р. Ведекинд, и особенно О. Шиндевольф), которые охарактеризовал как типогенез и адаптациогенез, и в конечном счете пришел к выводу, что выделение специальных фаз типогенеза является искусственным и их существование обосновывают факты, которые могли бы быть интерпретированы иначе. «Периодичность, — подчеркивал Геберер, — проявлялась многократно ... однако она вызвана не причинами, постулируемыми в гипотезах чередования двух фаз, а тем, что есть периоды быстрого образования новых форм, неожиданно оказавшихся очень перспективными... Такое понимание, однако, не требует какого-либо скачкообразного, особого типогенетического процесса..» (ibid, S. 564). Поэтому он считал, что правильнее говорить о филогенетическом типогенезе, во время которого идет постепенное формирование крупных адаптивных новшеств. Принимая возможность объяснения макрофилогенеза микроэволюционными процессами, Геберер показывает,

как данные современной генетики и эмбриологии свидетельствуют о том, что крупные результаты могут быть вызваны незначительным отклонением в процессах морфогенеза. Хорошими примерами быстрой деспециализации форм, по мнению Геберера, служат различные явления педоморфоза и неотении, отмеченные В. Гарстангом и К. де Биром. Упомянул он и о крупных мутациях у растений.

В этой работе Геберер не использовал понятие «аддитивного типогенеза», которое предложил в 1948 г. и подробно разработал во втором издании «Эволюции организмов» в главе «Теория адаптивного типогенеза» (Heberer, 1959a), которая стала итогом длительного изучения большого литературного материала (154 работы 94 авторов). В примечаниях он отмечал: «В ходе современного развития эволюционной теории, которую сегодня лучше всего характеризовать в смысле Симпсона... как синтетическую теорию эволюции, так называемая проблема “микро- и макроэволюции” оказалась центральным пунктом теоретических дискуссий. Ее следует рассматривать как наиболее существенный комплекс проблем в современной филогенетике» (Heberer, 1959a, S. 875). Он указал на противоречие в трактовке этой проблемы популяционными генетиками, которые исследуют процессы и механизмы эволюции во время возникновения низших таксонов (расы, виды, роды) и считают типогенез результатом внутривидовых событий, и палеонтологами, накопившими огромный материал о появлении крупных таксонов (отряд, класс, тип) внезапно в четко очерченной форме. В связи с этим он считал необходимым обсудить следующие вопросы: что мы понимаем под типом? каковы причины типогенеза и тождественны ли они факторам внутривидовой эволюции? как возникает прерывистость между типами? Для ответа на эти вопросы он разделил главу на три части: определение типа и вопрос о реальности исторических связей; типогенез с точки зрения палеонтологии и ныне действующие механизмы эволюции как возможная основа для общей филогении.

Геберер предложил два определения «типа»: «Мы понимаем под типом систематическую единицу и ее своеобразие (Zimmermann, 1938)... Мы понимаем под типом всякую систематическую прерывистость от самого высокого до мельчайшего ранга. Их становление мы называем типогенезом» (Heberer, 1959a, S. 856).

Если в 1943 г. гипотезе О. Шиндевольфа, а тем более сальтационистским соображениям Р. Гольдшмидта Геберер уделял не намного больше внимания, чем другим представителям недарвиновских концепций эволюции в Германии, то в конце 1950-х гг. их критический анализ занял центральное место. Суть аддитивного типогенеза, по Гебереру, заключается в том, что каждый тип тесно связан с предшествующим, отличаясь от него лишь добавлением одного или нескольких ключевых признаков. Типогенез, по мнению Геберера, можно представить как непрерывную цепь суммации адаптивных новшеств. Он писал: «Если говорят, что в типогенезе возникло конститутивное новшество, то в нашем смысле это понимается как аддитивный процесс и поэтому мы говорим о теории аддитивного типогенеза» (Heberer, 1959a, S. 866). Ссылаясь на работы А. Мюллера, Ф. Купера, Дж. Г. Симпсона, Н. Д. Ньюэлла и других авторов, Геберер демонстрировал отсутствие жесткой связи между крупными

геологическими событиями и массовыми вымираниями. Реальная же картина смены фаз расцвета, прогресса, регресса и вымирания таксонов, прослеженная им на уровне таких крупных таксонов, как трилобиты, аммониты, брахиоподы, амфибии, рептилии, оказалась очень далекой от построений палеонтологов-сальтационистов. Еще хуже укладывается в их построения филогенез мелких таксономических единиц. С современной точки зрения само понятие «вымирание» трудно однозначно использовать относительно любых таксономических групп, включая даже вид, который мог исчезать как путем гибридизации с другими видами, так и в процессах анагенеза и кладогенеза по разным причинам. О вымирании как исчезновении репродуктивной единицы можно говорить лишь применительно к исчезновению последних представителей какого-либо таксона или популяции как реальной самовоспроизводящейся и эволюирущей единицы. В связи с этим необходимо при анализе проблемы исчезновения любой таксономической группы учитывать модальность, критерии и масштаб вымирания (Delord, 2007).

Новые находки, согласно Гебереру, также не подтверждали постулат о каких-то особых механизмах эволюции, будь то макромутации Р. Гольдшмидта или преадаптации Л. Кэно. Кроме того, неясно, что́ сам Шиндевольф понимал под типом и соответственно типогенезом и какого ранга таксономические группы появляются в ходе типогенеза. Он по-прежнему был уверен, что неполнота палеонтологической летописи обусловлена отсутствием ископаемых остатков, а не скачкообразным возникновением новых категорий. Этот традиционный вывод дарвинизма Геберер подкрепляет расчетами возможного количества индивидов в той или иной группе, существовавшей в прошлом, и показывает, что из десятков триллионов индивидов до нас доходили, в лучшем случае, лишь единичные экземпляры. Большая скорость преобразований и мелкие размеры популяций в быстро эволюирующих группах сводят к минимуму вероятность нахождения промежуточных форм.

Геберер показывает также, что мозаичный характер эволюции делает вообще бессмысленными поиски переходных форм. Ведь группа может быть продвинута по одним признакам и отставать от близкородственных организмов по другим. Нельзя говорить и о каком-то комплексе признаков, так как у каждой группы можно найти смесь примитивных и прогрессивных черт. В качестве примеров он приводил наличие некоторых признаков рыб и рептилий у ихтиостег, рептилий и амфибий у сеймурий, рептилий и птиц у археоптерикса. Он солидарен с выводом В. Гросса о том, что археоптерикса следует рассматривать как специализированную группу рептилий, а не как раннюю группу птиц. У многих групп рептилий, в частности терапсид, можно найти признаки млекопитающих. Против типогенеза говорят и непрерывные филогенетические линии лошадей. Все эти примеры, по мнению Геберера, свидетельствуют о непрерывности развития многих филетических групп и отсутствия всякого рода сальтаций. Он напоминал: «Есть немало случаев, когда линии различного таксономического ранга, рассматриваемые ранее как прерывистые, благодаря дополнительному материалу превратились в непрерывные» (Heberer, 1959a, S. 889). Он был уверен, что тенденция заполнения пробелов в палеонтологической летописи будет продолжена в дальнейшем.

Для объяснения периодов быстрой адаптивной эволюции, по мнению Геберера, вполне может быть использована гипотеза С. Райта об адаптивном ландшафте и неустойчивом положении групп в период перехода с одного адаптивного пика на другой. Здесь Геберер по существу повторил аргументацию Симпсона (см. гл. 12).

Даже если мутации затрагивают ранние стадии онтогенеза, то в результате этих мутаций возникают отдельные признаки крупных таксонов, но не сами роды, семейства и отряды. Неизвестны мутации, вызывающие целостное преобразование всего организма. В связи с этим он привел разнообразные примеры возникновения сложных структур путем аддитивного типогенеза у животных и указал на возможность различного сочетания у них признаков, характеризующих высшие таксоны (редукция крыльев у дрозофилы и бабочек, появление дополнительных пар крыльев и т. д.). Но и здесь, подчеркивал Геберер, возникают лишь мутации отдельных признаков с сильным фенотипическим эффектом. При этом он ссылался на данные о макромутациях, полученные Б. Л. Астауровым, Р. Гольдшмидтом, Е. Левисом, И. Гершковичем. Все мутации дают широкий спектр эффектов от незначительной дисгармонии до леталей. Поэтому с генетической точки зрения «невозможно провести границу между микро- и макроэволюцией» (ibid, S. 899). Он отмечал и известные уже факты о том, что незначительные отклонения в действии гормонов могут вызвать грандиозные изменения в силу аллометрического роста. Таким образом, самые крупные изменения вполне можно объяснить без постулирования каких-то особых мутаций. Геберер показывал также, что многие фундаментальные признаки, в том числе характеризующие типы, классы (например, хорда, легочное дыхание и т. д.) вначале возникали как обычное приспособление и лишь впоследствии в силу адаптивной радиации стали характерными для таксонов более высокого ранга. Вероятность же внезапного появления перспективной мутации, по грубым расчетам Геберера, равна 1/10 в 274-й степени и для ее реализации недостаточно было бы не только времени существования Земли, но и всей Вселенной.

Неизвестны ему были и случаи одновременного мутирования нескольких генов с общим положительным эффектом. Даже если подобный механизм существовал бы, то остается по-прежнему непонятным механизм синхронного появления таких мутаций у представителей разных полов и обязательность их встречи для размножения. С точки зрения Геберера, в случае возникновения мутации типа «перспективного монстра» это был бы «безнадежный инвалид, и к тому же уникальный» (ibid, S. 906), поэтому обреченный на безбрачие.

В то же время Геберер не был склонен упрощать проблему и объяснять макрофилогенез лишь факторами микроэволюции. Признавая типогенез сложным процессом, он признавал большое значение таких факторов в образовании новых типов как глобальные изменения во внешней среде и преадаптация. Резюмируя свои выводы, Геберер подчеркивал: «Поэтому фактически только кажется, будто экспериментальная филогенетика, анализирующая ныне действующие механизмы эволюции, вообще раскрыла основы каузальности эволюции. Соответственно нужна теория аддитивного типогенеза, которая, относясь серьезно к самой проблеме типогенеза и ее решению, претендовала бы на высокую степень истинности. Поэтому нужно признать необходимым

полностью отказаться от выражений “микро- и макроэволюция” и “микро- и макрофилогения” и в будущем говорить о филогении и об эволюционных механизмах» (Heberer, 1959a, S. 909–910).

Еще через пятнадцать лет вышло третье издание этой работы, в которой по сравнению с предыдущим вариантом были внесены незначительные изменения лишь в отдельные разделы и абзацы, за исключением 3-го раздела «Проблемы типогенеза в свете палеонтологии» (Heberer, 1974). Изменения эти, видимо, вызваны, прежде всего, тем, что главный оппонент Геберера в Германии Шиндевольф к тому времени умер, отказавшись незадолго до своей кончины от прежних взглядов о комплексных мутациях как о причине появления крупных таксонов (см. гл. 26). Это побудило Геберера не продолжать потерявшую смысл полемику и сильно сократить соответствующие места данного параграфа. В то же время были сделаны существенные дополнения, связанные с появлением нового направления в палеонтологии — микропалеонтологии, которую он связывал с ганноверской палеонтологической школой. Эта школа возникла в 1950-е гг., и в ее рамках с помощью статистических методов изучения раковин фораминифер было доказано, что эти популяции проявляли сильную изменчивость, которая иногда перекрывала различия между родственными видами. Непрерывный переход от триасовых к юрским аммонитам был продемонстрирован и в трудах И. Видмана, одного из учеников Шиндевольфа и директора Института геологии и палеонтологии в Тюбингене (Wiedman, 1988). Эти исследования, по убеждению Геберера, дали дополнительные доказательства против гипотезы типогенеза как особой стадии в макроэволюции, управляемой специфическими механизмами, демонстрируя многочисленные примеры существования промежуточных форм в палеонтологической летописи.

Таким образом, в течение более чем тридцати лет Геберер дополнял и совершенствовал концепцию, названную вначале филетическим типообразованием, а затем аддитивным типогенезом. Практически именно он первым выступил в печати с развернутым обоснованием взгляда о возможности объяснения данных палеонтологии с позиций современных знаний о генетических факторах эволюции. Он же впервые с позиций СТЭ дал развернутую и аргументированную критику концепций сальтационизма и неокатастрофизма. Известный немецкий зоолог Л. Кэмпфе в третьем издании коллективной монографии «Эволюция и филогения организмов» писал: «Заслуга Геберера состоит в том, что он благодаря своей концепции аддитивного типогенеза обозначил способ, как благодаря цепи следующих друг за другом малых шагов эволюции возможно преобразование типа и как следует понимать факторы синтетической теории эволюции» (Evolution..., 1992, S. 141).

Первая версия концепции типогенеза Геберера увидела свет в 1943 г., когда Германия воевала против Англии, США и СССР, и в ней он смог учесть лишь довоенные работы англо-американских и русских авторов. Вторично она была в развернутом виде опубликована через 16 лет, в год празднования 150-летия со дня рождения Ч. Дарвина и столетия со дня выхода в свет его книги «Происхождение видов». Тогда в области эволюционной палеонтологии уже доминировал Симпсон. Как уже говорилось, в усовершенствованный вариант своей концепции типогенеза Геберер включил многие соображения Симпсона и ни-

когда, насколько нам известно, не претендовал на приоритет. Но мы не должны забывать о том, что его идеи имели большое значение для опровержения неокатастрофистских и сальтационистских гипотез макроэволюции, построенных на телеологической основе.

«Острая конкуренция и гонимая СТЭ»

После краха гитлеровской Германии сторонники недарвиновских концепций эволюции и креационисты с максимальной эффективностью использовали идеолого-политические обвинения в адрес селекционистов для искоренения СТЭ из немецкого языкового пространства. При их поддержке была организована газетная и книжная кампания против эволюционной концепции, якобы родственной «нацистской идеологии»[3]. Эту кампанию поддержали клерикальные круги, что нашло отражение в энциклике папы Пия XII (1950), известного своими тесными связями с руководителями национал-социалистической Германии и фашистской Италии, который заявил о несовместимости дарвинизма с Ветхим Заветом. Долгое время правительство ФРГ было христианско-демократическим, что также создавало определенные сложности для активного продвижения СТЭ в высшую школу. Антиэволюционную позицию католическая церковь стала пересматривать только при Иоанне Павле II, официально заявившем о непротиворечивости эволюционного учения догмам католицизма, а теперь римско-католическая церковь признала уже недопустимым преподавание креационизма в школах ввиду его несовместимости с современной наукой. Аналогичную позицию заняли и протестантские конфессии.

Тем не менее в результате господствовавшего в послевоенной Германии негативного отношения к дарвинизму, а также ряда обстоятельств (ареста и репатриации Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, смерти Ф. фон Веттштейна, окончательной эмиграции Э. Майра в США, ухода Б. Ренша в другую тематику и др.), развитие СТЭ в Германии сильно замедлилось. Хотя Г. Геберер выпустил два существенно переработанных и расширенных издания «Эволюции организмов», представлявшей собой фундаментальную сводку по эволюционной теории, он не имел должного веса в академическом сообществе из-за своего политического прошлого, которое ему не раз ставили в вину, забывая о том, что практически все биологи Германии искренне или в силу обстоятельств не только приняли идеологию нацизма, но и активно ее пропагандировали. После войны В. Циммерманн в трудах по ботанике и истории науки избегал открытой конфронтации с противниками дарвинизма, а генетик В. Людвиг даже

[3] Характерно, что по тому же пути пошли и авторы различного рода сочинений об «эволюции не по Дарвину», «эволюции без Дарвина», «в тени Дарвина» и т. д., расплодившихся в последнее время на постсоветском пространстве. Обвиняя советских сторонников СТЭ в близости коммунистической идеологии, они вместо нее пытались реанимировать эволюционные концепции, ставшие достоянием истории. Подобный феномен — как раз рецидив прошлых десятилетий, когда идеологические обвинения подменяли содержательный анализ альтернативных концепций. В конечном счете это привело лишь к широкому распространению креационизма в России.

допускал высказывания в поддержку ламаркизма. Лидирующее положение на несколько десятилетий заняли сторонники ламаркизма, сальтационизма и идеалистической морфологии в ФРГ и лысенкоисты в ГДР. Так, основные немецкие биологические сообщества возглавляли критики СТЭ: зоологов — А. Ремане, палеонтологов — О. Шиндевольф, а ботаников — даже креационист В. Тролль. Это обусловило маргинальное положение современного немецкого эволюционизма в мировой науке. Немалую роль в этом играла популярность клерикальных партий в ФРГ.

В 1954 г. Э. Майр посетил Германию и отметил в своих путевых заметках: «Германия — теперь клерикальное государство — антиэволюционное движение особенно сильно.... Как Маккарти считает синонимами "либерализм" и "коммунизм", так и здесь теперь эволюцию связывают с типологическим селекционизмом, а биологию — с нацистским режимом» (Цит. по: Юнкер, 2003, с. 10). Как следует из этого окрашенного горечью замечания, противники дарвинизма больше преуспели в искоренении ненавистного им учения в демократическом государстве, чем это сделали сторонники теории естественного отбора со своими оппонентами при национал-социалистическом режиме. В ФРГ концепция ортогенеза оказалась особенно сильна и устойчива. Это связано с сильной общей оппозицией СТЭ. Майр, делавший доклад на «Филогенетическом симпозиуме» в Гамбурге (1956)[4], где он представил основные принципы синтетической теории эволюции, вспоминал, что «все присутствующие (за исключением энтомолога Г. де Латтина) выступили против синтеза».

Однако нет оснований отождествлять ту или иную эволюционную концепцию с арийской биологией, пропагандируемой Э. Леманном. Фактически все сторонники СТЭ, как и их идейные противники, ламаркисты, неокатастрофисты, ортогенетики и холисты, в равной мере старались приспособиться к реалиям Третьего рейха и использовали идеологию нацизма, а иногда и политическую риторику в борьбе со своими профессиональными конкурентами. Но в научных трудах теория эволюции оставалась практически свободной от идеолого-политических фальсификаций. Большинство ученых приспосабливались к социальной среде в той мере, в которой это было необходимо. Даже те ученые, в чьих симпатиях к расовой гигиене не приходится сомневаться, были непреклонны в научных рекомендациях, относившихся к их компетенции. Так, генетик Э. Баур критиковал опыты по выведению чистой нордической расы, а орнитолог Б. Ренш иронично писал о процветании прачервя (см. подр.: Колчинский, 2007).

Заключение

Научно-организационная и издательская деятельность Г. Геберера способствовала консолидации усилий десятков немецких ученых в создании эволюционного синтеза в немецком биологическом сообществе, который начался

[4] «Филогенетический симпозиум» (1956) был основан как ежегодное мероприятие Куртом Коссвигом (1903–1982), Вольфом Герре (1909–1997) и Адольфом Ремане (1898–1976).

приблизительно во второй половине 1930-х гг. и протекал в значительной степени независимо от аналогических процессов в Англии, США и СССР. В то же время создаваемый им синтез был частью международного феномена, и в нем участвовали многие крупные ученые, признанные во всем мире (К. Лоренц, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Б. Ренш, В. Циммерманн, Ф. Шваниц и др.).

Как и в Америке, книга Добржанского «Генетика и происхождение видов» ускорила создание СТЭ в Германии. Этому способствовал ее перевод на немецкий язык в 1939 г., а также деятельность Н. В. Тимофеева-Ресовского в Отделе генетики Института мозга в Обществе кайзера Вильгельма. Поэтому несомненно прямое влияние «русской генетической (биологической) школы» на немецкое языковое пространство и не случайны параллели в тематике, содержании и методологии исследований в Германии и СССР. Сам Геберер часто обращался к трудам российских исследователей в области эволюционной морфологии и генетики. Коллективную монографию «Эволюция организмов», инициированную Геберером, наряду с книгами В. Циммерманна «Наследование приобретенных признаков и отбор» (1938) и Б. Ренша «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (1947), а также серией статей Н. В. Тимофеева-Ресовского, следует отнести к важнейшим вехам создания СТЭ как в немецком языковом пространстве, так и в мировой науке. По ней можно судить, что и сам синтез, и основные положения и методы СТЭ формировались одновременно сходным образом в разделенном мире: и при фашизме, и при коммунизме, и при либерализме.

В утверждении СТЭ в качестве ведущей эволюционной парадигмы второй половины XX в. исключительная роль принадлежит Г. Гебереру. В качестве редактора и соавтора «Эволюции организмов» (Die Evolution der Organismen), перерабатываемой и дополняемой на протяжении более 30 лет, он создал известный во всем мире классический труд по эволюции. Эта книга параллельно с монографией «Новая систематика» (The New Systematics, 1940), в которой участвовал Н. В. Тимофеев-Ресовский, доказывает реальное участие немецких биологов в коллективном основании «современного синтеза» как интернационального явления. Она сыграла важную роль в утверждении СТЭ в Германии, а по охвату эволюционной проблематики занимает особое место среди основополагающих трудов в русле СТЭ. Огромное значение для ее утверждения в Германии сыграли другие книги Геберера, представляющие этот синтез: «Общее учение об эволюции» (Allgemeine Abstammungslehre, 1949), «Материалы Дарвина и Уоллеса для основания эволюционного учения 100 лет тому назад» (Darwin-Wallac-Dokumente zur Begündung der Abstammungslehre vor 100 Jahren, 1959), «Столетие эволюционных исследований» (Hundert Jahre Evolutionsforschung, 1959) и «Оправданный Геккель» (Der gerechtfertige Haeckel, 1968). Геберер был членом многих научных организаций и обществ. До самой смерти вместе с Реншем он был главным представителем немецкоязычного эволюционного синтеза в мировом биологическом сообществе, и с этим были вынуждены считаться даже те, кто не мог простить ему сотрудничество с национал-социалистическим режимом.

Все это дает основание отнести Геберера к числу главных архитекторов СТЭ.

Литература

Бабков В. В., Саканян Е. С. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. М. : Памятники исторической мысли, 2002. 671 с.

Гюнтер Г. Ф. К. Избранные работы по расологии. М. : Белые альфы, 2002. 384 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Биология в Германии и России–СССР. СПб. : Нестор-История, 2007. 637 с.

Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в социально-культурном и когнитивном контексте // Ист.-биол. исслед. 2009. Т. 1. № 1. С. 15–48.

Памяти Герарда Хеберера // История и теория эволюционного учения. Вып. 3. Л. : ИИЕТ АН СССР, 1975. С. 233–235.

Русско-немецкие связи в биологии и медицине. Вып. 1–4. СПб. : Борей Арт, 2001.

Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э. Протагонисты эволюционного синтеза в Германии // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2000. № 1. С. 69–95.

Юнкер Т. Что такое синтетическая теория эволюции? // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX в. / ред. Г. С. Левит и др. СПб. : Fineday Press, 2003. С. 7–14.

Юнкер Т., Хоссфельд У. Синтетическая теория эволюции и фашизм // Науковедение. 1999. № 3. С. 151–163.

Amrein M. Der Vogel aus dem Reptilienei. Eine Untersuchung von Otto H. Schindewolfs Evolutionstheorie. Bern: Bern Studies in the History and Philosophy of Science, 2010. 148 S.

Bäumer Ä. NS — Biologie. Stuttgart : Hirtzel, 1990. 219 S.

Bergdolt E. Über Formwandlung — zugleich eine Kritik von Artbildungstheorie // Der Biologe. 1940. Bd. 9. G. 1940. H. 12. S. 398–407.

Bischof N. Gescheiter als all die Laffen: Ein Psychogramm von Konrad Lorenz. Hamburg: Rasch und Roehring, 1991.

Burkhardt R. W. Patterns of Behavior: Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the founding of Ethology. Chicago: Univ. Of Chicago Press, 2005. 496 p.

Darwinismus und /als Ideologie / Hrsg. von U. Hossfeld & R. Brömer. Berlin: VWB, 2001. 387 S. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd 6.).

Deichmann U. Biologen unter Hitler: Vertreibung, Karrieren, Forschung. Frankfurt a. M. ; New York u. a. : Campus, 1992. 370 S.

Deichmann U. Biologen unter Hitler: Porträt einer Wissenschaft im NS-Staat. Frankfurt a. M. : Fischer, 1995. 435 S.

Delord J. The nature of extinction // Stud. Hist. Phil. Biol. Biomed. Sci. 2007. Vol. 38. № 4. P. 656–667.

Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin : VWB, 1999. 380 S. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 2).

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943. 774 S.

Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. Aufl. 2 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1959. XVI + 1326 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 3. völlig neu bearb. und erw. Aufl., 3 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1967–1974.

Evolution und Hominisation: Festschrift zum 60. Geburtstag von Gerhard Heberer / Hrsg. G. Kurth. Stuttgart : G. Fischer, 1962. X + 228 S.

Evolution und Stammesgeschichte der Organismen / Hrsg. L. Kampfe. Jena : Fischer, 1992. 523 S.

Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. A. Rupke. Berlin : VWB, 2000. 425 S. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 4).

Günther H. F. K. Rassenkunde des deutschen Volkes. München : J. Lehmann, 1922. 440 S.

Heberer G. Rezension zu: A. N. Sewertzoff: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena : Verlag G. Fischer, 1931 // Der Biologe. 1931/32. Bd. 1. H. 8. S. 195–196.

Heberer G. Untersuchungen über den Bau und Funktion der Genitalorgane der Copepoden I // Zs. f. mikr.-anat. Forsch. 1932. Bd. 31. H. 2/3. S. 250–424.

Heberer G. Fünfzig Jahre Chromosomentheorie der Vererbung. Tübingen ; Leipzig : Barth; Heine, 1933. VII + 67 S.

Heberer G. Ernst Haeckel und seine wissenschaftliche Bedeutung zum Gedächtnis der 100. Wiederkehr seines Geburtstages. Tübingen ; Leipzig : Barth; Heine, 1934. 32 S.

Heberer G. Zur Altersfrage des ostafrikanischen Menschenfunde // Zs. f. Rassenkunde. 1935. Bd. 2. H. 3. S. 237–239.

Heberer G. Neuere Funde zur Urgeschichte des Menschen und ihre Bedeutung für Rassenkunde und Weltanschaung // Volk und Rasse. 1937. Bd. 11. S. 422–427; Bd. 12. S. 435–444.

Heberer G. Abstammungslehre, Paläontologie und Rassengeschuchte // Jahreskurse f. ärtzl. Fortbildung. 1938. Bd 2. H. 1. S. 28–41.

Heberer G. Wichtige Neufunde zur Stammesgeschichte des Menschen // Volk und Rasse. 1939. H. 1. S. 7–11.

Heberer G Allgemeine Phylogenetik, Paläontologie, Stammes- und Rassengeschichte des Menschen // Jahreskurse f. ärztl. Fortbildung, 1941. Bd. 32. H. 1. S. 18–41.

Heberer G. Rassengeschichtliche Forschungen im indogermanischen Urheimatgebiet. Jena, 1943a. 56 S.

Heberer G. Experimentelle Phylogenetik und Typensprunglehre // Der Biologe. 1943b. Bd. 12. H. 12. S. 248–255.

Heberer G. Rassengeschichtliche Forschungen im indogermanischen Urheimatgebiet. Jena : G. Fischer, 1943c. 56 S.

Heberer G. Vorwort des Herausgebers // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943d. S. III–V.

Heberer G. Das Typenproblem in der Stammensgeschichte // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943e. S. 545–585.

Heberer G. Über additive Typogenese // Verh. Deutsch. Zool. Ges. Kiel, 1948. S. 225–231.

Heberer G. Das Praesapiensproblem // Moderne Biologie. Berlin : Festschrift für Hans Nachtsheim, 1950. S. 131–162.

Heberer G. [Übersetzung] // G. G. Simpson. Zeitmasse und Ablaufformen der Evolution. Göttingen : Musterschmidt, 1951. S. XI + 331.

Heberer G. Das Tier — Mensch — Übergangsfeld // Studium generale. 1958. 11. Jg. H. 6. S. 341–352.

Heberer G. Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen. Zweite Aufl. Stuttgart: Fischer, 1959a**.** Bd 2. S. 857–914.

Heberer G. Genetik und moderner Darwinismus. Bericht über ein Cold Spring Harbour-Symposium // Homo. 1959b. H. 2. S. 107–109.

Heberer G. The Descent of Man and the Present Fossil Record // Reprinted from Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1959c. Vol. XXIV. U.S.A. P. 235–244.

Heberer G. Die Herkunft des Menschen // Propyläen Weltgeschichte. Bd 1 / Hrsg. G. Mann, A. Heuss, A. Nitschke. Berlin ; Wien ; Frankfurt a. M. : Propyläen Verlag, 1961. S. 87–153.

Heberer G. Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Dritte Aufl. 1974. Bd 3. S. 395–444.

Hendel J., HoSSfeld U., John J., Lemuth O., Stutz R. Wege der Wissenschaft. Dokumente zur Universität Jena im Nationalsozialismus. Stuttgart : F. Steiner, 2007. 314 S.

Hoßfeld U. Gerhard Heberer (1901–1973). Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert. Berlin : VWB, 1997a. 209 S. (Jb. für Geschichte und Theorie der Biologie, Suppl. Bd. 1). 207 S.

Hoßfeld U. Gerhard Heberer (1901–1973) // Jenaer Universitätslehrer als Mitglieder der Akademie gemeinnütziger Wissenschaften zu Erfurt II / Hrsg. J. Kiefer, W. Köhler. Sonderschriften der Akademie. Bd. 31. 1997b. S. 157–173.

Hoßfeld U. Die Entstehung der Modernen Synthese im deutschen Sprachraum // Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel -Werk, Wirkung und Folgen / Hrsg. E. Aescht et al. (zgl. Katalog des OÖ. Landesmuseums Linz). Linz : Druckerei, 1998. S. 185–226.

Hoßfeld U. Die Moderne Synthese und «Die Evolution der Organismen» // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 2). Berlin : VWB, 1999a. S. 189–225.

Hoßfeld U. «...war es mir auch vergönnt, den ersten lebenden Gibbon (*Hylobates Lemisius*) zu sehen»: Zum Verhältnis von Indonesien und deutschsprachiger Evolutionsbiologie // Rudolstädter Naturhistorische Schriften, Suppl. 3. 1999b. S. 33–48.

Hoßfeld U. Staatsbiologie, Rassenkunde und Moderne Synthese in Deutschland während der NS-Zeit // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. A. Rupke (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 4). Berlin : VWB-Verlag, 2000. S. 249–305.

Hoßfeld U. Von der Rassenkunde, Rassenhygiene und biologischen Erbstatistik zur Synthetischen Theorie der Evolution: Eine Skizze der Biowissenschaften // «Kämpferische Wissenschaft» — Studien zur Universität Jena im Nationalsozialismus / Hrsg. U. Hoßfeld, J. John, R. Stutz, O. Lemuth. Weimar et al.: Böhlau Verlag, 2003. S. 519–574.

Hoßfeld U. Geschichte der biologischen Anthropologie in Deutschland. Von den Anfängen bis in die Nachkriegszeit. Stuttgart : F. Steiner, 2005a. 504 S.

Hoßfeld, U. Reflexionen zur Paläoanthropologie in der deutschsprachigen evolutionsbiologischen Literatur der 1940er bis 1970er Jahre // Urmensch und Wissenschaften. Eine Bestandsaufnahme / Hrsg. B. Kleeberg, T. Walter, F. Crivellari. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2005b. S. 59–88.

Hoßfeld U., Junker T. Anthropologie und Synthetischer Darwinismus im Dritten Reich: Die Evolution der Organismen (1943) // Anthropologischer Anzeiger. 2003. Bd. 61. H. 1. S. 85–114.

Hoßfeld U., Šimunek M. Die Kooperation der Friedrich-Schiller-Universität Jena und der Deutschen Karls-Universität Prag im Bereich der «Rassenlehre», 1933–1945 (Buchreihe «Thüringen gestern & heute». Bd. 32). Erfurt : Landeszentrale für politische Bildung, 2008. 183 S.

Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart : G. Fischer, 1960. 458 S.

«Im Dienst an Volk und Vaterland». Die Jenaer Universität in der NS-Zeit / Hrsg. U. Hoßfeld, J. John, R. Stutz , O. Lemuth. Köln ; Weimar ; Wien : Böhlau, 2005. 258 S.

Junker T. Synthetische Theorie, Eugenik und NS-Biologie // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. A. Rupke (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 4). Berlin : VWB-Verlag, 2000. S. 307–360.

Junker T. Die zweite Darwinische Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. Marburg : Basilisken-Presse, 2004. 633 S.

Junker T., Hossfeld U. Synthetische Theorie und «Deutsche Biologie» // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. Berlin : VBW, 2000. S. 238.

Junker T., Hoßfeld U. The architects of the evolutionary synthesis in national socialist Germany: science and politics // Biol. and Philos. 2002. Vol. 17. № 2. P. 223–249.

Kaasch M., Kaasch J,. Hossfeld U. «Für besondere Verdienste um Evolutionsforschung und Genetik». Die Darwin-Plakette der Leopoldina 1959 // Acta Historica Leopoldina. 2006. Bd. 46. S. 333–427.

«Kämpferische Wissenschaft». Studien zur Universität Jena im Nationalsozialismus / Hrsg. U. Hoßfeld, J. John, R. Stutz & O. Lemuth. Köln ; Weimar ; Wien : Böhlau, 2003. 1168 S.

Kater M. Das «Ahnenerbe» der SS. 1935–1945. Ein Beitrag zur Kulturpolitik der Dritten Reiches. 2 Aufl. München : Oldenbourg, 1997. 529 S.

Krüger M., Hoßfeld U. Auf den Spuren der Rensch-Expedition 1927: Jenaer biologische Reise zu den Kleinen Sunda-Inseln in Indonesien am Ende der Trockenzeit 1993 // Rudolstädter Naturhistorische Schriften. Suppl. 3. 1999. S. 99–118.

Kuhn O. Die Deszendenztheorie. Bamberg : Meisenbach, 1947. 147 S.

Laudan L. Progress and its Problems. Towards a Theory of Scientific Growth. London ; Berkeley ; Los Angeles : R. & K. Paul, 1977. X + 257 p.

Lehmann E. Zur Einführung und Begründung // Der Biologe. 1931. Jg. 1. H. 1. S. 1–5.

Mayr E. Die Entstehung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. Berlin et al. : Springer, 1984. XXI + 766 S.

Mayr E. Towards a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionists. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1988. VII + 564 p.

Nisbett A. Konrad Lorenz. London: J. M. Dent & Sons Ltd, 1976. 240 p.

Reche O. Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen // Die Evolution der Organismen. Jena : Fischer, 1943. 705 S.

Reif W. E. Deutschsprachige Paläontologie in Spannungsfeld zwischen Makroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920–1950) // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2). Berlin : VWB, 1999. S. 151–188.

Reif W.-E., Junker T., Hoßfeld U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory in Biosciences. 2000. Vol. 119. № 1. P. 41–91.

Rensch B., Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1947. 436 S.

Rensch B. Historical development of the present synthetic Neodarwinism in Germany // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology // eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 284–303.

Schwanitz F. Die Entstehung der Kulturpflanzen als Modell für die Evolution der gesamten Pflanzenwelt // Die Evolution der Organismen. Bd. II. Th. 2. Stuttgar, 1971. S. 175–300.

Simpson G. G. Zeitmaße und Ablaufform der Evolution. Göttingen : Musterschmidt, 1951. X + 331 S.

Smocovitis V. The 1959 Darwin centennial celebration in America // Osiris. 2nd Series. Vol. 14. Commemorative Practices in Science: Historical Perspectives on the Politics of Collective Memory. 1999. P. 274–323.

Stresemann E. Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoles bis zur Gegenwart. Berlin : F. W. Peters, 1951. 431 S.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology // eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI, 487 p. ; 2nd ed. — 1998. XVII + 487 p.

The New Systematic / ed. J. Huxley. London, Oxford : Claredon Press, 1940. 584 p.

Weinert H. Die geistigen Grundlagen des Menschwerdung // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. S. 707–734.

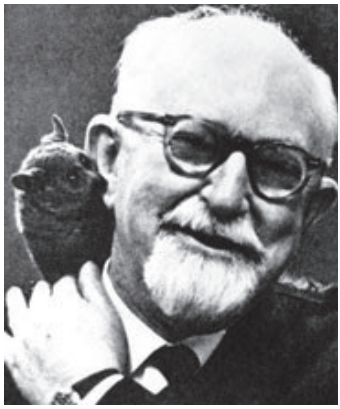
Weingart P., Kroll Jü., Bayertz K. Rasse, Blut und Gene: Geschichte der Eugenik und Rassehygiene in Deutschland. Frankfurt a. M. : Suhrkamp, 1992. 746 S.

Wiedmann J. The Basque of Coastal Section of the K/T Boundary — a key to understanding «mass extinction» in fossil records // Revista Espanola de Paleontologia. 1988. P. 127–198.

Zimmermann W. Vererbung «erworbener Eigenschaften» und Auslese. Jena : G. Fischer, 1938. XII + 346 S.

Глава 12
ДЖ. Г. СИМПСОН И УЧЕНИЕ О МАКРОЭВОЛЮЦИИ*

Э. И. Колчинский



Среди главных архитекторов синтетической теории эволюции (СТЭ) всегда называют имя выдающегося американского палеонтолога-эволюциониста Джорджа Гейлорда Симпсона (1902–1984). Его почти 760 публикаций по биологии, палеонтологии, геологии, философии и истории науки, в том числе около 50 книг, продолжают находиться в сфере самого пристального внимания научного сообщества. Во второй половине 1970-х гг. я предложил одному из своих студентов Д. Е. Любомирову написать диплом о вкладе Симпсона в создание и развитие СТЭ. Удачный его старт (Любомиров, 1980) получил одобрение самого Симпсона в личном письме ко мне осенью 1980 г. Но незадолго до публикации Д. Е. Любомирова Дж. Симпсон напечатал автобиографию «Уступки маловероятному. Нетрадиционная автобиография» (Simpson, 1978), в которой изложил основные вехи своего жизненного и научного пути, в том числе и деятельность в области эволюционной биологии, дав оценку собственного места в развитии биологии в XX в. Эта книга поступила в БАН только в 1981 г. и не могла быть использована Любомировым в публикации о Симпсоне. К сожалению, по разным причинам Любомиров вынужден был изменить тему исследований, подготовив кандидатскую диссертацию по проблеме неравномерности темпов эволюции, в которой анализировалась лишь часть научного наследия Симпсона.

В середине 1980-х гг. в связи со смертью великого американского палеонтолога мы вместе с Д. Е. Любомировым опубликовали обзорные статьи о его творчестве (Колчинский, Любомиров, 1988; 1989). Еще раньше на русском языке увидела свет статья Н. Н. Воронцова, содержащая обзор всего научного творчества ученого (Воронцов, 1986). К тому времени его труды уже не раз становились предметом специального внимания исследователей истории СТЭ (Hecht et al., 1972; Gershenowitz, 1978; Gould, 1980; Mayr, 1980; Laporte, 1983). Не раз к ним обращались и критики СТЭ, ратовавшие за создание нового синтеза (Eldredge, 1985, 1989). Уход ученого из жизни вызвал новую волну публикаций, связанных со стремлением воздать должное заслугам ученого и оценить в общих чертах его творческое наследие (Gould, 1985). Тогда же была опубликована библиография трудов Симпсона

* При финансовой поддержке РГНФ. Грант № 12-03-00239а.

(Whittington, 1986), позднее существенно дополненная Дж. Кэйном, указавшим на ряд пропусков (Cain, 2004), а также посмертные издания трудов Симпсона.

Затем пришло время подробного анализа его трудов и оценки вклада в разные отрасли биологии XX века, прежде всего в палеонтологию и эволюционную биологию (Olson, 1991; Cain, 1990, 1992; Laporte, 1990, 1991, 1994; Gould, 1994; Journet, 1995). Статьи о нем вошли во все главные энциклопедии мира, и его, как правило, причисляют к числу самых выдающихся эволюционистов всех времен и народов и называют наиболее авторитетным палеонтологом XX в. Биография Симпсона (Junker, 2001) помещена в двухтомное издание «Дарвин и К°. История биологии в портретах», опубликованное в начале XXI в. в Мюнхене.

Годом раньше в Нью-Йорке в издательстве Колумбийского университета вышло в свет первое монографическое исследование научного творчества Симпсона как палеонтолога и эволюциониста. Его автор, почетный профессор геологии в Калифорнийском университете в городе Санта-Круз, палеонтолог Лео Лапорте, с начала 1980-х гг. занимался научной биографией Симпсона. Он взял более тридцати интервью у близких, друзей и коллег Дж. Г. Симпсона, обработал и издал переписку ученого с родственниками, хранящуюся в Американском философском обществе в Филадельфии (Simpson, 1987), опубликовал несколько очерков о различных сторонах его деятельности в области палеонтологии млекопитающих, эволюционной теории и систематики, а также о роли Ч. Дарвина и других крупных эволюционистов в развитии его взглядов (Laporte, 1983, 1990, 1991, 1994 и др.). Статьи, которые Лапорте опубликовал в различных историко-научных журналах по биологии, физической антропологии, палеонтологии и геологии, стали основой его книги о Симпсоне (Laporte, 2000), построенной не по хронологическому, а по тематическому принципу, с концентрацией внимания на главных аспектах исследований Симпсона в области палеонтологии млекопитающих, эволюционной теории, биогеографии, таксономии и систематики. Эта книга вызвала много откликов в научных периодических изданиях. Выходят все новые и новые работы, в которых подробно анализируются различные аспекты деятельности Симпсона, а также его воздействие на последующее развитие эволюционной палеонтологии и эволюционной теории (Cain, 2009). Во многих из них отмечена ключевая роль Симпсона в формировании селекционистских представлений о механизмах макроэволюции.

Фактически Симпсон был первым, кто осуществил последовательный синтез представлений о микроэволюции, сформулированных в трудах Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937) и Э. Майра (Mayr, 1942), с палеонтологическими данными, заложив тем самым основы современного учения о макроэволюции. Фактически он был первым палеонтологом-эволюционистом, объединившим описательную таксономию с методами современной генетики и статистическим анализом. Он окончательно развеял миф об ортогенетическом характере эволюции лошади. Его самая знаменитая книга «Темпы и формы эволюции» (Simpson, 1944) была опубликована в том же самом издательстве Колумбийского университета в Нью-Йорке, где до этого вышли книги «Генетика и происхождение видов» Ф. Г. Добржанского и «Систематика и происхождение видов» Э. Майра, а позднее «Изменчивость и эволюция видов» Дж. Л. Стеббинса (Stebbins, 1950), которые вместе с книгой «Эволюция. Современный

синтез» Дж. Хаксли (Huxley, 1942, 1963) составили основу синтеза в англо-американском языковом пространстве. Труды Симпсона — важный источник для понимания путей формирования СТЭ. Но самое удивительное, Симпсон предвосхитил концепцию прерывистого равновесия, и его труды как бы связывают два важных этапа в развитии эволюционного синтеза XX в.

Цель этой главы состоит в том, чтобы осветить когнитивный и социально-культурный контекст жизнедеятельности Дж. Симпсона и раскрыть особенности его вклада в СТЭ.

Основные вехи становления ученого

Джордж Гэйлорд Симпсон родился 16 июня 1902 г. в Чикаго. Он был третьим и последним ребенком в семье Джозефа Александра Симпсона и Хелен Джулии (Кинней). У него были две старшие сестры Маргарита (Пег) и Марта. В 1905 г. семья переехала в г. Денвер штата Колорадо, где отец сначала работал поверенным на железной дороге, а затем занялся спекуляцией сельскохозяйственными участками и горными разработками. Юный Джордж часто сопровождал отца в поездках в горы, что рано пробудило в нем интерес к изучению ископаемых, хотя первое время он мечтал стать писателем или даже поэтом. В 1911 г. Джордж пошел в школу в Калифорнии, где семья прожила в течение года, а затем вновь вернулась в Колородо.

Хотя мать Симпсона происходила из семьи шотландских миссионеров и воспитывала сына в строгих традициях фундаментального пресвитерианства, ребенок рано стал атеистом, предпочитая философию теологии, и с 12 лет перестал посещать церковь. В те годы Джордж познакомился с книгой Ч. Дарвина «Происхождение видов» и с тех пор стал позиционировать себя как антивиталиста и неодарвиниста[1]. Согласно его поздним высказываниям, это означало только желание, чтобы священники не вмешивались в вопросы, подлежащие научному исследованию.

Хотя Симпсону приходилось часто пропускать школу из-за болезни, учился он хорошо и закончил начальную школу в 11 лет, через шесть лет — среднюю и поступил в высшую латинскую школу в Восточном Денвере. Ему легко давались все предметы, в том числе и математика, но он отверг ее в качестве будущей профессии из-за абстрактного характера математических теорем, так как уже тогда больше всего интересовался реальными вещами, особенно живой природой. К тому же он стремился к широким и разнообразным знаниям, уговорив отца подписаться на 11-е издание «Британской энциклопедии», которую проштудировал с начала до конца. «Британника» стала основой его огромной личной библиотеки, которую он пополнял на протяжении всей жизни. Симпсон также вел дневник, записывая в него всякого рода информацию. Осенью 1919 г. он поступил в Университет штата Колорадо, где под влиянием А. Дж. Тейе особенно заинтересовался исторической геологией, в 1922 г. перевелся в

[1] Questionnaire. Amer. Phil. Soc. Archives. Mayr Folder. 1974. № 3. P. 2, 3, 5, 9. Цит. по: http://people.ucsc.edu/~laporte/simpson/Simpson_Says.html

Йельский университет, где сильными были кафедры палеонтологии и зоологии, а после окончания университета сразу поступил в аспирантуру к Ричарду Лаллу — ведущему американскому палеонтологу. По собственному признанию Симпсона (цит. по: Mayr, 1980), из палеонтологов помимо Лалла на него наибольшее влияние оказали Ч. Шухерт и К. Динбар, а из биологов — Р. Гаррисон. Среди других авторов и лекторов, оказавших воздействие на формирование научных взглядов Симпсона в начале карьеры, были У. Мэттью, Г. Осборн, В. Скотт, В. Грегори, Дж. Б. С. Холдейн, что само по себе свидетельствует о разнообразии идейного багажа начинавшего ученого. При таких разных истоках тем удивительнее, что уже в 1926 г. он был убежденным неодарвинистом, задумывавшимся о главных вопросах бытия и познания. Позднее Симпсон так характеризовал студенческие годы: «Я не учил ничего, что не имело какого-либо отношения к главным и реальным вопросам: “Кто я? Что я делаю в этом мире? Что это за мир? Каково мое отношение к нему?”» (Simpson, 1964, p. 27). Уже тогда он знал, что «Жизнь является самым важным в этом мире, а эволюция — самое важное в жизни» (ibid, p. 37). В поисках призвания в жизни Симпсон прошел путь от поэзии через минералогию и палеонтологию к эволюции, так как всегда думал: «Эволюция крайне важна не из-за того, что является моей специальностью. Напротив, она стала моей специальностью, потому что я считал, что она чрезвычайно важна» (ibid, p. 28).

В 1923 г. Симпсон тайно женился на Лидии Педроя, так как студентам Йельского университета запрещали заводить семью. Об этом браке Симпсон не сообщил тогда даже своим родителям, что, по-видимому, мучило его всю жизнь. Вскоре обнаружилась психическая неуравновешенность жены, что создавало трудности в учебе и работе. Тем не менее, у них в первые шесть лет родилось четыре дочери, а брак окончательно распался только в 1938 г.

Профессиональная карьера Симпсона началась летом 1924 г., когда он участвовал в экспедиции Уильяма Д. Мэттью — палеонтолога из Американского музея натуральной истории — в Техас. Вскоре выяснилось, что полевые исследования — подлинное призвание Симпсона. Он сделал свое первое значительное открытие — нашел скелет плиоценовой *Equus simpliciden*. Когда Мэттью вернулся в Нью-Йорк, Джордж отправился с препаратором Ч. Фолкенбахом в Нью-Мексико, где они нашли изумительный образец *Hemicyon*. В итоге Симпсон решил выбрать мезозойских млекопитающих темой своей докторской диссертации, и Лалл согласился с его выбором, хотя ранее считал эту тему трудной для начинающего исследователя. Вернувшись в Йель, Симпсон продолжил изучать древнейших мезозойских млекопитающих из уникальной коллекции Музея естественной истории Пибоди. В 1925 г. увидели свет его тезисы о палеонтологических находках 1924 г. и первая научная статья по американским триконодонтам (Simpson, 1925), положившая начало десятку публикаций последующих трех лет, в которых излагались результаты изучения музейных коллекций Марша. В том же году были опубликованы статьи о его палеонтологических открытиях в 1924 г. В декабре 1925 г. Симпсон впервые выступил с официальным научным докладом на заседании Геологического общества Америки и Палеонтологического общества в Нью-Хавене.

В 1926 г. за работу «Американские мезозойские млекопитающие» Симпсону присудили степень доктора философии, а следующий год он в качестве постдокторанта провел в Британском музее, изучая европейских мезозойских млекопитающих. В 1927 г. Симпсон закончил свою первую большую монографию по европейским мезозойским млекопитающим (Simpson, 1928). Вскоре увидела свет и вторая его монография — об американских мезозойских млекопитающих (Simpson, 1929). Всего за четыре года он опубликовал свыше 30 работ.

Находясь в Англии, Симпсон получил предложение о дальнейшей работе от Йельского университета и от Американского музея естественной истории в Нью-Йорке, который он выбрал, заняв место помощника куратора коллекций ископаемых позвоночных, вакантное после отъезда У. Д. Мэттью в Беркли. В этой должности, дававшей огромные возможности для экспедиций по сбору ископаемых, Симпсон оставался до 1942 г. Среди его ранних экспедиций — путешествия во Флориду, Монтану, Нью-Мексико, Аргентину, Венесуэлу и т. д. Дважды он побывал в Патагонии (1930–1931, 1933–1934): первый раз изучал коллекции в музеях Буэнос-Айреса и Ла Платы, а позднее выявил в Патагонии регионы, богатые раннекайнозойскими млекопитающими. До этого таких млекопитающих было известно мало, и проведенные Симпсоном раскопки заполнили пробел в палеонтологической летописи. Позднее Симпсон вспоминал, что Патагония, на землю которой он вступил впервые 28 сентября 1930 г., не случайно стала объектом его пристального внимания (Симпсон, 1983, с. 8). Еще с детства он был очарован Южной Америкой и ее природным миром, а в дальнейшем узнал, что Дарвин именно здесь впервые обнаружил ископаемых млекопитающих. Будучи уверен в том, что молодой и энергичный палеотериолог имеет большие шансы собрать интересную коллекцию древних млекопитающих, сравнить их с огромными коллекциями в аргентинских и некоторых других музеях и выполнить оригинальные исследования, Симпсон отправился в Южную Америку — и не ошибся. Как он признавался на склоне жизни, история южноамериканских млекопитающих стала главным делом всей его жизни, и эта тема постоянно находилась в поле его зрения.

В 1939 г. Симпсон обратился к проблемам исторической биогеографии млекопитающих, ссылаясь на методологию «бритвы Оккама» и доказывая неоправданность дополнительных гипотез о сухопутных мостах и дрейфах материков при объяснении разрывов в распространении современных фаун (Simpson, 1939). На следующий год он вновь обратился к проблеме периодически возникавших и разрушавшихся сухопутных мостов, рассмотрел ее как часть общей проблемы исторических изменений путей распространения наземных животных и обсудил различные типы их миграции с точки зрения палеонтологии и биогеографии (Simpson, 1940a). Позднее он не раз подчеркивал, что не столько расположения и движения континентов в прошлом, сколько миграции животных на стабильных континентах могут нам объяснить географическое распределение ископаемых и современных млекопитающих (Simpson, 1953a).

Обработку собранного в Патагонии материала Симпсон продолжал несколько десятилетий. Его интерпретация была дана в классической монографии

«Начало века млекопитающих Южной Америки», публикация которой растянулась почти на четверть века (Simpson, 1944–1967). В ней Симпсон остановился только на группах млекопитающих из низших слоев (копытных, неполнозубых и сумчатых). По его мнению, Южная Америка оказалась отрезанной для миграции млекопитающих вскоре после их возникновения в конце мезозоя и оставалась изолированной от Северной Америки бóльшую часть истории существования млекопитающих. Во время этой изоляции Южная Америка когда-то получила вселенцев-млекопитающих с другого континента. Группы приматов и грызунов каким-то способом, который Симпсон не мог объяснить, успешно вселились в Южную Америку где-то в середине кайнозоя. Затем относительно недавно (в геологическом масштабе времени, то есть несколько миллионов лет тому назад) возник сухопутный мост между южной и северной частями Америки, по которому с севера в Южную Америку хлынул поток вселенцев, что привело к резкому возрастанию таксонов млекопитающих.

В 1934 г. Симпсон предпринял безуспешную попытку поехать в Монголию для изучения азиатских ископаемых. Он пробыл в Москве около шести недель, надеясь получить монгольскую визу, так как у США не было дипломатических отношений с Монголией. Но чиновники из Наркомата иностранных дел СССР посылали его за разрешением на визу в посольство Монголии в Москве, так как Монголия — независимое государство, а там в свою очередь не давали визы, не имея от советского Наркомата разрешения на выезд Симпсона из СССР. Свое пребывание в Москве Симпсон ярко и с юмором описал в автобиографии, опубликованной почти полвека спустя и ставшей важным свидетельством о быте сталинской России накануне Большого террора (Simpson, 1978, p. 76–78). В 1934 г. вышел дневник его путешествия в Южную Америку в 1930–1931 гг., описывающий прекрасную природу и различные приключения (Simpson, 1934). Книга была тепло принята публикой. Симпсон неоднократно встречался с читателями, выступал по радио. В 1982 г. книга была переиздана Чикагским университетом с послесловием автора.

Архитектор СТЭ

До середины 1930-х гг. Симпсон не выходил за пределы сугубо палеонтологической тематики, опубликовав около 150 работ по ископаемым организмам. Первыми работами по эволюции он считал статью 1937 г.: «Способы филетической эволюции» (Simpson, 1937a), опубликованную на основе доклада на симпозиуме, организованном Гарвардским университетом, и работу «С точки зрения палеонтолога» (Simpson, 1937b), также подготовленную на базе доклада на симпозиуме «Надвидовая изменчивость в природе и в классификации». В этих статьях, базировавшихся на изучении ископаемых млекопитающих в Патагонии и результатах исследования с Альфредом К. Кинси изменчивости в роде *Cymp*s, Симпсон доказывал, что надвидовые таксоны возникают в результате кладистического видообразования. На основании собранного палеонтологического материала и под сильным влиянием достижений популяционной генетики Симпсон приходит к следующим выводам: эволюируют

популяции, а не организмы; именно популяции являются истинными объектами для систематики; статистические методы позволяют на основе данных по отдельным организмам вырабатывать общее представление о популяции.

В конце 1930-х гг. произошли два важных события в жизни Симпсона. В 1938 г. он вступил во второй брак — женился на подруге детства Энн Роу, которая к тому времени стала видным психологом. Этот брак был удачен. Позднее Симпсон заявил: «Полевая работа — это лучшее в жизни после любимой жены». Вместе они в 1939 г. опубликовали учебник «Количественная зоология» (Simpson, Roe, 1939), в которой доказывали необходимость популяционного мышления в биологии и использования в ней статистических методов. Книга была пронизана верой, что незнание большинством зоологов статистики недопустимо для современного ученого. Эта книга, способствовавшая революции в зоологической методологии, подготовила самого Симпсона к занятию теоретическими проблемами биологии. Она не раз переиздавалась в существенно переработанном виде; последняя версия увидела свет в 2003 г. (Simpson, Roe, Lewontin, 2003).

В 1939 г. Симпсон был избран членом Американского философского общества, а спустя два года стал членом Национальной академии наук США. На организационном собрании Общества палеонтологии позвоночных, состоявшемся в 1940 г., его избрали временным непременных секретарем, а в 1942 г. — первым президентом этого Общества. В 1942 г. ему была присуждена премия Льюса за статью «Начало палеонтологии в Северной Америке», а Национальная академия наук наградила его медалью Мэри Кларк Томпсон за исследование по мезозойским млекопитающим и эволюционной теории. Таким образом, высшее признание в национальном научном сообществе Симпсон получил до того, как в 1944 г. вышла в свет его главная книга «Темпы и формы эволюции», предопределившая фактически всю его дальнейшую карьеру как палеонтолога-эволюциониста.

К тому времени практически не было палеонтолога, разделявшего дарвиновские представления о том, что естественный отбор является главным механизмом эволюции. Большинство из них, как, например, коллега Симпсона по Музею естественной истории, знаменитый палеонтолог Г. Ф. Осборн, популярность которого в образованных кругах всего мира в то время уступала только славе А. Эйнштейна, были уверены, что макроэволюция, видообразование и длительные филетические линии могут быть объяснены только на палеонтологическом материале. Однако Симпсон оказался необычным палеонтологом, так как всегда был склонен к математике, а Э. Роу познакомила его с огромными возможностями статистической техники, которую он стал использовать в полевых исследованиях. Это позволило ему оценить эффективность статистических методов, разработанных генетиками в 1920–1930-е гг., для анализа изменчивости популяции во времени и для демонстрации адаптивного характера происходящих преобразований и доказать тем самым реальную возможность действия естественного отбора. Симпсон попытался применить эти достижения генетики к палеонтологическим данным и в конце 1930-х — начале 1940-х гг. всерьез обратил внимание на проблему связи эволюционной теории, генетики и палеонтологии. Более того, Симпсон впервые показал, что палеонтология, как и всякая другая подлинная наука, должна строиться на базе

гипотетико-дедуктивного метода, согласно которому выдвигаемые гипотезы должны быть доступными проверке. По его собственному признанию, поводом к этому послужили работы Ф. Добржанского и, как ни странно, О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1936), который первым указал на связь генетики и палеонтологии, а также Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), создавшего, как считал Симпсон, теорию «системных мутаций» на основе ошибочной трактовки неполноты палеонтологической летописи.

Выше уже не раз отмечалось, что в период 1937–1950 гг. в Колумбийском университете под редакцией Лесли Дана вышло четыре книги, сыгравших ключевую роль в создании СТЭ. Это книги Ф. Добржанского (1937), Э. Майра (1942), Дж. Симпсона (1944) и Дж. Стеббинса (1950). Книга Симпсона была третьей в этой серии. По собственному признанию, он начал ее писать в 1938 г., прежде всего под влиянием книги Добржанского, а вот Майра прочитал уже после того, как закончил свою книгу, которую не удалось быстро издать, так как его призвали в армию. В этой книге Симпсон подробно анализировал работы Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна и особенно С. Райта. Отсутствие в «Темпах и формах эволюции» ссылок на Майра понятно, но странно, что из работ Добржанского цитируются только статьи, а его книга приведена лишь в списке литературы, хотя сам Симпсон написал в 1974 г., что именно книга Добржанского «глубоко изменила» его взгляды и «заставила задуматься о причинном объяснении эволюции» (цит: Mayr, 1980, p. 452). Сам Майр вспоминал, что хотя с января 1931 г. по 1941 г. они с Симпсоном почти каждый день встречались во время ланча, но ничего не говорили по проблемам эволюции: «Видимо, я считал его палеонтологом, а он меня орнитологом» (Mayr, 1980, p. 453).

Симпсон не смог ознакомиться с книгой Майра, так как в 1942 г. новый директор Американского музея естественной истории задумал масштабную реорганизацию, стремясь объединить палеонтологов и зоологов. Симпсон выступал против таких перемен, и ему пришлось задуматься о своем будущем. До того, как он принял решение, его осенью 1942 г. призвали в армию. В чине капитана Симпсон более полутора лет провел в Северной Африке в составе союзнических войск под командой будущего президента США генерала Д. Эйзенхауэра, а затем вместе с ним перебрался на Сицилию и в Италию, где оставался до осени 1944 г., когда его отправили домой по причине заболевания гепатитом. К тому времени Симпсон имел чин майора и был награжден двумя бронзовыми медалями. Таким образом, более двух лет Симпсон практически не имел возможности следить за новой литературой. Поэтому ее нет ни в «Темпах и формах эволюции» (Simpson, 1944), ни в книге «Принципы классификации и классификация млекопитающих» (Simpson, 1945), завершенных до ухода на фронт.

Тем не менее публикация этих двух книг стала сразу крупным научным событием, выдвинувшим Симпсона на пик научной славы. Уже через два года потребовалось второе издание «Темпов и форм эволюции». Книга и сегодня подкупает не только оригинальностью подхода, но четкой постановкой задач и ясностью теоретических построений. К счастью для российских биологов, в переводе М. Л. Бельговской и В. В. Хвостовой и под редакцией крупного советского эволюциониста А. А. Парамонова она увидела свет на русском языке

(Симпсон, 1948) буквально накануне августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Книга Э. Майра, переведенная в 1947 г., и «Темпы и формы эволюции» Симпсона долгие тридцать лет были единственными публикациями зарубежных архитекторов СТЭ, доступными русскоязычному читателю. Более того, для многих поколений отечественных биологов-эволюционистов и историков науки, включая автора этих строк, она стала главным источником для изучения основ СТЭ. Прочитав в студенческие годы эту книгу несколько раз, я могу сказать, что изучал эволюцию по Симпсону. На его четкие математизированные формулировки затем уже накладывались сложные и пространные рассуждения в статьях и книгах И. И. Шмальгаузена, ставших моим вторым основным путеводителем в эволюции.

Впервые в истории эволюционной мысли Симпсон попытался дать причинный анализ темпов и форм эволюции, базируясь на изучении «палеопопуляций». Используя аналитико-синтетическую методологию, он последовательно рассмотрел все главные проблемы соотношения механизмов микро-, макро- и мегаэволюции, в том числе причины возникновения крупных таксонов и разрывов в палеонтологической летописи, факторы неравномерности темпов эволюции, закономерности распределения скоростей эволюции, ее направленности, соотношений преадаптаций, адаптаций и постадаптаций, филетической и квантовой эволюции и др. Он ввел ряд новых понятий, большинство из которых оказались удачными, используемыми и сегодня («брадителические, горотелические и тахителические скорости эволюции», «квантовая эволюция» и др.). Он дал последовательно селекционистскую трактовку всех основных проблем эволюции, происходившей в геологическом прошлом. Продемонстрировав, что ископаемые остатки могут быть описаны и проинтерпретированы количественно, Симпсон тем самым внес решающий вклад в объединение различных отраслей эволюционной биологии в единую дисциплину. За эту книгу Национальная академия наук США присудила ему в 1944 г. медаль Элиота. Вторую такую медаль он получил в 1965 г., а в 1972 г. Американское геологическое общество наградило его медалью Р. А. Пенроуза.

В следующем году вышла другая большая работа Симпсона «Принципы классификации и классификация млекопитающих» (Simpson, 1945). Став экспертом по классификации млекопитающих, Симпсон еще в начале 1930-х гг. начал составлять каталог, чтобы облегчить накопление и восстановление экстенсивно разраставшихся коллекций. Он собрал все современные исследования по таксономии млекопитающих и провел их систематическую классификацию на уровне семейств, опубликованную впервые в 1931 г. К 1942 г. он подготовил существенно расширенную версию, которая была встречена с одобрением как первая попытка сформулировать и уточнить принципы эволюционной таксономии.

Время 1944–1956 гг. Симпсон называл самым безмятежным в своей жизни. Когда он вернулся в Музей естественной истории, реорганизация уже закончилась, директор А. Парр отказался от намерения ликвидировать отдел палеонтологии и назначил Симпсона главой Отдела геологии и палеонтологии. Одновременно Симпсон стал профессором палеонтологии позвоночных в Колумбийском университете, а также читал курс лекций о млекопитающих и вел

эволюционный семинар в Музее. Он был одним из организаторов и, в течение многих лет, председателем Общества по изучению эволюции, руководителями секций которого были Ф. Добржанский, Г. Джепсон и Э. Майр. Симпсон активно участвовал в подготовке и проведении в 1947 г. в штате Нью-Джерси Международной конференции по проблемам эволюции, а также являлся одним из редакторов публикации ее материалов (Genetics..., 1949). Он был одним из учредителей международного журнала «Эволюция», для издания которого добился гранта от Американского философского общества.

В 1947 г. Симпсон впервые после войны посетил Европу и был награжден медалью А. Годри Французского геологического общества, а в 1950 г. — медалью Ф. Гайдена Академии наук в Филадельфии. В 1951 г. он вместе с Э. Роу отправился в длительное путешествие. За 113 дней они посетили Австралию, Египет, Англию, Шотландию, Францию, Швейцарию, Бельгию, Швецию, Норвегию, где читали лекции и работали с музейными коллекциями. Симпсону присудили почетную степень доктора университетов Глазго, Оксфорда и др. Впоследствии десятки самых престижных университетов в разных странах избрали его своим почетным профессором. Во время путешествия они познакомились с внучкой Ч. Дарвина — Норой Барлоу, которая стала их близким другом.

Все эти годы Симпсон демонстрировал высокую публикационную активность. В 1949 г. выпустил книгу «Значение эволюции» (Simpson, 1949), предназначенную для широкого читателя и оказавшуюся самым успешным его коммерческим предприятием. Книга была переведена на десятки языков, и только на английском языке разошлось более 500 тысяч экземпляров. В 1953 г. увидела свет существенно переработанная и расширенная версия «Темпов и форм эволюции» под названием «Главные черты эволюции» (Simpson, 1953b), в которой далее развивался синтез палеонтологических и неонтологических наук. Крупными вехами последующей научной и научно-популяризаторской деятельности Дж. Симпсона были книги: «Лошади» (Simpson, 1951a) и «Принципы таксономии животных» (Simpson, 1961a). В 1953 г. он опубликовал книгу по общей палеонтологии «Жизнь прошлого» (Simpson, 1953c). В 1950 г. Симпсон выступил на антропологическом симпозиуме в Колд Спринг Харборе с докладом «Эволюция человека и популяционная генетика». С тех пор эволюция человека также постоянно находилась в сфере его внимания.

В то же время Симпсон продолжал исследовать ископаемых млекопитающих. В 1954 г. по приглашению Национального научного совета в Бразилии он читал лекции, консультировал ученых, изучал мастодонтов в музеях и в поле. Во время второй экспедиция в Бразилию 24 августа 1956 г. его чуть не убило дерево, упавшее на палатку в полевом лагере. Его доставили в госпиталь лишь спустя неделю. В начале сентября он перенос более десяти операций на сломанной правой ноге, а затем был эвакуирован в Нью-Йорк, где в течение двух лет проходил реабилитацию, во время которой совместно с К. С. Питтендрайем и Л. Н. Тиффэни опубликовал книгу по общей биологии. Текст был очень информативен и предлагал новый подход к биологии, построенный на принципе эволюции, в то время как традиционная дихотомия растений и животных не учитывалась. В 1955–1956 гг. совместно с Э. Роу Симпсон организовал две

конференции о роли поведения в эволюции. На основе материалов этих конференций вышел пионерский сборник статей под редакцией Симпсона и Роу «Поведение и эволюция» (Behavour..., 1958).

В 1958 г. Симпсону вручили медаль Дарвина–Уоллеса Лондонского Линнеевского общества. Эта награда присуждается раз в 50 лет за выдающиеся заслуги в области эволюционной теории. На следующий год Академия естествоиспытателей «Леопольдина» удостоила его плакеткой Дарвина наряду с другими 18 выдающимися биологами-эволюционистами мира. В 1962 г. Симпсон первым среди американских создателей СТЭ был удостоен высшей награды Лондонского королевского общества — медали Дарвина, присуждаемой за выдающиеся достижения в тех областях биологии, в которых работал автор теории естественного отбора.

В результате затянувшегося выздоровления Симпсона освободили от обязанностей заведующего департаментом геологии и палеонтологии в Американском музее естественной истории, а в 1959 г. он перестал быть куратором коллекций палеонтологии позвоночных и профессором палеонтологии в Колумбийском университете. Однако вскоре Симпсон был избран Агассис профессором Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета и переехал в Кембридж (штат Массачусетс), где с женой оставался до 1967 г. Он был одной из ключевых фигур в юбилейных мероприятиях, посвященных столетию со дня публикации книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» (Колчинский, 2009). На конференции Американского философского общества в Филадельфии Симпсон сделал доклад «Анатомия и морфология: Классификация и эволюция: 1859–1959», а на грандиозной конференции «Эволюция после Дарвина» в Чикаго — доклад «История жизни», получив почетное звание профессора Чикагского университета. В декабре он снова был в Чикаго и на ежегодной конференции Американского общества «За прогресс науки» прочитал публичную ключевую лекцию «Мир, в который Дарвин привел нас».

С этого времени для творчества Симпсона становится характерным обращение к мировоззренческим вопросам и истории науки. Наиболее показательной в этом плане является его любимая книга «Взгляд на жизнь» (Simpson, 1964), в которой были собраны его основные статьи по истории и философии науки, включая проблемы космической эволюции и будущего человечества. Он по-прежнему много путешествует. Самой важной, наверно, была экспедиция в 1961 г. в Африку со знаменитыми антропологами Луисом и Мэри Лики, когда они у Форта Тернана в Олдувайском ущелье в Кении нашли останки одного из предков человека *Kenyapithecus wickeri*, жившего 14 млн лет назад. В том же году Симпсон участвовал в конференции Нью-Йоркской академии наук на симпозиуме «Родственники человека. Современные исследования отношения эволюции нечеловекообразных приматов к эволюции» с докладом «Таксономия приматов и последние исследования нечеловекообразных приматов», в котором предостерегал от поспешных выводов о филогенетической близости приматов на базе недавних биохимических данных. Через несколько лет вышла его книга «Биология и человек», в которую вошли предыдущие статьи, посвященные человеку, в том числе рассмотрение биологических аспектов расы, языка и этики (Simpson, 1969a). В 1962 г. Симпсон получил золотую

медаль Лондонского Линнеевского общества и медаль Дарвина Лондонского королевского общества. В течение этого же года он исполнял обязанности президента Общества зоологической систематики, а в феврале 1966 г. президент США Линдон Джонсон вручил Симпсону «Национальную медаль науки», которая присуждается за высшие достижения в области науки. Практически ежегодно биологические, палеонтологические и геологические общества разных стран присуждали ему свои награды или избирали почетным членом.

В 1963 г. здоровье Симпсона резко ухудшилось, и в 1967 он вместе с женой был вынужден переехать в г. Туксон в штате Аризона, оставаясь в течение трех лет профессором Гарвардского университета и одновременно профессором кафедры биологии и геологии в Аризонском университете. Несмотря на проблемы со здоровьем, Симпсон и его жена продолжали много путешествовать и интенсивно работать. В феврале и марте 1977 г. они посетили Гималаи, а в мае — Советский Союз. В отличие от визита Э. Майра в Советский Союз это посещение прошло тихо и незаметно для биологического сообщества СССР. Симпсон, насколько мне известно, нигде не выступал с лекциями, а во время встреч с советскими биологами-эволюционистами предпочитал говорить не о проблемах эволюции, а об угрозе креационизма. Для нас тогда эти опасения звучали странно, трудно было представить, что в конце XX в. креационизм будет иметь широкую общественную поддержку. Мы полагали, что ввиду преклонных лет Симпсон потерял ориентировку во времени, пересказывая ситуацию начала XX в. Если бы мы тогда знали, что нам еще предстоит увидеть «научный креационизм» на «второй Родине дарвинизма» в начале XXI века!

Еще в 1933 г. Симпсон собрал в Патагонии большую коллекцию ископаемых пингвинов, но только в 1970-е гг. ему удалось приступить к их систематической обработке. Как всегда, он трудился с огромным удовольствием, выезжая вместе с Э. Роу в музеи Лондона и Стокгольма, а также в экспедиции в Южную Африку, Австралию, Новую Зеландию и Антарктиду. В результате увидела свет популярная книга «Пингвины: прошлое и настоящее, здесь и там» (Simpson, 1976a). Два года спустя появилась автобиография Симпсона (Simpson, 1978). В 1980 г. были опубликованы сразу две его книги «Блестящая изоляция. Любопытная история южно-американских млекопитающих» (Simpson, 1980a) и «Почему и как. Некоторые проблемы и методы в исторической биологии» (Simpson, 1980b). В первой из них Симпсон вернулся к главной теме своей жизни — южноамериканским млекопитающим. Последний обзор об ископаемой фауне млекопитающих был написан им за 10 лет до того (Simpson, 1969b). В 1983 г. книга Симпсона «Великолепная изоляция» в переводе А. В. Шера и под редакцией ведущего советского палеонтолога Л. П. Татаринова была издана на русском языке (Симпсон, 1983). Во вторую книгу вошли избранные предшествующие публикации по вопросам методологии эволюционных исследований с комментариями самого Симпсона, пояснявшего социально-культурный и когнитивный контекст, в котором создавалась та или иная статья. Название книги Симпсон позаимствовал у поэта, новеллиста и священника Чарльза Кингслея, автора детской книги по естественной истории «Мадам Как и мадам Почему». В свое время эта книга оказала большое влияние на Симпсона, пробудив его ранний интерес к природе.

Симпсон продолжал с энтузиазмом работать и после того, как окончательно ушел на пенсию в 1982 г. Свидетельством этого служат две книги «Ископаемые и история жизни» (Simpson, 1983) и «Открытие потерянного мира» (Simpson, 1984). Последняя была путевым рассказом о Южной Америке. Во время морского круиза по южным морям Симпсон получил воспаление легких и 6 октября 1984 г. скончался из-за сердечной недостаточности в больнице Туксона. Только смерть смогла прервать его подвижнический труд. Прах Симпсона был рассеян в пустыне Аризона.

В середине 1990-х гг. стало известно, что Симпсону не было чуждо занятие художественной литературой. В 1996 г. посмертно был опубликован его научно-фантастический роман «Дехронизация Сэма Макгрудера», написанный, скорее всего, в конце 1970-х гг. (Simpson, 1996). В нем Симпсон рассказывал историю составителя хроник Сэма Макгрудера, жившего в 2162 г., экспериментировавшего с «квантовой теорией путешествия во времени» и оказавшегося в итоге в позднем Меле. Роман привлекателен не столько художественными достоинствами, хотя Симпсон и проявил себя умелым романистом, сколько тем, что отражает мысли и чувства автора в последние годы его жизни.

Важным источником сведений о личной жизни ученого и его мыслей стала также публикация его 210 писем родителям, сестрам Маргарет и Марте за период почти в 50 лет (Simpson, 1987). Книга была снабжена большим количеством семейных фотографий, на которых Симпсон запечатлен в разные годы жизни.

Симпсон оставил мощную школу палеонтологов. Среди его учеников ведущие специалисты по основным классам ископаемых позвоночных: М. К. Хехт, Л. Якобс, Д. Китс, Г. Т. МакКинтёр. Э. Милкофф. Дж. Г. Остром, Э. Г. Кольберт, Л. Ван Вален и др.

Единство микро- и макроэволюции

Начало научной карьеры Симпсона совпало с завершением бурного, но весьма противоречивого периода в истории эволюционной биологии. К тому времени уже сложились широкие планомерные палеонтологические исследования в Азии, Европе и Северной Америке, давшие богатый материал по филогении преимущественно беспозвоночных. Серия уникальных открытий была сделана В. П. Амалицким, обнаружившим в 1896 г. пермских рептилий на Северной Двине. В первые два десятилетия XX в. были открыты крупные захоронения ископаемых млекопитающих в третичных отложениях Русской равнины, Тургайской области, Северного Кавказа, Таманского полуострова. Почти одновременно на азиатском континенте, прежде всего, в ходе американской экспедиции в Монголию в 1923–1926 гг., были сделаны уникальные открытия американских палеонтологов (Ф. Купер, Г. Осборн, У. Мэттью и др.). Собранный ими материал позволил сформулировать гипотезу об азиатском континенте как о центре формирования главных отрядов рептилий и млекопитающих и приступить к детальному рассмотрению вопросов о происхождении главных групп наземных позвоночных, в том числе и млекопитающих,

представители которых до тех пор были известны только в виде относительно высокоразвитых форм, внезапно появившихся в Европе и Северной Америке в начале третичного периода.

Значительные успехи были достигнуты в реконструкции филогении отдельных групп животных. Достаточно вспомнить родословные титанотериев (Г. Осборн), лошадей (О. Абель, У. Мэттью), в основе которых лежало представление о непрерывном характере эволюции. Открытие И. А. Ефремовым в 1928 г. раннетриасовых лабиринтодонтов дало возможность изучать возрастную и индивидуальную изменчивость, что очень редко удавалось раньше для ископаемых наземных позвоночных. Исследования взаимоотношений между условиями окружающей среды и строением организма занимали значительное место в работах Л. Долло, А. П. Павлова, О. Абеля, П. П. Сушкина, А. А. Борисяка и способствовали развитию «палеобиологического» или, точнее, «палеоэкологического» метода. Первые работы самого Дж. Симпсона (Simpson, 1928, 1929) по ископаемым млекопитающим также открывали путь к изучению распространения тех или иных признаков во времени, направленности преобразования популяций, ее зависимости от биотической среды и т. д.

В эти десятилетия был опубликован целый ряд обобщающих работ по палеозоологии и палеоботанике, в которых главное внимание уделялось не столько описанию ископаемых остатков и реконструкции вымерших форм, сколько последовательному рассмотрению палеонтологического материала с эволюционной точки зрения (авторы этих работ: О. Абель, К. Бойрлен, А. А. Борисяк, И. Вальтер, Р. Ведекинд, Э. Дакке, К. Динер, Э. Кокен, А. П. Павлов, М. В. Павлова, Л. Плате, Д. Н. Соболев, П. П. Сушкин, Э. Хенниг. К. Циттелль, Н. Н. Яковлев и мн. др.) В то же время кризисные явления, захватившие эволюционную теорию, сказались и на эволюционной палеонтологии. Этому способствовали и особенности предмета последней и ее возможности в познании ископаемых организмов. Палеонтологи продолжали изучать исторические преобразования преимущественно методами описания и сравнения материалов, относящихся к результатам эволюции, так или иначе зафиксированным в ископаемых остатках. Однако, выделяя филогенетические закономерности, палеонтология сама по себе еще не могла делать выводы о движущих силах развития организмов.

С этим, однако, не были согласны многие палеонтологи. Среди них в начале XX в. широко распространилась другая крайняя точка зрения, что палеонтологии как науке, изучающей реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит и решающая роль в объяснении причин и закономерностей эволюции. Блестящие открытия в области палеонтологии способствовали укреплению представлений о том, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей картины эволюции органического мира, якобы и являются ее факторами и причинами. В конечном счете это открывало возможности для выдвижения различных гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, в принципе не доступных проверке. Постоянно происходило смешивание пройденного, уже завершившегося этапа эволюции, с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ сохранившихся документов органической эволюции субъективно воспринимали как фундаментальное

каузальное изучение. Прошлое использовали для объяснения настоящего, а не наоборот. Отсюда возникло стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции: например, закона инерции (О. Абель), закона филогенетического роста (Ш. Депере), запрограммированности срока существования таксона (Д. Роза, К. Бойрлен, П. Ведекинд, Ш. Депере) и др. Широкую популярность получили разнообразные филогеронтические рассуждения о том, что любой таксон проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид.

Кризис дарвинизма в начале XX в. усилил ортогенетические и сальтационные концепции эволюции. Их основой по-прежнему служило отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп растений и животных на границах многих геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологического материала, свидетельствовавшего в пользу суждений о существовании крупных переломов в истории органического мира, находила как будто бы подтверждение в данных экспериментальной генетики и экспериментальной эмбриологии. Создавалось впечатление, что новейшие открытия в этих областях биологии подтверждают сальтационизм и неокатастрофизм.

Первые публикации Симпсона по эволюционной проблематике совпали с периодом преодоления кризиса в эволюционной теории, выход из которого был, прежде всего, связан с созданием учения о микроэволюции, давшего ответ на вопрос о движущих силах и закономерностях эволюционных преобразований на уровне вида. Учение о микроэволюции, созданное Ф. Г. Добржанским, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Н. П. Дубининым, Д. Д. Ромашовым, Э. Майром и др. на основе синтеза генетики популяций, экологии, микросистематики с теорией естественного отбора, было важной вехой на пути создания синтетической теории эволюции.

Второй такой вехой стало формирование представлений о единстве механизмов микро- и макроэволюции в трудах И. И. Шмальгаузена, Дж. Хаксли, Дж. Симпсона и Б. Ренша. Было показано, что прогрессивная эволюция от первичных организмов до высших многоклеточных животных может быть объяснена действием тех же факторов и движущих сил, что и современные процессы видообразования. Основу этого вывода составил синтез учения о микроэволюции с данными ранее сложившихся отраслей эволюционной биологии, изучающих филогенетические закономерности. Под исследования органической эволюции в масштабах геологического времени был подведен генетический и экологический фундамент экспериментально полученных знаний о факторах адаптивных преобразований популяций.

Несмотря на общность теоретических установок при изучении филогенетических закономерностей вклад каждого из названных авторов был глубоко своеобразен. В отличие от Дж. Хаксли, Б. Ренша и И. И. Шмальгаузена, использовавших данные палеонтологии фрагментарно, Симпсон строил свои выводы, базируясь, прежде всего, на палеонтологическом материале, так как свою главную задачу видел в синтезе эволюционной палеонтологии с учением о микроэволюции. В рамках этого синтеза он и искал ответы на традиционные

вопросы как эволюционной палеонтологии (причины неполноты палеонтологической летописи и неравномерности темпов эволюции), так и эволюционной теории (механизмы возникновения крупных таксономических групп, формы и направления эволюции, значение преадаптации и свободных экологических зон как важнейших факторов макроэволюции). Именно по этим вопросам палеонтологи чаще всего приходили к недарвиновским концепциям эволюции. Палеонтологической основой для различного рода сальтационистских и неокатастрофистских концепций, столь популярных в первой половине XX в., было отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп животных и растений на границах геологических периодов. При этом интерпретацию палеонтологического материала, свидетельствовавшего в пользу существования крупных переломов в истории органического мира, дополняли иногда интерпретацией отдельных данных экспериментальной генетики и эмбриологии («макромутации» — по Гольдшмидту, «онтомутации» — по Дальку).

Основываясь на материале по мезозойским и кайнозойским млекопитающим — Multituberculata (многобугорчатым), Insectivora (насекомоядным), Marsupialia (сумчатым) — Северной и Южной Америки и Евразии, Симпсон во второй половине 1930-х — начале 1940-х гг. выступил против различных гипотез о принципиальных отличиях механизмов микро- и макроэволюции. Оказалось, что в тех случаях, когда исследователь имеет дело с более или менее полными рядами ископаемых форм, например, филогенией лошадиных, он должен признать, что макроэволюция «представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды» (Simpson, 1944, p. 124). В работах по филогении сумчатых и лошадиных Симпсон показал, что эволюция в пределах семейства и подотряда есть процесс последовательной аккумуляции адаптивных изменений, происходящих в недрах популяции. Так, увеличение гипсодонтности у предков современной лошади проявилось вначале как один из вариантов предковой популяции и лишь впоследствии закрепилось в качестве постоянного признака. Размах внутривидовой изменчивости по отдельным признакам строения зубов у ископаемых популяций перекрывал среднестатистическое различие по этим признакам между различными родами. Благодаря аккумуляции микроэволюционных изменений в течение громадных промежутков геологического времени и возникали новообразования, оцениваемые современными исследователями как макроэволюционные. В связи с этим Симпсон отрицал принципиальные различия между формированием видовых признаков и признаков, характеризующих более высокие таксоны. По его мнению, «высшая категория является высшей потому, что она стала отличной от других, разнообразной, либо приобрела оба эти признака одновременно, а не потому, что она обладала какими-то особыми признаками в момент своего появления» (Simpson, 1953b, p. 342). Новый таксон всегда возникает как вид и лишь впоследствии дает начало новому роду, отряду и т. д. Так, ископаемый род *Protogonodon* по сути дела является родоначальником двух отрядов млекопитающих — хищных и копытных, поскольку в него входили виды с признаками, которые могут быть

отнесены и к тому, и к другому отряду. Различия между ископаемыми родами плацентарных млекопитающих из раннего и среднего палеоцена были меньше, чем те различия, которые сейчас существуют в пределах одного отряда.

Симпсон не был согласен с теми палеонтологами, которые утверждали, будто палеонтологический материал явно свидетельствует о скачкообразном характере возникновения новых форм. Проведенное им в 1920-х — начале 1930-х гг. исследование эволюции отрядов Multituberculata, Taeniodonta (трубкозубые), Carnivora (хищные), Condylarthra (кондиляртры) позволило сделать вывод, что, по крайней мере, на уровне родов, семейств и подотрядов «... новые формы часто возникают постепенно, причем скорости и пути их возникновения сравнимы с некоторыми из путей и скоростей подвидовой дифференциации» (Simpson, 1944, p. 99). Разрывы же в филогенетических рядах, найденных в одной и той же местности в смежных отложениях, следует объяснять не биотическими, а геологическими причинами. Перерывы в процессах осадконакопления и захоронения остатков организмов приводят к тому, что филогенетический ряд может быть представлен лишь отдельными фрагментами. Именно так Симпсон объяснял хиатусы в филогенетической линии юрских аммонитов рода *Kosmoceras,* установленные Р. Бринкманном.

Нередко разрывы в филогенетических рядах возникают из-за того, что исследуемую серию составляют мигранты, представители боковых ветвей, а не главной линии таксона. Так произошло при реконструкции филогенеза лошадиных на основе найденных на территории Европы родов *Hyracotherium, Anchitherium, Hypohippus, Hipparion, Equus.* В монографическом исследовании ископаемых Equidae (Simpson, 1951a) Симпсон показал, что эти роды являются мигрантами боковых ветвей главной линии из Северной Америки, приведшей к возникновению современной лошади. Эволюция в направлении к современной лошади, прослеженная в работах Симпсона, стала убедительным доказательством непрерывной последовательности макроэволюционных преобразований, где «перерывы между родами не более резкие, чем между видами внутри рода» (Simpson, 1953b, p. 99). Еще раньше Симпсон пришел к выводу, что «в эволюции, как правило, прерывности не существует и у нас нет палеонтологических свидетельств, которые доказывали бы обратное» (Simpson, 1944, p. 105).

Вместе с тем Симпсон отнюдь не был склонен полностью отрицать данные, обычно используемые для доказательства скачкообразного возникновения отрядов, классов и типов. Его не удовлетворяли традиционные ссылки на неполноту палеонтологической летописи и низкую конкурентоспособность промежуточных форм для объяснения отсутствия переходных форм между крупными таксонами. Он справедливо считал, что в XX в., когда были составлены подробные филогенетические ряды в пределах многих семейств и подотрядов, объяснения Ч. Лайелем и Ч. Дарвином причин неполноты палеонтологической летописи уже не могут найти безоговорочную поддержку со стороны палеонтологов, убедившихся в том, что сохранение в ископаемом состоянии целых филумов далеко не всегда является результатом счастливого стечения факторов. Как правило, существование таких рядов — показатель процветания и экологической экспансии ископаемой группы. В связи с этим Симпсон счи-

тал необходимым приступить к анализу особенностей организации популяций вымерших переходных групп и экологических особенностей условий их обитания. И здесь ему удалось значительно углубить ранее существовавшие представления о причинах бесследного исчезновения переходных форм между таксонами ранга отряда и выше.

Имеющиеся палеонтологические данные позволили только в самых общих чертах представить особенности переходных форм и их популяций. Как правило, переходные формы были мельче своих предков и потомков, отличались повышенной миграционной активностью, их ареал был в отдельные периоды геологического времени невелик, а обитали они в районах, характеризуемых активностью геологических процессов. Рассмотрение этих данных с позиций популяционной генетики и выработанных на ее основе эволюционных представлений Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта, Е. Форда и Ф. Г. Добржанского привело Симпсона к выводу: малочисленность популяций переходных форм и высокая интенсивность действия естественного отбора в условиях резких колебаний факторов среды обусловливали исключительно высокие темпы их эволюции. Тем самым особенности движущих сил эволюции крупных таксонов Симпсон видел в специфике продолжительности и интенсивности действия факторов, известных по изучению процессов микроэволюции. «Нет никаких оснований считать, что в процессах возникновения крупных таксонов принимают участие какие-либо иные факторы, помимо наблюдаемых нами в эволюции более мелких таксонов, или микроэволюции. Наоборот, факторы последней вполне согласуются с нашими знаниями об эволюции крупных таксонов и вполне могут объяснить ее» (Simpson, 1953b, p. 376).

Процесс эволюции, с точки зрения Симпсона, может быть вполне объяснен действием семи главных факторов: существующей в популяции изменчивости, мутагенеза, скорости смены поколений и их продолжительности, строения популяции, отбора, изоляции и воздействия внешней среды. Считая естественный отбор ведущей силой эволюционных преобразований, Симпсон выделял главные его формы: линейную, центростремительную и центробежную. Смена форм отбора в процессе филогенеза связана с изменением взаимодействия популяции и окружающей среды. Важно подчеркнуть, что строение популяции — генотипическое и фенотипическое, возрастную и пространственную ее структуры, так же как и среднюю продолжительность жизни особи и периода размножения, он считал важными показателями, существенно влиявшими на направление и скорость эволюции.

Весь опыт филогенетических исследований говорит об огромном влиянии предшествовавших состояний на последующую эволюцию. В связи с этим необходимо отметить значение работ Симпсона о преадаптации как факторе прогрессивной эволюции. Если Л. Кэно, Ч. Девенпорт и многие другие биологи-эволюционисты трактовали преадаптацию, прежде всего, с позиций автогенеза и антиселекционизма, то Симпсон вместе с Дж. Хаксли (Huxley, 1942) рассмотрел проблему с позиций дарвинизма. Хаксли в основном сконцентрировался на фактическом обосновании преадаптации. Симпсон же попытался включить это явление в общую систему представлений об эволюции, управляемой естественным отбором. Под преадаптацией он понимал

случайное возникновение признака или группы признаков, которые, будучи нейтральными или даже вредными в прежних условиях существования предковых форм, оказались адаптивно полезными при завоевании новой адаптивной зоны. К числу преадаптаций он относил также те случаи, когда признак, адаптивный в прежних условиях существования, оказывается полезным и при смене адаптивной зоны на принципиально иную. В связи с этим он выступал против отрыва преадаптации от адаптации. И та, и другая являются для Симпсона двумя фазами единого процесса, контролируемого отбором и обеспечивающего переход преадаптивного признака в адаптивный. Его заключительную стадию Симпсон называл постадаптацией, связанной с дошлифовкой и совершенствованием адаптации.

Симпсон первый из селекционистов продемонстрировал значение преадаптации как фактора эволюции на разнообразном материале и доказал ее первостепенное значение при вселении в новую экологическую зону, во время быстрых изменений экологических условий, при эволюции органа в сторону расширения, интенсификации или смены функций. В дальнейшем значение преадаптации как необходимого фактора арогенной эволюции было рассмотрено при анализе эволюции протокраниат (Wahlert, 1965), птиц (Bock, 1965) и некоторых других групп животных. Поскольку особенности организации предшествующих состояний влияют на последующую эволюцию, особенно в периоды экологических кризисов, преадаптация на всех этапах органической эволюции была важным фактором. А. Б. Георгиевский (1974) подробно рассмотрел взгляды Симпсона на проблему преадаптации и показал, что практически во всех последующих работах по данной проблеме, написанных с позиций СТЭ, вклад Симпсона в ее разработку оценивался как основополагающий.

Формы эволюции и концепция квантовой эволюции

Оригинален вклад ученого и в разработку традиционной проблемы о разнообразии форм эволюции. Как известно, этот вопрос четко был поставлен в трудах А. Н. Северцова, предложившего различать четыре основных способа достижения биологического прогресса: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы и общую дегенерацию. Впоследствии этот подход был продолжен в трудах И. И. Шмальгаузена, А. А. Парамонова и других исследователей, которые главное внимание уделяли корреляции между масштабом морфофизиологических перестроек организма и широтой возможностей их дальнейших эволюционных преобразований. Симпсон же в основу разделения форм эволюции положил такие критерии как направленность эволюции, смена адаптивной зоны или протекание эволюции внутри прежней зоны, скорость эволюционных преобразований и т. д. Он предложил выделить три основные формы эволюции: расщепляющую (splitting), филетическую и квантовую. Расщепляющая эволюция связана с дифференциацией популяции, обладающей широким ареалом, на местные адаптивные группы, которые в дальнейшем могут образовывать новые подвиды и виды. При этом происходит дифференциация уже занятой адаптивной зоны на подзоны. Характерными чертами расщепляющей

эволюции являются относительная обратимость ее начальных этапов, отсутствие строгой направленности и, как правило, медленные темпы совершающихся преобразований.

В отличие от расщепляющей филетическая эволюция характеризуется строгой направленностью вслед за изменениями адаптивной зоны, широта которой остается примерно одинаковой. При этом предковая форма порождает единственную форму такого же таксономического ранга. В качестве примера Симпсон приводил эволюцию ископаемых европейских слонов, когда один вид *Elephas planifrons*, претерпел такие постепенные изменения, которые позволяют выделить полученную форму в особый вид *E. meridionalis*. Филетическая эволюция, по мнению Симпсона, обычно приводит к образованию новых родов и семейств.

По сравнению с первыми двумя формами эволюции квантовая эволюция характеризуется переходом в новую адаптивную зону. И здесь Симпсон опирался на идеи С. Райта об адаптивном ландшафте, которые стали ключевыми в формировании взглядов Симпсона на механизмы квантовой эволюции (см. подробнее гл. 4). Впервые С. Райт изложил их в классической статье «Эволюция в менделевской популяции» (Wright, 1931) и в докладе на Международном генетическом конгрессе в Итаке в 1932 г. (Wright, 1932). В обеих статьях он обсуждал эволюционные последствия различных взаимодействий отбора, дрейфа генов, размеров популяций и скорости изменения внешних факторов. Райт предположил и математически доказал, что в популяциях малого размера дрейф при малом давлении естественного отбора может стать доминирующим фактором, в результате чего случайная фиксация новых мутаций, которые в большинстве своем вредны, приведет к дегенерации популяции и в конечном счете к ее вымиранию. В большой же популяции быстрая фиксация любых, в том числе и полезных мутаций при низких коэффициентах отбора маловероятна, а сами процессы легко обратимы. Но и при высоких коэффициентах селекции популяция может не поспеть за изменяющейся средой. В популяциях же среднего размера случайный дрейф и быстрая селекция ведут к быстрым изменениям частот генов и фиксации новых аллелей. Таким образом, средние размеры популяции более пригодны для быстрой эволюции. Такая система взглядов и была изложена в статье 1931 г., но фактически в ней Райт излагал взгляды, сформировавшиеся у него за несколько лет до ее публикации.

В докладе 1932 г. Райт графически изобразил различные ситуации, в которых оказываются популяции при различных скоростях изменения среды и коэффициентах селекции. Хотя условия, описываемые им, были многомерными, он пытался выразить их по аналогии с топографической картой. В предложенной им знаменитой модели адаптивного ландшафта вершины холмов представляли собой «адаптивные вершины», а разделяющие их долины были для организмов «ничейной территорией». Как подчеркнул Райт, стратегия эволюции заключается в том, чтобы вид добивался максимума благоприятных комбинаций аллелей, чтобы достигнуть наибольших вершин.

Согласно Райту, существует большое число таких вершин, различающихся между собой по размеру и степени адаптивности. И естественный отбор стремится доставить популяцию, потерявшую адаптивность, на ближайший адаптивный

пик. «Для этого должен существовать некоторый механизм “проб и ошибок”, при помощи которого виды исследуют местность, прилегающую к их ареалу» (Wright, 1932, p. 359). Он предложил шесть диаграмм, изображающих поле комбинаций генов, занимаемое популяциями различного размера при различных изменениях среды. Впоследствии эти диаграммы вошли во все учебные пособия по эволюционной теории и популяционной генетике.

Отличие от взглядов, высказанных годом раньше, заключалось только в том, что здесь Райт отказался от идеи медленной эволюции большой популяции при всех изменениях среды. В отличие от вида, занимавшего малую адаптивную нишу и вымирающего в условиях сильного отбора, будучи жертвой чрезмерной специализации, большая популяция, занимающая широкую адаптивную область, имеет шанс в условиях умеренного отбора претерпеть значительные изменения без общего повышения степени адаптации, но при этом занять новую адаптивную зону.

В конечном счете, взгляды Райта выглядели следующим образом:

1. В условиях повышения частоты мутаций или снижения давления отбора идет общее увеличение изменчивости и в итоге снижение средней приспособленности популяции. При достаточном расширении диапазона изменчивости часть популяции может занять нижние склоны другого адаптивного пика, который выше первоначального, и в этом случае популяция начнет перемещаться и займет новый адаптивный пик.

2. При возрастании давления отбора и снижения размаха мутаций шансы на захват соседнего пика снижаются.

3. При сильном давлении отбора узкоспециализированный вид не способен перейти на вновь образующиеся адаптивные вершины, оказывается на склоне и вымирает. В условиях же умеренного отбора популяция сохраняет шансы постепенно перейти в новое адаптивное поле.

4. В случае резкого сокращения численности популяции и тесного инбридинга происходит утрата генов и их случайная фиксация. В этих условиях популяция сокращает величину адаптивного поля, спускается с его вершины и, в конечном счете, вымирает.

5. При этих же условиях возможен и иной результат, когда популяция, спустившись с вершины, продолжает блуждать вблизи нее и, исследуя окрестную ситуацию с помощью «проб и ошибок», захватывает более высокие пики, хотя в случае малой ее численности такой исход маловероятен.

6. Большая популяция состоит из полуизолированных субпопуляций, одна из которых имеет шанс при быстром малоадаптивном блуждании в окрестностях какого-либо адаптивного пика взобраться на склон другого. В результате полуизоляции эта субпопуляция увеличивает свою численность за счет миграции, а ее гены вливаются в пул других субпопуляций, а весь вид имеет шанс переместиться в зону влияния нового пика.

Последний случай был особенно привлекателен при объяснении внезапных появлений нового таксона. Он и стал сердцем симпсоновской модели квантовой эволюции, объясняющей механизм быстрого перехода от одной вершины на другую. Согласно этой модели переход организмов с одной адаптивной вершины на другую связан с выходом группы из состояния равно-

весия со средой (инадаптивная фаза), интенсивным действием отбора и быстрым продвижением группы в направлении нового равновесия (преадаптивная фаза), а также приспособлением к новой среде (постадаптивная фаза). Такая эволюция должна совершаться быстрыми темпами, и лишь немногие популяции из группы успевают осуществлять необходимые преобразования. Подавляющее же число популяций вымирает. Необходимым условием завоевания группой новой адаптивной зоны является определенная преадаптация к ее экологическим условиям. Симпсон подчеркивал, что «именно занятие новой адаптивной зоны является тем событием, которое в итоге приводит к возникновению высшего таксона» (Simpson, 1944, p. 249), причем широта зоны в значительной степени обусловливает ранг будущей категории. Однако вселенец, когда он впервые проникает в эту зону, будет лишь незначительно отличаться от родительской популяции.

Интересна попытка Симпсона описать смену типов отбора на различных стадиях квантовой эволюции. В начале движения группы в сторону новой адаптивной зоны прекращается действие центростремительного отбора, и последний сменяется линейным. Во время прохождения долины между адаптивными вершинами группа проходит через точку неустойчивого равновесия (порог), где резко возрастает значение дрейфа генов и других случайных событий, как это и характерно для популяции с низкой численностью. И, наконец, на третьей фазе организмы вновь попадают под действие центростремительного отбора. По образному выражению Симпсона, квантовая эволюция «есть прорыв из одной точки стабилизирующего отбора в другую» (Simpson, 1953b, p. 391). Он предложил эту точку назвать «неустойчивым равновесием» (unstable equilibrium) (ibid). В качестве примера квантовой эволюции Симпсон привел преобразование передней конечности насекомоядных в крыло летучей мыши, что заняло гораздо меньше времени, чем вся последующая эволюция этого органа до современной формы. Становление летучих мышей происходило где-то в палеоцене, но уже первый из ископаемых представителей этого таксона из среднего эоцена по существу был современной формой.

Симпсон полагал, что вся палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что возникновение принципиально нового адаптивного типа протекает обычно гораздо более высокими темпами, чем вся последующая постепенная адаптация и диверсификация в его пределах. Именно в особенностях протекания квантовой эволюции Симпсон усматривал главную причину неполноты палеонтологической летописи. Малочисленные, склонные к миграции популяции, состоящие из мелких особей с быстрой сменой поколений и живущие в крайне неустойчивых условиях внешней среды, безусловно, имели меньше шансов оставить в ископаемом состоянии следы быстро протекавшей эволюции, чем популяции, идущие по пути расщепляющей или филетической эволюции. Примером тому служит переход от стопоходящей конечности к пальцеходящей в семействе лошадиных, смена предками лошадей источника питания и т. д. (Simpson, 1951a).

Хотя в последующих дискуссиях о квантовой эволюции ее чаще всего рассматривали как механизм возникновения крупных таксонов, сам Симпсон рассматривал ее, прежде всего, как одну из форм видообразования. В 1953 г. он

вновь подчеркнул свою позицию: «Квантовая эволюция может вести к возникновению новой группы животных любого таксономического уровня. Вероятно, что виды, генетические или филетические (т. е. эволюционные), часто возникали таким образом» (Simpson, 1953b, p. 309).

Неравномерность темпов эволюции

В неразрывной связи с представлениями об основных формах эволюционного процесса находятся работы Симпсона по проблеме неравномерности темпов эволюции. Еще до сих пор можно встретить утверждение, что для дарвинизма является характерным постулат об абсолютной равномерности темпов эволюционных преобразований. Между тем именно Ч. Дарвин не только впервые указал на различие скоростей эволюционных преобразований в отдельные геологические периоды и в различных группах организмов, но и сделал попытку выделить факторы, влияющие на темп эволюции (Завадский, Колчинский, 1977). Впоследствии, правда, немногие дарвинисты обращались к проблеме неравномерности темпов эволюции (В. О. Ковалевский, Т. Гексли, А. Н. Северцов). Логика борьбы с сальтационистскими концепциями заставляла основное внимание обращать на медленность и постепенность преобразования и видеть в них главные характеристики органической эволюции. Проблема же неравномерности темпов, по сути дела, была отдана на откуп неокатастрофизму.

Осуществляя переработку материалов из антидарвинистских концепций эволюции с целью включения всего ценного и рационального в канву создаваемого синтеза, авторы современного дарвинизма не прошли и мимо проблемы неравномерности темпов эволюции. Здесь особенно существен вклад И. И. Шмальгаузена и Дж. Симпсона. При анализе этой проблемы Шмальгаузен преимущественно привлекал данные эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии и экологии животных, косвенные свидетельства о скоростях эволюционных преобразований (см. подробнее гл. 7). В числе факторов, воздействующих на скорость эволюции, Шмальгаузен называл наличие свободной экологической зоны, место организмов в звеньях трофической цепи, индивидуальную активность и широту приспособляемости, наличие корреляционных механизмов онтогенеза и т. д. Симпсон же, базируясь на данных генетики популяций и палеонтологии, содержащих прямые сведения о генетических и морфологических изменениях организмов, сконцентрировал свое внимание на методах измерения скоростей эволюции, на классификации темпов преобразования и их реальном распределении в конкретных филумах, а также на факторах, обусловливающих изменение темпов эволюции.

Под скоростью эволюции Симпсон понимал «величину изменения организмов относительно пройденного времени или относительно какой-либо другой независимой переменной, коррелированной со временем» (Simpson, 1953b, p. 3–4). Идеальной единицей измерения, по мнению Симпсона, была бы величина генетического изменения при смене поколений за единицу времени, как это было принято в генетико-популяционных исследованиях Ф. Добржанского. Однако на ископаемом материале возможно лишь измерение степени

морфологических изменений по сравнению с некоторым стандартом или же определение изменения числа родов в данной филетической линии за единицу времени.

Первый метод позволяет определить скорости эволюции лишь отдельных признаков, иногда системы признаков, но не дает возможности изучать темпы эволюции организмов в целом. Недостатком же второго метода является несопоставимость объемов таксонов в различных группах организмов, обусловленная субъективизмом при установлении таксономического ранга той или иной группы. В результате «субъективное суждение об общем различии между организмами (если оно исходит от талантливого и опытного исследователя) оказывается более надежным, чем любой из разработанных до сих пор объективных методов измерения» (Simpson, 1944, p. 30).

Именно из-за отсутствия точных методов измерения скоростей эволюции палеонтологическая литература изобиловала различного рода утверждениями о быстрых или медленных темпах эволюции «без достаточного анализа фактических данных, позволяющих как-то оценить или сравнить темпы эволюции, а тем более дать им количественную оценку» (Simpson, 1953b, p. 3). Чтобы избежать ошибки в измерении скоростей, Симпсон предложил различать абсолютные, коррелятивные и относительные скорости (Simpson, 1944).

Изучение эволюции отдельных признаков и системы признаков в филогении лошадиных (гипсодонтность, размер лицевой части относительно размера всего черепа, общий размер тела и т. д.) показало, что ее скорости могут изменяться на любой стадии эволюции даже при сохранении общей направленности преобразований. Наблюдается и определенная независимость в преобразованиях отдельных признаков, в результате чего только различия в скоростях эволюции могут привести к существенному расхождению двух таксонов, имевших единых предков. Так и произошло, отмечал Симпсон, в эволюции лошадиных, когда вследствие различия в темпах увеличения размеров в разных популяциях рода *Mesohippus* в миоцене возникли роды *Merychippus*, *Hypohippus*. Эти представления Симпсона оказали большое влияние на разработку вопросов о мозаичном развитии, о гетеробатмии, о неравномерности темпов преобразования отдельных органов.

Построенные Симпсоном диаграммы частот распределения темпов эволюции в филогенезе пластинчатожаберных моллюсков, копытных и хищных млекопитающих выявили существование средних, или модальных, скоростей для каждой из групп, а также линий со скоростями, сильно отличающимися от средней. Симпсон предложил назвать скорости, стандартные для данной группы, горотелическими, ниже стандартных — брадителическими и выше стандартных — тахителическими. Все это позволило окончательно доказать достоверность феномена неравномерности темпов эволюции в пределах каждой большой группы организмов, а также различие скоростей эволюции между ними.

Классификацию темпов эволюции Симпсон попытался дополнить анализом факторов, влияющих на скорость и пути эволюции. К их числу он относил «изменчивость, частоту мутаций и их характер, быстроту смены поколений, размеры популяции и естественный отбор» (Simpson, 1944, p. 30). Проведенный анализ позволил сделать вывод, что ни один из этих факторов сам по себе не может

предопределить скорость эволюционных преобразований. Так, изучение изменчивости у медленно эволюировавших групп позвоночных (крокодилы, опоссумы, броненосцы и тапиры) показало, что она не ниже, а иногда и выше изменчивости у быстро эволюировавших групп. Этот вывод хорошо согласуется с данными по изучению биохимической изменчивости у различных современных организмов, в том числе и у так называемых «живых ископаемых».

Решающую роль в определении скорости эволюции Симпсон отводил естественному отбору, который, в свою очередь, представляет сложное взаимодействие организмов и окружающей среды. В число этих взаимодействий он включал как биоценотические, так и внутривидовые и внутрипопуляционные связи и отношения. По мнению Симпсона, темп эволюции чаще всего прямо пропорционален интенсивности естественного отбора. Что же касается остальных факторов, то они сами находятся под контролем отбора.

Направленность эволюции

Симпсон одним из первых дал с позиций селектогенеза объяснение проблемы направленности эволюции, а также классические примеры полифилии и монофилии, которые ранее успешно использовали для обоснования ортогенетических концепций. Особое значение имела его работа по филогении лошадей (Simpson, 1951a), в которой он показал, что, хотя в их эволюции существовала определенная направленность в преобразовании многих признаков, она никогда не имела характера строгой прямолинейности. Ему удалось объяснить причины развития отдельных признаков организмов за пределы оптимума у ирландского оленя *Megaloceros giganteus* и у саблезубых кошек (Machairodontinae) — этих излюбленных примеров так называемой концепции биологической инерции, развиваемой О. Абелем, О. Булмэном, К. Уиннертоном, Л. Кэно, гиптотезы итерации Э. Кокена, К. Бойрлена и др.

Все случаи ортогенеза в эволюции, по мнению Симпсона, являются результатом ортоселекции, то есть направленного действия естественного отбора. «Направление эволюции, — писал он, — в значительной степени детерминировано адаптивно направленной селекцией, воздействующей на адаптивно ненаправленный материал, что лимитирует возможные пути изменения» (1953b, p. 273). С убеждением он констатировал в 1964 г.: «В настоящее время среди палеонтологов существует твердое мнение, что ортогенеза не существует» (Simpson, 1964, p. 182) и в качестве доказательства приводил ряд фактов, на которых мы остановимся ниже. Позднее селекционистское объяснение ортогенеза было дано в работе М. С. Гилярова о происхождении наземных членистоногих (1970).

Появившиеся в последнюю четверть века данные о происхождении отдельных классов наземных позвоночных несколькими параллельными рядами побудили Симпсона выступить с предложением расширить понятие монофилии. Он отнес к ней все случаи, когда наблюдается «происхождение таксона любого ранга от одного непосредственного предкового таксона такого же или более высокого ранга» (Simpson, 1959a). Им было показано многократное и независимое приобретение признаков млекопитающих в различных, правда,

родственных, линиях звероподобных рептилий. Более того, он был последовательным сторонником политипического происхождения всего класса млекопитающих[2]. Такая трактовка монофилии была поддержана А. Ремане, В. Герре, Э. Майром и др. В то же время она была подвергнута критике в ряде работ, в которых отмечался субъективный во многих случаях характер оценки ранга того или иного таксона, что неизбежно должно привести и к субъективизму в решении вопроса, имеем ли мы дело с монофилетической или полифилетической группой (Татаринов, 1976, 2006, 2009). Новые сведения о происхождении млекопитающих и других классов позвоночных, по мнению Татаринова, имеют значение не столько для решения проблемы монофилии, сколько для обсуждения вопроса о причинах параллелизмов в формировании данного таксона.

Эволюционная концепция вида

Понимая значение трактовки вида и высших таксонов для эволюционно-палеонтологических исследований, Симпсон не раз возвращался к проблеме таксономической классификации и ее приложения к современным и ископаемым млекопитающим (Simpson, 1945, 1961a). Вместе с Э. Майром и А. Кэйном Дж. Г. Симпсон во второй половине 1940-х гг. возглавил в американском сообществе систематиков энергичную группу биологов и палеонтологов, жаждавших превратить систематику в эволюционную дисциплину. Они стали ключевыми фигурами в учреждении «систематической биологии» (systematic biology) как целой области наук о жизни. Ее основу составила биологическая концепция вида, которую принимали далеко не все таксономисты, так как быстро выявились трудности при ее использовании в классификации животных и растений с бесполым размножением. Критерий репродуктивной изоляции нельзя было использовать и при классификации ископаемых организмов.

Особенные сложности возникали в случаях филетической эволюции (анагенеза), протекавшей как цепь непрерывных, градуальных изменений (в виде эволюционной серии популяций) во времени, а в не пространстве. Как маммалог широкого профиля Симпсон осознавал эти трудности и старался не только определить новые виды ископаемых, но также выяснить их филогенетические взаимоотношения и дать собственную трактовку биологической сущности вида.

Уже в первых публикациях 1920-х он затронул все эти проблемы, предложив новую классификацию мезозойских трикодонтов (Simpson, 1925). Однако в этой и в последующих работах он придерживался типологической концепции вида, базирующейся на некоторых морфологических признаках для диагностики видов, и описал таким образом тридцать пять новых видов. В качестве видовых признаков он обычно рассматривал строение зубов и челюстей, используя для выделения новых видов один, два, в редких случаях до десяти экземпляров. Скудность ископаемого материала, как правило, не давала возможность количественно сравнивать образцы. В тех случаях, когда материала

[2] Далее будет показано, что Симпсон допускал возможность политипического возникновения и самого *Homo sapiens*.

было достаточно, Симпсон производил тщательные измерения и их результаты представлял виде таблиц.

В середине 1930-х гг. был сделан решающий шаг от описательной статистики к статистике инферентиальной, при которой несколько ископаемых особей рассматривались как небольшая выборка из многочисленной популяции. В 1937 г. Симпсон опубликовал две статьи и одну монографию, отражавшие его интеллектуальные усилия использовать статистический анализ и популяционный подход при изучении ископаемых остатков. В большой монографии о ранних кайнозойских млекопитающих Монтана Симпсон впервые использовал статистику для установления различий между ископаемыми видами (Simpson, 1937c). В этой работе содержался также небольшой раздел по палеоэкологии и принципу Г. Ф. Гаузе об «экологической несовместимости двух близкородственных видов, которые должны занимать различные географические ареалы, чтобы избежать конкуренции». На примере двух близкородственных видов архаичных копытных Metachriacus Симпсон показал, что они происходят из разных горизонтов и местностей. Эта книга стала прологом к их совместному с Э. Роу учебнику «Количественная зоология» (Simpson, Roe, 1939), в котором была продемонстрирована плодотворность популяционного мышления в биологии и использования в ней статистических методов.

Тем самым Симпсон отказался от типологической концепции вида и связанного с ней эссенциализма и признал вид реально существующей репродуктивной единицей, занимающей определенный ареал и имеющей собственную экологическую нишу. Это позволило ему принять биологическую концепцию вида в надежде с ее помощью совместить генетико-экологическую и палеонтологическую трактовки вида (Simpson, 1940c). Однако, ощущая ее недостаточность для палеонтологии, он продолжал анализировать проблему вида с точки зрения генетики, морфологии и таксономии и подчеркивал необходимость создавать единую концепцию вида, значимую и для зоологии, и для палеонтологии (Simpson, 1943).

Позднее, разобрав биологическую и морфологическую концепции вида с точки зрения эволюционной теории и палеонтологии, Симпсон попытался привести две противоположные трактовки к некому общему знаменателю и предложил собственную, эволюционную концепцию вида, в которой видом называл группу популяций, имевших единую эволюционную судьбу (Simpson, 1951b). Иными словами, для него вид представлял собой длительный ряд поколений популяций, эволюировавших отдельно от других, игравших собственную экологическую роль и имевших единую тенденцию в преобразованиях во времени. Ключевым моментом в новой концепции стало выделение двух форм видообразования: расщепляющегося и филетического, для которого и была выдвинута новая концепция. Хотя во многом взгляды Майра и Симпсона были близки, в дальнейшем каждый из них предпочитал использовать в теоретических и практических работах собственную концепцию.

Свои взгляды на вид Симпсон наиболее подробно изложил в монографии «Принципы таксономии животных» (Simpson, 1961a), обсудив в ней теоретические и практические основания для упорядоченного расположения живой природы в иерархической системе. Книга была построена на эволюционной

концепции вида. Несмотря на некоторую абстрактность, предлагаемая концепция получила широкое распространение среди систематиков-сторонников кладистической идеологии или практики, которые вслед за В. Хеннигом продолжали называть ее филогенетической концепцией вида (Hennig, 1966). В рамках этой концепции 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.

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-х — начале 1980-х гг., содействовала вытеснению биологической концепции вида из систематики и укоренению там эволюционной концепции вида (Боркин и др., 2004, с. 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 современными молекулярными методами.

Стремление преодолеть теоретические и практические трудности привело к возникновению новых концепций вида («распознавательной» и др.), в которых видообразование рассматривали не столько как возникновение изоляционных механизмов, сколько как эволюцию различных механизмов, обеспечивающих целостность эмбриогенеза и морфогенеза, единую экологическую нишу и т. д. В целом, новые концепции представляли собой дальнейшее развитие 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.

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 бóльшую гетерогенность видов, чем это предполагали ранее при изучении морфологических признаков. Взамен популяционного мышления в практику систематики внедрено «дендрограммное мышление», в котором любые таксоны воспринимаются не как группа популяций, а как минимальные единицы филогенеза.

Ментор и критик антропологии

Симпсон раньше других создателей СТЭ обратился к проблеме происхождения человека, стараясь ввести принципы эволюционного синтеза в палеоантропологию. Уже в 1931 г. он определил надсемейство Hominoidae, состоящее из семейств понгид и гоминид, а через несколько лет дал монографическое описание низших приматов (Simpson, 1940b), охарактеризовав известные в то время

пять семейств палеоценовых и эоценовых приматов и определив их место в отряде приматов. В связи с этим новое поколение палеоантропологов, пришедшее в науку в 50–60-х гг. прошлого столетия, изначально воспринимало его как учителя, приглашая участвовать в своих конференциях, используя труды Симпсона как учебники и цитируя их для подкрепления собственных взглядов. В дальнейшем он стал играть в сообществе антропологов не столько роль учителя, сколько критика, а затем и апологета, включая новейшие данные палеоантропологии в эволюционный синтез, пропагандируя и популяризируя их (Simpson, 1966, 1972) как подтверждение материалистических воззрений на происхождение человека. Наконец, в 1970-х гг. влияние Симпсона на сообщество антропологов резко уменьшилось. Фактически он превратился в маргинала в данной отрасли знания, хотя антропологи по-прежнему ценили его прошлые заслуги.

В своих первых систематических работах по приматам Симпсон (Simpson, 1931, 1940b) следовал в целом за лидером американской физической антропологии В. К. Грегори и был согласен с необходимостью объединить всех человекообразных обезьян, включая гиббона и человека, в единое надсемейство гоминоидов. Однако он считал необходимым человека выделить в отдельное семейство, несмотря на большое анатомическое сходство его диагностических признаков с признаками других человекообразных обезьян. Для него интеллектуальные способности человека были столь важной зоологической характеристикой, что невозможно говорить о более близком родстве человека и обезьян. Выступая в симпозиуме в Колд Спринг Харборе на юбилейной конференции, посвященной 100-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов», Симпсон (Simpson, 1959b, p. 250) подчеркнул, как важно анализировать особые условия, приводившие к появлению крупных таксонов, хотя нет оснований постулировать какие-то особые механизмы их возникновения, в том числе и для появления человека. Анализируя ряд крупных таксонов ископаемых млекопитающих, включая приматов, он стремился продемонстрировать, что биологические особенности предков и различные условия среды предопределяли их уровень специализации и диверсификации. Эволюция приматов также имела свои особенности. Если рассматривать последовательно стадии адаптивной радиации: полубезьян, обезьян, понгид и гоминид, то легко увидеть нарастающую специализацию и уменьшающуюся диверсификацию. «Приматы служат примером градуальной эволюции, возникнув не за счет какой-то единственной главной адаптации, а путем общего адаптивного усовершенствования. Их эволюция может быть описана с точки зрения радиации и градуализма. Наиболее примитивные приматы почти неотличимы от примитивных насекомоядных. По мере продвижения по временной шкале в направлении к человеку приматы в пределах отдельных семейств становились все менее диверсифицированными и все более специализированными. Это отражается и в их таксономическом статусе: новым группам на каждой последующей ступени градации присуждали все более низкий таксономический ранг» (1959b, p. 270).

Те же самые идеи Симпсон повторил через два года в посвященной высшим таксонам главе книги «Принципы таксономии животных» (Simpson, 1961a), снабдив их более аргументированным теоретическим обоснованием. Подчеркнув снова, что эволюция предков человека подчинялась тем же принципам

отношений между таксонами разного уровня, Симпсон утверждал, что предки человека эволюировали параллельными рядами в пределах той же адаптивной зоны и достигли более высокого уровня организации, подобно тому, как это произошло в эволюции лошадиных, костистых рыб и т. д. Согласно Симпсону, гоминиды, ставшие прямоходящими, изготовляющими орудия, говорящими и разумными, также достигли качественно новой стадии развития. При этом происходило снижение таксономического разнообразия по мере нарастающей специализации. Если весь отряд приматов насчитывает 15 семейств, то 11 из них приходится на подотряд полуобезьян (Prosimii) и 4 — антропоидов (Anthropoidea), а среди последних 2 — семейства узконосых обезьян, 1 — семейство широконосых и 1 — надсемейство гоминоидов. Представляя схему эволюции приматов как серию адаптивных радиаций в пределах достигнутого уровня организации, Симпсон наглядно демонстрировал, что каждый последующий шаг эволюции приводит к появлению менее разнообразного и более специализированного таксона (1961a, p. 213, 215). При этом он продолжал опираться на традиционные для палеонтолога анатомические критерии.

Бурное развитие антропологии в 1960–1970-х гг., связанное с успехами биохимии и этологии, не поколебало его теоретических взглядов. Признавая большое значение новых методов исследований, Симпсон вместе с тем продолжал придерживаться традиционных методов классификации и доказывал, что поведение очень лабильно, генетически слабо детерминировано и не может быть столь успешно использовано в антропологии, как в орнитологии (Simpson, 1962). В антропологии он неустанно повторял истину всей своей жизни, что систематика и филогения далеко не идентичны, хотя и тесно связаны. Более того, он указывал, что та и другая должны базироваться на популяционной, а не на типологической концепции вида, потому что «эволюируют и классифицируются не индивидуальные образцы, особи, типы или абстрактные признаки в целом, а репродуктивная и изменчивая популяция, о которой можно судить лишь на базе более или менее адекватной выборки. Новые биохимические, кариологические, поведенческие и другие неанатомические признаки имеют особое значение для уточнения важных деталей на уровне ниже семейства» (Simpson,1962, p. 507).

Уже в 1945 г. он наметил ревизию гоминид, направленную на объединение в одном роде ископаемых гоминид (Simpson, 1945), доказав, что с зоологической точки зрения питекантропы и синантропы принадлежат к единому виду. Возражая против придания любым отличиям особого значения при классификации ископаемых остатков гоминид, Симпсон вместе с тем указывал, что только благодаря им можно определить время появления таксонов и их последовательность. В дальнейшем он не раз критиковал практику наименования новых открытий, стремления придать им статус более крупного таксона, как это произошло с одним из видов австралопитеков — зинджантропом, которого автор находки Л. Лики вначале пытался назвать *Zinjanthropus boisei*. Эти и другие попытки антропологов устанавливать все более дробные классификации вызывали возражения со стороны Дж. Г. Симпсона, усматривавшего в них рецидивы типологического мышления в антропологии. Указывал он не раз и на лингвистические ошибки в номенклатуре новых таксонов, которым

часто давали названия без учета таксономических традиций. Симпсон показал, что в зависимости от филогенетической интерпретации находок и значения их признаков возможно несколько классификаций (типологическая, генетическая и видообразовательная — speciational), что в свою очередь ведет к построению разных схем эволюции гоминид, а также к различным трактовкам происхождения того или иного вида в роде *Homo* (Simpson, 1963a). Сам он выделял три вида *Homo*. В одной из своих последних работ Симпсон сохранил среди гоминоидов два семейства — понгид и гоминид, но переместил австралопитеков к гоминидам, а гориллу и шимпанзе отнес к одному роду *Pan,* отделив их и от орангутанга, и от гиббонов (Simpson,1983). При этом он старался использовать кариологические и серологические данные, изображая структурно-функциональные или адаптивные взаимоотношения современных гоминоидов в виде дендрограмм и сетки. Следуя собственным установкам, Симпсон в течение всей своей творческой деятельности стремился максимально использовать данные разных современных наук, включая молекулярную генетику, для интерпретации филогении антропоидов.

В своих работах Симпсон не раз обращался к вопросу о расах человека и всегда подчеркивал, что эти исторически сложившиеся внутривидовые структуры в прошлом были приспособлены к определенным эколого-географическим условиям, но сейчас их биологические различия потеряли значение для выживания, что позволяет потенциально свободное скрещивание, которому препятствуют только различные социально-культурные и религиозные барьеры. В целом он придерживался дарвиновской позиции в трактовке рас человека, отстаивая взгляд на человека как на единый вид и необходимость социального равенства рас перед законом. В то же время Симпсон не был приверженцем представлений о биологическом равенстве рас и сочувственно относился к гипотезе К. Куна, согласно которой человеческие расы сложились еще на стадии *H. erectus* как географические разновидности и с тех пор параллельно, но с разной скоростью эволюировали в сторону *H. sapiens.* Осознавая, что взгляды Куна могут быть использованы расистами в период резкого обострения расовой проблемы в США в 1960-е гг., Симпсон тем не менее считал его книгу «Происхождение рас» честной, неортодоксальной и «внесшей значительный вклад в научное изучение рас» (Simpson, 1963b, p. 209).

Не принимая миф о божественном происхождении человека, Симпсон вместе с тем резко выступал против попыток уравнять человека с животными. В помещенном в газете «Нью-Йорк Таймс» обзоре популярной книги зоолога Десмонда Морриса, представившего человека как «голую обезьяну», Симпсон назвал подобные характеристики «плохой зоологией и глупой биологией».

Критика недарвиновских концепций эволюции

Как и другие архитекторы СТЭ, Симпсон излагал свои представления в форме дискуссии с недарвиновскими концепциями эволюции, стремясь в то же время взять все рациональное из них с целью установления причин выявленных ими закономерностей в области макроэволюции.

Особое значение имела его критика различных концепций ортогенеза, или прямолинейной эволюции, впервые осуществленная в 1944 г. (Симпсон, 1948, с. 232–242) и сохранившая свое методологическое значение до настоящего времени. Прежде всего, Симпсон показал неоднозначность самого термина «ортогенез», предложенного в 1893 г. В. Гакке и ставшего популярным благодаря Т. Эймеру (Eimer, 1897). Позднее под ним часто понимали не столько тенденцию многих групп организмов эволюировать в одном направлении в течение длительного периода времени, сколько весьма разнородную группу концепций, претендовавших на объяснение этого явления: «ректиградации или аристогены» Г. Осборна (1907, 1934), «ортоэволюция и ортоселекция» Л. Плате (1913), «закон инерции» О. Абеля (1928), «программная эволюция» О. Бульмана (1933), «неотклоняющаяся эволюция» В. Грегори (1935) и др. По мнению Дж. Симпсона, все разнообразие этих концепций можно свести к трем основным группам: неоламаркизму (Э. Коп, О. Абель), неодарвинизму (С. Райт, Дж. Холдейн) и телелогизму (Г. Осборн, Л. Кэно, Р. Брум, П. Тейяр де Шарден) (Симпсон, 1948, с. 234).

Не отрицая широкого распространения самого явления прямолинейной эволюции, Симпсон вместе с тем привел немало фактов резких изменений в направлении эволюции отдельных групп и даже случаев обратной эволюции, как, например, вторичное упрощение строения аммонитов, редукция клыков в подсемействе Felinae (малые кошки), карликовость некоторых рас слонов. На примере эволюции лошадиных от *Hyracotherium* до *Equus*, которую часто использовали для доказательства ортогенеза, Симпсон продемонстрировал, что прямолинейная эволюция в сторону увеличения общих размеров тела и особенно мозга в частности, изменения пропорции и механики конечностей, редукции пальцев, перестройки структуры зубов и так далее имела не менее 12 ответвлений от основной родословной рода *Equus*, а ее скорость не была постоянной, варьируя «от признака к признаку, от одного отрезка времени к другому, от филума к филуму» (там же, с. 243). По его мнению, наблюдаемые последовательные прямолинейные серии в эволюции многих групп лучше всего объясняются теориями, в которых ортоселекция считается «главной или первичной причиной этого явления» (там же, с. 270). Абсолютно неприемлемыми для него были и различные концепции «старения расы», которые он опровергал на примере хорошо изученных им южноамериканских копытных. По мнению Симпсона, стадии так называемой «старческой изменчивости» правильнее рассматривать как период неблагоприятных внешних условий, вызывавших уменьшение популяции, разделение на небольшие локальные группы, адаптивно неустойчивые и склонные к закреплению неадаптивных мутаций. Чаще всего, это заканчивалось вымиранием группы, но при наличии новой адаптивной зоны некоторые группы могли дать вспышку бурного видообразования (там же, с. 320–324).

Не находил Симпсон достаточных доказательств существования так называемого эволюционного момента, когда какая-то прямолинейно эволюировавшая группа якобы переходила некий пункт оптимальной адаптации (длинные клыки у саблезуба *Smilodon* и особенно гипертрофия рогов у гигантского ирландского оленя *Megoceros*). Всякие случаи переразвития отдельных признаков

он объяснял, прежде всего, разными векторами отбора, действовавшего на разных стадиях онтогенеза и решавшего сложную задачу обеспечить оптимальный баланс интересов различных возрастных групп, при котором признак, важный для выживания на ранних стадиях постнатального развития, порою оказывался неблагоприятным в зрелом состоянии. Учитывал Симпсон и влияние генетических и морфогенетических корреляций, способствовавших порою развитию неадаптивных признаков.

Издав в 1953 г. существенно переработанную версию своей концепции, Симпсон расширил число примеров прямолинейной эволюции, в том числе взяв их и из мира растений, а соответственно, увеличил и список работ, в которых эти примеры трактовали с позиций концепций ортогенеза (Simpson, 1953b). Теперь он чаще всего для анализа привлекал труды П. Тейяра де Шардена, К. Бойрлена, Э. Дакке, П. Леконта де Нуи и особенно О. Шиндевольфа, выпустившего в 1950 г. фундаментальный труд «Принципы палеонтологии» (Schindewolf, 1950) и имевшего многочисленных последователей среди западноевропейских палеонтологов. В те годы Шиндевольф возглавлял Немецкое общество палеонтологов, члены которого в большинстве своем негативно относились к СТЭ. Для Симпсона «адаптивная ориентация прямолинейной эволюции» представляла собой результат процесса селекции, определяемого взаимоотношениями организма и изменяющейся среды (Simpson, 1953b, p. 266). Он по-прежнему не принимал ортогенетические объяснения эволюции, так как основными факторами, лимитирующими пути эволюции, считал: 1) экологические условия данной адаптивной зоны и 2) генетическую структуру популяций (ibid, p. 272). Симпсон писал: «...направление эволюции в значительной степени детерминировано адаптивно направленной селекцией, воздействующей на адаптивно ненаправленный (unoriented) мутационный процесс, что лимитирует возможные пути (avenues) эволюции» (ibid, p. 273). Однако в некоторых случаях и в некоторых фазах эволюции, по Симпсону, не исключено, что преобладающее направление мутационного процесса может быть эффективным фактором направленности эволюции. Такие высказывания, дававшие повод к критике и обвинениям Симпсона в непоследовательности, в более поздних его работах отсутствуют.

Подводя итоги анализа различных ортогенетических концепций, Симпсон писал: «Беспристрастное рассмотрение многих явлений так называемого ортогенеза ясно показывает, что бóльшая часть прямолинейности эволюции происходит скорее от тенденции к прямолинейности умов ученых, чем от аналогичной тенденции природы» (Симпсон, 1948, с. 251).

Не меньше внимания Симпсон уделял критическому анализу разного рода сальтационистских и неокатастрофистских концепций эволюции. С позиций генетики он подробно разобрал гипотезу Р. Гольдшмидта о системных мутациях, приводящих к появлению «многообещающих монстров» как потенциальных родоначальников крупных таксонов (Simpson, 1944). Не отрицая саму возможность появления мутаций, затрагивавших крупные таксономические признаки, как в случае гомеозиса, Симпсон показывал, что становление любого таксона связано с изменением не отдельного признака, а всей генетической системы популяции. Указывал он также на редкость подобных

мутаций, вредность подавляющего большинства из них и т. д. И хотя Симпсон был убежден, что в палеонтологии трудно найти факты, подтверждающие ведущую роль «системных мутаций» в макроэволюции, сам Р. Гольдшмидт полагал, что книга Симпсона свидетельствует скорее в пользу его концепции, чем в пользу концепции постепенной эволюции.

Позднее одним из главных объектов критики Симпсона стал О. Шиндевольф, постулировавший «типострофические» мутации (Simpson, 1953b). К тому времени обоих рассматривали как самых крупных палеонтологов середины XX в., возглавлявших различные направления в эволюционной теории (Green, 1958). Симпсон критиковал Шиндевольфа не только за «типострофы», но также за приверженность идеалистической морфологии, концепциям протогенеза, ортогенеза, жизненных циклов таксонов и т. д. При этом он активно использовал труды других современных палеонтологов, если они не подтверждали построения Шиндевольфа.

Одной из причин распространения сальтационизма в палеонтологии Симпсон считал типологическое мышление его лидеров, обусловленное эссенциализмом в трактовке вида. В связи с этим он критиковал идеалистическую морфологию, базировавшуюся на философии неоплатонизма (Dacque, 1935; Schindewolf, 1936, 1950). Он отвергал представление о типе как некой «исходной форме», из которой путем многочисленных метаморфоз происходит множество сходных форм и индивидов, и заявлял, что архетипы и «подобные морфологические верования» не имеют права на существование в современной палеонтологии, поскольку не несут никакой эвристической ценности» (Simpson, 1961a, p. 49).

В начале 1970 г. в связи с возрастанием популярности эктогенетического неокатастрофизма и различных гипотез о причинах массового вымирания животных и растений в геологическом прошлом Симпсон вновь обратился к трудам О. Шиндевольфа, а также и Н. Ньюэлла как типичных представителей этого направления в эволюционной палеонтологии (Simpson, 1970a). Он отвергал положение о том, что резкое увеличение темпов эволюции носило общепланетарный характер, и считал весьма гипотетичной предполагаемую синхронность крупных преобразований поверхности Земли и органического мира. Само существование «революционных» периодов в геологической истории, по мнению Симпсона, является постулатом, требующим обоснования. Что же касается органического мира, то, хотя на границах многих геологических периодов и происходили крупные преобразования флоры и фауны, вымирание и образование новых таксономических групп продолжалось на протяжении всей истории жизни. Он не был согласен с неокатастрофическими идеями о том, что один какой-то абиотический фактор мог вызвать массовые вымирания организмов, принадлежащих к самым различным таксономическим группам и населявших различные экологические зоны. Исчезновение старых и появление новых экологических зон, по мнению Симпсона, само по себе ведет к увеличению скоростей образования крупных таксонов. Поэтому он считал неправомерными ссылки на решающее эволюционное значение таких факторов, как постулируемое Шиндевольфом усиление интенсивности мутагенеза под влиянием космической радиации, или

трансгрессии и регрессии в трудах Ньюэлла (см. подр., Колчинский, 2002, с. 394–424). В посмертно изданной Американским философским обществом рукописи «Вымирание», работа над которой шла накануне смерти (Simpson, 1985), Симпсон заявлял, что не испытывает доверия к новейшим гипотезам о внезапных факторах массовых вымираний, включая и собранные в предшествующие пять лет доказательства о столкновении Земли с огромным астероидом в конце мелового периода.

По его мнению, при выделении периодов крупных преобразований флор и фаун нередко не учитывается фактическое различие между периодами больших и малых скоростей эволюции. Между тем требуется максимально полная информация об отношении общего числа таксонов, существовавших в отдельные периоды, к числу вновь возникших таксонов. Наши знания о скорости эволюции базируются, как правило, на констатации факта появления в палеонтологической летописи новых таксонов, но оно может быть и результатом подлинного новообразования, и следствием миграции, и просто итогом счастливого сочетания тафономических факторов.

В своей последней работе Шиндевольф (Schindewolf, 1969) не раз говорил, что его прежние представления о том, что ключевые признаки таксонов высокого ранга восходят к крупным мутациям и что размер вновь образованного таксона зависит от размера мутаций, больше уже не имеют значения. Практически он пришел к точке зрения, отстаиваемой в СТЭ. Тем самым все его возражения, выдвигаемые ранее против концепции Г. Хеберера об аддитивном типогенезе и квантовой эволюции Дж. Г. Симпсона, потеряли смысл. Как отмечал Г. Хеберер в третьем издании «Эволюции организмов» (Heberer, 1974), с признанием Шиндевольфа исчезала необходимость дискуссии о решающей роли в эволюции макромутаций. Парадоксальность ситуации состоит в том, что буквально через несколько лет уже сами сторонники СТЭ начали отводить макромутациям все большую роль в эволюции, а также была выдвинута концепция прерывистого равновесия как некая новая сальтационистская оппозиция СТЭ (Gould, Eldredge, 1977).

В разгар дискуссий вокруг гипотезы Гоулда и Элдриджа, Симпсон с полным правом заявил в предисловии к переизданию «Темпов и форм эволюции»: «Под прерывистостью здесь, в сущности, понимается то, что я подразумевал под квантовой эволюцией... происхождение вида или другого таксона путем исключительно быстрой эволюции» (Simpson, 1984, p. XXV). Действительно, авторы этой концепции, первоначально претендовавшие заменить ею СТЭ, фактически опирались на его гипотезу квантовой эволюции и даже использовали данную им краткую характеристику ее сущности, хотя и в несколько терминологически измененном виде: «punctuated equilibrium» вместо «unstable equilibrium».

Симпсон посчитал важным еще раз заявить, что, несмотря на неполноту палеонтологической летописи, палеонтология продолжает служить фактическим базисом для дарвинизма, который, по мнению Симпсона, совершенно неоправданно обвиняют в градуализме. По мнению Дж. Симпсона, Гоулд и Элдридж смешали в одну кучу под названием «градуализм» совершенно различные взгляды и представления. «Когда Гоулд, — продолжал Симпсон, —

определяет дарвинизм, неодарвинизм и СТЭ как градуализм, то это лишь соломенное чучело для его атак. Этот термин не имеет отношения ни к одной из тех школ, идеи которых он хотел бы отвергнуть. Градуализм, в представлении Гоулда, есть одна сторона непрерывного ряда — непрерывности и прерывистого равновесия. Таким образом, мы имеем здесь дело с противостоянием "или — или", без гегелевской или марксовской диалектики[3]. Это указание, что кажущееся противостояние между тезисом и антитезисом логически не ведет ни к одному или другому, а ведет к синтезу. Это то, что и делает синтетическая теория» (ibid, p. XXVI). В целом Симпсон весьма лояльно относился к концепции прерывистого равновесия, полагая, что она на самом деле не направлена против СТЭ, а лишь проясняет и акцентирует идеи, зародившиеся при разработке ее проблем (Simpson, 1976b, p. 5).

После перевода на английский язык книги П. Тейяра де Шардена «Феномен человека» (см. подробнее гл. 24) Симпсон выступил с резкой критикой изложенной в ней теологической трактовки эволюции в целом и происхождения человека в частности. Он указал на архаичность взглядов Тейяра де Шардена и их противоречие большинству фактов биологии и антропологии (Simpson, 1973). В отличие от Ф. Г. Добржанского, ценившего Тейяра де Шардена за попытку синтезировать науку и религию, Симпсон твердо заявил: «Я не компетентен судить о мистической теологии тейярдизма и не могу сказать ничего об ее обоснованности. Но я должен сказать, что она не вытекает ни из каких научных трудов самого Тейяра или из каких-либо предположений, принятых в науке. Из представленного между тем ясно, что божественное не очевидно» (ibid, p. 102).

Симпсон умел под влиянием новых фактов отказываться от своих прежних научных взглядов. Будучи в течение нескольких десятков лет принципиальным противником теории дрейфа континентов как не соответствующей данным палеонтологии он в конечном счете принял ее, о чем сообщил в письме в журнал "Science", правда, со многими уточнениями и оговорками (Simpson, 1970c). Симпсон продолжал сомневаться, что только на базе палеонтологических данных можно судить о месторасположении континентов в прошлом. В частности, он указывал, что даже на основе ископаемых млекопитающих, подобных листозавру (*Lystrosaurus)* в Центральной Азии, нельзя судить о том, что часть Азии в прошлом была соединена с Гондваной.

История и методология биологии

Уже в ранних работах по палеонтологии млекопитающих Симпсон проявлял интерес к методологии эволюционных исследований и историческим сюжетам. В 1942 г. он опубликовал свой первый большой исторический очерк, посвященный зарождению палеонтологии позвоночных в США (Simpson, 1942). В дальнейшем вопросы истории и методологии были тесно переплетены во многих его трудах.

[3] Это замечание Симпсона вызвано тем, что сам Гоулд не раз заявлял, что он сторонник диалектики и приверженец марксизма.

Центральное место в его исторических сюжетах занимал Ч. Дарвин. Уже заголовок первой симпсоновской публикации о нем «Значение Дарвина», ставшей предисловием к изданию в 1950 г. «Автобиографии» Ч. Дарвина, как бы предопределил круг его интересов в дарвиниане. Он не старался внести что-то новое в изучение дарвиновского наследства, а пытался только понять, прежде всего, для себя: «Кто такой Дарвин?», «Что он сделал для нас?», «Почему это было важным?», «Как дарвинизм развивался, став со временем основой современного синтеза?», «Какое значение это имеет для понимания нашего места в мире?». Симпсон старался доказать, что после трудов Дарвина «мир уже никогда не был таким же, как прежде» (Simpson, 1950, p. 1).

Впоследствии ему не раз приходилось писать предисловия к различным изданиям трудов и писем Ч. Дарвина, а также разного рода юбилейные статьи. Но всякий раз, обращаясь к творчеству Ч. Дарвина, Симпсон, как правило, выбирал одни и те же проблемы, адресуя свои сочинения не специалистам — историкам науки и биологам, а широкой публике. Казалось, он постоянно хотел доказать тезис, выбранный в качестве названия одной из своих статей, предназначенной для школьных учителей: «Сто лет без Дарвина — хватит» (Simpson, 1961b). Позднее это статья вошла в качестве главы в его книгу «Взгляд на жизнь» (Simpson, 1964), которую сам Симпсон считал главным философско-мировоззренческим сочинением. Он был убежден, что именно Дарвин смог впервые поставить правильно вопросы о мире и месте в нем человека.

В эту книгу вошла и другая статья Симсона «Мир, в который Дарвин ввел нас», написанная им также в годы празднования 100-летнего юбилея со дня выхода в свет «Происхождения видов». В ней он старался осмыслить значение дарвиновской революции для познания человеком окружающего мира (Simpson, 1960). Симпсон был уверен, что только благодаря Дарвину были решены проблемы целесообразности в живой природе, взаимодействия организма и среды, сущности и происхождения человека, намечен каузальный подход к явлениям природы и т. д. Сравнивая в одной из статей вклад Ж.-Б. Ламарка и Ч. Дарвина в современную науку, Симпсон подчеркнул, что именно Дарвин ввел в эволюционную биологию гипотетико-дедуктивный метод, в то время как Ламарк «в действительности не был ученым», так как «его метод — это не метод современной науки» (Simpson, 1961c, p. 239, 243). В рецензии на книгу М. Гизелина Симпсон согласился с тезисом о том, что Дарвин использовал гипотетико-дедуктивный метод при построении теории естественного отбора (Simpson, 1970b). Вместе с тем он считал ошибочным отказ от взгляда на Дарвина как на мастера индуктивного и сравнительного методов, предпочитая именовать дарвиновскую методологию в целом как эклектическую, то есть сочетавшую индуктивную, дедуктивную и сравнительную логику. Такой подход наиболее ярко проявился в дарвиновском решении проблемы общего предка, когда указывалось, что сходство может возникать и параллельно, и конвергентно. Различные сочетания методов можно обнаружить и в дарвиновских трактовках проблем биогеографии, филогении и др. Последним обращением Симпсона к творчеству Дарвина стали его комментарии к сборнику избранных трудов английского натуралиста, изданных в 1982 г. в Нью-Йорке.

Симпсон не раз обращался к вопросу о сущности науки и об особенностях биологии, которую считал главной отраслью знания, призванную со временем объединить все наши знания о мире (Simpson, 1963c). Одной из лучших статей об особенностях исторических естественных наук (геологии и палеонтологи) и их отличиях от экспериментальных физико-химических наук стала его публикация в журнале "Science" (Simpson, 1963d). Развивая высказанные там идеи, Симпсон позднее обратился к проблеме взаимоотношения основных принципов и методов исторической геологии и эволюционной теории в большей статье «Униформизм. К вопросу о принципе, теории и методе в гео- и биоистории» (Simpson, 1970a). В ней он разобрал основные концепции исторической геологии и эволюционной биологии XIX–XX вв., а также принципы, используемые каждой из них. Он наметил новый подход к обсуждаемой более ста лет проблеме об отношении методологических принципов исторической геологии Ч. Лайеля и теории естественного отбора (Завадский, Колчинский, 1977). Автор рассматривал принципы натурализма, униформизма, актуализма, историзма, эволюционизма, революционизма, неокатастрофизма и градуализма и был убежден, что нет оснований рассматривать дарвиновскую теорию как униформистскую концепцию.

Оценивая биологические воззрения Лайеля в области биологии, Дж. Симпсон писал, что согласно им, «существовали повторные создания видов, но внутри этого повторяющегося созидания сохранялся status quo» (Simpson, 1970a, p. 69). Изменения в органическом мире, по словам Симпсона, сводились Лайелем к тому, что существует последовательное вымирание одних видов и появление новых. Такие взгляды Симпсон правильно охарактеризовал как особую форму креационизма, согласно которой Творец постоянно участвует в создании новых видов, по уровню сложности не отличающихся от предыдущих. Эта оценка концепции Лайеля была поддержана Э. Майром, который рассматривал её как своеобразную форму катастрофизма: «Лайель расходится с Кювье только в том, что превращал катастрофы в события, касавшиеся скорее отдельных видов, чем фауны в целом» (Майр, 1975, с.12).

По мнению Симпсона, Лайель оказал влияние на Дарвина только в области геологии, что же касается эволюционных воззрений Дарвина, то они «были прямым опровержением, а не дополнением лайелевского униформизма» (Simpson, 1970a, p. 82). При этом термин «эволюционизм» Симпсон считал возможным использовать только в области биологии, чтобы избежать всякой двусмысленности. Антиэволюционную направленность биологических взглядов Лайеля, сохранявшуюся до середины 1860-х гг., Симпсон использовал в качестве аргумента для полного отрицания какого-либо идейного воздействия Лайеля на теорию естественного отбора.

Разбирая разногласия между неокатастрофизмом и дарвинизмом в трактовке вопросов о величине элементарного шага эволюции и о внезапных возрастаниях скорости эволюции на отдельных этапах истории органического мира, Симпсон предложил характеризовать позицию Дарвина и современных дарвинистов как градуализм, то есть учение о постепенной эволюции. «Учение о градуализме предполагает, что новые формы возникают при малых скоростях и небольшими шагами; учение же о неокатастрофизме — что фор-

мы возникают при громадных скоростях, иногда даже мгновенно и крупными шагами» (ibid, p. 72). Симпсон предостерегал вместе с тем от понимания градуалистического характера эволюции как постоянства ее скорости во все геологические периоды и у всех таксономических групп. Неравномерность темпов эволюции, по его мнению, обусловлена «колебаниями в интенсивности действия некоторых факторов эволюции» (ibid, p. 90). Такая трактовка дарвиновского градуализма была принята в историко-научной литературе. Поэтому вряд ли можно согласиться с утверждением Л. Лапорте о том, историки и философы науки игнорировали публикации Симпсона о Дарвине (Laporte, 2000, p. 77). Однако Лапорте прав в том, что Симпсон скорее старался рассказать о своем понимании Ч. Дарвина, чем дать историческую реконструкцию процесса познания. В исторических сюжетах Симпсон был философом, систематиком, а не историком. И не стал, да и не стремился, как Э. Майр, стать профессиональным историком науки.

Симпсон всегда с большим уважением относился к трудам своих учителей и предшественников, даже если их взгляды по коренным проблемам эволюции не совпадали. Один из своих первых биографических очерков, опубликованных в 1944 г. в приложении к 11-му тому «Американского биографического словаря» Симпсон посвятил выдающемуся американскому палеонтологу Г. Осборну, высоко оценив его вклад в развитие палеонтологии позвоночных. Позднее он не раз подчеркивал, что представления Г. Осборна о биопризнаках, согласно которым организм есть собрание независимо развивающихся признаков, стали основой теории мозаичной эволюции (Simpson, 1944). Симпсон не раз подчеркивал, что работы Осборна «полны неопровержимых доказательств независимого развития морфологических признаков через ряд мелких сдвигов, трансгрессирующих в ряду последовательных популяций» (Simpson, 1948, с. 100). Весьма сожалел Дж. Г. Симпсон об отсутствии научной биографии Г. Осборна, который «был последним из некогда возвышавшихся титанов, воплощавших в себе палеонтологию позвоночных как науку» (Simpson, 1978, p. 40–41). Отсутствие подобной биографии он объяснял падением интереса к обсуждению теоретических проблем палеонтологии в 1930-х гг., когда дискуссии среди палеонтологов по вопросам теории эволюции свелись к минимуму. Специалисты по беспозвоночным организмам были заняты систематикой и стратиграфией, основательно забыв теорию Э. Копа, которая к тому же ассоциировалась со скомпрометированным неоламаркизмом. Построения Осборна также были мало кому понятны даже при его жизни. Скотт пришел к выводу о необъяснимости эволюции ни с дарвинистской, ни с какой-либо другой точки зрения (Simpson, 1978, p. 114). Только через четверть века этот пробел в историко-биологической литературе был заполнен с выходом в свет биографии об Осборне (Regal, 2002). С большим уважением к своему старшему коллеге написан Симпсоном и очерк об антропологе В. К. Грегори (Simpson, 1971).

Одним из первых Симпсон постарался осмыслить процесс формирования СТЭ. В конце 1940-х гг. он считал, что в ее создании участвовали ученые шести стран: «Англии (Р. Фишер. Дж. Холдейн, Дж. Хаксли, К. Дарлингтон и К. Уоддингтон и Э. Форд), США (С. Райт, Г. Мёллер, Ф. Г. Добржанский,

Э. Майр, Л. Дайс и Дж. Л. Стеббинс), Германии (Н. В. Тимофеев-Ресовский и Б. Ренш), Франции (Ж. Тесье), СССР (С. С. Четвериков и Н. П. Дубинин), Италии (А. Бузатти-Траверсо)» (Simpson, 1949, p. 278). Каждый из этих авторов, подчеркивал Симпсон, будучи воспитан в разных исследовательских и национальных традициях, внес свой уникальный вклад в создаваемый синтез, и было бы странным ожидать идентичности их взглядов на все проблемы эволюции. К сожалению, Дж. Г. Симпсон не участвовал в конференции, посвященной созданию СТЭ, которую организовали Э. Майр и В. Провайн в 1974 г. Однако свои воспоминания о когнитивном и социально-культурном контексте формирования своих воззрений он изложил в виде кратких воспоминаний и ответов на вопросы Майра (Mayr, 1980). В какой-то степени его воззрения о вкладе палеонтологии в СТЭ нашли отражения в статье С. Гоулда, который фактически ограничился лишь анализом трудов самого Симпсона (Gould, 1980).

Представлениям о коллективном соавторстве в создании СТЭ соответствовали идеи Симпсона о природе научных революций, изложенные в конце 1970-х гг. (Simpson, 1977). Вопреки распространенным мифам о гениальных ученых-одиночках, совершавших переворот в мировоззрении, Симпсон доказывал, что фактически им чаще всего удавалось лишь распутать клубок накопившихся в той или иной отрасли знания нерешенных проблем и интегрировать идеи и концепции, предложенные их предшественниками и современниками. Для иллюстрации этого тезиса он использовал не только привычные для него теории Ч. Лайеля и Ч. Дарвина, но и астронома Н. Коперника и тектоника А. Вегенера. Симпсон подчеркивал, что научные революции готовят многие, а слава достается одному (ibid, p. 53).

Сам Симпсон считал лекцию «Проблема плана и цели в природе», произнесенную в 1947 г. в Принстоне, своим первым публичным обращением к «эволюционной философии». Эта работа была напечатана в журнале «Scientific Monthly», а в дальнейшем вошла в качестве специального раздела в одну из его главных книг по философии биологии «Взгляд на жизнь» (Simpson, 1964). Симпсон полагал, что кажущаяся целесообразность в природе является основной проблемой для «любой философии или науки» (Simpson, 1947, p. 481). В то же время ее реально нет, так как она лишь адаптация, возникшая под воздействием естественного отбора. Поэтому целесообразность в мире живого нельзя определять как некую противоположность случайности, но скорее как причинную взаимосвязь формы и функции.

Позднее центральное место в его работах по методологии стала занимать проблема реконструкции факторов и механизмов эволюционных процессов, протекавших в геологическом прошлом. Отстаивая идею о единстве микро- и макроэволюции, Симпсон вместе с тем никогда не писал об упрощенной процедуре применения актуализма, связанной с простым отождествлением современных процессов с событиями далекого геологического прошлого. В связи с этим он высказался за разграничение актуализма на две формы — ортодоксальную и современную (Simpson, 1970a). Первая опиралась на ошибочное положение о неизменности процессов, сил и причин природы на протяжении всей геологической и биологической истории. Такая форма актуализма была

аксиоматичной и уязвимой с точки зрения современной науки. Современный, или критический, актуализм свободен от такого догматизма и является необходимой основой всякого исторического исследования, так как настоящее всегда служит ключом к познанию прошлого. Симпсон выделяет три этапа исторического исследования: 1) сбор и обработка исторических данных (отложений, ископаемых остатков, следов жизнедеятельности организмов); 2) изучение современных эволюционно-биологических процессов; 3) сопоставление результатов, полученных на первом и втором этапах, с целью установления их сходства и различия. Эти методологические принципы он успешно использовал во всех своих исследованиях, убедительно демонстрируя их эвристическое значение и доказывая, что изучение микроэволюции — лишь ключ к познанию причин макроэволюции, но не исследование самих макроэволюционных процессов.

Симпсон отнюдь не был склонен механически экстраполировать знания о ныне действующих факторах и причинах эволюции на процессы далекого геологического прошлого. Напротив, он подчеркивал, что экстраполяция данных, полученных при изучении современных адаптивных преобразований популяций, должна проводиться с осторожностью и с учетом изменений в комбинациях всех факторов, а также колебаний в интенсивности и продолжительности действия каждого из них. Признавал он и значительную роль крупных изменений физико-географических, геологических или космических факторов (орогенез, дрейф материков, трансгрессии и регрессии моря, глобальные изменения климата и т. д.), но отказывался видеть в них ведущие факторы макроэволюции.

Огромное значение он уделял объективным трудностям определения скорости реальных процессов эволюции, отмечая, что всегда остается неясным, что избирается основой для такого измерения: генетическое, морфологическое или таксономическое изменение. По его мнению, генетическими методами практически невозможно измерять темпы эволюции, запечатленной в палеонтологической летописи, так как нельзя показать степень генетического изменения популяции за год, столетие или какую-то другую единицу абсолютного времени (Симпсон, 1948, с. 6). Столь же серьезные трудности возникают и при выборе меры морфологического изменения в единицу времени. Более простым представляется измерение темпов эволюции по изменению числа таксонов за единицу времени. Однако и в этом случае возникают непреодолимые трудности, так как объемы таксонов одного и того же ранга несопоставимы в разных группах организмов. При использовании этого показателя возможны ошибки, обусловленные субъективностью оценок ранга таксонов. Степень обоснованности ранга таксона весьма расплывчата, о чем прекрасно осведомлен любой систематик.

С целью ухода от субъективизма в оценке скоростей эволюции Симпсон предложил разделить скорости эволюции на брадителические, горотелические и тахителические. Однако он прекрасно понимал, что в конечном счете все сводится опять же к рангу и объему таксонов, со всеми вытекающими отсюда сложностями. «Неудивительно, что вся литература полна произвольных утверждений о быстрых или медленных темпах эволюции без анализа

объективных данных, позволяющих определить или сравнить темпы», — констатировал Симпсон и сетовал, что «в еще меньшей степени эти данные получали математическое выражение» (Simpson, 1953b, p. 3).

Восприятие идей Симпсона

Труды Дж. Г. Симпсона на протяжении более 50 лет привлекали внимание практически всего биологического сообщества. Главные его работы многократно переиздавались и переводились на иностранные языки, в том числе и на русский (Симпсон, 1948, 1983). Все эти издания были удостоены многочисленных рецензий. Практически невозможно проследить восприятие идей Симпсона в разных странах и разных биологических дисциплинах, а тем более их влияние на творчество того или иного ученого. Об исторической судьбе некоторых из них кратко говорилось уже в предыдущих разделах. Здесь же для примера приведу лишь отклики на книгу «Темпы и формы эволюции», общепризнанную как решающий вклад в создание СТЭ, а также важнейшие попытки далее развить одну из наиболее продуктивных его концепций «квантовой революции».

Многие архитекторы СТЭ сразу же откликнулись на книгу Симпсона «Темпы и формы эволюции» специальными рецензиями в наиболее авторитетных общенаучных и биологических журналах мира. Генетики оценили ее как продуктивную попытку ликвидировать разрыв между генетикой и палеонтологией. Наиболее эмоциональной была рецензия Ф. Г. Добржанского, напечатанная в ведущем генетическом журнале (Dobzhansky, 1945). Основоположник СТЭ приветствовал попытку Симпсона подвести генетический базис под макроэволюции и отнес книгу Симпсона к числу немногих в истории науки, подводивших черту под важнейшими этапами ее развития и положивших начало новым. По его мнению, далее будет невозможно обсуждать проблемы макроэволюции, игнорируя этот труд Симпсона. В то же время он полагал, что в дальнейшем потребуется дополненное и переработанное издание книги, в которой будет дано больше теоретических и фактических аргументов в пользу предложенной Симпсоном концепции. Согласен с ним был и Б. Гласс, который в ежеквартальном обзоре биологической литературы писал, что «доказательная база в книге весьма тонка» (Glass, 1945, p. 263), а С. Райт констатировал, что «это относительно небольшая книга, в которой сконцентрировано столь много» (Wright, 1945, p. 419). Реакция Райта в целом была довольно сдержанной. Он считал, что еще рано говорить о достигнутом согласии между палеонтологами и генетиками, скорее, речь идет об установленном контакте между этими отраслями знаний, отсутствовавшем еще несколько лет назад. Райт не увидел в книге чего-то принципиально нового, а изложенные там представления, ему казались «естественной дедукцией из принципов генетики» (Wright, 1945, p. 415).

С генетиками были согласны и натуралисты (Э. Майр, Дж. Хаксли, Дж. Э. Хатчинсон, К. Хэббс). Как отметил один из создателей современной экологии Хатчинсон, благодаря Симпсону сделан наиболее существенный вклад со стороны

палеонтологии в познание форм эволюции, и «это достигнуто благодаря интеграции палеонтологических исследований с методами математики и генетики популяций» (Hutchinson, 1944, p. 356). В краткой заметке в общенаучном американском журнале Хатчинсон подчеркнул также, что представления Симпсона объясняют не только «эволюцию видов, но и более крупных таксонов» (Hutchinson, 1945, p. 120). Благожелательно к книге Симпсона отнесся и один из создателей СТЭ английский биолог Дж. Хаксли: «Доктор Симпсон сформулировал сложные вопросы, напоминая зоологам о многих палеонтологических фактах, которые они были склонны игнорировать как неизвестные или неудобные, и в то же время предложил их решения в терминах генетики» (Huxley, 1945, p. 3).

Среди сотен рецензий ведущего американского историка биологии и библиографа К. Циркле, опубликованных в 1930–1960-е гг. главным историконаучным журналом "Isis", была и короткая заметка о книге Дж. Г. Симпсона. Циркле с удовлетворением констатировал, что «палеонтология млекопитающих отказалась от своей прежней роли лишь поставщика данных о результатах эволюции и сделала существенный вклад в наши знания о ее движущих силах» (Zirkle, 1947, p. 109).

На фоне столь единодушного приема книги со стороны разных кругов биологического сообщества красноречиво молчание коллег Дж. Г. Симпсона. Палеонтологи и не хвалили, и не ругали ее. В главном их органе "Journal of Paleontology" не было напечатано ни положительных, ни отрицательных рецензий. Исключением в палеонтологическом сообществе был только палеонтолог позвоночных из Принстонского университета Глен Джепсен, который, когда готовил свою рецензию к печати, уже знал общую реакцию на эту книгу генетиков и натуралистов, но полагал, что в предшествовавших обзорах они «пропустили наиболее оригинальный вклад Симпсона в интерпретацию палеонтологического факта и эпистемологию» (Jepsen, 1946, p. 538). Сам Джепсен основное внимание уделял трактовкам Симпсоном брадителии и тахителии, сальтаций, ортогенеза и инерции, его отказу объяснять отсутствие переходных форм неполнотой палеонтологической летописи. Он хвалил книгу за то, что в ней одной из центральной тем является проблема адаптаций, а также за тщательное разграничение таких взаимосвязанных понятий как «символ и объект, бытие и становление, объяснение и описание, факт и сообщение, примитивный и специализированный, фиксация факта и артефакт» (ibid, p. 540). В целом Джепсен был согласен, что книга «Темпы и формы эволюции» представляет собой значительный вклад со стороны палеонтологии в каузальное объяснение эволюции.

Выдающийся отечественный эволюционист А. А. Парамонов во вступительной статье к русскому переводу книги Симпсона анализировал ее в рамках традиций того времени, требовавших обязательного указания слабости трудов зарубежных авторов, не знакомых с методологией диалектического материализма и с достижениями советской биологии (Парамонов, 1948). Но и сквозь критические замечания просматривается положительная оценка «Темпов и форм эволюции», которые Парамонов характеризовал как интересную попытку связать «палеонтологический материал с современностью» и дать ему причинное объяснение.

Важным этапом в утверждении СТЭ сыграл симпозиум в Принстоне в 1947 г., материалы которого были опубликованы два года спустя в коллективной монографии «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics..., 1949). Ее редакторами были Г. Джепсен, Дж. Г. Симпсон и Э. Майр. Подобный выбор редакторов сам по себе свидетельствовал о признании заслуг Симпсона в формировании нового эволюционного синтеза. Кроме того, более двадцати ссылок на его книгу было в статьях других участников монографии, что превышало ссылки на труды других архитекторов синтеза, включая даже Ф. Добржанского, Э. Майра и Дж. Хаксли. В основном цитировали идеи Симпсона об измерении и объяснении различных скоростей эволюции, гипотезу квантовой эволюции, трактовку взаимодействий организм — среда в свете концепции адаптивной зоны, количественный подход к палеонтологическим данным и их проверку с точки зрения экспериментальной биологии и др.

Более двух десятков раз Симпсон цитировался и в другой коллективной монографии, ставшей стандартным текстом в области экологии на последующие два десятилетия (Allee et al., 1949). В главе «Экология и эволюция», написанной крупнейшим специалистом в области социальных насекомых А. Эмерсоном, больше всего ссылок на симпсоновскую трактовку «эволюционного детерминизма», особенно эволюционной роли размера и изменчивости популяций, мутаций и скорости мутационного процесса, естественного отбора. Таким образом, вклад Симпсона в СТЭ изначально оценивали как равнозначный с вкладами других ее архитекторов: Дображанского, Майра и Хаксли в решение общих проблем эволюции, а не только отмечали новую трактовку им специфических палеонтологических проблем. Именно поэтому его идеи были так быстро приняты и усвоены как генетиками, так и полевыми натуралистами.

Столь же быстро их взяли на вооружение и другие архитекторы эволюционного синтеза, труды которых вышли уже после 1944 г. (Б. Ренш, Г. Хеберер, Дж. Л. Стеббинс). Так, например, концепция аддитивного типогенеза Г. Геберера, сформулированная в 1948 г., включала в себя многие идеи и аргументы Симпсона, на которого сам автор неоднократно ссылался (Heberer, 1948). Три года спустя в Гёттингене был издан его перевод книги Симпсона на немецкий язык (Heberer, 1951), в предисловии к которому переводчик писал о решающем воздействии идей Симпсона на преобразование его концепции филетического типогенеза (см. подр. гл. 12). Более десяти раз цитировал Симпсона Дж. Г. Стеббинс в книге «Изменчивость и эволюция растений», описывая возможность быстрой эволюции в мире растений (Stebbins, 1950). В третьем издании книги «Генетика и происхождение вида», вышедшей в 1951 г., Добржанский неоднократно ссылался на идеи Симпсона об ортоселекции и ортогенезе, предпочитая, правда, цитировать его более поздние труды, которые были более популярными и включали больший круг проблем, подкреплявших воззрения самого Добржанского.

Хотя русский перевод книги Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» успел выйти в свет как раз накануне августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. и советские биологи имели возможность ознакомиться с его основными гипотезами, восприятие его идей в русскоязычным пространстве затянулось на

несколько десятилетий. И это нельзя объяснить лишь социально-культурной обстановкой, обусловленной борьбой с лысенкоизмом и политико-идеологическим контролем со стороны ЦК ВКП(б)/КПСС в условиях холодной войны. Критическое отношение к идеям Симпсона, прежде всего, надо искать в традициях отечественного сообщества биологов-эволюционистов, связанных с макроэволюционными представлениями школы А. Н. Северцова — И. И. Шмальгаузена о главных направлениях эволюции (арогенез, аллогенез, катагенез, гипергенез и т. д.). Естественно, идеи Симспона о различных формах эволюции, особенно о квантовой эволюции, смене фаз бурного формообразования и градуальной эволюции, о преадаптации и постадаптации казались неприемлемыми многим отечественным эволюционистам, и прежде всего их лидеру И. И. Шмальгаузену.

Наверно, И. И. Шмальгаузен был единственным из главных архитекторов СТЭ, кто в своих напечатанных работах, по-видимому, никогда не ссылался на книгу Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции». Однако из его доклада «Проблема приспособления у Дарвина и у антидарвинистов» на конференции по проблемам дарвинизма в МГУ 3 февраля 1948 г., опубликованного впервые только в 1966 г., видно, что его отношение к трудам Дж. Г. Симпсона сначала было резко отрицательным (Шмальгаузен, 1966). Посвятив значительную часть своего доклада концепции квантовой эволюции, Шмальгузен оценил ее как «несостоятельную» и «разрушающую о с н о в ы теории Дарвина» (там же, с. 18, 19). Особенно неприемлемыми для него оказались представления Симпсона о преадаптации и быстрой эволюции в малых изолированных популяциях. По его мнению, именно в них общий темп эволюции был крайне низок «и никогда не приводил к крупным преобразованиям» (там же, с. 18). В дальнейшем Шмальгаузен признал реальное значение преадаптации в «некоторых наиболее простых случаях и в особенности для регрессивной эволюции» (Шмальгаузен, 1969, с. 162), но по-прежнему быстрые преобразования приурочивал к многочисленным популяциям с большим мобилизационным резервом и живущим в различных условиях среды (Шмальгаузен, 1968, с. 184–185). Хотя он не ссылался на Симпсона, можно судить, что все-таки под влиянием Симпсона произошла коррекция его прежней позиции по отношению к концепциям преадаптации и квантовой эволюции. Это особенно заметно в разделе об условиях вскрытия и мобилизации резервов мутационной изменчивости (Шмальгаузен, 1968, с. 185–196).

Выше уже говорилось о критических замечаниях А. А. Парамонова по поводу квантовой эволюции во вступительной статье к русскому переводу «Темпов и форм эволюции» (Парамонов, 1948). Он не принял гипотезу квантовой эволюции, полагая, что в ней все же постулируется особый механизм макроэволюции, действующий помимо естественного отбора. Не принимая гипотезу квантовой эволюции, Ю. М. Оленов особенно неудачной считал в ней представления о инадаптивной стадии эволюции. В то же время он допускал: «...Если плохо приспособленная форма не погибнет в жизненной борьбе, что происходит почти всегда (но все-таки не всегда), то она может вырваться на новую дорогу и ее отдаленные потомки могут обогнать на пути прогрессивной эволюции своих когда-то более мощных соперников, как это происходило

не раз в истории органического мира» (Оленов, 1961, с. 110). Н. П. Дубинин отмечал взгляды Дж. Г. Симпсона на ускорение темпов эволюции в «моменты первичного становления новых крупных систематических категорий» (Дубинин, 1966, с. 636). В то же время он критиковал его трактовку преадаптаций, которая вполне объяснима с позиций «генетических реактивных популяционных систем», открытых Дубининым еще в 1948 г. (там же, с. 638).

Палеонтолог и историк науки Л. Ш. Давиташвили не раз обращался к творчеству Д. Г. Симпсона, порой меняя свои оценки. Сначала он называл Симпсона «одним из лучших знатоков нижнетретичной флоры млекопитающих» и охотно ссылался на его труды для доказательств неполноты палеонтологической летописи и продолжительной эволюции млекопитающих еще в мезозое (Давиташвили, 1940, с. 242–243). В дальнейшем, однако, Симпсон стал излюбленным объектом разносной критики со стороны Давиташвили, посвятившего ему в 1966 г. несколько десятков страниц в книге о состоянии эволюционной теории в Западной Европе и США (Давиташвили, 1966). Давиташвили обвинял Симпсона в недарвиновской трактовке естественного отбора, в непродуманности гипотез, в терминологической беспечности, в близости к ортогенетическим и сальтационным концепциям эволюции и т. п. (там же, 76, 92–104, 106, 109–110 и др.). Столь особое внимание Давиташвили к Симпсону объясняется тем, что он считал последнего главным теоретиком СТЭ.

Крах лысенкоизма в СССР, приход в 1960–1970-х гг. нового поколения в отечественную эволюционную теорию, рассматривавшуюся с тех пор как неотъемлемая часть СТЭ, изменили и отношение к оригинальным идеям Симпсона. Отныне его труды российские авторы цитировали с большим почтением как классические, а в обобщающих сводках упоминали порою чаще, чем труды других создателей СТЭ (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 2004). В трудах К. М. Завадского и его учеников подробно анализировался общий вклад Симпсона в создание современного эволюционного синтеза, а также в разработку проблем арогенной эволюции (Завадский, 1971), преадаптации (Георгиевский, 1974, с. 97–100, 111–114), направленности эволюции (Сутт, 1974, с. 53–54) и др.

В западном же биологическом сообществе гипотеза квантовой эволюции всегда находилась в центре оживленной дискуссии и была источником новых оригинальных идей. В книге «Зоологический вид и эволюция» Э. Майр (Mayr, 1963) называл ее одной из наиболее продуктивных гипотез прогрессивной эволюции, которая вполне удовлетворительно описывает возможный путь образования крупных таксономических групп от семейства и выше и согласуется с данными как неонтологических наук, так и палеонтологии. Разрабатываемые в генетике популяций представления об условиях быстрой эволюции Симпсон успешно применил для объяснения макроэволюционных явлений. В свою очередь, отдельные элементы учения о квантовой эволюции были использованы в разрабатываемых в области микроэволюции представлениях о «генетических революциях» самого Э. Майра (Mayr, 1954) и «квантовом видообразовании» В. Гранта (1980).

Идея квантовой эволюции заняла центральное место в концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Элдриджа (Eldredge, Gould, 1972; Gould,

Eldredge, 1977), вызвавшей ожесточенную дискуссию (Колчинский, 2002, с. 430–654). В этой дискуссии участвовал сам Симпсон, который подметил важную черту концепции прерывистого равновесия, в которой по существу не было ничего нового, так как она попросту проясняла и акцентировала идеи, зародившиеся при разработке проблем СТЭ, в том числе и гипотезу квантовой эволюции, представление о чередовании периодов видового стазиса и резких преобразований видов и т. д. (Simpson, 1976b, p. 5). Правда, сам Гоулд в пик дискуссий вокруг концепции прерывистого равновесия старался всячески отмежеваться от Симпсона. В одной из глав коллективной монографии «Революция в палеонтологии: очерки развития современной палеонтологии» (The Paleobiological Revolution..., 2009), вышедшей под редакцией Д. Сепкоского и М. Рьюза, Дж. Кэйн правильно подчеркивает, что Гоулд умышленно стремился всячески дискредитировать труды Симпсона, чтобы его собственная версия прерывистой макроэволюции стала основой для идентификации современной палеонтологии (Cain, 2009, p. 346–364). Эту идею Кэйн удачно отразил в названии главы «Ритуальное отцеубийство: почему Стивен Гоулд предательски уничтожал Георга Симпсона».

Незадолго до своей смерти С. Гоулд вспоминал, что два события определили выбор его жизненного пути: знакомство с палеонтологией в образе *Tyrannosaurus,* которого он увидел в пятилетнем возрасте в Музее естественной истории, и эволюцией, о которой он впервые прочитал в 11 лет в книге Дж. Г. Симпсона «Значение эволюции» с «огромным интересом и минимальным пониманием» (Gould, 2002, p. 38). С тех пор интерес к палеонтологии у автора концепции прерывистого равновесия был неотделимо связан с эволюцией. При этом познание причин эволюции казалось ему более важным, чем сам процесс эволюции с ее грандиозными, поражающими воображение результатами. Таким образом, именно благодаря Симпсону интересы Гоулда, как и многих других выдающихся учеников и последователей Симпсона, были сконцентрированы на проблемах макроэволюции. Можно привести сотни аналогичных свидетельств выдающихся биологов-эволюционистов и палеонтологов об огромном воздействии трудов Симпсона на их творчество. В то же время они отмечали, сколь нелегко с ним было в общении, в дискуссиях и с каким трудом он признавал свои ошибки. По словам Гоулда, «Симпсон не был столь непринужден, чтобы нравиться» (Цит. по: Moore, Decker, 2009, p. 323).

Симпсон впервые показал, как можно объяснить факты неравномерности темпов эволюции и резкого возрастания скоростей эволюции на различных этапах филогенеза, не прибегая к помощи каких-то факторов необычайной природы. Со временем его влияние на развитие эволюционной идеи в какой-то степени стало даже превосходить воздействие других архитекторов СТЭ, если судить по ссылкам на них в обобщающих сводках. Так, например, Э. Майр в книге «Рост биологического знания» цитировал Симпсона 20 раз, тогда как Ф. Добржанского — 8, Дж. Хаксли — 7, С. Райта — 5, Дж. Б. С. Холдейна — 5, Р. Фишера — 4, Дж. Стеббинса — 3. Только на труды одного современного биолога-эволюциониста Майр ссылался чаще, чем на работы Симпсона. Это были труды самого Майра. Их он процитировал 28 раз.

Роль Дж. Г. Симпсона в формировании современной эволюционной палеонтологии

Среди палеонтологов XIX — начала XX в. было широко распространено мнение, что палеонтологии, изучающей реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит решающая роль в объяснении причин и закономерностей эволюции. Достаточно напомнить имена Э. Зюсса, Э. Копа, О. Йекеля, Ш. Депере, Г. Осборна, О. Абеля, К. Циттеля, К. Бойрлена, Э. Дакке, О. Шиндевольфа, Д. Роза для того, чтобы убедиться, насколько глубоко укоренилось в палеонтологии убеждение, что филогенетические закономерности эволюции, выявленные при реконструкции отдельных филумов и всей картины органической эволюции, якобы и являются ее факторами и причинами. Подобная абсолютизация значения данных палеонтологии породила столь же диаметрально противоположные суждения. Так, еще столетие назад Т. Гексли (Гексли, 1927, с. 114) утверждал, что «данные палеонтологии вполне совместимы с любой формой учения о прогрессивном изменении». В той или иной форме это утверждение можно было встретить и в других работах по эволюционной теории. Не случайно А. А. Борисяк писал: «Обычно говорят, что палеонтология изучает конечный результат действия механизма эволюции... и не имеет данных для восстановления этого механизма. Последнее — дело экспериментальных биологических наук» (Борисяк, 1973, с. 123).

Между тем развитие эволюционной палеонтологии в середине XX в. показало, сколь ошибочным является стремление отказать ей в праве участвовать в изучении каузальных основ эволюции. Напротив, «в современную эволюционную теорию органически входят не только факты палеонтологии, раскрывающие общий ход эволюции жизни на Земле, но также факты и концепции, имеющие первостепенное значение для самих основ эволюционного учения» (Татаринов, 1982). Современные методы исследования фоссилизированных остатков дают возможность изучать не только размах изменчивости в ископаемых популяциях, прежде всего морских форм, но и позволяют проследить распространение тех или иных признаков во времени, установить направление в преобразовании популяции, его зависимость от биоценотической среды, роль миграции и изоляций в формировании внутривидовых и видовых форм и т. д. Собранные послойно большие серии ископаемых остатков позволяют выявить и изучить изменчивость по многим признакам на основе современных методов популяционного анализа и статистической обработки данных. Как было показано на голоценовых популяциях субфоссильных видов бурых и белых медведей, лосей, зубров и туров, понимание причин вымирания отдельных популяций и особенностей внутривидовых изменений млекопитающих в послеледниковый период лимитируется скорее ограниченностью знаний о факторах микроэволюции современных популяций, недостатками в трактовке подвидов, спорностью границ и объемов внутривидовых единиц (Паавер, 1965).

Вопреки мнению о совместимости фактов палеонтологии с всякими эволюционными концепциями, в том числе и идеалистическими, было доказано,

что палеонтологический материал не согласуется с ортогенетическими, номогенетическими, финалистическими, неокатастрофистскими, а тем более идеалистическими концепциями эволюции. В настоящее время можно твердо сказать, что данные палеонтологии совместимы только с учением о естественном отборе.

В ходе дискуссий о прерывистом равновесии было еще раз показано, что представления о практической неизменности видов на протяжении длительных периодов их существования и о скачкообразном их преобразовании основаны на ошибочной с точки зрения палеонтологии трактовке скачкообразности. Постулируемый в палеонтологических работах скачок является таковым только в геологическом масштабе времени. В действительности же он растянут на несколько десятков тысяч лет. В целом была подтверждена точка зрения, что хотя макроэволюция и составляет самостоятельный раздел эволюционной теории, для него отнюдь не требуется разрабатывать специальную концепцию прерывистого равновесия, в корне отличную от учения о микроэволюции. Более того, только совместные усилия биологов, изучающих преобразования живого на микро- и макроуровнях, могут обеспечить прогресс в познании каузальных основ и закономерностей эволюции.

В обоснование и утверждение этой точки зрения в современной эволюционной теории и во внедрение методов современной популяционной биологии в практику палеонтологических исследований решающий вклад внес Симпсон. Его работы положили начало изучению преобразований ископаемых популяций, а не организмов, и таким образом способствовали тому, что из поставщика наиболее серьезных возражений против СТЭ палеонтология превратилась в поставщика наиболее убедительных ее доказательств. В результате документы грандиозного процесса органической эволюции, разворачивавшейся на протяжении миллиардов лет, стали доступны современным методам каузального анализа адаптациогенеза. Тем самым был открыт путь к изучению движущих сил эволюции во временных масштабах, недоступных для неонтологических наук.

Литература

Борисяк А. А. Избранные труды. М. : Наука, 1973. 357 с.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936–960.

Воронцов Н. Н. Джордж Гейлорд Симпсон (1902–1984) и его вклад в развитие териологии в теории эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 120–129.

Гексли Т.-Г. О причинах явлений в органическом мире. 2-е изд., испр. М. ; Л. : Госиздат, 1927. 156 с.

Георгиевский А. Б. Проблемы преадаптации. Л. : Наука, 1974. 146 с.

Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М. : Наука, 1970. 276 с.

Грант В. Эволюция организмов. М. : Мир, 1980. 407 с.

Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. 263 с.

Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учение на Западе. М. : Наука, 1966, 243 с.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 743 с.

Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза // Журн. общ. биол. 1971. Т. XXXII. № 5. С. 515–529.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Колчинский Э. И. Юбилеи Ч. Дарвина в когнитивных и социально-культурных контекстах // Ист.-биол. исслед. 2009. Т. 1. № 1. С. 15–48

Колчинский Э. И., Любомиров Д. Е. Об одном из направлений в становлении теории макроэволюции // Дарвинизм. История и современность. Л. : Наука, 1988. С. 168–178.

Колчинский Э. И., Любомиров Д. Е. Вклад Дж. Г. Симпсона в формирование и развитие синтетической теории эволюции // Ист.-биол. исслед. М. : Наука, 1989. Вып. 10. С. 70–89.

Любомиров Д. Е. Вклад Дж. Г. Симпсона в познание закономерностей эволюции // Микро- и макроэволюция. Материалы симпозиума «Микро- и макроэволюция». Кяярику. 2–5 сентября 1980 г. / ред. К. Л. Паавер и Т. Я. Сутт. Тарту : Riiklik Ülikol, 1980. С. 180–184.

Майр Э. Смена представлений, вызванная дарвиновой революцией // Из истории биологии. М., 1975. Вып. 3. С. 3–25.

Оленов Ю.М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. 163 с.

Паавер К. Л. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин : Валгус, 1965. 245 с.

Парамонов А. А. Вступит. статья // Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. С. 5–16.

Северцов А. С. Основы теории эволюции. М. : Изд-во МГУ, 1987. 320 с.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции / пер. М. Л. Бельговского и В. В. Хвостовой ; вступит. ст. А. А. Парамонова. М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция: История млекопитающих Южной Америки. М. : Мир, 1983. 256 с.

Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин : Валгус, 1977. 139 с.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. : Наука, 1976. 258 с.

Татаринов Л. П. Палеонтология и ее проблематика // Вестн. АН СССР. 1982. № 1. С. 65–76.

Татаринов Л. П. Очерки по эволюции рептилий. М. : ГЕОС, 2006. 232 с. (Тр. ПИН РАН. Вып. 290.)

Татаринов Л. П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М. : ГЕОС, 2009. 377 с. (Тр. ПИН РАН. Вып. 291.)

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н, Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 407 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы приспособления у Дарвина и антидарвинистов // Философские проблемы современной биологии. Л. : Наука, 1966. С. 14–28.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. : Наука, 1968. 451 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л. : Наука, 1969. 493 с.

Яблоков А. Н., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 2004. 310 с.

Alee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. Principles of animal ecology. Philadelphia : W. B. Saunders, 1949. 837 p.

Behavior and evolution / ed. A. Roe, G. G. Simpson. New Haven : Yale Univ. Press, 1958. VIII + 557 p.

Bock W. The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. № 4. P. 288–306.

Cain J. A. Georg Gailord Simpson's «History of the Section of Vertebrate Paleontology in the Paleontological Society» // J. Vertebr. Paleont. 1990. Vol. 10. P. 40–48.

Cain J. A. Building a Temporal Biology: Simpson's Program for Paleontology during an American Expansion of Biology // Earth Science History. 1992. Vol. 11. P. 30–36.

Cain J. A. Short notes. Missing items from published bibliographies for George Gaylord Simpson // Arch. of Nat. Hist. 2004. Vol. 31. P. 353–355.

Cain J. A. Ritual Patricide: Why Stephen Jay Gould Assassinated George Gaylord Simpson // The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski, M. Ruse. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2009. P. 346–363.

Dacqué E. Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin : G. Börnträger, 1935. VIII + 486 S.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York : The Columbia Univ. Press, 1937. 321 p.

Dobzhansky Th. Genetics of Macroevolution: Review of Tempo and Mode in Evolution // J. of Heredity. 1945. Vol. 36. P. 113–115.

Eimer G. H. Th. Die Entstehung der Arten: auf Grund von Vererbung erworbener Eigenschaften nach des Gesetzen organischen Wachsens; Th. I. Ein Beitrag zur einheitlichen Auffassung der Lebenswelt. Jena : Gustav Fisher. 1. XII + 461 S. ; Th. II. Orthogenesis der Schmetterlinge: ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung; zugleich eine Erwiderung an August Weismann. Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1897. VI + 513 S.

Eldredge N. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1985. VII + 237 p.

Eldredge N. Macroevolution Dynamics. New York, St. Louis ; San Francisco : McGraw-Hill Publishing Company, 1989. 228 p.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. San Francisco : Freeman Cooper, 1972. P. 82–115.

Genetics, Paleontology and Evolution / eds. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.

Gershenowitz H. Georg Gailord Simpson and Lamark // Indian Journal of Hist. of Sci. 1978. Vol. 13. № 1. P. 56–68.

Glass B. Review of Tempo and Mode in Evolution // Quart. Rev. of Biol. 1945. Vol. 20. P. 261–263.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1940. 436 p. (2nd ed. — 1982).

Gould S. J. G. G. Simpson. Paleontology and Modern Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 153–172.

Gould S. J. Recording Marvels. The Life and Work of George Gayrlord Simpson // Evolution. 1985. Vol 39. P. 229–232.

Gould S. J. Tempo and Mode in the macroevolutionary reconstruction of Darwinism // Proc. Nat. Acad. Sci. of USA. 1994. Vol. 91. P. 6764–6771.

Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 2002. 1464 p.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.

Green M. Two evolutionary theories // Brit. J. Phil. Sci. 1958. Vol. 34. № 9. P. 110–127.

Heberer G. Über additiven Typogenese // Verh. Detsch. Zool. Ges. in Kiel, 1948. S. 25–31.

Heberer G. [Übersetzung] // G.G. Simpson. Zeitmasse und Ablaufformen der Evolution. Göttingen : Musterschmidt, 1951. XI + 331 S.

Heberer G. Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen. Dritte Aufl. Stuttgart : Fischer Verlag, 1974. Bd 3. S. 395–444.

Hecht M. K., Schaeffer B., Patterson B. et. al. George Gaylord Simpson: His Life and Works to the Present // Evol. Biol. 1972. Vol. 6. P. 1–29.

Henning W. Phylogenetic systematic. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

Hutchinson G. E. Review of Tempo and Mode in Evolution // Amer. J. of Sci. 1944. Vol. 243. P. 356–358.

Hutchinson G. E. Marginalia // Amer. Scientist. 1945. Vol. 33. P. 120.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Urwin. 1963. (1-е изд. — 1942). 652 p.

Huxley J. Genetics and Major Evolutionary Change: Review of Tempo and Mode in Evolution // Nature. 1945. Vol. 156. P. 3–4.

Jepsen C. L. Review of Tempo and Mode in Evolution // American Midland Naturalist. 1946. Vol. 35. P. 538–541.

Journet D. Synthesizing Disciplinary Narratives: George Gaylord Simpson's Tempo and Mode in Evolution // Social Epistemology. 1995. Vol. 9. P. 113–150.

Junker T. George Gaylord Simpson // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. II / Hrsg. von I. Jahn und M. Schmitt. München : C. H. Beck, 2001. S. 471–489.

Laporte L. F. Simpson's Tempo and Mode in Evolution. Revisited // Proc. Amer. Phil. Soc. 1983. Vol. 127. P. 365–417.

Laporte L. F. The World into Which Darwin led Simpson // J. Hist. Biol. 1990. Vol. 23. P. 499–516.

Laporte L. F. George G. Simpson. Paleontology and the Expansion of American Biology // The Expansion of American Biology / ed. K. R. Benson. New Braunswick: Rutgers Univ. Press, 1991. P. 80–106.

Laporte L. E. Simpson on Species // J. Hist. Biol. 1994. Vol. 27. P. 141–159.

Laporte L. E. George Gaylord Simpson. Paleontologist and evolutionist. New York : Columbia Univ. Press. 2000. XIV + 332 p.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Evolution as Process / eds. J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford. London : Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.

Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1963a. 797 p.

Mayr E. Simpson G. G. // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 452–461.

Moore R., Decker M. More than Darwin. The People and Places of the Evolution-Creationism-Controversy. Berkley ; Los Angeles ; London : Univ. of California, 2009. 415 p.

Olson E. C. George Gaylord Simpson, June 16, 1902 — October 6, 1984 // Biographical Memoirs of Nat. Acad. Sci. of USA. 1991. Vol. 60. 331–353 p.

Regal B. Henry Fairfield Osborn. Race and the Search for Origin of Man. Burlington, 2002. 219 p.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwickluunglehre und Genetik. Berlin : G. Borntträger, 1936. 108 S.

Schindewolf O. H. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart : E. Sweiizerbart, 1950. 505 S.

Schindewolf O. H. Über den «Typus» im morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz ; Wiesbaden : Steiner, 1969. 77 S.

Simpson G. G. Mesozoic mammalia I. American triconodonts // Amer. J. of Sci. 1925. Vol. 210. P. 145–165; 334–358.

Simpson G. G. A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological department of the British museum. London : Printed by order of the Trustees, 1928. X + 215, [24] p.

Simpson G. G. American Mesozoic Mammalia. New Haven : Yale Univ. Press ; London, H. Milford : Oxford Univ. Press, 1929. XV + 235 p.

Simpson G. G. A new classification of mammals // Bull. of the Amer. Museum of Natural Hist. 1931. Vol. 59. P. 259–293.

Simpson G. G. Attenting Marvels: A Patagonian Journal. New York ; London : Macmillan, 1934. 295 p. (2nd ed. with an introduction by L. Gould. Alexandria : Time-Life Books, 1982. XXV + 289 p.)

Simpson G. G. Patterns of Phyletic evolution // Bull. Geol. Soc. Amer. 1937a. Vol. 48. P. 303–314.

Simpson G. G. Supra-specific Variation in Nature and Classification from View-point of Paleonthologist // Amer. Natur. 1937b. Vol. 71. P. 236–267.

Simpson G. G. The Fort Union of the Crazy Mountain Field, Montana, and Its Mammalian Faunas // Bull. of US National Museum. 1937c. Vol. 169. P. 1–287.

Simpson G. G. Antarctica as a faunal migration route // Proc. Sixth Pacific Congress. 1939. P. 755–768.

Simpson G. G. Mammals and Land Bridges // J. of the Washington (D. C.) Academy of Sci. 1940a. Vol. 30. P. 137–163.

Simpson G. G. Studies on the Earliest Primates // Bull. of Amer. Museum of Natural Hist. 1940b. Vol. 77. P. 185–212.

Simpson G. G. Types in modern taxonomy // Amer. J. of Sci. 1940c. Vol. 238. P. 413–431.

Simpson G. G. The beginnings of vertebrate paleontology in North America // Proc. of the Amer. Philos. Soc. 1942. Vol. 86. P. 130–188.

Simpson G. G. Criteria for genera, species, and subspecies in Zoology and Paleozoology // Annals of the New York Academy of Sciences. 1943. Vol. 44. P. 145–178.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G. G. The principles of classification and a classification of mammals // Bull. of Amer. Museum of Natural Hist. 1945. № 85. P. 1–350.

Simpson G. G. The problem of plan and purpose in nature // Scientific Monthly. 1947. Vol. 64. P. 481–495.

Simpson G. G. The Beginning of the Age of Mammals in South America. Part. 1 // Bull. of Amer. Museum of Natural Hist. 1948. Vol. 91. 232 p.

Simpson G. G. The Meaning of Evolution. New Haven, Yale University Press, 1949. 364 p.

Simpson G. G. The meaning of Darwin // Charles Darwin's Autobiography / ed. by F. Darwin. New York : Henry Schumann, 1950. P. 1–11.

Simpson G. G. Horses; the story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. New York : Oxford Univ. Press, 1951a. XXIV + 247 p.

Simpson G. G. The species concept // Evolution. 1951b. Vol. 5. P. 285–298.

Simpson G. G. Evolution and Geography: An Essays on Historical Biogeography with Special Reference to Mammals. Eugene, Oregon : Oregon State System of Higher Education, 1953a. 63 p.

Simpson G. G. The Major Features of Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953b. 434 p.

Simpson G. G. Life of the past: an introduction to Paleontology. New Haven : Yale Univ. Press, 1953c. 198 p.

Simpson G. G. Mesozoic Mammles and the polyphyletic origin of Mammals // Evolution. 1959a. Vol. 13. № 3. P. 405–414.

Simpson G. G. The nature and origin of supraspecific taxa // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 1959b. Vol. 24. P. 255–271.

Simpson G. G. The world into which Darwin led us // Science. 1960. Vol. 131. P. 966–974.

Simpson G. G. Principles of Animal Taxonomy. New York : Columbia Univ. Press, 1961a. 247 p.

Simpson G. G. One hundred years without Darwin are enough // Teachers College Record. 1961b. Vol. 62. P. 617–626.

Simpson G. G. Lamarck, Darwin, and Butler // The Amer. Scholar. 1961c. Vol. 30. P. 238–249.

Simpson G. G. Primate taxonomy and recent studies of nonhuman primates // New York Academy of Sciences. 1962. Vol. 102. P. 497–514.

Simpson G. G. The meaning of taxonomic statements // Classification & Evolution. Viking Publications in Anthropology / ed. S. L. Washburn. 1963a. №. 37. P. 1–31.

Simpson G. G. Review of The Origin of Races, by Carleton Coon // Perspectives in Biology and Medicine. 1963b. Vol. 6. P. 268–272.

Simpson G. G. Biology and the nature of science // Science. 1963c. Vol. 139. P. 81–88.

Simpson G. G. Historical science // The Fabric of Geology / ed. Cl. Albritton. Reading (Mass) ; Palo Alto (Calif.) ; London : Addison-Wesley, 1963d. P. 24–48.

Simpson G. G. This View of Life. The World of an Evolutionist. New York : Harcourt, Brace, and World, 1964. 308 p.

Simpson G. G. The Biological Nature of Man // Science. 1966. Vol. 152. P. 472–478.

Simpson G.G. The Beginning of the Age of Mammals in South America. Part. 2 // Bull. of Amer. Museum of Natural Hist. 1967. Vol. 137. 252 p.

Simpson G. G. Biology and man. New York : Harcourt, Brace & World, 1969a. IX + 175 p.

Simpson G. G. South American mammals // Biogeography and ecology in South America / ed. E. J. Fittkau et al. The Hague : W. Junk, 1969b. P. 879–909.

Simpson G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky. New York, 1970a. P. 44–90.

Simpson G. G. Darwin's philosophy and methods // Science. 1970b. Vol. 167. P. 1362–1363.

Simpson G. G. Drift theory: Antarctica and Central Asia // Science. 1970c. Vol. 170. P. 678.

Simpson G. G. William King Gregory (1876–1970) // Amer. Journal of Physical Anthropology. 1971. Vol. 35. P. 155–173.

Simpson G. G. The Evolutianary Concept of Man // Sexual Selection and the Descent of Man / ed. B. C. Cambell. Chicago : Adline, 1972. P. 17–39.

Simpson G. G. The divine non sequitur // Teilhard de Chardin in Quest of the Perfection of Man / eds. G. Browning et al. New Jork: Fairleigh Dickinson Press, 1973. P. 88–102.

Simpson G. G. Penguins: Past and Present, Here and There. New Haven : Yale University Press, 1976a. XI + 150 p.

Simpson G. G. «The compleat paleontologist»? // Ann. Rev. of Earth and Planet. Sci. 1976b. Vol. 4. P. 1–3.

Simpson G. G. A new Heaven and a new Earth and a new Man // Man's Place in the Universe / ed. W. Corson. Tucson : University of Arizona, 1977. P. 51–75.

Simpson G. G. Concession to the Improbable: An Unconventional Autobiography. New Haven : Yale Univ. Press, 1978. XI + 291 p.

Simpson G. G. Splendid Isolation. New Haven : Yale Univ. Press, 1980a. 266 p.

Simpson G. G. Why and How. Some Problems and Methods in Historical Biology. New York, 1980b. 263 p.

Simpson G. G. Fossils and the History of Life. San Francisco : W. H. Freeman, 1983. 239 p.

Simpson G. G. Discoverers of the Lost World. New Haven : Yale Univ. Press, 1984. 222 p.

Simpson G. G. Extinction // Proc. Amer. Philos. Society 1985. Vol. 129. P. 407–416.

[Simpson G. G.]. Simple Curiosity: Letters of George Gaylord Simpson to His Family, 1921–1970 / ed. Léo F. Laporte. Los Angeles ; Berkeley : Univ. of California Press, 1987. 340 p.

Simpson G. G. The Dechronization of Sam Magruder. New York : St's Martin's press, 1996. 137 p.

Simpson G. G., Roe A. Quantitative zoology; numerical concepts and methods in the study of recent and fossil animals. New York ; London : McGraw-Hill, 1939. XVII + 414 p.

Simpson G. G., Roe A., Lewontin R. Quantitative zoology. Mineola ; New York : Dover Publications, 2003. XIV + 440 p.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. New York : Columbia Univ. Press, 1950. XIX + 643 p.

The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski, M. Ruse. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2009. 584 p.

Wahlert G. von. The role of ecological factors in the origin of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. № 4. P. 288–300.

Whittington H. B. George Gaylord Simpson, 16 June 1902 — 6 October 1984 // Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society. 1986. Vol. 32. P. 527–539.

Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

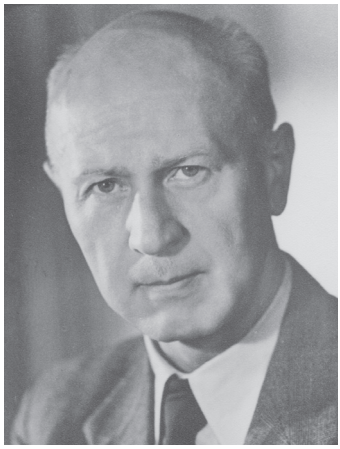
Wright S. The roles of mytation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // Proc. of the 6th Intern. Congress of Genetics. 1932. Vol. 1. P. 356–366.

Wright S. A Critical Review // Ecology. 1945. Vol. 26. P. 415–419.

Zirkle C. Review of Tempo and Mode in Evolution // Isis. 1947. Vol. 37. P. 109–110.

Глава 13
ПСИХООНТОГЕНЕЗ И ПСИХОФИЛОГЕНЕЗ: БЕРНХАРД РЕНШ (1900–1990) И ЕГО СЕЛЕКЦИОНИСТСКИЙ ПЕРЕВОРОТ В СВЕТЕ ПАНПСИХИЧЕСКОГО ИДЕНТИЗМА[1]

Г. Левит, У. Хоссфельд



К концу 1930-х гг. Бернхард Ренш (1900–1990) из убежденного ламаркиста, защищавшего ортогенез, превратился в селекциониста и стал одной из ключевых фигур синтетической теории эволюции (СТЭ). К его основным заслугам перед СТЭ относятся и «дарвинизация» биологической систематики, и критика разнообразных антидарвинистских движений в Германии, но, главным образом, создание теории макроэволюции, основанной на дарвинистском градуализме. Постепенно Ренш развил свою версию СТЭ до всеохватывающей метафизической концепции, основанной на своего рода «спинозизме».

В настоящей работе мы рассматриваем «превращение в селекциониста» Ренша, прорисовывая теоретический контекст, в котором это произошло, и анализируя его концептуальную трансформацию в науке и философии. Мы сконцентрируемся на его теоретических воззрениях, давая лишь один небольшой биографический экскурс в пражский период жизни Ренша, чтобы пролить больше света на обстоятельства его превращения в селекциониста. Мы пытаемся реконструировать имманентную логику эволюции Ренша от «ламаркистского синтеза» к «дарвинистскому синтезу». Главное внимание мы уделим его работе до обращения к дарвинизму, поскольку не существует трудов на английском и русском языках, всесторонне освещающих теоретические выкладки Ренша в этот период.

Мы покажем удивительную последовательность в тематике, методологии и эмпирических обобщениях, использовавшихся в дебатах, несмотря на изменение взглядов Ренша на эволюционные механизмы. Мы выступаем в защиту тезиса о том, что последовательность в теоретической системе Ренша может быть в какой-то степени объяснена той ведущей ролью, которую играли общие философские принципы, в явной или же неявной форме являлись основанием всей системы в целом. В частности, мы утверждаем, что

[1] Перевод с английского Н. Е. Берегой, согласованный с Г. С. Левитом.

философия Ренша стала прибежищем для концепции ортогенеза, которую Ренш исключил из эволюционной теории. Будучи не в состоянии объяснить направленность эволюции с помощью эмпирической науки, он «предварительно запрограммировал» появление разума на человеческом уровне через изощренную философию, совмещенную с общепризнанной натуралистической эволюционной биологией.

Введение

Бернхард Ренш (1900–1990) был, вероятно, одним из наиболее противоречивых деятелей в международной научной среде приверженцев теории, известной как современный или эволюционный синтез. С одной стороны, благодаря усилиям Эрнста Майра (1904–2005) и профессиональным историкам науки (напр., Junker, 2004) Ренш стал заглавной фигурой немецкоязычного синтеза. С другой стороны, Ренш вплоть до конца 1930-х гг. был одним из наиболее оригинальных, логически последовательных и убежденных антидарвинистов, который вдруг неожиданно переметнулся в лагерь селекционистов. Кроме того, Ренш создал экзотическую и сложную эволюционную метафизику, выглядящую, с современных позиций, как необязательное дополнение к его основательной эволюционной биологии, которое никак не согласовывается с мировоззрением других видных фигур синтетического движения, в особенности с философией биологии Майра. В этом отношении Майр для нас наиболее интересен, так как он является в Синтезе как по умолчанию (в большинстве работ), так и в результате исторического анализа — как мера всех вещей. У Ренша эволюционная биология — это основополагающая часть его всеобъемлющего учения, и то же самое — у Майра в его биологии и философии. В этой связи вопрос о превращении Ренша в селекциониста и роли его общей философии в его повороте к селекционизму имеет первостепенное значение. В данной работе мы подходим к этой проблеме главным образом через обрисовку в общих чертах эволюции его теоретических взглядов, лишь кратко касаясь биографических деталей, сопровождавших его превращение в селекциониста. Мы попытаемся восстановить имманентную логику, которая увела его с пути создания «ламаркистского синтеза» и поставила на путь дарвинизма. Мы обратим основное внимание на описание его преддарвинистских представлений, так как нет никаких англоязычных работ, подробно объясняющих его теоретические выкладки в этот период.

Хотя заслуги Ренша перед эволюционной биологией широко известны, мы суммируем ниже очень кратко его бесспорные научные достижения.

Ренш, прежде всего, известен как биолог, который наряду с Эрвином Бауэром, Вальтером Циммерманном, Николаем Тимофеевым-Ресовским и Герхардом Геберером внес свой вклад в развитие современного синтеза в немецкоговорящих странах. Его самая известная книга в этом отношении — «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (Neuere Probleme der Abstammungslehre — Die Transspezifische Evolution, 1947; 2-е изд. — 1954; 3-е изд. — 1972), которая стала известна в англосаксонском

мире под названием «Evolution above the Species Level» («Надвидовая эволюция») (Rensch, 1959). Остальная часть его научного наследия менее известна за исключением его исторической работы (Rensch, 1980), опубликованной в коллективной монографии «Эволюционный синтез. Перспективы единой биологии» (The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology), подготовленной под редакцией Э. Майра и У. Провайна и сформировавшей общепризнанное представление об истории развития и рубежах синтеза (1980). Ренш был выбран Майром как единственный канонический немецкий со-архитектор современного синтеза. Вслед за Майром многие англоязычные авторы сводят немецкоязычный синтез к работам Ренша, что является, однако, очевидным упрощением истории (Reif и др., 2000). Как было недавно отмечено (Junker, 2004; Junker, Hoßfeld, 2000), дарвинистское синтетическое движение в Германии было совместным предприятием ученых из различных дисциплин, что наиболее полно выразилось в коллективной монографии «Эволюция организмов» (Die Evolution der Organismen, 1943). В то же самое время глава «Дискуссионные ресурсы биологии для эволюционного учения» (Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre) (Rensch, 1943), написанная Реншем для этого тома, была существенным вкладом в ранний немецкоязычный синтез.

Сам Ренш, оглядываясь назад, видел свою научную работу как часть немецкого и международного междисциплинарного синтетического лобби (Rensch, 1980, S. 298). Его вклад в синтез не был ограничен включением систематики в общую теоретическую конструкцию, но также распространился на палеонтологию и морфологию. В этом отношении его работы служат дополнением к тем результатам, которые были достигнуты Майром, Джулианом Хаксли и Джорджем Симпсоном. И Ренш, и Симпсон были убеждены, что макроэволюция может быть объяснена, не обращаясь к сальтационизму и ортогенезу, и что механизмы неоламаркизма излишни для понимания эволюции. Вместо этого они все утверждали, что палеонтологические данные должны быть связаны с новыми объяснительными парадигмами, появившимися в генетике и микросистематике (Mayr, 1982, p. 607).

Ренш ярче, чем любой биолог его времени, подчеркивал, что существует устойчивая корреляция между географической изоляцией и условиями окружающей среды. Орнитологические наблюдения играли в этом отношении существенную роль в качестве эмпирического основания для его обобщений, как и для Эрнста Майра в свое время. Например, 3 из 7 так называемых «биологических правил» применимы только к «расовым кругам» (Rassenkreise) птиц. Например, «правило форм крыльев птиц» (Flügelschnittregel) гласит, что расы более холодных регионов имеют более узкие и острые крылья по сравнению с крыльями птиц в теплых регионах. Особая роль птиц связана с их образом жизни, который сталкивает их с множеством разных, часто контрастирующих типов окружающей среды.

Вплоть до конца1930-х гг. Ренш объяснял эти правила в неоламаркистском стиле (мы анализируем это ниже в деталях), утверждающем, что «правила» могут быть объяснены прямой адаптацией организмов к окружающей среде (Rensch, 1933, S. 48, 58). Естественный отбор отмечался как вспомогательный

фактор развития, но ни в коем случае не как единственная или главная сила направления в эволюции (Rensch, 1933, S. 54).

Первым объемным трудом, рассматривавшим селекционизм как серьезную альтернативу неоламаркизму была статья Ренша «Типы видообразования» (Typen der Artbildung) (Rensch, 1939). Его аргументы здесь являются уже «весьма синтетическими», так как он утверждал, что случайные мутации и отбор могут быть в целом рассмотрены как достаточные для объяснения основных переходов в эволюции. Также нет никакой необходимости в иных способах объяснения, кроме истолкования «более высоких категорий» и «специального регулирования в палеонтологии». Ренш доказывал, что нет никакой причины для того, чтобы постулировать иные и полностью гипотетические законы, кроме тех, что объясняют микроэволюцию.

Как мы видим из более подробного изложения, письменные труды Ренша по эволюционной биологии между 1929 и 1947 гг. демонстрируют удивительную непрерывность в темах, методологии, и эмпирических обобщениях, используемых в дебатах, несмотря на изменение в его взглядах относительно эволюционных механизмов. Ниже мы подходим к проблеме «превращения в селекциониста» Ренша, обрисовывая в общих чертах теоретический контекст, в котором это случилось, и давая детальный анализ его концептуального преобразования в науке и философии. Мы утверждаем, что непрерывность в теоретической системе Ренша может быть в определенной степени объяснима руководящей ролью общих философских принципов, явно или неявно стоящих за всей системой взглядов. Далее мы покажем, что у философии Ренша есть корни в монистическом движении, которое было особенно сильно в немецких землях. Мы начнем, однако, со всестороннего рассмотрения ранних работ ламаркиста Ренша в контексте немецкоязычного ламаркизма, так как нет никаких англоязычных источников, предлагающих читателю непредубежденное описание предмета, и нам бы хотелось восполнить этот пробел.

Неоламаркизм и стародарвинизм в начале XX столетия

В то время, когда Ренш начал свою работу в биологии, теоретическая атмосфера в немецкой эволюционной теории находилась полностью во власти неоламаркизма и стародарвинизма, и поэтому неудивительно, что он испытал сильнейшее влияние со стороны этих двух течений в первой декаде своей научной карьеры. Чтобы полностью понять положение Ренша в неоламаркистском контексте, требуется короткий экскурс в основные тенденции неоламаркизма.

Сам термин «ламаркизм» как противопоставление дарвинизму был, по-видимому, изобретен «немецким Дарвином» Эрнстом Геккелем (1834–1919). Спустя семь лет после публикации «Происхождения видов» Дарвина (1859), Геккель издал свой фундаментальный труд «Общая морфология организмов» (Generelle Morphologie der Organismen) (Haeckel, 1866) с подзаголовком «Основные черты науки об органических формах, механически основанной на пересмотренной теории происхождения» (Allgemeine Grundzüge der

organischen Formen-Wissenschaft; mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie).

Слово «механически» должно было означать прямое применение дарвиновских каузальных объяснений к общей морфологии. «Дарвинизм» Геккеля содержал такие элементы, которые мы бы сегодня отнесли к ламаркистской объяснительной модели. Прямо в главе «Теория отбора» (Die Selections-Theorie), представляя свое понимание дарвинизма, он также дает очерк ламаркизма (Haeckel, 1966, Bd. 2, S. 166–170). Геккель подчеркивал, что хотя это и правильно — называть теорию естественного отбора дарвинизмом, дабы оценить заслуги ее основателя, — но использовать термин «дарвинизм» для обозначения всей эволюционной теории в целом (Deszendenztheorie: теория происхождения) — это ошибка. Геккель считал, что еще Ламарк сформулировал общую идею эволюции, которая, может быть, поэтому обозначена как ламаркизм в противоположность кювьеризму — учению об абсолютном постоянстве видов. Общая теория происхождения стремится к тому, чтобы добиться полной и гармоничной картины эволюции, сводя все ее явления к «единственному физиологическому процессу природы — трансмутации видов» (ibid, S. 167). Теория естественного отбора, в отличие от ламаркизма, вскрыла точную работу всех процессов, «механические причины» трансмутации (эволюции) и объяснила, почему эволюция идет тем путем, которым она идет. Геккель настаивал на том, что мы должны ценить Ламарка за то, что тот пропагандировал общую теорию эволюции, тогда как Дарвину следует отдать должное за его всестороннее каузальное объяснение теории происхождения. Геккель подчеркивает — несмотря на то, что в Германии Карл Эрнст фон Бэр и Маттиас Якоб Шлейден также излагали идею эволюции, никто из них не предложил «независимую теорию» происхождения.

Хотя сам Геккель относил на счет Ламарка лишь «идею эволюции», с нашей современной точки зрения, взгляды Геккеля относительно эволюционного механизма находились с самого начала под основательным влиянием идей ламаркизма. Даже терминология, которую использовал Геккель, пытаясь объяснить сущность дарвинизма, является по сути ламаркистской. Геккель был убежден, что теория происхождения основана на взаимодействии двух «физиологических функций». Первый фактор — наследственность, которую Геккель также называет «внутренней творческой силой». Именно эта идея «внутренней творящей силы» чуть позже стала центральным концептом ортогенеза Т. Эймера. «Внутренняя творящая сила» была противопоставлена «внешней творящей силе», а именно, приспосабливаемости организмов. «Все признаки организмов были приобретены либо благодаря наследственности, либо — приспосабливаемости, и не существует никакого третьего способа, кроме этих двух» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 168). Поэтому наследование приобретенных признаков (стандартная формула ламаркизма) Геккель объяснял взаимодействием вышеупомянутых факторов. Далее, он говорил, что сопротивление организма (любое), которое Дарвин метафорически назвал «борьбой за существование», происходит параллельно с конкуренцией между различными «сосуществующими» организмами. Наименее приспособленные организмы погибают прежде, чем они произведут потомство. Таким образом,

естественный отбор делает возможным постепенное, но постоянное продвижение организации организма к завершению (Vervollkommnung).

Геккель считал, что механизм наследуемости — в противоположность самому факту существования наследственности — малоизвестен, но суть, вероятно, в передаче материальных частиц от родительского организма к потомкам. Второй основной признак организма — адаптивность — это «физиологическая функция», хотя все причины, приводящие к ней, следует искать только в окружающей среде (ibid, S. 191). Сущность адаптивности состоит в обмене веществ между организмами и окружающей средой. Питание играет в этом процессе особенно важную роль.

Таким образом, в «Общей морфологии» Геккель комбинировал понятие естественного отбора с неоламаркизмом. Во-первых, он определенно поддерживал идею наследования приобретенных признаков, которые были характерны и для учений Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера. Во-вторых, он ясно выражал идею о влиянии окружающей среды на наследственность организма, подчеркивая роль питания. Эта гипотеза весьма хорошо сочетается с моделью, предложенной Жоффруа Сент-Илером, где речь идет о питании и дыхании как о наиболее важных агентах воздействия окружающей среды. Удивительно, но в работе Геккеля нет никаких ссылок на труды Жоффруа Сент-Илера.

Так как Геккель сделал четкие выводы об эволюционных механизмах и этими механизмами был определенно ламаркизм, то публикацию книги «Общая морфология» можно рассматривать как первую веху постдарвиновского немецкого ламаркизма. В то же самое время Геккель преуспел в том, чтобы внедрить свои взгляды на эволюционные механизмы в общее философское мировоззрение, известное как монизм, который в начале XX столетия доминировал в интеллектуальной атмосфере германских земель. Общая цель монистического движения выводилась из нового мировоззрения на строго естественнонаучном фундаменте. Главное эпистемологическое требование монизма доказывает, что познание — это *естественный физиологический процесс*. Метафизическим основанием натуралистического монизма была идея *субстанции* (подлинная сущность мира), которая включала три признака: материя, энергия, и психома (Haeckel, 2008, S. 48, 69). Монизм как учение, противопоставленное дуализму, стал широко распространенным в Германии и увлек многих выдающихся ученых, философов и творцов общественного мнения. Брайдбах и Хоссфельд (Breidbach, Hossfeld, 2008, S. 14) подчеркивали, что немецкому интеллектуалу приходилось искать себе оправдание, если он не был привержен монизму. Связь, которую Геккель явил между теорией эволюции и общим мировоззрением XX столетия, стала характерной для немецких биологических наук (Levit, Meister, 2006a), и она также играла решающую роль в методологии Ренша.

Продвижение альтернативной гипотезы и догадки, изначально изложенные Жоффруа Сент-Илером, были развиты современником Геккеля Карлом фон Нэгели (1817–1891). Его теория также сыграла важную роль в истории дарвинизма, поскольку Нэгели был основным объектом критики неоламаркизма со стороны Августа Вейсмана, стоявшего на неодарвинистских

позициях (Löther, 1989, S. 79). Нэгели, в свою очередь, развивал свою теорию, не назначая Дарвина и дарвинистов своими противниками. Как выяснил историк науки Юнкер, Нэгели начал развивать свои идеи в 1853 г., а значит, еще до выхода в свет «Происхождения видов» (Junker, 1989, S. 187). Его теория в зрелой форме представлена в фундаментальном труде «Механистическо-физиологическая теория эволюции» (Mechanisch-Physiologische Theorie der Abstammungslehre) (Nägeli, 1884).

Нэгели исходил из истинного предположения, что яйцеклетка содержит «потенциальную» информацию о свойствах взрослого организма (Nägeli, 1884, S. 23). Он, так же как и Геккель, предположил, что «вещество плазмы» является агентом наследственной информации. Как и Геккель, Нэгели полагал, что плазма состоит из альбуминатов. Все же Нэгели развивал оригинальную теорию структуры альбуминатов, которую он назвал «теорией мицелл». Согласно этой теории, плазма состоит из подобных кристаллам групп молекул (micells). Это верно для любого вида плазмы, которую Нэгели обобщал под понятием «стереоплазма». В отличие от нее, сама плазма, передающая наследственную информацию, обозначена как «идиоплазма». Идиоплазма расположена в передающихся по наследству ячейках (Keimzelle) и содержит всю наследственную информацию организма. Реализация наследственной информации в большой степени зависит от внешних обстоятельств. В то же самое время идиоплазма — это не аморфное вещество и составлена из нитевидных тел (strangförmige Körper), которые во время онтогенеза растягиваются по всему телу организма (Nägeli, 1884, S. 41). Структура этих нитевидных тел имеет первичное значение для структур организмов. От изменений в структуре нитевидных тел, и прежде всего от их толщины, зависит эволюция. Соответственно эволюция — это дихотомический процесс; с одной стоны, она зависит от врожденных законов, определенных структурой идиоплазымы, а с другой — от внешних влияний. В этом вопросе Нэгели следует за начальным предположением Геккеля, что есть две силы, творящие эволюцию, — внешняя и внутренняя. Геккель, в свою очередь, относил эту идею на счет Гёте, который использовал в своих рассуждениях понятия «центростремительных» и «центробежных» сил. В конечном счете идея внутренней регуляции эволюции породила теорию ортогенеза (Levit, Olsson, 2006), тогда как гипотеза внешних влияний оказалась чрезвычайно важной для развития ламаркизма.

Нэгели также высказывался о точном механизме наследования. «Внутреннюю причину» он объяснял молекулярными силами альбумина мицеллы. Мицеллы наличествуют в примордиальной плазме благодаря внешним влияниям и существуют в случайной форме. С ростом организма сами мицеллы структурируются во все более сложные комбинации, согласно своей врожденной природе. Это путь совершенствования (Vervollkommnung), обеспеченный внутренними свойствами идиоплазмы. Очень важно утверждение Нэгели о том, что идиоплазма преобразовывается даже в случае полного отсутствия внешних влияний (Nägeli, 1884, S. 116–118). Внешние причины в состоянии изменить наследственную информацию, однако только в случае длительного монотонного стимулирования. Нэгели не объяснял, как именно внешний стимул вызывает определенные изменения, но подчеркивал, что это

действие целенаправлено на избранные органы и непосредственно преобразовывает свойства идиоплазмы. Вот почему Нэгели назвал свою гипотезу «теорией направленного воздействия» (Theorie der direkten Bewirkung) (Nägeli, 1884, S. 167–168).

Нэгели объединил ламаркистскую идею прогрессивного развития с жоффруизмом, не объясняя, однако, в деталях, каким образом влияние окружающей среды воздействует на организм. Представления Нэгели относительно наследственности были не более и не менее спекулятивные, чем «плазма» Геккеля или пангенезис Дарвина, и уж всяко они были менее гипотетическими и спекулятивными, чем идея «кристаллической души» и монистическая философия «немецкого дарвинизма».

Идеи Нэгели определенно повлияли на ученика Вейсмана — Теодора Г. Х. Эймера (1843–1898). Эймер был, возможно, первым ламаркистом в немецкоязычных странах, который однозначно объявил наследование приобретенных признаков «экспериментально доказанным» (Eimer, 1897, S. XV). Он систематически представил свои взгляды главным образом в первом томе своей монографии «Происхождение видов на основании наследования приобретенных признаков, согласно законам органического роста» («Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach Gesetzen organischen Wachsens»), который был издан спустя четыре года после трактата Нэгели (Eimer, 1888). Как видно из претенциозного названия книги, Эймер, в отличие от Нэгели, прямо противопоставил свои взгляды Дарвину и Вейсману и намеревался предложить альтернативный эволюционный механизм признаков. Он объясняет только частично и только лишь прогресс и распространение уже возникших признаков. Эймер же заявлял, что Нэгели пытался найти объяснение двух жизненно важных моментов: происхождение новых признаков, их самое начало и направленность эволюционных изменений (Eimer, 1888, S. 1). Эймер уделял много внимания эмпирическим свидетельствам в пользу наследования по Ламарку. Наряду с типичными аргументами, основанными на наблюдениях, таких как изменение пигментации, Эймер придавал большое значение экспериментам Дорфмейстера с нагреванием коконов бабочки (Dorfmeister, 1864), которые стали своего рода прототипическими опытами для экспериментальных работ ламаркистов XX столетия. Эксперименты Дорфмейстера, как подчеркивал Эймер, были «самой высокой пробы». Прямое воздействие температуры на наследственные механизмы указало на существование жоффруистских механизмов любого типа. Однако Эймер поддерживал не только жоффруизм, но и обычное наследование по Ламарку, поскольку в глазах Эймера это была «физиологическая потребность» (Eimer, 1888, S. 165). Некоторые примеры, данные Эймером позже, стали стандартными для ламаркистов: развитие глаза из пигментного пятна благодаря воздействию света; потеря способности к полету у одомашненных птиц. В специальном разделе Эймер анализировал умственные способности как результат наследования приобретенных признаков: «Фактически это, кажется, неопровержимое и самоочевидное последствие моего положения, что рефлексы возникают из-за тренировки приобретенных признаков и что приобретенные признаки — это унаследованные действия» (Eimer, 1888, S. 321).

В более поздних работах Эймер подчеркнул значение «теории направленного воздействия» (Eimer, 1897, S. 15).

Парадигматический пример зрелого неоламаркизма в Германии представляют собой труды Ханса Бёкера. Бёкер важен для нас из-за его влияния на Ренша, которое, хотя и было ограничено досинтетическим периодом, но прослеживается также и в более поздних дарвинистских работах (см. ниже). В 1924 г. Бёкер написал работу «Основания биологической морфологии», где объявил свою программу исследований ламаркистской, заявляя, что виды «изменяются перед самыми нашими глазами посредством наследования приобретенных особенностей» (Böcker, 1924, S. 20). Бёкер, как и множество биологов в его время, полагал, что он мог бы создать новый биологический синтез, чтобы должным образом описать эволюционные механизмы. Он был осведомлен о мутационной и селекционистской программе исследований, но утверждал, что они не способны установить истину целиком: «Если кто-то, тем не менее, утверждает, что он может объяснить происхождение и преобразование видов только лишь мутацией и отбором, то он сможет только удостовериться в богатстве и сложности анатомических и биологических взаимосвязей и последовательных процессов, даже в самых мелочах. Тогда бы он, вероятно, понял, что биоморфологические корреляции жизни не могут быть объяснены только отдельными “признаками” и “свойствами”, которым исследователи наследственности придают такое огромное значение» (Böcker, 1937, S. IV).

Бёкер был настроен против поиска «отдельных признаков» и предложил целостную программу исследования, комбинирующую идеалистическую морфологию, генетику, эволюционную морфологию (в ламаркистской версии), функциональные объяснения, экологию и даже этологию (Hoßfeld, 2002, S. 159). Он называл свое учение «сравнительной биологической морфологией» и исходил из предположения, что организм — это своего рода «конструкция», которая состоит из частей и постоянно сталкивается с окружающей его средой. Организмы пребывают в гармонии с окружающей средой до тех пор, пока та не изменится. Если это случается, то для организма есть два возможных пути ответа на экологические пертурбации: он либо вымрет, либо приспособится к новой ситуации. Адаптации происходят посредством анатомической реконструкции (Umkonstruktion) целого организма или его частей, и эти реконструкции наследуются. В этом отношении важно подчеркнуть, что не все анатомические структуры являются «конструкциями» по Бёкеру: «организм состоит из анатомических конструкций и нейтральных анатомических признаков; каждое анатомическое сооружение является репрезентативным для соответствующего проявления жизни и условий окружающей среды» (Böcker, 1935, S. 9). Полагая, что «проявления жизни» определены окружающей средой, он считает, что есть причинные связи между организмами и окружающей их средой. Соответственно, для Бёкера существенной была «сравнительная биологическая анатомия», позволяющая сравнить все организмы, связанные с определенной функцией, например как гомологичные, так и аналогичные. Так, изучая летучих мышей, следует сравнивать их со всеми летающими млекопитающими: птицами,

рептилиями и т. д. Делая так, можно восстановить полную филогенетическую историю, принимающую во внимание экологические, этологические и морфологические факторы и происхождение понятия биологического типа, поскольку оно известно из идеалистической морфологии. Целью такого исследования было установление закономерностей или законов, которые можно наблюдать в истории организмов.

Возможно, самой современной версией неоламаркизма был «стародарвинизм». Стародарвинизм был немецким теоретическим синтетическим (но не в смысле "Современного синтеза") движением, которое было представлено главным образом влиятельными биологами Йены Эрнстом Геккелем и Людвигом Х. Плате (1862–1937) (Levit, Hoßfeld, 2006). Плате важен в контексте данной работы, поскольку принадлежал к наиболее цитируемым ученым в главных работах Ренша. В первом издании его книги «Новые проблемы эволюционной теории» (Rensch, 1947) Ренш упоминает Плате 23 раза. В этой центральной «дарвинистской» книге Ренша Плате обходит даже Дарвина, на которого Ренш ссылается всего 19 раз. В третьем издании (1972) у Ренша мы находим 14 упоминаний о главном «архитекторе» Синтеза Майре, но Плате все еще лидирует с 18 ссылками.

Будучи, в принципе, формой неоламаркизма, стародарвинизм Плате, однако, не может быть полностью сведен ни к какому другому теоретическому учению. Специфика этой теории лежит в попытке объединить стандартные дарвинистские факторы развития (мутация, рекомбинация, географическая изоляция, естественный отбор) с неоламаркистскими и ортогенетическими механизмами и определить точную роль всех этих механизмов в эволюционном процессе. Стародарвинисты законно настаивали на том, что они точно следуют за изначальными идеями Дарвина, который полагал, что ламаркистские механизмы, прямое воздействие окружающей среды и идея ограничений могут быть использованы как вспомогательные гипотезы.

Плате предложил концепцию, комбинирующую все ценные теоретические движения и новые биологические дисциплины того времени. Согласно Плате, стародарвинизм следует точно за изначальными идеями Дарвина и Геккеля, в то же самое время приспосабливаясь и адаптируясь ко всем ценным и полученным опытным путем новейшим научным достижениям. Плате стремился комбинировать все теоретические подходы (ламаркизм, селекционизм, ортогенез) с самой инновационной областью экспериментальной биологии — генетикой. Ядро эволюционной теории Плате может быть описано в двух тезисах: 1) дарвинизм — это «стохастическая теория», принимающая во внимание изменения, происходящие случайно в индивидах определенного вида (Plate, 1913, S. 222); 2) гармоничную модификацию различных признаков гораздо легче объяснить с позиций ламаркизма (Plate, 1913, S. 224).

В более поздних работах Плате (Plate, 1932–1938) мы находим все основные факторы эволюции, которые позже были включены в эволюционный синтез. Так, Плате утверждал, что случайные мутации и рекомбинации поставляют большую часть сырья для эволюции. Естественный отбор и географическая изоляция выполняют главную роль в эволюции (Plate, 1933, S. 1045). Также

для Плате очень важно то, что мы теперь называем «популяционным мышлением», ведь он анализирует «законы популяций» с применением математических средств (Plate, 1933, S. 1047–1052). Все же Плате допускает и другие эволюционные механизмы, выходящие за рамки СТЭ. Так, Плате принимает как макро-, так и направленные мутации, ортогенетические ограничения и наследование приобретенных признаков.

В своей монографии, превышающей 2000 страниц, Плате исследовал, каким образом все эти механизмы могут сосуществовать в эволюции.

Неоламаркистская система в зрелых работах Плате функционирует благодаря так называемой «соматогенной наследственности». Наследование приобретенных признаков можно допустить только в ходе многих поколений и только в структуре популяции, подверженной определенному влиянию окружающей среды. Плате доказывал, что новые признаки возникают как ответ на определенное непрерывное воздействие на цитоплазму. Он подчеркивал, что наследственность по Ламарку сосуществует в природе со случайными мутациями Менделя. С точки зрения внутренней классификации ламаркизма Плате представляет оппозицию Нэгели и Эймеру, поскольку его точка зрения, что «телесные модификации вызваны использованием или неиспользованием какого-либо органа или температурой, или пищей, или другими факторами» (Plate, 1913, p. 440) приблизила его к классическому ламаркизму употребления/неупотребления, который сочетался у него с жоффруистским механизмом прямого влияния окружающей среды на наследственность. В этом смысле Плате действительно пошел по стопам самого Дарвина, который также допускал влияние «употребления/неупотребления» наряду с прямым воздействием окружающей среды на наследственность.

Подводя итог, к тому времени, как Ренш вступил в немецкий теоретический мир, он застал целый набор ламаркистских учений, хорошо разработанных с точки зрения морфологии и генетики (согласно стандартам тех времен). Ламаркизм в Германии был с самого начала тесно связан с ортогенезом и идеей поступательной эволюции. Кроме того, в свете стародарвинистского синтеза простой выбор между ламаркизмом и селекционизмом казался, по всей видимости, слишком примитивным решением. Плате показал, что эволюция — это сложный процесс, которым управляют, со всей вероятностью, несколько эволюционных механизмов. Правильным в этой ситуации было бы задать не вопрос «какой эволюционный механизм является истинным двигателем эволюции?», а, скорее, «что является главным механизмом эволюционного развития, и какие механизмы выполняют вспомогательную роль?». Именно таким путем и пошел Ренш в решении главнейших вопросов эволюционной биологии в своих ранних работах.

Ламаркизм в ранних работах Ренша

Уже в одной из своих самых ранних работ Ренш обратился к ключевой эволюционной проблеме, объединяя исследования по онтогенезу и филогении. В статье, посвященной причинам дварфизма и гигантизма доместицированных

птиц, Ренш исследовал эмбриональное развитие различных «рас» домашних птиц и пришел к заключению, что различия возникают из-за различного размера и количества клеток и того дифференцирования, которое происходит в ходе эмбриогенеза. Этот факт (различный размер клеток) привел молодого автора к заключению, что наследуемые расовые различия следует рассматривать как предстадии видов (Rensch, 1923).

Несколько лет спустя, в книге «Принцип географических расовых кругов и проблема происхождения видов» (Das Prinzip der geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung) (Rensch, 1929), написанной после его экспедиции на Малые Зондские острова (1927), мы уже находим хорошо и четко сформулированную эволюционную теорию. Первое предложение этой книги указывает на истинные намерения автора. Вслед за Ричардом Гертвигом (1850–1937) — одной из виднейших фигур неоламаркистского движения — Ренш утверждал, что «основы эволюционной теории лежат в анализе (kritik) концепции вида» и, прежде всего, в проблеме видообразования (Artbildung) в узком смысле слова (Rensch, 1929, S. 1). Для Ренша самым эффективным способом подойти к решению этой проблемы было описание происхождения рас и видообразования в расовых кругах. Особенно важно исследование в низших систематических категориях, как подчеркивал Ренш, так как оно показывает самые первые шаги в происхождении видов. Под самыми низшими систематическими категориями Ренш понимал, прежде всего, понятия «географической расы» (geographische Rasse) и «географического расового круга» (geographischer Rassenkreis). Чтобы дать описание этих понятий, Ренш противопоставляет их «традиционным понятиям вида и подвида», которые были сформулированы в ранней книге Плате (Plate, 1914). Определение вида Плате, популярное в те времена, было сложной конструкцией, далекой от элегантности определения, данного позже Майром и широко принятого. Более того, оно было «дурно» сформулировано под воздействием «типологического мышления», которое также было позже дискредитировано Майром как антинаучная методология. Плате утверждал, что вид в постоянных условиях окружающей среды может быть идентифицирован через уникальный комплекс морфологических особенностей, полагая, что индивиды, отклоняющиеся от этого диагностированного типа, могут все еще интерпретироваться как тот же самый вид, если они «глубоко связаны» с основным типом своими промежуточными формами; кроме того, все индивиды, которые генетически связаны с основным образцом, могут считаться принадлежащими к тому же виду. Естественная (в отличие от патологической) девиация от основного типа определяется как подвид (разновидность (Varietät)).

Ренш находил определение Плате неподходящим из-за его невосприимчивости к самому низшему уровню «низших категорий». Предлагая, во-первых, краткий исторический обзор всех возможных определений, начиная с И. Канта и заканчивая Ю. А. Филипченко и О. Кляйншмидтом (Kleinschmidt), Ренш доходит до собственных определений «самых низких категорий»:

1. Географическая раса [geographische Rasse] является самой низшей из «низших категорий» и представляет комплекс неограниченного межрасового скрещивания и морфологически идентичных (кроме индивидуальной или экологической изменчивости) индивидов, демонстрирующих наследственные

признаки; нет никаких других географических рас того же самого расового круга в области распространения расы. Переход от одной географической расы к другим (соседним) расам происходит постепенно (gleitend).

2. Расовый круг — это комплекс географических рас общего происхождения; у соседних рас нет никаких барьеров в размножении. С точки зрения Ренша расовый круг перекликается в некотором приближении с понятием *Formenkreis* Кляйншмидта и понятием *Rassenkette* Плате.

3. Вид — это комплекс неограниченного межпородного скрещивания (untereinander unbegrenzt fruchtbaren) и морфологически идентичных (кроме индивидуальной или экологической изменчивости) индивидов с наследственными характерными признаками. Различие между видом и географической расой состоит в объеме морфологических отличий от соседних рас/видов: вид демонстрирует более ясную и явную морфологическую границу. Поэтому вид *не* состоит из географических рас (Rensch, 1929, S. 11–15). Вообще, различие между видом и расой определяется через понятие полового родства. Однако если мы наблюдаем морфологическую дивергенцию, при сохранении половой близости с изначальной формой, то тогда мы имеем дело с разными расами. Провал «полового родства» указывает на различные виды, а частичное «половое родство» между различными формами указывает на случай границы между видом и расой (ibid, S. 116).

Исходя из «принципа географических расовых кругов», Ренш обсуждал механизмы эволюции. Он начинал с определения «доминирующего представления» об эволюционном механизме. Доминирующее представление для Ренша — это строгий селекционизм, сопровождаемый градуализмом: «В настоящее время преобладает представление о происхождении видов, основанное на известных достижениях генетики. Предполагается, что новые наследственные признаки, то есть новые наследственные варианты, происходят только в результате мутации. Каждая отдельная мутация, как предполагается, является маленькой (шаговой) — Schrittmutation — так как опыт показывает, что сальтации (große Mutationssprünge) могли бы разрушить физиологический баланс организма до такой степени, что подобные мутировавшие признаки не смогут наследоваться гомозиготой. Географическая или экологическая раса состоит из индивидов или групп индивидов, которые иногда производят множество маленьких генотипных отличий (набор биотипов). Если окружающая среда изменяется, то также изменяется и набор (Bestand) биотипов в результате естественного отбора. [...] В этом процессе средние признаки расы изменяются, и появляется новая раса. В случае решающих экологических изменений новый вид возникает из-за изоляции изначальной формы» (Rensch, 1929, S. 17–18). Нетрудно заметить, что, если мы заменим в этой цитате «географическую расу» «популяцией», то получим весьма современное селекционистское объяснение эволюционных изменений. В работе, опубликованной пять лет спустя, Ренш суммировал еще раз представления его противников из лагеря селекционистов (Rensch, 1934), особо подчеркивая роль, которую играют механизмы изоляции[2]: «Генетики» исходят из предположения,

[2] Мы здесь переводим оригинальный немецкий текст Ренша близко к его оригинальной терминологии. Для Ренша генетика была ядром селекционизма, а под словом «генетики» здесь подразумеваются селекционисты.

что «животная форма» время от времени производит новые «случайные наследственные изменения» (мутации). Если новые индивиды оказываются вредными, естественный отбор устраняет их. Несколько положительных или нейтральных мутаций выживают и со временем их численность возрастает. Несколько шагов такого рода приводят к возникновению «форм», значительно отличающихся от начальной «формы», так появляется новый вид. Географическая или «физиологическая» изоляция предотвращает межпородное скрещивание между новыми видами и начальной формой.

Ренш убедился, что альтернативы этому виду селекционизма включают:

1) понятие «прямого наследования» (прямое воздействие окружающей среды на наследственность организма, разновидность жоффруизма);

2) ортогенез или номогенез (концепция направленного развития);

3) концепции, доказывающие, что новые виды возникают путем полиплодии или скрещивания;

4) мутационизм (Г. де Фриз, Р. Гольдшмидт);

5) и такие маргинальные антинаучные концепции, как теория непрерывного творени Отто Кляйншмидта (креационизм).

Ренш объяснял разнородность теоретических воззрений различными причинами. Аргументы ламаркизма не имеют экспериментальной базы. Мутационизм и селекционизм (обе концепции исходят, по мнению Ренша, из лагеря «генетиков»: (Rensch, 1934), базируют свои аргументы на экспериментах лишь с несколькими видами (энотера, дрозофила). Ни одна из теорий не основана на экспериментах с принципиально различными типами живых существ. Именно поэтому Ренш утверждал, что все наличные концепции являются чрезвычайно гетерогенными и не могут предложить окончательного решения эволюционной загадки в обозримом будущем. Ренш видел преимущество его собственного подхода к эволюции в рассмотрении им живого мира и попытке описать *главные* и *вспомогательные* механизмы видообразования (следуя по пути самого Дарвина), не абсолютизируя один единственный эволюционный механизм (Rensch, 1929, S. 19–20).

На протяжении всей своей книги Ренш утверждал, что «принадлежность к определенному географическому расовому кругу — норма, в то время как появление изолированного, географически неизменчивого вида — исключение» (ibid, S. 56). Иными словами, эволюционная теория, на его взгляд, должна была, прежде всего, объяснить трансформацию расовых кругов, то есть происхождение видов. Следуя своей широкой исследовательской программе, Ренш иллюстрировал свой тезис большим количеством эмпирических данных, включая млекопитающих, птиц, насекомых, моллюсков, растения. Дискутируя с селекционистами, Ренш подчеркивал, что географическая изменчивость является намного более существенной, чем индивидуальное изменение. В случаях географически отдаленных рас географическая изменчивость приводит к намного более радикальному преобразованию признаков. Например, индивидуальная измененчивость птицы *Sitta europaea caesia* приводит лишь к различными тонам светло-коричневого цвета грудки. Географическая же изменчивость, приводит к намного более сильному несходству в пределах от чистого белого к темно-рыжему (ibid, S. 81). Отличия

между различными географическими расами могут быть того же уровня, что и отличия между видами, и Ренш делает вывод, что «нет никакого принципиально морфологического отличия между географической расой и видом, то есть мы можем интерпретировать географические расы как множество первоначальных стадий, предшествующих образованию новых видов» (ibid, S. 85), что, однако же, не означает, что все они действительно приведут к образованию новых видов. Морфологические признаки географических видов наследственны, и в крайних случаях может не быть никакого различия между расами и видами также и в этом отношении. Таким образом, громадные расовые круги — это идеальные объекты для эволюционных исследований, потому что чрезвычайно различные расы трансформируются точно так же, как виды, и исследование переходов между ними — это хорошая модель эволюционных изменений. Согласно Реншу, «нормальный», то есть наиболее часто наблюдаемый вид трансформации включает пять фаз (ibid, S. 116–117):

1. В самом начале существует гомогенная «форма» (раса), которая занимает экологически более или менее однородную область.

2. Как следствие перенаселенности эта начальная форма расширяется в пределах изначальной области и занимает другие экологически гетерогенные местности. Это приводит к формированию новых географических рас.

3. Прогрессивное преобразование новой географической расы из-за дальнейших экологических пертурбаций или из-за «ортогенетических процессов» приводит к росту морфологических различий и уменьшению «половой близости».

4. Новая раса становится географически изолированной и морфологически ясно различимой, в то время как «половая близость» к изначальной форме исчезает или изменяется физиологически таким способом, что новая форма становится репродуктивно изолированной от начальной формы.

5. Со временем геологические (экологические) причины или дальнейшее расширение новой формы приводят к ситуации, когда новые и старые расы (виды) сосуществуют параллельно, оставаясь репродуктивно изолированными.

Таким образом, отвергая мутационную (сальтационистскую) модель эволюции (Rensch, 1929, S. 127), Ренш приводил доводы в пользу очень медленного, постепенного перехода от одной расы к другой. Чтобы объяснить эти явления, он проанализировал несколько теоретически возможных эволюционных механизмов. Первый из возможных механизмов был бы постепенным развитием из-за незначительных случайных мутаций, которые затем «суммируются в одном направлении в ортогенетической манере» (ibid, S. 124), то есть, выражаясь в терминологии Плате, направленность развития может быть частично объяснена «ортоселекцией» (термин, позже заимствованный Реншем). Под «ортогенезом» Ренш понимал ясно обнаружимые эволюционные тенденции. Понятие ортогенеза Ренш определял как «неизвестную внутреннюю эволюционную силу», считая его ни опровергнутым, ни приемлемым (ibid, S. 129) и, таким образом, не подходящим для своей объяснительной модели. Другой возможностью объяснить эволюцию могло бы быть понятие прямого воздействия окружающей среды на наследственность организма, первоначально изобретенное Э. Жоффруа Сен-Илером, а в Германии активно прпагандируемое,

например, Нэгели. По мнению Ренша, постепенный характер экологических (например, климатических) изменений мог бы служить объяснением постепенного характера эволюции.

Ренш приводил доводы против концепции «маленькие случайные мутации + отбор» в качестве схемы *главного* эволюционного механизма (Rensch, 1933, S. 48–49). Он считал, что самой большой трудностью этой модели является ее уязвимость в том, что касается объяснения направленности эволюции, то есть эволюции признаков в определенном направлении, так как различия между расами частично невидимы для естественного отбора. Селекционизм не способен объяснить первые стадии видообразования, так как тонкие различия между соседними расами часто «не обладают никакой селективной ценностью» (Rensch, 1929, S. 125; 1933, 1934). Например, синицы (Mattkopfmeise — *Parus montanus*) Восточной Пруссии немного более серые, чем синицы Средней Германии, но это не имеет никакого биологического значения, и это различие может быть описано при исследовании больших количеств индивидов. Невозможно свести различия в цвете между, например, восточноевропейскими и западноевропейскими птицами и млекопитающими только лишь к защитной функции, так как потенциальные хищники существуют в их собственных сложных экосистемах (питание, кровные враги и т. д.), и таким образом взаимозависимости не очевидны (Rensch, 1933, S. 67). Таким образом, хотя мы действительно имеем дело с признаками, имеющими очевидную ценность для отбора, редкие мутации и отбор гомогенизируют популяцию (ibid, S. 49). В то время Ренш в какой-то степени предвосхитил теорию стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, пренебрегая динамической, однако, творческой формой естественного отбора. Эта точка зрения вдохновила Ренша на еще один антиселекционистский аргумент: если схема «случайные мутации + естественный отбор» действительно является главным механизмом развития, то молодые расы должны быть более гетерогенными, чем старые расы, а это не так (Rensch, 1934). В конечном счете, заключает Ренш, эксперименты В. Йоллоса и Р. Гольдшмидта, показав что «экологически вызванные мутации» действительно существуют, тем самым сделали понятие естественного отбора излишним (хотя и не невероятным). Учитывая, что есть также другие виды прямого воздействия на «зародышевую плазму», такие как «соматогенная индукция», нет никакой потребности в гипотезе естественного отбора (Rensch, 1934).

По ходу этих обсуждений Ренш приходит к выводу, что постепенные переходы от одной расы к другой могут быть объяснены «прямым воздействием окружающей среды»[3] на формирование расы (Rensch, 1929, S. 126). Постепенное преобразование признаков расы, согласно Реншу, является в этом случае главным механизмом («нормальный случай» — по его собственным словам) направленного развития. Например, прямое климатическое влияние на размер тела было бы самым вероятным объяснением «правила Бергманна», «правила Аллена» (Rensch, 1929, S. 135, 145) и других подобных закономерностей, объединяющих изменение условий окружающей среды

[3] В оригинале на немецком языке: “direkte äußere Bewirkung”.

с морфологически обнаружимыми изменениями в организмах. Таким образом, например, длина крыльев птицы (если сравнивать с размером тела) изменяется таким способом, что расы теплых областей обладают большими крыльями, чем расы холодных зон. Схема возникновения наследственных морфологических изменений была типична для «стародарвинистского» и неоламаркистского теоретизирования того времени. Ренш исходил из предположения, что экологические влияния приводят сначала к фенотипическим изменениям [Phaenovarietäten], которые со временем при тех же самых условиях окружающей среды и через большое число поколений приводят к возникновению новых наследственных признаков (ibid, S. 167).

Жоффруистский «нормальный механизм», подразумевающий формирование наследственности посредством окружающей среды (environment pheno type genotype), был, по словам Ренша, главным, но не единственным фактором эволюции (например, Rensch, 1933, S. 35, 72). Как вспомогательный эволюционный механизм он допускал случайные мутации, географическую [räumliche] изоляцию, которая может быть иллюстрирована «эффектом острова», принцип корреляции (различные части организма коррелируют друг с другом), и «естественный ортогенетический ряд», то есть ряд, развивающийся под влиянием естественных условий окружающей среды в противоположность ортогенезу, вызванному исключительно внутренними факторами (ортогенез Эймера). Естественный отбор тоже играл важную, но вспомогательную роль в эволюции (Rensch, 1936). Таким образом, в 1930-х гг. Ренш полагал, вполне в духе стародарвинизма, что филогенетический прогресс происходит благодаря множеству эволюционных механизмов. Различие было, однако, в том, что настоящие стародарвинисты утверждали, что естественный отбор — это главная сила направленной эволюции, тогда как ортогенез и наследование, по Ламарку, — это вспомогательные механизмы. Ренш придерживался противоположного мнения, что «мягкое наследование» является «нормальным случаем», в то время как и ортогенез, и маленькие и большие мутации играют второстепенную роль.

В более поздних «предсинтетических» публикациях Ренш развил свои взгляды. В «Зоологической систематике» (Zoologische Systematik*)* он обсуждал надвидовую эволюцию с позиций ламаркизма-жоффруизма (Rensch, 1933, S. 77–82), в то же самое время, придавая большее значение естественному отбору (ibid, S. 80). Ренш поставил тот самый вопрос, который пятнадцать лет спустя составил его главный вклад в Синтез, а именно: может ли надвидовая эволюция быть объяснена теми же самыми механизмами, которыми объясняется видообразование? Здесь он упоминает Ю. А. Филипченко, автора терминов «микро- и макроэволюция», и Л. С. Берга, автора теории номогенеза[4], как защитников автономного характера макроэволюции. Заслуживает внимания то, что уже в этой ранней публикации Ренш утверждал, что «с точки зрения таксономии нет никакого основного различия между высшими и низшими категориями» (ibid, S. 78). Он продолжал

[4] Подр. об этом см.: Levit & Hoßfeld, 2005. Ренш заимствовал у Л. С. Берга термин «номогенез» и переделал его в «биономогенез» (Rensch, 1947, 1968).

в том духе, что нет также никаких четко обозначенных границ между расой, видом и расовым кругом, подродом (Untergattung) и родом. Эти «полностью непрерывные (gleitend) переходы из одной категории в другую» указывают, что нет никакого несоответствия между эволюцией высших и более низких категорий. В то же самое время Ренш выступает в пользу прогрессивной эволюции (Höhrenentwicklung) и обращается в этом отношении к понятию Плате о «совершенствовании» (Vervollkommnung) (ibid, S. 80). Ренш, как и Плате, отставил в сторону эймеровский ортогенез как «имманентную эволюционную силу» (immanenter Entfaltungstrieb) и утверждал, что естественный отбор не отдает предпочтения более сложным формам, и именно поэтому в современном мире существуют высокоразвитые животные наряду с простейшими (Protozoa). Это не означает, что у эволюции нет никакого направления, так как у каждого вида есть лишь несколько потенциально возможных направлений для эволюции, вследствие биомеханических и других естественных причин. Это объясняет «ортогенетические серии», которые можно иллюстрировать согласно законам Э. Копа и Ш. Депере[5] и объяснить каузальными терминами. Таким образом, Ренш доказывал, что увеличение размера животного в филогенетическом ряду объясняется лучшей приспосабливаемостью лучшей адаптивной пластичности маленьких форм. Именно поэтому филогенетические ряды часто начинаются с маленьких форм и заканчиваются большими формами. Он продолжает: «Существование направленной эволюции не проводит в жизнь гипотезу об имманентной эволюционной силе. И нет никаких причин для того, чтобы предположить, что высшие систематические категории демонстрируют особый тип эволюции (anders geartete Entwicklung). Мы можем рассмотреть эволюционный процесс в целом, скорее, как объединяющий процесс, и тогда формирование рас и видообразование составят фактически наиболее важную часть всего комплекса [эволюционных] проблем» (Rensch, 1933, S. 81–82).

Таким образом, уже в начале 1930-х гг. Ренш пришел к многогранному понятию, составившему позже ядро его эволюционной теории в «синтетический» период. Это понятие включало в себя идею о сводимости макроэволюции к микроэволюции и заявление о том, что постепенные непрерывные изменения представляют главный путь эволюции. Относительно эволюционных механизмов, лежащих в основе эволюционных изменений, Ренш придерживался взглядов вполне в духе стародарвинизма Плате, в котором он видел эволюцию как результат действия разнообразных факторов, таких как эффекты Жоффруа Сент-Илера, ортогенез и естественный отбор. Самое важное различие между Реншем и другими лидерами стародарвинизма, ламаркизма и ортогенеза состояло только лишь в том, что он отвергал идею автономных макроэволюционных процессов. Плате, например, сформулировал специальный молекулярный механизм, чтобы объяснить макроэволюционные тенденции. Также в этот период Ренш уже включил в свою теоретическую систему большинство «биологических правил» (таких как «правило Бергманна»), которые стали играть решающую роль в его более позднем теоретизировании.

[5] Подробнее об этом см. Levit & Olsson, 2006.

От Геккеля — в вечность[6]: селекционистский переворот Ренша и его работы по макроэволюции

К концу 1930-х гг. Ренш склоняется к тому, чтобы придавать большее значение естественному отбору. Его статья «Формы видообразования», поданная в издательство в 1938 г., была «мостом», перекинутым к новым взглядам, и именно поэтому и интересна (Rensch, 1939). Один раздел этой большой статьи особо замечателен. После очень короткого введения Ренш посвящает целую главу (II) «случайному видообразованию» (richtungslose Artbildung), сопровождая ее детальным анализом «направленного видообразования» (gerichtete Artbildung) как *с*, так и *без* участия естественного отбора (III и IV). Две главы посвящены «интегральным преобразованиям рас и видов» (ganzheitliche Formumwandlungen bei Rassen und Artbildung) и «эволюции более высоких таксонов». В обеих главах есть отдельные разделы, посвященные ортогенезу, в то время как вторая — «макроэволюционная» — глава обсуждает целый диапазон тем, связанных с проблемой направленной эволюции, как-то: необратимость развития, правило Копа-Деперe и эволюционного прогресса. Таким образом, ортогенез — бесспорно, центральная тема в этой ранней дарвинистской работе Ренша. Другая замечательная особенность этой работы, которая кажется поразительной после прочтения всех додарвинистских работ Ренша, — это радикальная перемена в его отношении к генетике. Если в начале 1930-х гг. он использовал слово «генетика» почти как ругательство, то теперь обращается к ней как к критерию научности. Кроме того, примечательно, что статья вводит в новую объяснительную парадигму все основные сделанные или собранные автором в течение его додарвинистского периода эмпирические обобщения (такие как «правило Бергманна» или «правило Копа»), которые снова прямо или косвенно были привязаны к проблеме направленной и прогрессивной эволюции.

По существу Ренш настаивает на том, что «ненаправленные мутации и естественный отбор могут быть расценены как достаточные предпосылки эволюции» (Rensch, 1939, S. 219). В то же самое время он утверждает, что существуют неселекционистские «типы» эволюции. Последние могут быть связаны с направленными мутациями. Направленные мутации должны объяснить случаи, когда никакой связи между морфологическими изменениями и экологическими факторами, направляющими естественный отбор, нельзя обнаружить, но существуют, однако, ясно различимые ортогенетические ряды, выражающиеся в параллельной эволюции близкородственных родов. Иными словами, эти «тенденции мутирования» понадобились Реншу для того, чтобы заменить собой его более ранние, жоффруистские модели объяснения параллельной эволюции признаков. Ренш не дал окончательного объяснения этому явлению, но изобрел новый термин «потенции мутации» (Mutationspotenzen) (Rensch, 1939, S. 191). Возможное объяснение могло состоять в том, что параллельно развивающиеся расы несут в качестве криптомеры определенные факторы ограничения (eine kryptomere Musterung vorliegt). Здесь Ренш говорит

[6] Мы перефразировали название книги Марио ди Грегорио «Эрнст Геккель: отсюда — в вечность» (Mario di Gregorio “Ernst Haeckel: From here to Eternity”).

об эволюционных ограничениях, необъяснимых в терминах адаптации и естественного отбора. Чтобы дифференцировать случаи, когда ортогенез происходит из-за естественного отбора, Ренш вводит термин «ортоселекция». Ортоселекция, или направленный отбор, объясняет механизм, лежащий в основе правила Копа-Депере и подобные ему правила: «Ортогенетические ряды возникают главным образом благодаря непрерывному отбору более крупных вариантов индивидов и происходящим в результате изменениям пропорций, которые обусловлены гетерогенным ростом единичных органов, или же — через ортоселекцию (например, наследственный ряд *Equus*)» (ibid, S. 219)[7]. В другом месте он добавляет, что ортоселекция объясняет наиболее очевидные случаи ортогенеза (ibid, S. 214). Соответственно этому, Ренш пытался примирить утверждение Карла Бойрлена (1901–1985) о том, что существовали ясно различимые периоды взрывов в появлении новых таксонов в палеонтологических данных, с дарвинистским градуализмом. Идея Бойрлена о «филогенетическом взрыве» была частью сложной концепции ортогенетических циклов (Levit, Olsson, 2006). Ренш признает реальность «филогенетических взрывов», но настаивает, что их можно объяснить селекционистскими терминами, указывая на значительную роль, которую «обстоятельства выбора» (такие как географическая изоляция) играют во «взрывчатом появлении новых форм и их последующем упадке» (Rensch, 1939, S. 215). Кроме того, он утверждал, что естественный отбор работает с индивидами как с целостными системами (организмы как единое целое), направляя их к координируемой реконструкции (Umkonstruktion) морфологии организма. Хотя Ренш в этом отношении находился под влиянием различных теоретиков, таких как Н. В. Тимофеев-Ресовский, д'Арси Томпсон, А. Н. Северцов и многие другие, он все же обратил особое внимание на понятие «реконструкций» Х. Бёкера, в то же самое время пытаясь его «дарвинизировать». Примечательно, что одновременно с Реншем, внедряясь в ту же теоретическую область, И. И. Шмальгаузен (1884–1963) представил свой холистический подход к естественному отбору в книге «Организм как единое целое в онтогенезе и филогенезе» (Шмальгаузен, 1938). Хотя понятие Шмальгаузена было, кажется, намного более разработано и детализировано, чем у Ренша в то время.

Работая в этом направлении, Ренш приходит к выводу, что наиболее спорные эволюционные проблемы, такие как ортогенез, «филогенетические взрывы» и эволюционный прогресс (Höherenentwicklung) могут быть, в основном, объяснены с точки зрения дарвинистского селекционизма. Иными словами, для того, чтобы смоделировать и микро-, и макроэволюционные процессы не требуется ничего, кроме градуализма и естественного отбора по Дарвину.

Из-за начавшейся Второй мировой войны Ренш оказался в некоторой научной изоляции. В октябре 1944 г. он стал полным профессором зоологии в немецком Карловом университете в Праге. В то время зоологический факультет был довольно маленьким; все обучение и исследования сводились к основным темам: эволюционная теория, биогеография и экология. Ренш

[7] Язык оригинала цитируемого отрывка — английский.

читал лекции по специальной зоологии беспозвоночных и вел методологический семинар. К сожалению, о его методологических семинарах известно не многое, но сам факт их наличия показывает, что в Праге, под гнетом нацистского режима, во время написания своего главного трактата по эволюционной биологии — книги «Новейшие проблемы эволюционного учения» (Neuere Probleme der Abstammungslehre) (Rensch, 1947) — Ренш размышлял и об общих методологических проблемах.

Но многие достижения коллег, особенно русских, стали ему недоступны. В этой ситуации, главным образом во время его пребывания в протекторате Богемия и Моравия, Ренш усовершенствовал свою макроэволюционную теорию и превратил ее в краеугольный камень своей теоретической системы, тем самым войдя в историю как «со-архитектор» эволюционного синтеза (Rensch, 1947). Впоследствии он причислил Дж. Хаксли, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, И. И. Шмальгаузена, Ф. Г. Добржанского и Дж. Стеббинса к списку основателей того, «что позже стало известно как неодарвинизм» (Rensch, 1988, S. 24). Однако основные «синтетические» работы этих «со-архитекторов» (за исключением Добржанского) были упомянуты Реншем лишь во втором издании его «Abstammungslehre» («Новые проблемы эволюционного учения») (Rensch, 1954) и в английской версии этой книги (Rensch, 1959). Первое издание (Rensch, 1947) содержит всего пять ссылок на Майра, и то лишь на его «досинтетические» эмпирические работы (Mayr, 1932), и ни одной ссылки на таких видных представителей международного «синтетического» движения, как Шмальгаузен, Стеббинс и Симпсон. Работа Хаксли «Эволюция, современный синтез» (который Ренш ошибочно, но весьма симптоматично цитирует как «новый синтез»), равно как и «синтетические работы» Стеббинса и Майра, стали доступными для Ренша, когда его книга уже находилась в печати, и ему оставалось только выразить сожаление о том, что он не знал этих работ прежде (Rensch, 1947, S. 374).

Черновик оглавления его книги, найденный в фондах Архива Академии наук в Праге, показывает, что Ренш с самого начала задумывал свою работу как глубокое теоретическое исследование с методологическими размышлениями. Это не просто совпадение, что в первом издании немецкий философ Теодор Георг Циен (Ziehen, 1898, 1922), который был вдохновителем Ренша, упоминается чаще, чем Дарвин. Цель Ренша состояла в том, чтобы привлечь как можно более широкие эмпирические данные, чтобы преодолеть одну из главных преград в спорах с неоламаркистами, а именно экспериментирование с очень небольшим количеством живых объектов.

«Новые проблемы» содержат очень много цитат из немецкоязычной литературы как теоретических противников, так и сторонников Ренша, таких как О. Абель, К. Бойрлен, Э. Коп, Л. Плате, О. Шиндевольф, А. Н. Северцов, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Ю. А. Филиппченко, а учитывая нехватку информации о новейших работах в русско- и англоязычной теоретической биологии, можно сделать вывод о том, что Ренш по преимуществу двигался в немецкоязычном теоретическом пространстве[8]. *Итак, можно заключить, что*

[8] Некоторые из авторов, которых неизменно цитирует Ренш (Северцов, Тимофеев-Ресовский, Филипченко), были русскими, однако они много публиковались на немецком языке или проживали в Германии и потому имели влияние на немецкоязычный мир.

его концепция макроэволюции и эволюционного прогресса была разработана в условиях относительной теоретической изоляции от эволюционной биологии других стран, и ее корни уходят главным образом в немецкоязычные научные и философские традиции. Ниже мы очень кратко описываем то теоретическое пространство, в котором Ренш создавал свою концепцию; мы будем концентрироваться на тех взглядах, противником которых он был, поскольку его собственные взгляды «синтетического» периода хорошо известны.

В принципе Ренш использует аргументы, уже высказанные в общих чертах в книге «Типы видообразования», однако он делает четкий акцент на макроэволюции.

Даже поверхностный взгляд на структуру «Новых проблем» (Rensch, 1947) показывает, что эта книга в значительной мере посвящена критике ортогенеза и проблеме циклических процессов в эволюции. И это не случайно, так как самые видные эволюционные биологи и палеонтологи его времени были поборниками концепции направленной эволюции. Уже на первой странице «Введения» Ренш упоминает Генри Ф. Осборна и К. Бойрлена как своих теоретических противников. Оба они — значительные фигуры среди англо- и немецкоговорящих сторонников ортогенеза. К своим собственным сторонникам Ренш причисляет, например, Н. В. Тимофеева-Ресовского, соавтора Ресовского Ганса Баура, Ганса Штуббе, Ф. Добржанского, Вальтера Циммерманна и намного менее известного в наши дни Эдварда М. Иста (Edward M. East, 1879–1938). Будучи экспертом в области систематики, Ренш продолжает пользоваться своей доселекционистской терминологией и работать с понятиями расы и расовых кругов. Он импортирует из своих ранних работ большинство эмпирических обобщений (закономерности), таких как правила Бергманна, Аллена и Глогера, и повторяет свой аргумент, что географически градуированные вариации могут иметь место при условии незначительного или малого влияния со стороны естественного отбора, приводя часть примеров из своих «додарвинистских» работ (Rensch, 1947, S. 30-40). Однако все «типы» видообразования, отличающиеся от ортодоксальной схемы (случайная постепенная мутация + отбор), он либо полностью исключает из обсуждения, либо объясняет их в терминах дарвинизма. Таким образом «потенции мутации» исчезают из области вероятных гипотез. Вместо этого он объясняет неселекционное формирование рас в терминах «последовательных изменений признаков благодаря потерям аллелей, без какой-либо селекции», то есть в терминах дарвинистской популяционной генетики. В большинстве случаев, однако, эволюция в результате географической, половой и физиологической или экологической изоляции сопровождается случайными мутациями и естественным отбором. То же самое верно в отношении макроэволюционных тенденций. Кроме уже упомянутых Осборна и Бойрлена, Ренш полемизирует с Карлом фон Нэгели, Эдвином Хеннигом, Эдгаром Дакке, Рудольфом Ведекиндом, Отто Шиндевольфом, Львом Семеновичем Бергом и другими ортогенетиками.

Чтобы понять, с чем боролся Ренш, нужно сделать краткий экскурс в понятие ортогенеза. Сам термин был введен в 1893 г. в Германии учеником Геккеля Вильгельмом Гааке, который вводил это понятие, основываясь на идеях

Нэгели (Nägeli, 1884) и Эймера (Eimer, 1888). Эймер, в свою очередь, позже (Eimer, 1897) адаптировал термин Гааке и популяризировал его. После этого понятие ортогенеза было развито международной сетью ученых, которые в большинстве случаев размышляли над работами своих предшественников и взаимно влияли друг на друга. В немецкоговорящем мире концепция ортогенеза была особенно сильна и устойчива. Это связано с сильной общей оппозицией синтетическому дарвинизму в Германии даже после Второй мировой войны. Эрнст Майр, делавший доклад на Филогенетическом симпозиуме в Гамбурге (1956)[9], где он представил основные принципы синтетической теории эволюции и вспоминал, что «все присутствующие (за исключением генетика Г. де Латтина) выступили против синтеза». Приверженность ортогенезу была частью этой широкой оппозиции.

Учитывая историю термина, «ортогенез» можно в общих чертах определить как концепцию внутренних и/или внешних ограничений, канализирующих вариации таким образом, что эволюция направляется в определенном, теоретически объяснимом, и поэтому предсказуемом, направлении. В более узком смысле, который отстаивали Гааке и ряд других теоретиков (например, Эймер, Осборн, Бойрлен, Шиндевольф), ортогенез означает, что существуют фундаментальные организменные структуры, которые предрасполагают живые существа к изменению только в определенном направлении. В большинстве теорий ортогенез противостоит идее эволюции как непосредственной и постоянной адаптации организмов к их окружающей среде, хотя нет никакой логической необходимости в том, чтобы ортогенетическая эволюция была неадаптивной, что было показано Бергом на примере направленных и адаптивных массовых мутаций. Ортогенез, скорее, подразумевает, что существуют тенденции в развитии и эволюции, которые можно считать неадаптивными, учитывая сиюминутные потребности организмов. Некоторые ортогенетики (Бойрлен, Шиндевольф) защищали понятие циклической эволюции. Меньшинство сторонников направленной эволюции (например, Дакке и Бойрлен после 1937 г.) высказывались в пользу мистических сил, направляющих эволюцию.

Ренш приводил доводы против всех форм ортогенеза. В «Новых проблемах» он сделал акцент на эмпирических свидетельствах, доказывающих, что нет никаких причин принимать ортогенез всерьез как общую эволюционную тенденцию. Иными словами, Ренш утверждал, что здесь нечего объяснять, поскольку «все биологически возможные направления эволюции» были реализованы в ходе филогенеза (Rensch, 1947, S. 56–65). В то же самое время он признал существование малых ортогенетических рядов, но приписывает эти явления уже упомянутой ортоселекции Плате. Что касается «филогенетических взрывов» и циклической эволюции, то Ренш принципиально повторил свои аргументы 1939 г., хотя и привел намного больше эмпирических свидетельств. Это же относится и к понятию «реконструкции» Бёкера, которое

[9] Филогенетический симпозиум (1956) был основан как ежегодное мероприятие Куртом Коссвигом (1903–1982), Вольфом Герре (1909–1997) и Адольфом Ремане (1898–1976) (Kraus, Hoßfeld, 1998).

Ренш разработал намного более подробно, сохранив при этом свою линию аргументации.

Обсуждая эволюцию планов строения организма и проблему эволюционного прогресса, Ренш снова и снова возвращается к дискуссии со сторонниками направленной эволюции, такими как Шиндевольф, Бойрлен, Дакке, Плате и др. Он признает только те явления, которые можно наблюдать опытным путем и предлагает селекционистские объяснения для них. В большинстве случаев Ренш импортирует эмпирические данные из антидарвинистских или нейтралистских концепций. Например, обсуждая механизмы, связанные с эволюцией и лежащие в основе филогенетических изменений, Ренш заимствует у Северцова классификационные понятия анаболии, девиации средней стадии и архаллаксиса (или, в терминологии Вальтера Гарстанга — неогенеза) (подр. см.: Levit и др., 2004). Хотя Северцов сам был склонен к селекционистским интерпретациям отношений онтогении–филогении в этих случаях, он все же первоначально представил свою концепцию как нейтральную относительно любой гипотезы об эволюционных механизмах. Ренш, так же как и непосредственный ученик Северцова Шмальгаузен, включил эту схему в дарвинистскую эволюционную теорию, хотя логика концепции Северцова не подразумевала обязательно селекционных механизмов.

Принципиально новое теоретическое измерение (по сравнению с предыдущими работами), появляющееся в книге, — это *эпистемология*, которую Ренш приспосабливает к потребностям эволюционной биологии. Мы обсудим это подробно в следующем разделе.

Подводя итоги, можно утверждать, что в «Новых проблемах» Ренш повторил свои аргументы в пользу дарвинистского селекционизма, уже представленного ранее в «Типах видообразования», хотя и в гораздно более детально разработанном виде и со значительно более ярким эмпирическим материалом. Действительно новым в этой книге кажется линия аргументации, развиваемая как вклад в эпистемологию, философию науки и метафизику, и явно находящаяся под влиянием Б. Спинозы и особенно Теодора Циена (1862–1950). Мы утверждаем — и это один из главных тезисов данной статьи, — что понятие ортогенеза, изгнанное Реншем из эволюционной теории, нашло приют в его философии. Не имея возможности объяснить направленность эволюции в терминах науки, основанной на эмпирических данных, он «запрограммировал» возникновение человеческого разума с помощью усовершенствованной философии, совмещенной с кажущейся натуралистичной эволюционной биологией.

Ренш объясняет Вселенную: метаметодологическое основание его эволюционной теории

В этой главе мы реконструируем попытки Ренша создать научно обоснованное мировоззрение, философию и общую методологию. Мы используем здесь термин «метаметодология» ради отделения от его чисто биологических исследований, и на то есть ряд причин. Методологические размышления

Ренша носят универсальный характер и включают элементы научной методологии, эпистемологии, философии науки и общего мировоззрения. В то же самое время Ренш тесно связывал все эти «философские» элементы с прикладной частью своей теоретической системы. Поэтому недостаточно будет говорить только о «философской» или только о «научной» ее составляющей. Ренш развивал «теоретическую» часть своей системы как корпус и фундамент своей прикладной научной методологии. Обе составляющие развивались в тесной взаимосвязи и взаимозависимости.

В одной из своих последних работ, книге «Проблемы общей детерованности событий» (Rensch, 1988), Ренш представил свою пантеистическую метафизику как целостное и научно обоснованное мировоззрение. Эта работа далека от того, чтобы быть проявлением эксцентричности ученого-пенсионера, скорее, она подводит итог его методологических размышлений, которые он начал, по его собственным словам, в 1939 г. (Rensch, 1988, S. 11). Здесь мы описываем его метаметодологию такой, какой она представлена в этой кульминационной книге Ренша, с небольшими экскурсами в более ранние работы, такими как «Биофилософия» (Rensch, 1968) (англ. изд. — 1971).

Ренш строит свою метаметодологию, исходя из общего эпистемологического предположения, что «единственным абсолютно надежным основанием мировоззрения может быть лишь бесспорная объективность (Wirklichkeit) данных (Tatsachen) сознания», которая обычно выражается «потоком сознания», и именно его следует проанализировать с эволюционной точки зрения (Rensch, 1988, S. 11). Ренш утверждает, что сама способность человека к анализу — это признак, унаследованный в процессе эволюции. Самая существенная черта нашей способности «делать выводы» может быть объяснена адаптивностью аппарата человеческого разума к закономерностям внешнего мира. Адаптивность человеческого умственного аппарата к закономерностям «сверхразумной» действительности — это предпосылка корреляции между разумным и сверхразумным мирами.

Уже на первых страницах этой книги Ренш выражает наиболее важную мысль, комментируя различие между его концепцией и недавно возникшей «эволюционной эпистемологией». Отвечая на критику со стороны эволюционного эпистемолога Герхарда Фоллмера, который утверждал, что панпсихический идентизм Ренша — это избыточная гипотеза, если принять во внимание понятие «фульгурации» Конрада Лоренца (1903–1989), Ренш возражал против всех попыток умножить действительность, как это было сделано Лоренцем или Карлом Поппером (1902–1994) с его идеей тройственности мира. Для Ренша, как мы увидим ниже, существует только одна реальность, которая, однако, имеет две фундаментально различных стороны: интеллектуальную и материальную.

В самой основе философии Ренша лежит отрицание некаузальных процессов, то есть он считает, что и неорганические, и органические миры причинно детерминированы (Rensch, 1988, S. 15–16). При этом естественный отбор — это главный фактор, определяющий организменное развитие. Биологический прогресс (Vervollkommnung и Höherenentwicklung) может быть полностью объяснен с точки зрения дарвинистского селекционизма. Что касается понятия

ортоселекции Плате, то Ренш подчеркивает, что оно достаточно для объяснения ортогенетического ряда. Итак, эволюция — это «процесс, определенный во всех своих стадиях фундаментальными закономерностями, которые управляют и развитием структур, и их функциями» (Rensch, 1988. S. 23–24). Таким образом, материальная биологическая эволюция — это детерминированный градуальный процесс, хотя он и включает стохастические события, такие как случайные мутации.

Развитие нервной системы, от которой зависят интеллектуальные способности, также обусловлено естественным отбором, вследствие адаптационных преимуществ, получаемых специализированными клетками по сравнению с гомогенными конгломератами клеток. Соответственно, даже формирование наивысших интеллектуальных способностей — это направленный и постепенный процесс: «Люди, — то есть пять видов рода *Homo* (вымершие *H. habilis*, *H. erectus*, *H. modjokertensis*, *H. neandertalensis*, и ныне существующий *H. sapiens*), включая различные типы и промежуточные формы, — отличаются во всех анатомических и физиологических аспектах, но только постепенно от полупрямоходящих приматов (гориллы, шимпанзе и орангутаны)» (Rensch, 1988, S. 30). Спускаясь по филогенетическому древу к низшим позвоночным, можно экспериментально показать, что они обладают примитивными формами умственных способностей (Vorstellungen), например представлениями. Ренш доказывал, что даже у моллюсков есть примитивные чувства типа ощущений.

Далее Ренш полагает, что эволюция человеческих культур происходит главным образом на уровне биологических ненаследственных признаков, и важно различать психические и нейрофизиологические явления. Доминирующую концепцию Поппера об отношениях между психическим и нейрофизиологическим уровнями Ренш определяет как *дуализм*. Поппер предполагал, что есть две преимущественно различных сущности [Seinswesen]: психические явления, с одной стороны, и нейрофизиологические, с другой. Эти два различных вида процессов связаны, именно поэтому Ренш также обозначает его как интеракционизм. Свою собственную концепцию Ренш формулировал в противоположность попперовскому дуализму и интеракционизму. Он доказывал, что если бы простые психические явления, например волевые способности, могли влиять на сокращения мускулов, то это нарушило бы закон сохранения энергии, делая простое биохимическое объяснение сокращений мускулов невозможным (Rensch, 1988, S. 34).

С другой стороны, можно было бы предположить, что умственные процессы протекают параллельно событиям, происходящим в материальном мире. Этому положению Ренш дает название «психологический параллелизм». Все же психологический параллелизм не может объяснить, почему физиологически идентичные мозговые процессы могут вызывать различные умственные эффекты.

Чтобы преодолеть все эти трудности, Ренш исследует эпистемологические основы главных категорий, вовлеченных в обсуждение. Прежде всего, он анализирует понятия «материи» и «материальных процессов».

Ренш доказывает, что для каждого человека единственными бесспорными объектами являются его собственные психические явления, проистекающие из

непосредственного опыта: восприятие, воображение, чувства и мысли. Только анализ этого опыта позволяет составлять картину из понятий реальности, которая оказывается вполне видимой и ощущаемой формацией (гештальт). Благодаря физике мы знаем, что материя состоит из атомов, элементарных частиц и волн. Наконец, материя оказывается «окончательным нечто», которую в будущем будут, вероятно, описывать в терминах взаимодействий различных сил, причинных цепей и фундаментальных констант. Ренш обращается к *редуктивному реализму* немецкого философа и психолога Т. Циена, одного из наиболее часто цитируемых Реншем авторов, который поставил под вопрос адекватность использования слова «материя» как научного термина. Циен известен как автор психофизиологической эпистемологии (Psychophysiologische Erkenntnistheorie) (например, Ziehen, 1898), основанной на философии монизма, широко распространенного в Германии, прежде всего, благодаря «немецкому Дарвину» Эрнсту Геккелю. Ренш принимает философию Циена; именно ей он обязан понятием «монистического принципа» (Rensch, 1971, p. 29). Как и любой вид философского монизма, «монистический принцип» утверждает абсолютно окончательную, онтологически определимую реальность, которая не может быть ни умножена, ни разложена на элементы для дальнейшего анализа, представляя собой самые фундаментальные основания Вселенной и снабжая ее всеми элементами индивидуализированного целого. Иными словами, монизм подразумевает элементы холизма. Ренш искал именно такой универсальный принцип.

Так или иначе, Ренш настаивал, что сведение основных психических способностей (ощущения и воображение) к их основаниям неизбежно приведет к понятию «окончательного нечто», и почему бы тогда не назвать это «нечто» материей (Rensch, 1988, S. 35). Поэтому мы можем еще дальше продвинуть монистические представления. Возможным кандидатом мог быть своего рода *спиритуализм*[10], например идеализм Джорджа Беркли (1685–1783). Но у ученых-натуралистов, скорее всего, возникли бы трудности с принятием идеализма Беркли. Чтобы избежать дуализма, можно было бы обратиться к альтернативе — понятию субстанции Бенедикта Спинозы (1632–1677). Спиноза постулировал основную и говорящую саму за себя субстанцию, доступную опыту благодаря своим признакам *(substansia cogitans* и *substansia extensa*) (Spinoza, 1996). Кроме Ф. В. Шеллинга и Г. В. Гегеля, которые «в какой-то степени» представляли подобные же взгляды, Ренш перечислял и множество других современных философов и ученых, которые, по его мнению, развивали подобную методологию (например, Марио Бунге, Артур С. Эддингтон, Эрнст Геккель, Бертран Рассел).

Одновременно Ренш создал и развил свое понятие *психофизического идентизма* (Rensch, 1988, S. 36). Уже в первом издании его главной «синтетической» публикации — «Новые проблемы эволюционного учения», написанной в пражский период, Ренш, по его собственным словам, «впервые представил это мировоззрение», хотя в то время он использовал весьма неуклюжий термин «гилопсихизм». Фактически, комментируя «психический»

[10] Говоря обычным языком, Ренш подразумевает (субъективный) идеализм.

уклон своей эпистемологии, Ренш заявил: «Мы хотели бы еще раз указать на то, что это мировоззрение — идеалистическое, поскольку то, что изначально нам дано, — это психика; определенно нет никакого противостояния между субъектом и объектом, материей и душой; даже абстрактный редукционистский мир ученых-натуралистов не следует искать за пределами «сознательного» (Rensch, 1947, S. 372). Ренш снова формулирует здесь то, что Циен назвал *основным идеалистическим принципом* (idealistische Grundprinzip), подразумевающим, что «то, что нам дано, — это только психика, говоря обычным языком; все материальные вещи не даны, их следует открывать для себя»[11] (Ziehen, 1922, S. 2).

В книге «Биофилософия» (Rensch, 1968; 1971) Ренш преобразовал «идеалистический принцип Циена» в идентистское основание своей философии биологии и изобрел даже терминологию для него: «панпсихически-идентичное или полиномистическое мировоззрение». Ренш сформулировал два основных «факта», составляющих основание панпсихического идентизма: «1. Единственная реальность, в которой мы можем быть абсолютно уверены, относится к феноменам, которые мы испытываем, включая ощущения, восприятия, представления, чувства, и волевые процессы в целом. 2. Человек состоит не из двух отдельных компонентов — материи и ума, или тела и души, но представляет собой неделимое психофизическое единство» (Rensch, 1971, p. 299).

В работе, опубликованной в 1969 г. в немецком философском журнале «Philosophia Naturalis» и вышедшей в третьем издании «Abstammungslehre» как приложение к основному тексту (Rensch, 1972, S. 400-418) Ренш предложил резюме своих взглядов и выделил «пять корней панпсихического идентизма». Считая само собой разумеющимся, что есть несколько эпистемологически возможных подходов, Ренш — и это очень важно — утверждает, что его версия идентизма наилучшим образом сочетается с картиной, нарисованной современным естествознанием.

Первым источником панпсихизма, согласно Реншу, является понятие психофилогении, которое утверждает, что все психические способности постепенно развивались в ходе филогенеза. Что является источником всего во Вселенной? Ответ Ренша: «*Nil de nihilo fit*» (лат. — «*Ничто не возникает из ничего*»), таким образом, все происходит от существующих с более раннего времени сущностей. Это также верно для психических явлений. Даже одноклеточные организмы реагируют на импульсы подобно тому, как реагируют организмы со сложной нервной системой. Но если мы признаем, что психические способности развивались непрерывным процессом в течение всего хода филогении, то почему мы должны приписывать «психическое» только лишь первым стадиям биологической эволюции, не ища его корни в геологической и космической предыстории эволюции? Ренш утверждал, что мы можем пройти весь этот путь вниз до уровня протофеноменов, предшествовавших любому виду материальной эволюции (неживой и биологический)

[11] Полная цитата на немецком языке: “Gegeben ist uns nur Psychisches im Sinne des gewöhnlichen Sprachgebrauchs, die sogenannten materiellen Dinge sind nicht gegen sondern werden erschlossen”.

и лежащих в основе самой феноменологической природы материального мира: «Протофеномены предшествуют даже неодушевленным предстадиям явлений, и, соответственно, материя имеет *прото-феноменальную природу*» (Rensch, 1972, S. 406). Иными словами, протопсихические свойства материи являются имманентными. Таким образом, Ренш делает вывод, что фраза «*Nihil est in intellectu, quod non fuerit in sensu*» (лат. — *«Нет ничего в разуме, что не было прежде чувством»*) также может быть доказана филогенетически.

Человеческая эмбриология — и это второй корень «панпсихического идентизма» — доказывает, что индивидуальное развитие идет тем же путем, что и филогенез, и эмбрион становится более сложным и «сознательным» в ходе онтогенеза. И это не случайно, поскольку и филогенез, и онтогенез отражают процесс усложнения в определении материи, происходящий согласно определенным законам.

Но что означает материя? Ренш подходит к этому вопросу с эпистемологической и физической точки зрения. С точки зрения физики материя выглядит как своего рода «обусловленный закономерностью энергетический объект» (Rensch, 1971, S. 263). При эпистемологическом подходе материя — это «пространственно-временная структура того, что может быть определено в ходе дальнейшего физического анализа» (Rensch, 1988, S. 410). Все же ни время, ни место не являются абсолютными категориями и зависят от нашей способности чувствовать, полученной в ходе эволюции. Ренш объясняет, что «проблемой самого большого эпистемологического значения является то, что *абсолютное пространство изначально не дано феноменологически*, и что сама идея его может только быть сконструирована из пространственных свойств ощущений, принадлежащих различным модальным качествам»[12] (Rensch, 1971, S. 259). Философское или научное понятие материи — это также результат абстракции. Если мы собираемся ухватить сущность материи, исходя из явлений, данных нам (то есть полученных в опыте), то мы должны полагать, что глубина нашего восприятия не соответствует физическим особенностям импульса (например, электромагнитные волны выше 725 μ*m* невидимы). Поэтому создание адекватной концепции материи подразумевает процесс философской редукции. Редукция означает здесь, что в размышлении о физическом объекте «мы абстрактно исходим из свойств восприятия и эмоциональных реакций и рассматриваем возможность поступиться глубиной нашего восприятия и даже в некоторой степени его пространственными и временными свойствами» (Rensch, 1972, S. 410). Редукция имеет отношение только к определенным свойствам сознания, но не к разуму в целом. Поэтому «эти редукты» — это фактически протопсихические пространственно-временные комплексы, лишенные свойств» (Rensch, 1971, S. 263), которые, однако, обладают некоторой формой сознания (Bewußtheit) и указывают на существование «*окончательного нечто*». Это «окончательное нечто» соответствует понятию протофеноменологии. Эпистемологический подход Ренша,

[12] Ренш настаивает, что пространственные свойства можно ощущать в различных формах, как то визуальной, тактильной, вестибулярной, кинестетической и акустической (различные модальные качества).

как он сам утверждал, не предоставляет решающих свидетельств протофеноменальной природы материи, но это своего рода эпистемология и онтология, совместимые с естествознанием.

Пятым корнем панпсихического идентизма, наряду с 1) психофилогенезом, 2) психоонтогенезом, 3) эпистемологической редукцией и 4) физическим анализом, является концепция психофизического субстрата.

Ренш начинает с утверждения, что человеческое тело состоит из двух различных видов вещества. Первый вид вещества обеспечивает существование разума (нервные клетки); второй — составляет остальную часть тела. Состоит ли первый вид вещества — психофизический субстрат — из специальных молекул? Пока что, как говорит Ренш, мы можем судить лишь о том, что молекулы психофизического субстрата имеют ту же самую природу, что и остальная часть молекул. Ганглиозиды и цереброзиды мозга могут также быть найдены в селезенке, печени и эритроцитах. Исследования эмбриогенеза с помощью радиоактивной маркировки нуклеиновых кислот и белков доказывают, что мозговые нейроны усваивают и получают новые вещества из пищи. Следовательно, есть только один вид материи: «Все же, когда мы приписываем протофеноменальную природу всем атомам и молекулам, мы получаем возможность редуцировать явления сознания до управляемой законом интеграции системных компонентов и процессов» (Rensch, 1972, S. 413). По ходу рассуждений Ренш приходит к выводу, что нет никакого основного различия между материальным и психическим явлениями. Любое объяснение физиологических причин было бы в то же самое время объяснением психических процессов, и наоборот. Иными словами, психические и физиологические события должны интерпретироваться как в определенном смысле идентичные процессы. Именно поэтому Ренш называет свое философское направление *идентизмом*.

Согласно Реншу, эти пять групп аргументов, описанные выше, говорят в пользу концепции «панпсихического и реалистического идентизма», являющейся в то же самое время полностью совместимой с естественнонаучной методологией и эпистемологией, обосновывающей естествознание. Идентизм объединяет наивный научный реализм (материализм) с критическим идеализмом большинства европейских философов (Rensch, 1972, S. 417).

С точки зрения биологии ключевым является вопрос, как и в какой степени идентизм соотносится с эволюционной теорией. Иными словами, как и в какой степени понятие протофеноменальной природы материи соотносится с проблемой направленности в эволюции. Отвечая на этот вопрос, Ренш, прежде всего, подчеркивал, что нет никаких специальных «сил» в эволюции, как нет и никакого божественного плана. Он отвергал любой вид телеологии в отношении органической эволюции. Эволюция зависит исключительно от естественного отбора. Только селективным давлением обусловлено увеличение числа клеток в организмах, которое приводит к более эффективному «разделению труда» между ними, которое вызывает централизацию и интенсификацию основных функций, в то же самое время производя новые структуры и системы. Увеличение нейронов и появление централизованной нервной системы являются самыми важными из этих процессов, которые вызвали

появление новых рефлексов, таксонов и инстинктов. Развитие этих новых способностей сделало организмы *более независимыми от их окружающей среды*. Такой вид организменной автономии — это главная особенность эволюционного прогресса (Rensch, 1988, S. 24).

Получившаяся картина эволюционного процесса доказывает, что «вся организменная эволюция должна пониматься как неизбежный непрерывный процесс без каких-либо промежутков» (Rensch, 1988, S. 25). То же самое верно в отношении прошлой и будущей человеческой эволюции (ibid, S. 26). Заявление Ренша об отсутствии «каких-либо промежутков» в эволюции имеет для него центральное значение.

В объемной книге «Универсальное мировоззрение» («Das Universale Weltbild»), изданной впервые в 1977 г. (Rensch, 1977; 2-е изд. — 1991), мы находим самое детальное и содержательное описание Реншем его философии эволюции. Как и Э. Майр, Ренш утверждал, что законы эволюции принципиально отличаются от законов физики, так как у биологических законов могут быть исключения. Таким образом, он предпочитал говорить о закономерном характере эволюции. Ренш перечисляет приблизительно сотню основных закономерностей в эволюции, хотя даже эта сотня правил не исчерпывает всего списка. Ниже мы приводим несколько характерных примеров, существенных для того, чтобы понять позицию Ренша в отношении прогресса и детерминации в эволюции.

Самая универсальная эволюционная закономерность в списке Ренша соответствует стандартному своду правил современного синтеза, утверждая, что все растения и животные подвергаются случайным мутациям, в то время как половое размножение организмов повинуется законам Менделя, и все организмы производят избыток потомства. Естественный отбор управляет всеми стадиями, связанными с развитием всех организмов, но действует также и на надвидовом уровне, и поэтому безусловно контролирует онтогенез и филогенез. Новые и продвинутые структуры появляются и развиваются благодаря естественному отбору. В случае слабо специализированных форм («закон неспециализированных форм») это приводит к эволюционному прогрессу (Rensch, 1991, S. 102). Устойчивая и длительная селекция при определенных условиях окружающей среды приводит к ортогенетическому ряду (ортоселекция). Таким образом, все главные эволюционные события и переходы могут быть объяснены исключительно посредством естественного отбора. Понятие предфеноменальной природы материи не играет прямой роли в эволюционных объяснениях Ренша.

Кроме того, Ренш утверждает, что даже эволюция культуры происходит под влиянием естественного отбора, с той лишь разницей, что здесь главную роль играют признаки, не наследуемые генетически. Самая важная роль в истории цивилизации отведена науке, также ведомой процессами отбора. Развитие человеческих культур было определено, прежде всего, *«растущим научным знанием»* (курсив Ренша), вызывающим новые методы и социальные учреждения», тогда как само научное знание делает успехи благодаря положительному отбору концепций (Rensch, 1988, S. 116).

По Реншу, то же самое верно и для эволюции религиозных верований. Религия — это своего рода объяснение событий внешнего мира, и верования эволюционировали от «невероятных», случайных объяснений в сторону более последовательных и «вероятных», поэтому Ренш сделал вывод: «Фактически, имела место селекция различных способов мышления» (Rensch, 1988, S. 61). Развитие религиозных верований — процесс, определенный психически и физиологически и продолжающийся аналогично биологической эволюции. Опять же, говоря языком генетики, религиозные верования не наследуются, и биологическая наследственность заменена здесь передачей интеллектуального наследия. Управляемый законом прогресс[13] религиозных верований проявляется в адаптации верований к общему росту знания и усилению духовности в религиозных системах. Например, большинство политеистических религий эволюционировало в монотеизм. Большие религиозные системы, возникнув, начинали делиться на подсистемы, секты и т. д., демонстрируя и тут параллельность органической эволюции (Rensch, 1988, S. 116).

Таким образом, Ренш отстаивал всеобъемлющий эволюционизм и селекционизм. Естественный отбор — это главный источник закономерности в эволюции, и хотя она отличается от закономерности в физике, «тем не менее, эти закономерности можно характеризовать как законы» (Rensch, 1991, S. 107). Полагая, что естественный отбор непрерывно отбирает оптимальные варианты, можно считать, что эволюция проистекает в рамках узких каналов, то есть неизбежно с самого начала продолжается в заданных направлениях. Таким образом, хотя элементарные эволюционные события являются случайными, эволюция, ведущая к человеческому интеллекту, и эволюция интеллекта как такового идут по длинному, невидимому заданному пути.

Взгляды Ренша на то, что эволюция неизбежно приводит к появлению человеческого интеллекта, резко контрастируют с взглядами других ведущих синтетических и «постсинтетических»[14] эволюционистов (Ф. Добржанский, Г. Симпсон, Ф. Айяла, Э. Майр, Дж. Моно и многие другие), утверждавших, что «не существует никаких геологических свидетельств тому, что появление человеческого интеллекта неизбежно» (Barrow, Tipler, 1986, p. 133). Ренш, напротив, настаивал, что происхождение людей от обезьяноподобных предков «было, по-видимому, закономерно обусловленным процессом» (Rensch, 1991, S. 225). Он не сводит свое понятие «закономерности» к простому детерминизму и вводит понятие «полиномической детерминации». Полиномическая детерминация подразумевает, что целый ряд биологических, физических, химических, социальных и других естественных законов управляет процессом эволюции, пересекаясь и взаимодействуя и вызывая, очевидно, стохастические события, которые, фактически, могут быть объяснены через пересечение закономерных процессов. Иными словами, при внешней стохастичности, случайности мало места в органической и культурной эволюции,

[13] Ренш вводит здесь тот же самый термин „Höherenentwicklung“, который занимал центральное место в дискуссиях в немецкоязычных странах в первой половине XX в.

[14] «Постсинтетическим», согласно Э. Майру, считается период начиная примерно с 1947 г.

так что жизнь неизбежно зародилась бы на других планетах с сопоставимыми химическими и физическими условиями и развивалась бы сходным образом (Rensch, 1991, S. 108).

Методологические замечания

Даже поверхностный взгляд на философию Ренша выявляет ее поразительную укорененность в немецкой, а именно в геккелианской традиции. Оба эволюциониста отвечают четырем самых основным характеристикам: 1) борьба за то, чтобы превратить биологию в основу универсального мировоззрения, в то же самое время ища философские основы научного знания; 2) оба мыслителя объявили монизм подходящей научной метаметодологией и основанием для нового *мировоззрения (Weltanschauung)*; 3) всеобъемлющий, но сфокусированный на организме эволюционизм характерен и для Геккеля, и для Ренша; 4) антропоцентризм.

Ренш более, чем сам Геккель, преуспел в том, чтобы превратить геккелианский подход в последовательное и совместимое с современным научным знанием учение. Краеугольным камнем революции, которую Ренш произвел в геккелианстве, был акцент на градуализме на всех уровнях и во всех сферах неорганической, органической и социальной эволюции. С этой точки зрения селекционистский переворот Ренша не был откатом от геккелианского стародарвинизма, а, наоборот, шагом к геккелианству, попыткой развить и сделать монистическую философию основанием новой науки и культурного самосознания человечества.

Селекционистский переворот Ренша также не был радикальным отказом от всего, что он сделал прежде. Помимо лояльности к эмпирическим обобщениям, которые он положил в основу своих додарвинистских работ (таким как «биологические правила»), Ренш последовательно развивал несколько основополагающих идей. Прежде всего, это феноменология ортогенеза и идея эволюционного прогресса, равно как и концепция ортоселекции Плате. Концепция эволюционного прогресса доказывает, что эволюция — это направленный процесс, и задано лишь одно направление: усложнение, дифференцирование и централизация, сопровождаемая одухотворением материи в прямом или метафорическом смысле. Идея эволюционного прогресса доминировала в среде немецкой биологической мысли со времен И. В. Гёте (мы не рассматриваем проблему применимости самого термина «эволюция» к взглядам Гете) и стала центральной в первой половине XX столетия в работах Геккеля, Плате, Бёкера и особенно «научного внука»[15] Геккеля — Виктора Франца. Примечательно, что и Бёкер, и Франц значительно преувеличивали силу своего учения, пытаясь превратить теории в некое универсальное *Мировоззрение*, претендующее на всеобъемлющую объяснительную модель всех социальных, биологических и даже мистических явлений (Levit, Meister, 2006b). Оба они были излюбленными источниками ссылок для Ренша.

[15] Эта метафора изобретена Хоссфельдом и Олссоном в 2006 г.

Кроме того, Ренш импортировал в свою селекционистскую теорию идею прогрессивной адаптации к изменяющейся окружающей среде, доказывающую, что более высокие организмы лучше приспособлены к *потенциальным* экологическим катаклизмам, то есть они более независимы от своей окружающей среды. В философских работах Ренша все эти понятия получили антропоцентрическое измерение, сближающее их с религиозными и мировоззренческими учениями. В биологии Ренш следовал геккелианской традиции, но его методы, преобразующие биологию в мировоззрение и обратно, были намного более сложными, чем методы ранних монистов. Кроме того, Ренш не был прямым преемником Геккеля и главным носителем его взглядов. Скорее, он принадлежит к традиции, связанной с именем Геккеля, и можно еще поспорить, был ли он самым характерным представителем этой традиции. Непосредственным источником философского вдохновения Ренша был спинозизм Циена. Циен в свою очередь, развивал монистическую философию, глубоко укоренившуюся в натурфилософии. Обращение Ренша к этой традиции было весьма обычно для немецкой биологии первой половины XX столетия, как уже было показано нами в статье (Levit, Meister, 2006b). Необычной была попытка объединить натурфилософский монизм и неоспинозизм с современным синтезом, наиболее радикальной и эмпирически ориентированной формой дарвинистского селекционизма. Мы используем здесь термин неоспинозизм, так как спинозизм, которому был подвержен Ренш, значительно отличался от концепции самого Спинозы (как фактически все «измы» отличаются от оригинальных концепций). Например, Спиноза «настаивал, что любая причина, работающая в природе, которую рассматривают как систему мысли, идентична причине, работающей в природе, которую считают физической системой. Это влечет за собой представление, что у каждого изменения в человеческом разуме, которое может быть объяснено психологическими терминами, должна быть точная копия в теле, изменения в котором будет объясняться в терминах физических законов» (Hampshire, 1996). В противоположность этому, в спинозизме Ренша нет никакой ригидной зависимости между умственными и физическими событиями, и умственный мир обладает некоторой автономией, а именно, у различных психических событий может быть та же самая точная копия на физиологическом уровне. Реншу необходима эта автономия для того, чтобы противопоставить детерминированному миру физических процессов понятие свободной воли (отсутствовавшей у Геккеля), потому что свободная воля — это источник случайных изменений в культурной и социальной эволюции, аналогичный мутациям в биологической эволюции. Спиноза, наоборот, выступал за то, что «в уме нет никакой ни абсолютной, ни свободной воли, но ум имеет волю к тому или иному, которая определяется некими причинами, а те в свою очередь — другими причинами, и так до бесконечности» (Spinoza, 1996, p. 62). Однако идею *субстанции* и ее признаков, центральную для Спинозы, можно отчетливо увидеть и в работах Ренша. Таким образом, Ренш следовал спинозизму особого типа, очень распространенного в традиции немецкого романтизма и монистическом движении. Итак, возможно ли было объединить такую философию с синтетическим дарвинизмом?

Возможно, самым дорогим Реншу из монистических понятий, которые он почерпнул в немецкой натурфилософии и разделял с Геккелем[16], был антропоцентризм. Антропоцентризм здесь означает, что вся эволюция Вселенной рассматривается с той точки зрения, что она неизбежно ведет к возникновению разума, подобного человеческому. В системе Геккеля это гарантировалось одухотворенным характером материи («душа клетки», «душа кристалла») наряду с естественным отбором и неоламаркистскими эволюционными механизмами на биологической стадии эволюции. Как это ни парадоксально, но идея непосредственной адаптации к условиям окружающей среды была едва ли совместима с остальной частью теоретической системы. Непосредственная адаптация означает повреждение встроенной эволюционной «программы», направляющей филогенез в определенное русло. Из-за этого большинство видных ортогенетиков в развитии своих взглядов ушло от неоламаркизма к мутационизму и сальтационизму (Levit, Olsson, 2006). Случайные селекционистские вариации защищают «внутреннюю суть вещей» (пользуясь словами Тейяра де Шардена) от прямой адаптации и, что даже более важно, от жоффруистской агрессии окружающей среды в отношении наследственных механизмов. Таким образом, оба неоламаркистских эволюционных механизма очень плохо совмещаются с антропоцентрической программой в эволюции. Случайная вариация, наоборот, является причиной-в-себе, взаимодействуя с окружающей средой через посредничество естественного отбора. Естественный отбор в этом случае накапливает самые совершенные[17] из конкурирующих «программ», дающих организмам все больше *автономии*. Последняя, как мы помним, является центральным моментом того, как Ренш характеризует эволюционный прогресс. Кроме того, дарвинистский селекционизм связан с очень постепенными эволюционными изменениями, которые позволяют условиям окружающей среды прекрасно «настроиться» и, что чрезвычайно важно в этой ситуации, исключить даже потенциальную возможность любого вида скачков. Все развивается и развивается постепенно, без скачков и революций, так как ничто не является абсолютно новым, а укореняется в существоваших ранее условиях.

Принятие «случайного изменения» означает, однако, что эволюция теряет свои ортогенетические особенности и становится вероятностным процессом. Чтобы сохранить антропоцентрическую традицию, к которой он принадлежал, Ренш изъял ортогенез из мира феноменов и внедрил его в предфеноменальную природу вещей. Не случайно, что он сравнил свою версию идентизма с понятием *natura naturans* (лат. — *«природа через природу»*) мыслителя-схоласта Аверроэса. Ренш утверждал: «Эволюционирующие формы уже обоснованы в сущности “материи” и закономерностях мира» (Rensch, 1991, S. 528)[18]. В следующем абзаце Ренш комментирует, что «все

[16] Геккель важен как наиболее характерный представитель монистической и натурфилософской традиции в дарвинистской эволюционной биологии.

[17] Совершенные в смысле завершенности — возможный перевод немецкого термина «Vervollkommnung».

[18] Оригинал цитаты на немецком полностью: «Das entspricht bos zum gewissen Grade der in der christilichen Scholastik gelegentlich vertretenen, wohl schon von Averroës (=Ibn Raschid) vorbereiteten

материальное, все транссубъективное — это нечто протопсихическое» (ibid). Он утверждает, что с возникновением *Homo sapiens* это «окончательное нечто» интегрировалось до такой степени, что стало возможно, чтобы природа познала сама себя и свои закономерности[19]. Иными словами, «протопсихическое» становится абсолютно «психическим» через наделение людей инструментами для самопознания и познания Вселенной. Мы полагаем, что это скрытая форма ортогенеза, поскольку филогенез, если он не направлен биологически, определяется более глубоким уровнем «окончательного нечто». Полиномическая детерминация Ренша оказывается очень сложной формой детерминизма.

Как же мировоззрение Ренша выглядит на фоне взглядов более традиционной философии эволюционного синтеза? Прежде чем мы ответим на вопрос о месте философии Ренша в «синтетическом контексте», необходимо сделать ряд замечаний по поводу самой видной и влиятельной «синтетической» философии, развитой Э. Майром и ставшей своего рода «официальной» философией синтеза. Мы не будем даже пытаться сделать набросок всей его сложной метафизики и эпистемологии, но сконцентрируемся на одном лишь, но центральном аспекте философии Майра — эссенциализме.

Для Майра эссенциализм (который в его терминологии приравнивался к типологии) — это смертный грех эволюционной биологии, в то время как так называемое популяционное мышление — это способ избежать типологического искушения. Взгляды Майра относительно типологии подверглись существенному эволюционированию и полностью оформились к 1959 г (Chung, 2003). С этого времени он интерпретировал противоречие между «популяционным и типологическим мышлением» как ключевой вопрос всей истории западной философии и науки. Он объявил, что типологическое мышление основано на эссенциалистской философии (несколько раз он определил эссенциализм как *идеологию*, которую можно проследить в прошлом до Пифагорейской геометрии). Философия Платона сделала эссенциализм более явным, постулируя, что «мир состоял из ограниченного числа классов существ и что только тип (сущность или эссенция) каждого из этих классов объектов обладал реальностью, а все кажущиеся изменения этих типов являются несущественными и несоответствующими. Эти платонические типы считались постоянными и бесконечными и были резко разграничены от других таких типов» (Mayr, 2001). Соответственно, основной целью эссенциалистов было обнаружение этой скрытой природы вещей. Эссенциалисты доминировали в интеллектуальном ландшафте в Средние века и в Новое время. Майр доказывает, что почти все философы до Дарвина были эссенциалистами и «все учителя Дарвина и его друзья были более или менее эссенциалистами» (Mayr, 1991, p. 41).

Vorstellung einer ‚natura naturans', die besagt, *daß die sich entwickelnden Formen bereits im Wesen der ‚Materie' und der Weltgesetzlichkeit begründet sind*» (курсив Ренша).

[19] Оригинал цитаты на немецком полностью: «Das fast unbegreifliche an der Stammesgeschichte des Psychischen ist die Tatsache, daß sie mit der Entwicklung der Hirnfunktionen und ‚Ich-Komplexe' des Homo Sapiens zu einer Integrationsstufe der protopsychischen ‚Materie', des ‚letzten Etwas', geführt hat, die es ermöglicht, *daß Natur sich selbst und die Zusammenhänge und Gesetzlichkeiten der übrigen Natur zu erkennen vermag*» (Rensch's itallics) (Rensch, 1991, S. 258).

Эссенциализм имел прямые и пагубные последствия для биологии, так как виды считались, очевидно, оторванными друг от друга «естественными видами» с постоянными характеристиками (видовой фиксизм). Майр настаивал, что именно Дарвин радикально улучшил ситуацию, возвестив об уникальности каждой особи каждого вида, который размножается половым путем. Это представление стало краеугольным камнем нового способа мышления — популяционного — и заложило основы для теории естественного отбора. Популяционное мышление проистекало из предположения, что биологическая действительность состоит из уникальных индивидуумов, в то время как статистическая средняя величина — это абстракция (Mayr, 1982, p. 46–47).

Популяционное мышление было развито Дарвином и стало процветать с появлением популяционной генетики в первой трети XX столетия. Дарвинистский градуализм наряду с популяционной генетикой очистили путь для того, чтобы создать эволюционную теорию на основе пересмотренной теории естественного отбора. Однако даже после принятия этой пересмотренной формы дарвинизма многие ученые упорствовали, не желая принять популяционное мышление, будучи привержены архаичному учению эссенциализма.

Как мы показали в другом месте (Levit, Meister, 2006a), в своем понимании эссенциализма Майр исходил из эссенциализма XIX столетия, тогда как эссенциализм XX в, сильно распространенный в немецкоязычных странах, имел уже не так много общего с платонизмом и видовым фиксизмом. Его особенностью был поиск «скрытой природы вещей», о которой тогда думали как о более или менее важной задаче в смысле реальной биологической эволюции. В этом смысле Ренш предложил эссенциалистскую теоретическую систему, однако с минимизированным и косвенным влиянием «скрытой природы вещей» на ход эволюции Вселенной. До последнего дня своего научного и философского творчества Ренш пытался увязать понятие стохастической эволюции с идеей детерминированности всех процессов на всех уровнях: от протоматерии до социально-культурных событий.

Контрабандное внедрение Реншем антропоцентрического прогрессизма и пантеизма в селекционистское мировоззрение, конечно, резко контрастирует с тем, что исповедовали другие влиятельные селекционисты. Главной уловкой, позволившей Реншу осуществить это, было то, что он сделал самый характерный антропоморфический признак — сознание — гипотетическим объектом доорганической детерминированной эволюции и естественного отбора. Однако постулат о предфеноменальной природе материи имел такое следствие, что каждая частица видимой реальности получила крошечную частицу разума. Поскольку теперь разум — это существенный признак Вселенной, эволюция Вселенной подразумевает, что эволюция человеческого разума двигалась в заданном направлении. Это очень сильно напоминает направление мысли П. Тейяра де Шардена (1881–1955), который рассматривал Вселенную как «закрытый квант», где ничто не может появиться, если оно раньше не существовало. Так же как и Ренш, Тейяр видел биологическую эволюцию как продолжение добиологической эволюции, но Ренш не заходит так далеко, как Шарден, создавший эволюционное богословие. Однако чтобы согласовать свое учение с естественнонаучным мировоззрением, Ренш скрывает эту

свою очевидно телеологическую концепцию под маской универсального селекционизма, так как селекционизм в широком понимании является веской концепцией, «свободной» от любой телеологии. Иными словами, антропоцентрический детерминизм Ренша упакован в обертку универсального селекционизма. На самом же деле, он фактически фрагментировал телеологию и поместил ее во внутрь вещей, делая их субъектами естественного отбора. Это, хотя и сложный, и замаскированный, но все же — эссенциализм.

Заключение

Во время селекционистского переворота Ренша строго научные — и экспериментально обоснованные — аргументы в пользу дарвинистского селекционизма имели приблизительно ту же убедительную силу, что и аргументы в пользу сальтационизма и ортогенеза (R. Goldschmidt, O. Schindewolf) или неоламаркизма и стародарвинизма (Л. Плате) (Levit et al., 2005). Аргументы сальтационистов и ортогенетиков были особенно сильны и сохранили свое влияние в немецкоязычных странах вплоть до конца 1950-х гг. Ренш полностью уравновесил аргументы за и против селекционизма во всем их разнообразии, начинающемся со строго эмпирических данных и заканчивающемся общими эпистемологическими заявлениями. Будучи изначально убежденным антидарвинистом, Ренш в конце 1930-х гг. изменил свои взгляды и с того времени стал защищать модель «селекционизм + градуализм», которая в его теории объединялась с систематикой и географической изоляцией и которая оставалась неизменной в своих основах на протяжении всей его теоретической жизни и в таком виде и была включена в эволюционную теорию.

Несколько факторов играли важную роль в его селекционистском перевороте. Нужно сказать, что Ренш первой половины 1930-х гг. не был просто ученым-эмпириком, симпатизирующим неоламаркизму, как многие из его современников. Начиная со своей первой книги, Ренш вошел в науку в качестве сильного теоретика, развивающего собственное всеобъемлющее эволюционное учение. Его критика дарвинистского селекционизма была одной из самых мощных и результативных в первой трети XX столетия. Его жоффруизм был обоснованным и теоретически последовательным учением. Учитывая все предыдущее, его селекционистский переворот кажется загадкой, которую нельзя разрешить, обращаясь к простым объяснениям. Со всей вероятностью целый комплекс факторов подвел его к селекционизму. Конечно, как ученый-эмпирик он был восприимчив к новым открытиям в биологии, и триумф экспериментальной генетики стал существенным стимулом для ухода от неоламаркизма. Например, доказательный провал экспериментов В. Йоллоса на направленных мутациях, которые играли существенную роль в теоретических построениях Ренша, привел к значительному пересмотру его прежнего представления об эволюционной модели. Его собственные эксперименты на дрозофиле, которые он сделал в лаборатории Н. В. Тимофеева-Ресовского в Берлине, и личные интенсивные дискуссии с этим лидером

международной популяционной генетики были, конечно, важным фактором превращения Ренша в селекциониста (Rensch, 1979, S. 76).

Общий философский фон его теоретизирования и общих метаметодологических представлений играл очень важную роль в его решении. Как явно следует из его последних работ, Ренш склонялся к постепенности развития мира в целом, включая развитие человеческого интеллекта. Таким образом, человеческий ум появился не в результате внезапного скачка («сальтация» — биологический термин), но развивался постепенно наряду с биологической эволюцией. Мы утверждаем, что сама идея градуальности была центральным моментом для Ренша в течение всей его теоретической жизни, начиная с самых ранних работ. Именно синтетическая модель биологической эволюции позволила Реншу применить идею градуальности со всей возможной последовательностью и свести разнообразие эволюционных процессов к градуальным микроэволюционным событиям. В то же самое время, пытаясь спасти саму идею направленности эволюции и антропоцентричность немецкой философской традиции, Ренш обратился к другому главному немецкому философскому течению — монизму, пропагандировавшемуся основателем немецкого дарвинизма Эрнстом Геккелем и получившему философскую глубину благодаря Теодору Циену[20].

То же самое понятие постепенности, но в применении к проблеме происхождения интеллектуальных способностей человека, приводит к понятию панпсихического идентизма (panpsychistic), пропагандирующего идею градуальной эволюции психической стороны Вселенной, начиная с дофеноменальной стадии развития. Хотя Ренш и был дарвинистом («синтетическим») на эмпирически-описательном уровне, но его теоретическая система существенно отличается в своей «философской» составляющей от парадигматической философии синтеза, ясно сформулированного и растиражированного Эрнстом Майром. Конечно, панпсихический идентизм Ренша является дуалистическим и эссенциалистским понятием.

Кроме того, согласно своему принципу панпсихического идентизма, Ренш, фактически, никогда не оставлял ортогенеза. Он просто изгнал ортогенез из экспериментальной биологии и сослал его на «психическую» сторону мира, так же как это было ранее сделано Тейяром де Шарденом. Последний, однако, в открытую признавался в приверженности ортогенезу.

Наш анализ наследия Ренша может быть также рассмотрен как социологическое исследование проблемы разнородности современного синтеза. Масштаб этой разнородности, фактически, настолько существенен, что следует снова вплотную подойти к синтезу как объединенному в одну картину движению. Синтез, как это было представлено Майром, был целым набором убеждений, зависимых друг от друга, покрывающих не только все главные ветви биологии, но также и общие вопросы методологии, истории и философии науки и философии как созидающей мировоззрение деятельности. Все составляющие теоретического конструкта Майра были почти одинаково важны для понимания

[20] Существует множество версий философского монизма, но Ренш базировался именно на монизме Т. Циена.

того, что такое синтез. При таком подходе теория Ренша остается почти в прямой оппозиции к общей теории Майра. Действительно, вне элементарного феноменологического уровня описания мутации, перекомбинации, географической изоляции и естественного отбора как самых важных факторов эволюции в их учениях есть некоторое единство. Картина синтеза Майра, представляющая комбинацию тесно взаимосвязанных частей, выглядит весьма сомнительной: если описание самых ключевых «дарвинистских» механизмов макроэволюции было возможно путем не-популяционного мышления (философская методология), то вся «синтетическая философия», развитая Майром, особенно в его более поздних работах, является избыточным теоретическим корпусом в обосновании дарвинистских представлений.

Литература

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.

Barrow J., Tipler F. The Anthropic Cosmoplogical Principle. Oxford : Cladеron Press, 1986. 706 p.

Böcker H. Begründung einer biologischen Morphologie. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. 1924. 24 S. 1–22

Böcker H. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1 Jena : Gustav Fischer, 1935. XI + 228 S.

Böcker H. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. Biologische Anatomie der Ernährung. Jena : Gustav Fischer, 1937. XI + 258 S.

Breidbach O., Hoßfeld U. Gott-Natur (Theophysis). Glaube und Biologie im Werk von Ernst Haeckel // Haeckel E. Gott-Natur. Stuttgart : Franz Steiner Verlag, 2008. S. 9–35.

Chung C. On the origin of the typological / population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942–1959 // Studies in History and Philosophy of Science Part. 2003. Vol. 34. № 2. P. 277–296.

Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution / ed. P. Tort. Vol. 1–3. Paris : Presses Universitaires de France, 1996. XIV, 4862 p.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943. 774 S.

Dorfmeister G. Uber die Ein wirkung verschiedener, wahrend der Entwicklun-gsperioden angewendeter Warmegrade auf dieFarbung und Zeichnung der Schmetterlinge // Mitt, naturwiss. Ver. Steirmark, 1864. Bd. II. S. 126.

Eimer G. H. Th. Die Entstehung der Arten: auf Grund von Vererbung erworbener Eigenschaften nach des Gesetzen organischen Wachsens; Th. I. Ein Beitrag zur einheitlichen Auffassung der Lebenswelt. Jena : Gustav Fisher, 1888. 1. XII + 461 S.; Th. II. Orthogenesis der Schmetterlinge : ein Beweis bestimmt gerichteter Entwickelung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung ; zugleich eine Erwiderung an August Weismann. Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1897. VI + 513 S.

Junker T. Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretische Alternativen im Deutschland des 19. Jahrhunderts. (Quellen und Studien zur Geschichte der Pharmazie, Bd. 54). Stuttgart : Deutscher Apotheker Verlag, 1989; X, 367 S.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen; allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft; mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Berlin : G. Reimer, 1866. Bd 1. XXXII + 574 S.; Bd 2. CLX + 462 S.

Haeckel. E. Gott-Natur (Theophysis). Stuttgart : Franz Steiner Verlag, 2008. 107 S.

Hampshire S. Introduction // Benedict de Spinoza. Ethics. London : Penguin Books, 1996. S. III–XIX.

Hoßfeld U. Konstruktion durch Umkonstruktion' — Hans Bökers vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere // Die Entstehung biologischer Disziplinen II. Beiträge zur 10. Jahrestagung der DGGTB in Berlin 2001 / Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 9. Berlin : VWB-Verlag, 2002. S. 149–169.

Junker T. Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretischen Alternativen in Deutschland des 19. Jahrhunderts. Stuttgart: Deutscher Apotheker Verlag, 1989. X + 367 S.

Junker T. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. Marburg : Basilisken-Presse, 2004. 633 S.

Junker T., Hoßfeld U. Synthetische Theorie und «Deutsche Biologie»: Einführender Essay // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. zgl. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. A. Rupke. Bd. 4. Berlin : VWB-Verlag, 2000. S. 231–248.

Kraus O., Hoßfeld U. 40 Jahre «Phylogenetisches Symposion» (1957–1997): eine Übersicht. Anfänge, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung // Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie. 1998. Bd. 5. S. 157–186.

Levit G. S., Hoßfeld U. Nomogenese. Evolutionstheorie jenseits von Darwinismus und Lamarckismus // Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. 2005. Bd. 11. S. 367–388.

Levit G., Hoßfeld U. The Forgotten «Old-Darwinian» Synthesis: The Theoretical System of Ludwig H. Plate (1862–1937) // Intern. Zsf. Geschichte und Ethik der Naturwissenschaft, Technik und Medizin (NTM). N. S. 2006. Bd. 14. H. 1. S. 9–25.

Levit G. S., Hoßfeld U., Olsson L. The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the developmental basis of evolutionary change // J. of Experim. Zool. Part B. Molecular and developmental evolution. 2004. Vol. 302. № 4. P. 343–354.

Levit G. S. Meister K. The history of essentialism vs. Ernst Mayr's «Essentialism Story»: a case study of German idealistic morphology //Theory in biosciences (Theorie in den Biowissenschaften). 2006a. Vol. 124. № 3–4. S. 281–307.

Levit G. S., Meister K. «Methodological Ideologies» in the German-language morphology // Yearbook for European Culture of Science. 2006b. Vol. 2. P. 35–62.

Levit G., Meister K., Hoßfeld U. Alternative Evolutionstheorien // Philosophie der Biologie / Hrsg. U. Krohs und G. Toepfer. Frankfurt a. M. : Suhrkamp, 2005. S. 267–286.

Levit G. S., Olsson L. "Evolution on rails": mechanisms and levels of orthogenesis // Annals of the History and Philosophy of Biology. 2006. Vol. 11. S. 97–136.

Löther R. Wegbereiter der Genetik : Gregor Johann Mendel und August Weismann. Leipzig ; Jena : Urania, 1989. 103 S.

Mayr E. Birds collected during the Whitney South Sea expedition // Amer. Mus. Novit. 1932. Vol 20. P. 1–22 ; Vol. 21. P. 1–23.

Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution, inheritance. Cambridge (Mass.) : Belknap Press, 1982. IX + 974 p.

Mayr E. One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London : Penguin Books, 1991. XVI + 195 p.

Mayr E. The Philosophical Foundations of Darwinism // Proc. Am. Philos. Soc. 2001. 145(4). P. 488–495.

Nägeli C. V. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Mit einem Anhang : 1. Die Schranken der naturwissenschaftlichen Erkenntniss; 2. Kräfte und Gestaltungen im molecularen Gebiet. München; Leipzig: R. Oldenbourg, 1884. XI + 822 S.

Plate L. H. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung.Leipzig : Engelmann, 1913. XV, 650 S.

Plate L. H. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. Berlin ; Leipzig : B. G. Teubner. 1914. S. 92–164.

Plate L. H. Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Jena : Gustav Fischer. Bd. I : Mendelismus. 1932. 554 S. ; Bd. II : Sexualität und Allgemeine Probleme. 1933. S. XIV, 555–1232; Bd. III : Spezielle Genetik einiger Nager. 1938. S. IX, 1233–1451.

Reif W.-E., Junker T., Hoßfeld U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory in Biosciences. 2000. Vol. 119. № 1. P. 41–91.

Rensch B. Über die Ursachen von Riesen-und Zwergwuchs beim Haushuhn // Zs. für induktive Abstammungslehre und Vererbungslehre. 1923. Bd 31. S. 268–286.

Rensch B. Neue Vogelrassen von den Kleinen Sunda-Inseln I–III // Ornithlog. Monatsber. 1928. Vol. 36. S. 6–10, 47–49, 80–81.

Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin : Gebrüder Borntträger, 1929. 206 S.

Rensch B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1933. 655 S.

Rensch B. Umwelt und Artbildung // Unterrichtsblätter für Mathematik und Naturwissenschaften. 1934. XL Jahrgang. S. 151–154.

Rensch B. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern // Archiv für Naturgeschichte N. F., 1936. Bd. 5. S. 317–363.

Rensch B. Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl // Proceedings of the Eighth International Ornithological Congress, 1934. Oxford, 1938. S. 285–311.

Rensch B. Typen der Artbildung // Biological Reviews. 1939. Bd. 14. S. 180–222.

Rensch B. Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943. S. 57–85.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1947. 436 S.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2. Auflage. Ferdinand Enke Verlag. Stuttgart, 1954.

Rensch B. Evolution above the species level. London : Methuen, 1959. XVII + 419 p.

Rensch B. Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage. Stuttgart : G. Fischer, 1968. XI + 293 S.

Rensch B. Biophilosophy. New York [u.a.] : Columbia Univ. Press, 1971. XI + 377 p.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 3 Afl. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1972. XI + 468 S.

Rensch B. Das universale Weltbild: Evolution und Naturphilosophie. Frankfurt a. M. : Fischer Taschenbuch Verlag, 1977. 319 S. (2. AuflageDarmstadt : WBG, 1991).

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1979. 268 S.

Rensch B. Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology// eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 284–303.

Rensch B. Probleme genereller Determiniertheit allen Geschehens. Berlin ; Hamburg : Parey, 1988. 121 S.

Spinoza B. The Ethics. London : Penguin Classic Series, 1996. XIX + 186 p.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p.; 2nd ed. — 1998. XVII + 487 p.

Ziehen Th. Psychophysiologische Erkenntnistheorie. Jena, 1898.

Ziehen Th. Grundlagen der Naturphilosophie. Leipzig : von Quelle & Meyer, 1922. VI + 135 S.

Глава 14
ДЖОРДЖ ЛЕДЬЯРД СТЕББИНС И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

А. В. Полевой

Введение

Джордж Ледьярд Стеббинс (George Ledyard Stebbins, Jr.) (1906–2000) — американский ученый, выдающийся ботаник XX в., один из создателей эволюционного синтеза, который обобщил ботанический научный материал и ввел данные ботаники в синтетическую теорию эволюции. Его основной труд «Изменчивость и эволюция у растений», вышедший в свет в 1950 г., поставил Стеббинса в один ряд с архитекторами СТЭ в англо-американском языковом пространстве Ф. Добржанским, Э. Майром, Г. Симпсоном и Дж. Хаксли, и рассматривается многими историками науки как завершающий этап в процессе ее создания. Имя Стеббинса хорошо известно и российским ботаникам, однако в России не вышло ни одной из его книг, опубликовано всего несколько статей и очень мало имеется сведений о жизни и творчестве этого выдающегося ученого. Возможно, такое положение дел связано с тем, что выход его главной книги по СТЭ совпал по времени с полным доминированием «лысенковщины» в нашей стране. Эта статья представляет собой попытку рассказать, базируясь главным образом на книгах и трудах зарубежных авторов, о научном пути Стеббинса, о фактах жизни и чертах его характера, которые сформировали одного из выдающихся ученых-эволюционистов XX в. Особое внимание будет также уделено оценке специфики его вклада в создание СТЭ, который в значительной степени связан с тем, что Стеббинс фактически был единственным ботаником среди ее главных архитекторов и, по существу, был первый, кто попытался показать особенности факторов и форм видообразования у растений, закладывая тем самым основы для создания частной теории эволюции растений (Завадский, Колчинский, 1977).

Жизненный и творческий путь

Формирование личности. Джордж Ледьярд Стеббинс-младший родился 6 января 1906 г. в пригороде Нью-Йорка (Lawrence, New York) и происходил из семьи верхушки среднего класса белых протестантов из Нью-Йорка и Новой

Англии. Предки его были выходцами из Восточной Англии, переселившимися в Америку в 1633 г. Отец был достаточно успешным коммерсантом, занимавшимся недвижимостью и продажей земельных участков. Он 30 лет работал в компании «Сил Харбор Риэлти Ко» («Seal Harbor Realty Co») (1899–1922) и сыграл важную роль в покупке земли для Национального парка «Акадия» (Acadia National Park). В течение первых 8 лет жизни Стеббинс половину времени проводил в Сил Харборе (Seal Harbor), а вторую половину — в Вудмере (Woodmere, Long Island, New York). Позднее семья проводила зиму в Калифорнии или Колорадо из-за болезни матери, которая была инвалидом с 1914 г. до смерти в 1952 г. Хотя родители не были натуралистами или биологами, они увлекались естественной историей и стимулировали любовь сына к природе. Этому способствовал также сосед и близкий друг родителей Стеббинса крупный биолог и геолог профессор Э. С. Дана (Edward S. Dana). Уже в возрасте трех лет у Ледьярда проявилась любовь к растениям и естественной истории, а также специфические особенности поведения, выражавшиеся в быстрых и внезапных вспышках раздражения, которые наблюдались многие годы.

У него рано выявилась неприязнь и неспособность к атлетике и спортивным командным играм, до конца дней сохранялся акцент, характерный для Новой Англии, и чувство юмора. Из-за проблем со здоровьем матери Стеббинса семья в 1914 г. переехала на западное побережье США, в Пассадену, где Ледьярд и его брат Генри посещали школу святого Стефана (Saint Stephen's School) в 1917–1920 гг. И в дальнейшем Ледьярд учился только в закрытых школах-интернатах. Там он увлекался длительными пешеходными экскурсиями, горными восхождениями и продолжал интересоваться естественной историей. Его привлекала классическая музыка, и он брал уроки игры на фортепьяно с 8 до 15 лет. Сам Ледьярд считал, что особенно важным периодом в его жизни были четыре года, проведенные в школе «Кэйт скул» (Cate School, Carpinteria, California) недалеко от Санта-Барбары, где он научился верховой езде, исследовал соседние горы и изучил местные растения под влиянием ботаника Ральфа Хофмана (Ralph Hoffman).

После окончания этой школы в 1924 г. Стеббинс поступил в Гарвардский университет в возрасте 18 лет, намереваясь специализироваться в области политологии и права, чтобы затем заняться юриспруденцией. Но на втором году обучения Стеббинс записался на лекции по вводному курсу биологии, который читали ботаник О. Эймс (O. Ames, 1874–1950) и зоолог Г. Х. Паркер (G. H. Parker, 1864–1955). Человеком, который принципиально изменил научную направленность и мышление Стеббинса, был его любимый учитель ботаники М. Л. Ферналд (Merritt Lyndon Fernald, 1873–1950) (Fogg, 1951). Стеббинс изучал книги Ферналда «Ботаника 7 — курс» (Botany 7 — course), «Флора Новой Англии» (The Flora of New England) и «Приморские области Канады» (The Maritime Provinces of Canada) и сопровождал учителя в ботанических экскурсиях. В итоге ученик заинтересовался и хорошо изучил флору Новой Англии, увлекся флористикой и фитогеографией. В результате в 1928 г. Стеббинс стал изучать ботанику в Гарварде (по программе "Harvard graduate program to study botany"). С 1926 по 1929 г. Стеббинс полностью находился под влиянием и работал под руководством Ферналда над таксономией флоры Новой Англии, готовя докторскую диссертацию.

Первые шаги в науке. Первые две статьи Стеббинса (Stebbins, 1929a, b) были опубликованы в журнале "Rhodora", редактором которого являлся Ферналд. Однако отношения с учителем стали более прохладными, когда Стеббинс заинтересовался новейшими таксономическими методами, которые включали детальное изучение морфологии хромосом и использование сведений о хромосомах в таксономических исследованиях. Ферналд также был недоволен тем, что его студент сблизился со склонным к полемике цитологом Э. Ч. Джеффри (Edward Charles Jeffrey, 1866–1952). Джеффри имел репутацию научного возмутителя спокойствия и был вовлечен во множество ссор с коллегами. В результате Стеббинс, который работал с хромосомами как инструментом систематики, подвергся «посрамлению» со стороны Ферналда. Тем не менее с согласия последнего (как руководителя Ph. D. диссертации) и заручившись поддержкой Джеффри, Стеббинс занялся своей Ph. D. диссертацией по цитологии Antennaria (класс Двудольные — Dycotyledoneae, семейство Сложноцветные — Compositae (Asteraceae), род Кошачья лапка — Antennaria Gaertn.). Этот род был чрезвычайно удобен для изучения, так как он включает в себя разные апомиктические виды. Стеббинс рассматривал цитологическое и морфологическое развитие семян Antennaria. Он детально проанализировал процесс мегаспорогенеза у семяпочки и микроспорогенеза в пыльцевых зернах. Кроме того, Стеббинс изучил географическую изменчивость в генах. Уже в конце исследований по этой теме Стеббинс показал свои результаты и выводы генетику дендрария (дендрарий Арнольда, Arnold Arboretum) при Гарвардском университете К. Саксу (Karl Sax, 1892–1973).

Сакс обнаружил в работе серьезную ошибку. Он считал, что пары гетероморфных половых хромосом, которые рассматривал Стеббинс, являются на самом деле двумя сходными хромосомами: одна — вид сбоку, другая — вид с торца. Подобная ошибка возникла в результате неприятия Джеффри новейшей, по тем временам, лабораторной техники — бинокулярного микроскопа. Сакс также потребовал убрать из текста диссертации неодобрительные замечания Стеббинса относительно цитогенетика С. Д. Дарлингтона (Cyril Dean Darlington, 1903–1981), который полагал, что Стеббинс механически повторяет или копирует Джеффри. Для руководителя работы Джеффри эти замечания были неприемлемы, и он отказался подписывать измененный текст. Для улаживания конфликта Стеббинс обратился к морфологу Р. Ветмору (Ralph Wetmore, 1892–1989), с которым работал в качестве ассистента преподавателя. Благодаря вмешательству Ветмора Джеффри согласился подписать диссертационную работу, но был так рассержен, что «два дня ни с кем не разговаривал». Несмотря на то, что Джеффри отказался выступить председателем комиссии на последнем этапе прохождения диссертации, и несмотря на заявление Ферналда о том, что его не интересует цитология, Стеббинс вовремя получил все необходимые подписи, и в 1931 г. Гарвардский университет присвоил ему степень Ph. D. за диссертацию «Цитология нормальных и партеногенетических видов *Antennaria*» (Smocovitis, 1997).

Важно отметить, что за годы учебы в аспирантуре сформировался последующий исследовательский стиль Стеббинса: он всегда двигался от одной сферы исследований к другой, подчиняясь требованиям науки, даже когда этому препятствовали практические трудности и особенности его характера.

В следующем году материалы диссертации Стеббинса по исследованию цитологии *Antennaria* были опубликованы в "Botanical Gazette" в виде двух статей (Stebbins, 1932a, b). Законченная диссертация с внесенными поправками и многочисленными вставками и вычеркиваниями являлась наглядным примером разногласий в среде гарвардских ботаников в 1920–1930-е гг. (см.: Smocovitis, 1997).

Следующие четыре года (1931–1935) после защиты диссертации Стеббинс искал возможность посвятить себя изучению цитогенетики, таксономии и полевым исследованиям *Antennaria*. Он получил место преподавателя в частном Университете Колгейта в г. Гамильтоне (Hamilton), в штате Нью-Йорк, и в свободное время исследовал удобный для изучения и легко доступный в тех условиях организм *Paeonia*. С помощью растениевода А. Сандерса (A. Saunders, 1869–1953), который работал недалеко от Гамильтон-колледжа, Стеббинс получил для изучения множество разнообразных пионов, большая часть которых были гибриды, выращенные Сандерсом, с детально отслеженной и зафиксированной генеалогией. Для Стеббинса множество гибридов, включающих формы Старого и Нового Света, являлись исключительно интересными и важными для изучения эволюции растений с использованием комбинации цитогенетических методов. В одной из первых статей, посвященных *Paeonia*, опубликованной в 1934 г. (Hicks, Stebbins, 1934, p. 228), он писал: «...Исходная цель — изучение мейотического поведения полной последовательности видов и гибридов и связанные с ними коррелирующие цитологические, генетические и таксономические доказательства взаимосвязи между видами с целью определить причину и, насколько это возможно, механизм эволюции на уровне генов». В это время также имелись и другие факторы, влиявшие на Стеббинса и подогревавшие его интерес к генетике и эволюционному процессу. Стеббинс продолжал поддерживать контакты с генетиком Саксом и внимательно изучал работы С. Дарлингтона, Джона Беллинга (John Belling,1866–1933) и Леонарда Хаскинса (Leonard Huskins, 1897–1953). Он также переписывался со своим новым другом Эдгаром Андерсоном (Edgar Anderson, 1897–1967), которого он встретил на Международном ботаническом конгрессе в Кембридже (Англия) в 1930 г. Андерсон, работавший в Ботаническом саду Миссури, проходил стажировку в Садоводческом институте Джона Иннеса (John Innes Horticultural Institution) и на Ротамстедской опытной станции (Rothamstead Experimental Station) (старейший и крупнейший научно-исследовательский сельскохозяйственный институт в Великобритании; находится в графстве Хартфордшир), где проводил цитогенетические исследования разных вариаций *Iris* (Kleinman, 1999).

VI Международный генетический конгресс. Очень важным для становления Стеббинса как ученого-эволюциониста стал состоявшийся в окрестностях Итаки (Нью-Йорк) в 1932 г. VI Международный конгресс генетиков, в котором он принимал участие. Этот конгресс определяют как поворотный пункт в истории генетики и эволюционного учения, так как здесь впервые на крупном международном мероприятии было заявлено, что возник синтез между теорией естественного отбора Дарвина и современными данными генетических исследований (Smocovitis, 1988, 1997). Не меньше пяти из 18 утренних сессий, отведенных генетикам, было посвящено эволюционным темам, на которых выступили самые известные ученые, внесшие вклад в синтез генетики и эволюции

и навсегда вошедшие в историю биологии: Томас Морган (1866–1945), Роберт А. Фишер (1890–1962), Ричард В. Гольдшмид (1878–1958), Дж. Б. С. Холдейн (1892–1964), Николай Иванович Вавилов (1887–1942). Стеббинс во время конгресса беседовал с создателем хромосомной теории и лауреатом Нобелевской премии Т. Морганом, о котором позже писал как о выдающемся ученом в истории генетики, который, обладая проницательностью и научной дальновидностью, определил многие направления дальнейших исследований. Хотя на этой конференции Стеббинс представил резюме своей работы с *Paeonia*, выполненной совместно с А. Сандерсом, и новые гибриды *Paeonia* на выставке цветов, его вклад в историческое значение конгресса был незначительным.

Вместе с тем он получил большой заряд вдохновения, а также важной научной информации от других участников форума. Большое впечатление на Стеббинса произвели С. Райт (1889–1988), представивший свои диаграммы «пиков адаптации», и его будущий коллега, единомышленник и друг Ф. Г. Добржанский (1900–1975), а также Барбара МакКлинток (1902–1992). Особое внимание Стеббинс обратил на доклад Райта и осознал важность адаптивных пиков, но был сбит с толку деталями теории докладчика и математическими выкладками, которые не смог расшифровать. Стеббинса привлекла также дискуссия вокруг теории хиазматипии между Дарлингтоном и Саксом. Значительное впечатление на Стеббинса произвел Джон Беллинг, продемонстрировавший очищенные хромосомы, часть которых Беллинг ошибочно интерпретировал как гены. Но наибольший восторг вызвала у Стеббинса работа МакКлинток, которая рассказала о своих цитологических экспериментах с кукурузой. Используя метод раздавливания (squashing technique), она выявила линейное попарное расположение родительских хромосом в средней профазе митоза, или в пахитенной стадии. У парных хромосом были показаны эффекты пересечения, и в частности, инверсии, транслокации и их характерные конфигурации. Работа МакКлинток позволила ему выявить сходные конфигурации хромосом у *Paeonia*.

Вернувшись к своим исследованиям и используя впечатления от конференции, Стеббинс опубликовал несколько статей по цитогенетике *Paeonia*, показав образование кольцевой хромосомы у одного из нативных и хорошо известных североамериканских видов *Paeonia brownii* (Hicks, Stebbins, 1934). Из результатов исследований *Paeonia* не следовало выводов, которые бы внесли в науку нечто совершенно новое и оригинальное (подобно многим работам, представленным на конгрессе), но они явились важным вкладом в генетику, подтвердив выводы МакКлинток и Беллинга. Кроме своего научного значения эти работы определили мысли и интересы Стеббинса как генетика. Наряду с тем, что он сохранил восприимчивость натуралиста, целеустремленность таксономиста и утилитарную философию ботаника-практика, Стеббинс также проникся духом генетика-экспериментатора и усвоил экспериментальные подходы и методы. Это уникальное, в некотором роде, сочетание обстоятельств, знаний и опыта сказалось на его все возрастающем интересе к эволюции, которая уже начала занимать центральное место в его исследованиях в период между 1935 г. и до публикации Стеббинсом в 1950 г. книги «Изменчивость и эволюция у растений».

Книга «Изменчивость и эволюция у растений» и дальнейшая научная деятельность. В 1935 г. Стеббинс принял приглашение переехать на западное

побережье Соединенных Штатов в Университет Калифорнии в Беркли, где занимал сначала должность ассистента-исследователя, а затем в 1939 г. стал доцентом (assistant professor) на кафедре генетики сельскохозяйственного факультета.

В результате активной научной деятельности и поддержки ведущих ученых-эволюционистов того времени Стеббинс в 1950 г. публикует главный труд своей жизни — книгу «Изменчивость и эволюция у растений».

В 1950 г. Стеббинс принял приглашение университета организовать кафедру генетики в Университете Калифорнии в Дэвис-кампус (Davis campus), которую он возглавлял до 1963 г. Ему очень нравился Дэвис, он гордился своей работой в университете и радовался приезду в 1971 г. из Рокфеллеровского университета Добржанского и его ученика Франциско Айялы. Стеббинс блестяще читал пользовавшиеся большим успехом лекции по эволюции, руководил работой студентов и аспирантов. Когда в 1973 г. он закончил читать свою последнюю лекцию (за несколько месяцев до ухода на пенсию), слушатели встали и проводили его долгими аплодисментами. В середине 1960-х гг. Стеббинс постоянно сотрудничал с биологами-эволюционистами, которые являлись членами научного общества «Учебная программа по биологии» (Biological Sciences Curriculum Study), по выпуску учебников по эволюционной теории для университетов США, а также активно выступал против «научного креационизма», набирающего силу в Калифорнии. С 1960 по 1964 г. Стеббинс являлся генеральным секретарем Международного союза биологических исследований (International Union of Biological Sciences), а с 1967 г. — президентом Калифорнийского общества по изучению местных растений (California Native Plant Society). Стеббинс ушел на пенсию в 1973 г., но продолжал активную научную и общественную деятельность еще более 20 лет. В 1973–1974 гг. он был приглашенным профессором (visiting professor) в Университете Чили (Universidad de Chile) в Сантьяго, а также в Австралийском национальном университете. В 1975 г. после участия в XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде, где он выступил с докладом на симпозиуме «Вид и видообразование», организованном К. М. Завадским и австрийским ботаником А. Эрендорфом, Стеббинс провел шесть недель в Советском Союзе, побывав в разных научных институтах по программе обмена Национальной академии наук США и Академии наук СССР. Однако его визит пришелся на период летних отпусков и в целом остался малозаметным для широкого круга российских биологов-эволюционистов. Он также являлся приглашенным профессором таких научных центров, как Carleton College, Northfield, Minn., США; San Francisco State University, США; Ohio State University, США; St. Olaf College, Northfield, Minn., США; Universidad de Leon, Leon, Испания.

Занимаясь исследованиями, Стеббинс выполнял также большую научно-организационную работу. Он был президентом следующих научных обществ США: Society for the Study of Evolution (1948), Botanical Society of America (1962), American Society of Naturalists (1969), California Native Plant Society (1966–1972) и генеральным секретарем общества International Union of Biological Sciences (в 1960-х гг.). Его деятельность была отмечена двумя премиями Гуггенхейма (Guggenheim) в 1954 и 1960 г., членством в Национальной академии

наук США и Национальной медалью науки (National Medal of Science), которую он получил из рук президента США Джимми Картера (Smocovitis, Ayala, 2004).

Наиболее важными публикациями Л. Стеббинса были его семь книг: фундаментальные монографии «Изменчивость и эволюция растений» (“Variation and Evolution of Plants”, 1950), «Процессы органической эволюции растений» (“Processes of Organic Evolution of Plants”, 1st ed. — 1966, 2nd — 1971, 3rd — 1977), «Основы прогрессивной эволюции» (“The Basis of Progressive Evolution”, 1969), «Эволюция хромосом высших растений» (“Chromosomal Evolution in Higher Plants”, 1971), «Цветковые растения. Эволюция видов» (“Flowering Plants. Evolution Above the Species Level”, 1974); научно-популярная «От Дарвина до ДНК. От молекулы к человеку» (“Darwin to DNA. Molecules to Humanity”, 1982) и учебник «Эволюция» (“Evolution”, 1977), написанный им совместно с Ф. Добржанским, Ф. Айялой и Д. Валентайном.

Последнее публичное выступление Стеббинса состоялось в 1999 г., когда он вместе с Эрнстом Майром получил награду Американского института Биологических наук (Institute of Biological Sciences Distinguished Service Award) на специальной церемонии во время торжественного банкета, который состоялся в рамках XVI Международного ботанического конгресса в Сент-Луисе, Миссури.

27–29 января 2000 г. Национальная академия наук организовала коллоквиум (Irvin, California), посвященный 50-й годовщине выхода в свет знаменитой, ставшей классической книги известного ботаника. Однако за месяц до этого мероприятия состояние здоровья Стеббинса ухудшилось, и он умер 19 января 2000 г., две недели спустя после своего 94-го дня рождения.

Более подробно биография Дж. Л. Стеббинса рассмотрена в работах: Solbrig, 1979; Smocovitis, 1988, 1997; Raven, 2000; Smocovitis, Ayala, 2004.

На пути к эволюционному синтезу

Несомненно, одним из наиболее важных изменений в жизни и интеллектуальном развитии Стеббинса было его решение переехать на Западное побережье Соединенных Штатов. К середине 30-х гг. XX в. там сформировался крупный ботанический научный центр, в котором доминировали эволюционные методы исследования. Основу его составляли Калифорнийский университет в Беркли и Вашингтонский институт Карнеги в Стэнфорде или, как часто называют это место, «район залива Сан-Франциско». В течение сравнительно короткого периода времени после приезда Стеббинса в 1935 г. его интересы и работа попали в русло изучения эволюции растений, объединяя и используя методы систематики, цитогенетики и биогеографии. Такое полное погружение в изучение эволюции растений было связано с тремя важными факторами: работой Стеббинса с геномом *Crepis* (ске́рда) и родственными ему растениями, с влиянием ученых-эволюционистов единомышленников в районе залива Сан-Франциско, географическая изменчивость изучаемых видов, а также другие преимущества, которые предоставляет флора Калифорнии. Стеббинс приехал на Западное побережье благодаря настоятельным рекомендациям вашингтонского эксперта по сложноцветным С. Блэйка (Sidney F. Blake, 1892–1959),

который рекомендовал Стеббинса генетику Эрнсту Брауну Бэбкоку (Ernest Brown Babcock, 1877–1954) из Калифорнийского университета в Беркли. Бэбкок занимался селекцией и разведением растений, в частности создал одноименный сорт персикового дерева. В 1935 г. он был занят поисками молодого ученого, специалиста, владевшего генетическими методами исследования, для своего нового проекта, финансируемого Фондом Рокфеллера. Проект предусматривал детальное и всестороннее таксономическое исследование рода *Crepis* и некоторых родственных ему форм с применением подходов и методов, используемых в цитогенетике. Бэбкок выбрал для исследования род *Crepis* во многом благодаря влиянию русского генетика С. Г. Навашина (1857–1930), который полагал, что *Crepis* может стать для ученых-генетиков эквивалентом *Drosophila* в мире растений. Несмотря на то что ставка ассистента-исследователя предполагала лишь скромное жалование, Стеббинс с большой охотой согласился на эту должность, так как она давала возможность посвящать исследовательской работе все свое время.

В 1935 г. Стеббинс договорился с кафедрой генетики в Беркли о совместной работе по подсчету хромосом у некоторых близких родственников *Crepis*. Затем он принял участие в собственном проекте Бэбкока по исследованию видов *Crepis* Нового Света, которые были сходны с ранее изученными им видами *Antennaria* и *Paeonia*, анализируя сложные взаимодействия этих видов на уровне полиплоидии, апомиксиса и гибридизации. С весны 1936 г. Стеббинс с согласия Бэбкока разделил свое экспериментальное время между собственной работой по родственникам *Crepis* и работой Бэбкока по растениям Нового Света. Хотя род *Crepis* не оправдал надежд в качестве модельного организма для генетических исследований в связи с длинным временем генерации и необходимостью значительного пространства для роста, работа над родом была крайне важной для эволюционных исследований. В ходе совместного 6-летнего изучения этого рода и родственных ему родов Бэбкок и Стеббинс опубликовали серию интересных статей, среди которых наиболее важна совместная работа 1938 г. «Американские виды *Crepis*: их взаимодействие и распределение, обусловленные полиплоидией и апомиксисом» (Babcock, Stebbins, 1938). В этой работе был проведен наиболее полный анализ взаимодействия полиплоидии и апомиксиса при географическом распределении любых родов. Основываясь на изучении полиплоидного комплекса репродуктивных форм растений, шведский ботаник Дж. П. Густафсон писал, что наиболее важная работа в течение последнего времени по формированию видов была опубликована Бэбкоком и Стеббинсом в 1938 г., и хотя их выводы относительно филогении рода *Crepis* являются несколько смелыми, они представили первое современное исследование полиплоидного комплекса и в качестве исходной точки обсудили образование видов и полиморфию при апомиксисе (цит. по: Smocovitis, 1997).

За время этой работы собственные интересы Стеббинса значительно расширились. Его положение в университете изменилось; он стал доцентом кафедры генетики в университете Беркли в 1939 г. В это же время в университете для подготавливаемого им учебного курса по эволюции он глубоко изучил современную литературу по этому вопросу, а его растущий интерес к вопросам эволюции поддерживался информацией от увеличивающегося числа биологов,

интересующихся эволюцией и новой систематикой, основанной на изучении генетических особенностей видов и родов. В отличие от биологов Гарварда, где царила атмосфера конкуренции и авторитаризма, биологи Беркли читали совместные курсы, консультировались друг с другом и обменивались информацией, проводя совместные исследования. Очень важной была близость этих исследователей с институтом Карнеги в Стэнфорде и Калифорнийской академией наук: институты активно строились и привлекали молодых энергичных исследователей. Одновременно увеличивалось количество генетиков и эволюционистов растений, описывавших флору Калифорнии.

В 1930-х гг. в Университете Беркли и Институте Карнеги активно развивался обширный проект по эволюции растений под руководством Харви Холла (Harvey Monroe Hall, 1874–1932) и Фредерика Клементса (Frederic Clements, 1874–1945) по междисциплинарному изучению экологических параметров вдоль высотных градиентов (Smocovitis, 1997). На разных высотах над уровнем моря были созданы экспериментальные сады: первый — на высоте 9,2 м у Стэнфорда, второй — на высоте 1373 и третий — субальпийская станция в Тимберлайне на высоте 3050. Высота садов определялась на основе работ европейских генетиков-экологов начала XX в. из Германии, Швеции, Англии, которые проводили опыты по трансплантации растений вдоль высотных градиентов или использовали различные почвенные условия для оценки гено- и фенотипических вариаций у конкретных видов растений. Результатом возросшего интереса к междисциплинарному пониманию систематики было создание в 1935–1937 гг. неофициального общества под названием «Биосистематика», причем организационная инициатива исходила от Бэбкока из Беркли и зоологов из Стэнфорда. Для обсуждения вопросов по организации эволюционных исследований группа собиралась ежемесячно в различных институтах района залива Сан-Франциско. На этих встречах члены группы и приглашенные исследователи читали лекции, обменивались информацией, что создавало коллегиальную атмосферу, в которой проводились научные обсуждения самых свежих данных, что значительно расширяло границы междисциплинарных знаний. Участники этой группы, в которую входило 20-30 человек, делились новыми научными сведениями и литературой и обладали информацией о современных новых подходах, используемых биологами. В это время Стеббинс активно взаимодействовал с исследователями, разделявшими его интерес в объединении цитогенетики и систематики для понимания эволюции растений. Стеббинс являлся активным участником группы биосистематиков в институте Карнеги, часто посещал их собрания и экспериментальные сады.

Наиболее важное влияние на Стеббинса в это время оказала встреча и последующее тесное взаимодействие с Феодосием Добржанским (Th. Dobzhansky (1900–1975)), который был сотрудником лаборатории генетика Моргана в Калифорнийском технологическом институте в Пасадине. В 1936 г. Стеббинс был приглашен в этот институт для проведения семинара, где встретился с Добржанским и его женой Наташей, которые изучали генетику дрозофил. Встречался он также с Добржанским у друга Добржанского Михаила Лернера — эмигранта из России, который работал в Беркли и был активным членом группы биосистематиков, привлекая в эту группу зоологов. Кроме того, Лернер активно

участвовал в неформальной группе молодых ученых, называвшейся «Genetics Associated», собрания которой посещал Стеббинс и которая служила форумом для прочтения новейших статей и обмена идеями среди молодых ученых Беркли и Стенфорда (Smocovitis, 1988). Эмигранты из России Добржанский и Лернер были хорошо знакомы с исследованиями крупнейших биологов-эволюционистов России — А. Н. Северцова, Н. К. Кольцова, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена и др. Благодаря им Стеббинс лучше познакомился с их собственными идеями и традициями русской школы биологов-эволюционистов, в рамках которой впервые наметились пути синтеза экологии, генетики и цитогенетики растений с теорией естественного отбора.

В середине 1930-х гг. Добржанский активно разрабатывал идею синтеза между генетикой, адаптивными механизмами и биологическим разнообразием видов с использованием данных математики. Его интересовало также географическое разнообразие и распределение организмов. Добржанский вдохновлялся математическими формулировками Райта в его теории эволюции (shifting-balance). В 1936 г. по приглашению Лесли Данна Добржанский прочел Джесуповскую лекцию (Morris K. Jesup) в Колумбийском университете, где изложил свою теорию эволюционного синтеза. Позже Добржанский преобразовал текст лекции в публикацию «Генетика и происхождение видов», вышедшую в свет в 1937 г. В настоящее время она рассматривается некоторыми историками как первый текст, вводящий в новый эволюционный синтез (Provine, 1995). Таким образом, Стеббинс встретил Добржанского тогда, когда тот приступил к активному созданию эволюционного синтеза. Их дружба и научное сотрудничество возрастали со временем, в результате чего росло понимание Стеббинсом роли популяционной генетики и математических моделей популяционной генетики в эволюционной теории для определения удельного веса различных факторов эволюции. Стеббинс прочел книгу Добржанского 1937 г. и подробно изучил его последующие работы по генетике природных популяций у *Drosophila pseudoobscura*. В ходе многолетних взаимоотношений Стеббинс и Добржанский совершали многочисленные совместные поездки, часто верхом, собирая в ходе этих экскурсий коллекции интересующих их видов организмов, которые Стеббинс называл “horseback hybrids”, то есть «гибридами верховой езды», и вели оживленные беседы об эволюции. Особенно их взаимодействие усилилось в 1944–1946 гг., когда они часто приезжали в Институт Карнеги, где Добржанский имел хижину или, как он ее называл, «лачугу» от этого института у северного края Йосемитского национального парка (Yosemite National Park).

В начале 1940-х гг. их тесному творческому общению помешал переезд Добржанского в Колумбийский университет и вступление США во Вторую мировую войну. Хотя ряд ученых прекратили интенсивную научную деятельность в это время, Стеббинс продолжал работать над различными проектами (выведение сортов кормовых трав), которые увеличивали его понимание полиплоидии. В своих публикациях он продолжал изучение комплекса полиплоидии, результаты его трудов наиболее исчерпывающе были изложены в 1947 г. в работе «Типы полиплоидов: их классификация и значение» (Stebbins, 1947). Эта его работа по изучению полиплоидии явилась существенным вкладом в ботанику XX столетия (Smocovitis, 1988, 1997).

В 1940-х гг. Стеббинс продолжал сотрудничество с членами Общества биосистематиков, которые в течение всей войны играли все большую роль в поддержании активности эволюционных исследований на национальном уровне. Наиболее активны были ученые-эволюционисты Западного побережья, но в это же время в Нью-Йорке группа исследователей начала проводить встречи с целью организации общества по изучению эволюции, так как ранее функционировавшее Общество изучения видообразования (Society for the Study of Speciation), основанное в конце 1930-х гг., прекратило свое существование (Smocovitis, 1994). К 1943 г. члены Общества биосистематиков, значительное число которых было ботаниками, координировали организацию эволюционных исследований, тесно взаимодействовали с теми, кто состоял членом общества «Society for the Study of Speciation» и Комитетом по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики. Они выпускали широко распространяемые в США бюллетени, редактируемые орнитологом Э. Майром, что способствовало ускорению распространения информации среди исследователей, работающих с разнообразными организмами. Помимо публикаций обзоров, новостей и заметок, интересных для эволюционистов, бюллетени содержали письма по обмену критическими обсуждениями общих вопросов эволюции. Они особенно были важны для ботаников, поскольку данные по растениям были недостаточно согласованы с данными по эволюции животных систем. Активными членами Комитета были ботаники Э. Андерсон, Э. Бэбкок, Р. Чейни, К. Эплинг, Г. Мейсон и Дж. Л. Стеббинс. Все западные ботаники группы работали в университете Беркли, за исключением Андерсона и Эплинга, работавших в Калифорнийском университете в Лос-Анжелесе. Из общего списка членов Комитета (29 человек) семь были ботаниками из Калифорнии. Их вклад в организацию эволюционных исследований был заметен уже в 1940-е гг.

Они были одними из основателей международного Общества по изучению эволюции (Society for the Study of Evolution, SSE) на съезде в 1946 г. в Сент-Луисе, самыми заметными участниками-ботаниками которого были Андерсон, Бэбкок и Эплинг. С середины 1940-х гг. Стеббинс становится одним из ведущих ботаников в этом обществе. В 1942 г. он был отмечен в Обществе эволюционистов на всемирной встрече членов общества в Принстоне, а в 1948 г. Стеббинс избирается президентом Общества вслед за Г. Симпсоном и Д. Паттерсоном (палеонтологом позвоночных и генетиком по дрозофиле, соответственно) и активно участвует в организации исследований общих вопросов эволюционной биологии. В конце 1940-х гг. Стеббинс стал играть все возрастающую лидирующую роль по включению работ по эволюционной ботанике в новый журнал “Evolution”, при этом часто вступая в научные споры с первым главным редактором журнала Э. Майром по поводу статей по новой дисциплине — эволюционной ботанике.

В 1945 г. по предложению Добржанского и при его постоянной поддержке Стеббинс принял приглашение от Совета членов правления Колумбийского университета прочитать Джесуповскую лекцию (Morris K. Jesup) и заключил договор с издательством этого университета (Columbia University Press) на публикацию лекции в форме книги. Эта лекция стала частью биологической серии (Columbia Biological Series), которая включала также книги Добржанского

(Dobzhansky, 1937), Майра (Mayr, 1942) и Симпсона (Simpson, 1944). Включение ботанической работы в эту серию было чрезвычайно важным, поскольку первая попытка Андерсона сделать это была неудачной — рукопись его книги была потеряна, и поэтому не было опубликовано важное сравнение особенностей эволюции животных и растений. В 1945 г. Стеббинс начал собирать свои заметки, графики и слайды, готовя лекцию Джесупа, прочитанную в 1946 г., а с января 1947 г. он начал писать книгу по материалам этой лекции, взяв примерно полтора года для окончания проекта. Когда книга вышла в свет в 1950 г., она содержала 643 страницы, включала обсуждение 1250 литературных источников и представляла собой самый длинный текст в серии Columbia Biological Series (Stebbins, 1950).

«Изменчивость и эволюция у растений» (1950)

Построение книги Дж. Стеббинса «Изменчивость и эволюция у растений» (Stebbins, 1950) в основных положениях совпадает со структурой книг таких архитекторов эволюционного синтеза, как Ф. Г. Добржанский и Э. Майр, и в какой-то степени Симпсон. Сначала Стеббинс, рассматривая основные формы внутривидовой изменчивости у растений, показывает, что мутации (в широком смысле) и рекомбинации составляют основу индивидуальной изменчивости и что именно на этой основе действует естественный отбор в природных популяциях растений. Затем он исследует особенности эволюции у растений на индивидуальном и популяционном уровнях, демонстрируя влияние способов размножения на их эволюцию. Изложив общую модель завершающего этапа видообразования, связанного с возникновением изолирующих механизмов, он анализирует специфичность видообразовательных процессов у растений, подчеркивая широкое распространение у них таких явлений, как гибридизация и полиплоидия, которые благодаря апомиксису создают возможность для образования новых видов растений. Значительная часть книги Стеббинса посвящена проблемам макроэволюции, и при их анализе Стеббинс исходил, так же как Ф. Г. Добржанский, Э. Майр и Дж. Симпсон, из идеи единства механизмов микро- и макроэволюции (Stebbins, 1950, p. 513).

Основные положения книги изложены в четырех частях: морфология, биосистематика, цитогенетика и (палео-) биогеография. В каждом из этих разделов Стеббинс рассматривает значительные объемы накопленной к тому времени ботанической литературы. Особенно впечатляет осуществленный им синтез в области биосистематики, сделанный на основе работ Дж. Клаузена, Д. Кека, Г. Турессона, В. Хайси и др., и цитогенетики, с использованием трудов С. Дарлингтона, Ф. Сакса, К. С. Хаскинса и др. Базируясь на работах систематиков, Стеббинс показал, что различия между фенотипической и генотипической изменчивостью у растений генетически предопределены, а биосистематика, рассматривая, в частности, динамику популяций растительного мира, может служить основой для экспериментальных работ и применения статистических подходов. Стеббинс отмечает, что работы цитогенетиков позволили исследовать взаимодействие гибридизации, апомиксиса и

полиплоидии, которые рассмотрены как «генетические системы» — объект отбора. Эти данные обсуждаются в пятой главе — наиболее важной и оригинальной из глав книги.

Стеббинс начал книгу с рассказа о том, что он намерен представить отчет об имеющихся в литературе данных по синтетическому подходу к эволюции в применении к царству растений, и в особенности к семенным растениям. Он отметил, что не собирается вводить какие-либо новые гипотезы за исключением анализа некоторых фаз эволюции растений. «С другой стороны, сделана попытка дать конечный ответ на любые большие проблемы, противостоящие эволюционистам, но я надеюсь, что информация и идеи, представленные здесь, помогут открыть путь к более глубокому пониманию эволюционных проблем и сделают более плодотворными исследования в направлении их решения» (Stebbins, 1950, p. IX). На основе успехов цитологии, морфологии, генетики и систематики Стеббинс предположил, что в скором времени ученые выяснят «скрытые причины эволюционного разнообразия или эволюционного прогресса», и предположил, что «внимание исследователей должно быть сфокусировано на эволюции как серии проблем в их динамике», что требовало кооперации усилий всех биологов.

Стеббинс анализирует три главных положения.

Первое состоит в том, что эволюция должна рассматриваться на трех уровнях: 1) индивидуальном — в пределах инбридинговых (самоопыляющихся) популяций; 2) популяционном — внутри видов (микроэволюция); 3) на уровне происхождения видов (макроэволюция).

Второе положение утверждает, что на всех трех уровнях эволюции адаптации совершенствуются (развиваются) скорее за счет небольших, чем больших изменений.

Третье положение постулирует, что скорость и направление этих эволюционных изменений непостоянна на любом рассматриваемом уровне. При этом индивидуальная изменчивость возникает в результате мутаций генов и генетической рекомбинации, микроэволюция — благодаря естественному отбору, а макроэволюция — путем комбинации эффектов отбора и развития репродуктивных изолирующих механизмов. Имея в виду эти предпосылки, Стеббинс начал книгу с обсуждения природы изменчивости. В первых двух главах, отражая точку зрения новейшей биосистематики, Стеббинс детально обсуждал природу изменчивости и доказывал необходимость ее исследования, как для таксономии, так и для познания генетических предпосылок эволюции. Основываясь на генетико-популяционных исследованиях Андерсена, Клаузена, Хайси, он показал, как подобные подходы проясняют эволюцию столь специфических групп организмов как *Paeonia* и *Potentilla*. Поддерживая в целом концепцию биологического вида Добржанского, он предостерегал от некритического заимствования критериев рассмотрения видов, выработанных для животных, применительно к растениям, как к организмам с принципиально иными формами жизни. По его мнению, «общие принципы систематик (растительной и животной), так же как и эволюции, должны базироваться на широком знании различных групп растений и животных» (Stebbins, 1950, p. 71). Стеббинс, как один из участников эволюционного синтеза в Англии и Америке,

не только ставил проблему «эволюции эволюции», но и старался с максимальной полнотой оценить специфику ее факторов и процессов в царстве растений.

В следующих трех главах продолжается дискуссия по изменчивости на индивидуальном уровне, которая детерминируется в основном мутациями, подчеркиваются различные факторы, имеющие отношение к эволюции на индивидуальном уровне: модификации, мутации и рекомбинации. Среди мутаций он рассматривает геномные (полиплоидию, анеуплоидию) и хромосомные (делеции, дупликации, инверсии) перестройки и точковые мутации, связанные с химическими изменениями на субмикроскопическим уровне. Показано, что в отличие от животных у растений крупные мутации, затрагивающие общее строение растения, его важнейшие органы и некоторые физиологические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но даже превосходят в некотором отношении исходную форму.

Четвертая глава начинается с обсуждения естественного отбора, где автор приводит четыре экспериментальных и исторических доказательства его эффективности. Решая один из наиболее устойчивых и спорных вопросов эволюции — природу отбора, — Стеббинс проводит аналогию между действием естественного отбора и методами скульптора. Этот подход подчеркивает созидательную природу отбора в большей степени, чем метод исключения. Он считал, что естественный отбор является, по крайней мере, наиболее важным фактором видообразования, выполняя не только аккумулирующую (постоянно накапливая небольшие генетические изменения) или элиминирующую (устраняя гены и их комбинации), но и творческую функции. «Как скульптор при создании статуи удаляет осколки из аморфного блока мрамора, так и естественный отбор создает новые системы адаптации к факторам внешней среды путем элиминации, но благоприятные комбинации генов из огромного разнообразия случайных вариантов могут существовать в других соотношениях» (Stebbins, 1950, p. 104). Он заключает эту главу следующим обобщением: «Материал этой главы предназначен показать, что индивидуальные изменения в форме мутации (в самом широком смысле) и рекомбинации генов существуют во всех популяциях; и что формирование этого сырого материала в изменчивости на уровне популяций посредством естественного отбора, флуктуациями в размере популяций, случайными фиксацией и изоляцией служат достаточным представлением для всех различий, как адаптивных, так и неадаптивных, которые существуют между связанными (родственными) породами и видами» (Stebbins, 1950, p. 152). Он привел данные о том, что путем отбора можно повысить фертильность гибридов и в итоге создать новую видовую форму, репродуктивно изолированную от родительской.

Глава пятая концентрируется на генетических системах как факторах эволюции. Основываясь на работах об эволюции генетических систем А. Шелла (Shull, 1936) и С. Дарлингтона (Darlington, 1939), Стеббинс существенно увеличил и расширил приведенные ими данные и соображения при обсуждении проблем происхождения и эволюции диплоидии, гетерокариоза (бесполый вегетативный способ репродукции, общий для низших растений и грибов), относительного роста, продолжительности и направленности эволюции различных групп растений в сторону полового воспроизведения. Стеббинс также провел

сравнение между генетическими системами растений и животных и их влиянием на долговечность, развитие, подвижность и бесполое размножение.

Главы шестая и седьмая рассматривают разделение и происхождение видов, гибридизацию и ее эффекты соответственно. Эти главы основываются на данных Добржанского о стерильности гибридов и репродуктивных изолирующих механизмах в его книге «Генетика и происхождение видов» (1937). Главы с седьмой по тринадцатую исчерпывающе суммируют цитогенетические работы, вышедшие в свет с 1920 по 1930-е гг., по полиплоидии, гибридизации и апомиксису. В последней главе обсуждается история ископаемых растений и их распределение, скорости эволюции определенных групп растений и природа крупномасштабных морфологических изменений.

С такими оригинальными формулировками эволюционной теории книга Стеббинса приближалась к книге Добржанского «Генетика и происхождение видов». Систематизировав огромный ботанический материал, исследуя концепцию биологических видов, Стеббинс применил ее к растениям, хотя, как он отмечал, это было наиболее трудной проблемой книги. Книга Стеббинса становится концептуальной основой для реорганизации общих знаний по эволюции растений, обосновывая развитие новой области эволюционной биологии (Smocovitis, 1997). По сути дела, это была одна из первых попыток создать частную теорию эволюции применительно к такой крупной таксономической группе как цветковые растения (Завадский, Колчинский, 1977).

Прежде всего, Стеббинс отметил такую важную особенность растений, как способность образовывать вполне жизнеспособные межвидовые и даже межродовые гибриды. Отдаленная гибридизация у них резко увеличивает масштаб генетической изменчивости и способствует ускорению темпов эволюции путем создания перспективных новых форм. Значение отдаленной гибридизации для видообразования у растений особенно хорошо видно на примере повторных межвидовых скрещиваний, в результате чего генотипы нескольких видов, как показал еще в 1921 г. Дж. Клаузен (Clausen, 1951), синтезируются в едином генотипе, в котором объединены отдельные фрагменты, части или даже целые геномы нескольких видов. Особенно ярким примером в этом отношении бывают случаи интрогрессивной гибридизации, детально изученной Е. Андерсоном у ирисов, флоксов и особенно можжевельника в 1936–1949 гг. (Anderson, 1951). Гибридизационные процессы, идущие в пределах обширных родов, приводят к образованию форм, способных к широкой эколого-географической экспансии, как это характерно для изученных Стеббинсом родов *Crepis, Antennaria* и *Paeonia*. Полиморфизм, широта адаптивной нормы, высокая пластичность и приспособляемость гибридов делают повторные межвидовые скрещивания весьма перспективными в эволюции растений. Следует отметить, что тогда считали, что отдаленная гибридизация невозможна в мире животных и, концентрируя внимание на этой проблеме, Стеббинс расширял представление о факторах и путях эволюции.

Стеббинс обобщил огромный материал о том, что полиплоидия также является важным фактором эволюции растений. У всех типов растений, особенно часто среди цветковых, встречаются полиплоидные ряды. Полиплоидия нередко ведет к повышению жизненной мощности и устойчивости организмов.

Экологически полиплоидные формы более пластичны, заселяют более широкий ареал, чем исходные формы, и отличаются большей приспособленностью к экстремальным условиям. Этому способствуют морфофизиологические изменения, наблюдаемые обычно при полиплоидии: увеличение скорости роста и размеров тела, увеличение размеров отдельных клеток, проявляющиеся чаще всего в органах с конечным ростом — чашелистиках, лепестках, пыльниках, плодах и семенах. Поэтому пониженная фертильность полиплоидов в значительной степени компенсируется перечисленными преимуществами, а способность к вегетативному размножению или апомиксису обеспечивает сохранение полиплоидов с пониженной фертильностью. Вот почему среди цветковых растений, по подсчетам Стеббинса, полиплоидные ряды включают примерно 30–35 % видов.

Своеобразием отличается у растений и такой важный фактор эволюции, как способы размножения. У них практически исключено жестко детерминированное половое размножение. Эволюционные перспективы, напротив, открываются перед видами, не переходящими к какому-либо одному способу размножения и присоединяющими новые способы к уже существующим. Наибольшие селективные преимущества, как правило, имеют виды, способные размножаться одновременно ксеногамно, автогамно, апомиктически, вегетативно. Подобная избыточность способов размножения повышает надежность воспроизводства вида, так как создает необходимую для процветания устойчивость, поскольку воспроизводство вида в целом становится более независимым от меняющихся условий. Быстрый рост и меньшая гибель зачатков при вегетативном размножении объясняется их физиологическим контактом с материнским организмом. Таким образом, появление бесполой формы размножения служит хорошим примером существования у растений качественно нового фактора эволюции, под воздействием которого эволюция идет путем распада панмиктической популяции. Рассматривая данные о роли полового процесса в эволюции покрытосеменных, Стеббинс утверждал, что у покрытосеменных с более специализированным механизмом опыления признаки строения цветка имеют большее систематическое значение, чем у растений с примитивным беспорядочным опылением. Скорость эволюции цветка в связи с этим и скорость эволюции вообще у них повышается.

Стеббинс подчеркивал и важность влияния морфофизиологических особенностей растений на их макроэволюцию: открытую систему роста, наличие на одном и том же растении разных этапов жизненного цикла, образование новых органов путем надставок, цикличность дифференциации тканей и т. д. Все это повышает их выживаемость в условиях неподвижного образа жизни и выполняет защитные функции при разнообразных повреждениях, так как усиленная меристематизация тела и повторяемая дифференцировка обеспечивает избыточность структур в онтогенезе. Другой важной особенностью онтогенеза является высокая пластичность их роста, выступающая одним из важных приспособлений к прикрепленному существованию. Даже в случаях сужения размаха приспособления при изменении роста, например, при переходе от древесной формы растений к травянистой, у них никогда не наблюдается твердых, приспособительных границ роста. В итоге растения обладают значительной

способностью менять свой фенотип в соответствии с изменениями внешней среды, а также характеризуются в целом гораздо большей автономностью отдельных органов и меньшей их взаимозависимостью. Это ведет к способности образовывать новые растения в случае отделения отдельных ветвей, побегов, почек от родительской особи. Способность к регенерации увеличивается у них по мере перехода от древесных к более филогенетически продвинутым травянистым формам. Поэтому у них сильнее выражены явления мозаичной эволюции, неотении и гетеробатмии.

Рассматривая направления приспособительной эволюции покрытосеменных растений, Стеббинс анализирует изменения размеров и количество семян у травянистых и древесных растений. Он отмечает, что процесс увеличения размеров семян у древесных форм выражен наиболее четко, и связывает это с более медленным развитием их проростков и необходимостью поэтому большого количества питательных веществ в семенах. Большое количество запасной пищи позволяет проросткам древесных растений еще до развития достаточной для них фотосинтезирующей поверхности развивать сильную корневую систему. У травянистых же форм, где все процессы развития значительно более ускорены и проростки развиваются быстро, семена не бывают очень крупными и в большинстве случаев наблюдается редукция их размеров.

Систематизировав огромный ботанический материал и следуя концепции биологических видов Добржанского, Стеббинс применил ее к растениям. Книга Стеббинса явилась важнейшим вкладом в развитие частной теории эволюции у растений, стала концептуальной основой для реорганизации общих знаний по эволюции растений, обосновывая развитие новой области эволюционной биологии (Smocovitis, 1997).

Классическая книга

Книга получила широкие благоприятные отзывы в ботанических, генетических и общенаучных журналах. Андерсон писал, что книга была «...блестящей демонстрацией того, что можно сделать одному исследователю, понимающему, как интегрировать факты» (Anderson, 1951, p. 170). Другие коллеги писали Стеббинсу персональные письма с одобрениями. Старейший генетик растений Дж. Клаузен называл книгу «великой» или «грандиозной» (grand), особенно подчеркивая богатство обсуждаемой литературы. Добржанский, который способствовал созданию книги, написал Стеббинсу: «Как вы знаете, я рассматриваю ее не просто как хорошую книгу, но великую книгу, которая публикуется лишь однажды. Это будет поворотная точка в эволюционной мысли и направления ботаники в целом. Конечно, это не говорит о том, что я согласен со всем, что вы говорите здесь, но наука продвигается вперед потому, что противоречия разрешаются благодаря большей работе мысли! Во всяком случае, свет эволюционной генетики теперь будет проникать через таинственный туман ботанической систематики» (цит. по: Smocovitis, 1997, p. 1635).

Книга оказала влияние на молодых ботаников, направляя их мысли в сторону изучения эволюции растений. Об этом свидетельствует оценка книги

П. Рейвином, который полагал, что это «наиболее влиятельная книга в систематике растений этого столетия» (Raven, 1974, с. 168). Она остается одной из наиболее часто цитируемых работ такого ведущего журнала, как «Американский ботанический журнал» (“American Journal of Botany”).

Обсуждение монографии Стеббинса ботаниками СССР было весьма незначительным, по-видимому, из-за продолжавшегося в 1950-е и последующие годы XX в. в нашей стране засилия «лысенковской биологии». Они касались лишь отдельных разделов книги с конкретными ботаническими данными. Так, в монографии «Вопросы эволюционной морфологии растений» (1954) академик А. Л. Тахтаджян цитирует лишь две работы Стеббинса: его монографию (1950) и статью в журнале “Evolution” (1951) о естественном отборе и дифференцировке у видов покрытосеменных растений и о роли морфологии растений в эволюции.

Стеббинсу довелось завершить эволюционный синтез в англо-американском языковом пространстве, распространив его на науки, изучающие растения. Этому способствовала его огромная эрудиция, позволявшая ориентироваться в разных областях наук, участвующих в эволюционном синтезе: таксономии, морфологии, цитогенетике, биосистематике и, наконец, эволюционной биологии. Некоторые коллеги Стеббинса обладали более широкими интересами в отдельных областях и были способны освоить литературу по эволюции, но немногие, по-видимому, обладали характеристиками, необходимыми для полного завершения задачи. Персональное поощрение и поддержка центральной фигуры в эволюционном учении — Добржанского также играли важнейшую роль. Группа исследователей из Института Карнеги — Клаузен, Кек и Хайси, — несмотря на доступные им ресурсы и успешную работу, опубликовали удивительно мало работ, хотя и высокого качества. По мнению Стеббинса, это было обусловлено стремлением к высокому совершенству научных статей. Так, например, вместо того, чтобы публиковать обобщенные данные, Клаузен предпочитал ждать их накопления. Его собственная обобщающая книга «Стадии в эволюции видов растений» (“Stages in the Evolution of Plant Species”) (Clausen, 1951) широко цитировалась молодыми исследователями, но не могла сравниться с книгой Стеббинса. Он завершил эстафету возвращения обновленной концепции отбора в различные отрасли эволюционной биологии, изучающей причины, движущие силы и направления эволюции.

Книга Стеббинса не только расширила рамки современного эволюционного синтеза и ввела в него мир растений, завершив, таким образом, формирование современных представлений об эволюции. По сути дела, она означала необходимость перехода к новому этапу синтеза, связанного с изучением особенностей эволюционного процесса на разных крупных этапах филогенеза и у разных крупных таксономических групп, то есть необходимость разработки проблемы «эволюция эволюции» (Завадский, Колчинский, 1977). По сути дела, он впервые дал образец полнокровной частной теории эволюции применительно к высшим растениям. Ее дальнейшая разработка была предложена Стеббинсом в книгах «Процессы органической эволюции у растении» (1966), «Основы прогрессивной эволюции» (1969), «Эволюция хромосом у высших растений» (1971), и особенно в фундаментальной монографии «Цветковые

растения. Надвидовая эволюция» (Stebbins, 1974). Все эти книги выдержали несколько изданий и были переведены на многие языки. К сожалению, на русском языке были опубликованы только две работы Стеббинса (Стеббинс, 1957, 1985). Именно его труды в области синтетической тории эволюции (СТЭ) принесли ему мировую славу и репутацию крупнейшего биолога XX в. И в этом также видно его отличие от других американских архитекторов СТЭ, ставших лидерами в области своих отраслей знания до своих фундаментальных трудов по эволюционному синтезу.

Следует упомянуть о том, что популярность Стеббинсу в образованных кругах принесли его научно-популярная книга «От Дарвина до ДНК. От молекулы до человечества» (1982a), а также совместный с Ф. Добржанским, Ф. Айялой и Дж. Валентайном учебник «Эволюция» (1977).

Обобщенные и сформулированные Стеббинсом представления о роли полиплоидии в видообразовании растений позднее нашли широкое подтверждение во многих работах, обобщенных в ряде обзоров (Stebbins, 1971; Grant, 1981; Otto, Whitton, 2000), в которых приведены классификации полиплоидов, рассмотрены цитологические и генетические критерии их дифференциации, особенности полиплоидных таксонов и их географическая распространенность. Интерес к изучению проблем, связанных с полиплоидией и отдаленной гибридизацией, резко возрос в постгеномную эру, начиная с 2000 г. Это было обусловлено тем, что на основании анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов, представления о роли полиплоидии в эволюции претерпели существенные изменения. Было установлено, что полиплоидия имела место в течение ранней эволюционной истории всех эукариот, а виды, ранее считавшиеся диплоидными, являются древними полиплоидами (палеополиплоидами), возникшими в результате дупликации геномов (Wolfe, 2001; Cui et al., 2006).

Стеббинс в своих работах на основании имевшихся данных предложил выделить важный путь видообразования у растений с участием отдаленных гибридов и полиплоидов, а именно, видообразование на основе автополиплоидов, то есть полиплоидов, имеющих кратное увеличение числа наборов хромосом одного вида. В настоящее время выделяют еще два подобных пути видообразования у растений: видообразование на основе аллополиплоидов, то есть гибридных организмов, у которых произошло удвоение числа хромосом, и гомоплоидное гибридное видообразование — развитие новых видов без увеличения числа хромосом у исходных гибридов (Першина, 2009).

Таким образом, исследования Стеббинса, систематизировав и обобщив современный ему научный материал по ботанической систематике и эволюции, дали толчок для дальнейшего развития генетики растительного организма и явились важнейшим вкладом в развитие частной теории эволюции у растений.

До последних дней своей жизни Стеббинс осознавал незавершенность эволюционного синтеза и необходимость решения комплекса проблем. Вступив вместе с другими архитекторами СТЭ в дискуссию вокруг концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Элдриджа (см. Колчинский, 2002), Стеббинс признал, что появление таких теорий является признаком, говорящим о существовании пока еще не решенных вопросов (Stebbins, 1982b). По его

мнению, необходимы исследования следующих проблем: 1) почему эволюционные линии, связанные общностью происхождения, эволюируют в разных направлениях и с разной скоростью; 2) каково макроэволюционное значение хромосомных изменений; 3) если мутационный процесс может оказывать значительное влияние на изменение направления эволюции, то как часто это бывает; 4) насколько велики значение и важность мозаичной эволюции, особенно разница в скорости изменения морфологических и биохимических признаков. Тем не менее, он был убежден в возможности их решения в рамках СТЭ, модифицированной в соответствии с новейшими достижениями молекулярной биологии, биологии развития, палеонтологии (Stebbins, Ayala, 1981).

Заключение

Книга Стеббинса «Изменчивость и эволюция у растений» была последней из пяти классических книг, которые во второй четверти XX в. стали основой нового научного знания, известного как синтетическая теория эволюции, или современный синтез. Другие четыре книги: Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Genetics and the Origin of Species, 1937), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Systematics and the Origin of Species, 1942), Дж. Хаксли «Эволюция: современный синтез» (Evolution: The Modern synthesis, 1942; см. 1963) и Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Tempo and Mode in Evolution, 1944) привели эволюционную теорию естественного отбора Ч. Дарвина в русло современных, быстро развивающихся, передовых данных генетики и общей биологии. Ф. Добржанский сделал это для генетики, Э. Майр — для зоологии, Г. Симпсон — для палеонтологии. Книга Стеббинса расширила рамки современного эволюционного синтеза и ввела в него мир растений, завершив, таким образом, формирование современных представлений об эволюции.

Литература

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции: Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 236 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Першина Л.А. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 336–344.

Стеббинс Дж. Л. О гибридном происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 10. С. 1503–1506.

Стеббинс Дж. Л., Айала Ф. Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 38–50.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 215 с.

Anderson E. Variation and evolution in plants // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1951. Vol. 78. P. 170–171.

Babcock E. B., Stebbins G. L., Jr. The American species of *Crepis*: their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixes. Washington, DC : Carnegie Institution of Washington, 1938 (publ. no. 504).

Clausen J. Stages in the evolution of plant species. New York : Ithaca, Cornell University Pres*Clausen J.* Stages in the evolution of plant species. New York : Ithaca, Cornell Univ. Press, 1951. 206 p.

Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H. et al. Widespread duplications throughout the history of flowering plants // Genome Res. 2006. Vol. 16. P. 738–749.

Darlington, C.D. The Evolution of Genetic Systems. Cambridge : Cambridge Univ. Press. 1939. 149 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. (2nd ed. — 1941; 3rd ed. — 1951). XVI + 364 p.

Dobzhansky Th., Ayala F. J., Stebbins G. L. and J. W. Valentine. Evolution. San Francisco : W. H. Freeman and Co, 1977. 572 p.

Fogg J. M. Jr. Fernald as teacher // Rhodora. 1951. Vol. 53. P. 39–44.

Grant V. Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press. 1981. 346 p.

Hicks G. C., Stebbins, G. L., Jr. Meiosis in some species and a hybrid of Paeonia // Amer. J. Botany. 1934. Vol. 21. P. 228–241.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen and Urwin, 1963. 652 p.

Kleinman K. His own synthesis: Edgar Anderson and evolutionary theory in the 1940s // J. Hist. Biol. 1999. Vol. 32. P. 293–320.

Mayr E. Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press, 1942. 334 p.

Otto S. P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Ann. Rev. Genet. Vol. 34. 2000. P. 401–437.

Provine W. B. The origin of Dobzhansky's Genetics and the Origin of Species // The evolution of Theodosius Dobzhansky / ed. Mark Adams. New Jersy, Princeton : Princeton Univ. Press, 1995. P. 115–129.

Raven P. H. Plant systematics 1947–1972 // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1974. Vol. 61. P. 166–178.

Raven P. H. G. Ledyard Stebbins (1906–2000) // An appreciation. Proc. Nath. Acad. Sci. U. S. A. 2000. Vol. 97. P. 6945–6969.

Shull A. F. Evolution. London, 1936. 249 p.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. X + 237 p.

Smocovitis V. B. Botany and the evolutionary synthesis: the life and work of G. Ledyard Stebbins Jr. Ph.D. dissertation. Ithaca, New York : Cornell University Press, 1988. 375 p.

Smocovitis V. B. Organizing evolution: founding the society for the study of evolution (1939–1950) // J. Hist. Biol. 1994. Vol. 27. P. 241–309.

Smocovitis V. B. G. Ledyard Stebbins, Jr. and the evolutionary synthesis (1924–1950) // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1625–1637.

Smocovitis V. B., Ayala F. J. George Ledyard Stebbins. 1906–2000 // Nat. Acad. Sci. Biographical Memoirs. 2004. Vol. 85. P. 1–24.

Solbrig O. George Ledyard Stebbins // Topics in Plant Population Biology / ed. O. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, and P. H. Raven. New York : Columbia Univ. Press, 1979. P. 1–17.

Stebbins G. L. Further additions to the Mt. Desert Flora // Rhodora. 1929a. Vol. 31. P. 81–88.

Stebbins G. L. Lomatogonium rotatum (L.) Fries in Maine // Rhodora. 1929b. Vol. 31. P. 143.

Stebbins G. L. Cytology of Antennaria. I. Normal species. // Bot. Gaz. 1932a. Vol. 94. P. 134–151.

Stebbins G. L. Cytology of Antennaria. II. Parthenogenetic species // Bot. Gaz. 1932b. Vol. 94. P. 322–345.

Stebbins G. L. Types of polyploids: Their classification and significance // Adv. Genet. 1947. Vol. 1. P. 403–429.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. New York : Columbia Univ. Press, 1950. 643 p.

Stebbins G. L. Natural selection and the differentiation of angiosperm families // Evolution. 1951.Vol. 5. P. 299–324.

Stebbins, G. L. Processes of organic evolution. New Jersey : Englewood Cliffs-Prentice Hall, 1966. (2nd ed. — 1971; 3rd ed. — 1977). 191 p.

Stebbins G. L. The Basis of progressive evolution. Chapel Hill : University of North Carolina Press, 1969. 29 p.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. 1st ed. L. Edward Arnold Publ. Ltd., 1971. 216 p.

Stebbins G. L. Flowering plants: evolution above the species level. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1974. XVIII + 399 p.

Stebbins G. L. Darwin to DNA, molecules to humanity. San Francisco : W. H. Freeman and Co, 1982a. 491 p.

Stebbins G. L. Perspectives in the evolutionary theory // Evolution. 1982b. Vol. 36. № 6. P. 1109–1118.

Stebbins G. L., Ayala F. J. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. 1981. Vol. 213. № 4511. P. 967–971.

Wolfe K. H. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization // Nat. Rev. Genet. Vol. 2. 2001. P. 333–341.

Часть III
УЧАСТНИКИ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Глава 15
Г. Ф. ГАУЗЕ: ОТ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ К АНТИБИОТИКАМ, СИНТЕЗ ЭКОЛОГИИ И ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Я. М. Галл

До сих пор бытует мнение, что в России работали два Гаузе: один — широкий эколог и эволюционист, другой — специалист по антибиотикам. На самом деле это был один человек, Георгий Францевич Гаузе, обладавший даром и экспериментатора, и теоретика. Его ранние исследования по экологии и теории эволюции в последующем составили фундамент для блестящих работ по антибиотикам. Работы по конкуренции вошли практически во все учебники по общей и эволюционной экологии.

В 2010 г. исполнилось 100 лет со дня рождения крупнейшего биолога XX в. Георгия Францевича Гаузе (1910–1986). Он действительно принадлежит к тем редким ученым, которые сделали выдающийся вклад в самые различные области биологии и медицины.

Труды Гаузе издавались на русском, польском, венгерском, английском, немецком, французском и японском языках, но количество работ, непосредственно посвященных его творчеству, совсем невелико. Из зарубежных исследований особый интерес представляет монография Шейрон Кингслэнд, посвященная истории популяционной экологии (Kingsland, 1985). В книге Кингслэнд почти целая глава посвящена творчеству Гаузе. Ценные, но отрывочные воспоминания о Гаузе содержатся в автобиографической книге крупнейшего американского эколога Эвелина Хатчинсона (Hutchinson, 1979). На русском языке творчеству Гаузе посвящены работы А. М. Гилярова (1978; 1981; 1990). Гиляров впервые рассмотрел творчество Гаузе в аспекте смены парадигм в экологии и вклад Гаузе в формирование современной концепции экологической ниши. Н. Н. Воронцов и Я. М. Галл написали некролог в “Nature”, в котором кратко осветили творческий путь Гаузе (Vorontsov, Gall, 1986). М. Б. Конашев проанализировал историю написания книги Г. Ф. Гаузе 1934 г. в аспекте научных контактов биологов СССР и США (Конашев, 1999). Автор данной главы посвятил серию работ творчеству Гаузе, уделив большое внимание генезису экологических воззрений Гаузе, эволюционной интерпретации закона Гаузе и истории открытия антибиотика грамицидина S (Галл, 1979;

1984; 1997). В совместной статье Я. М. Галла и М. Б. Конашева предложена историко-научная реконструкция взглядов Гаузе в областях экологии и учения об антибиотиках и значение этих исследований для судьбы генетики в СССР (Gall, Konashev, 2001). В. В. Малахов осветил экологические исследования Гаузе в рамках истории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ (Малахов, 2005, 2006). Он научное творчество Гаузе очень лаконично и точно охарактеризовал: «Блеск и простота гения» (Малахов, 2005). М. Г. Бражникова выполнила краткий анализ вклада Гаузе в поиск новых антибиотиков (Brazhnikova, 1987).

Творческий путь

Георгий Францевич Гаузе родился в Москве 27 декабря 1910 г. Его отец Гаузе Франц Густавович родился и вырос в Литве в рабочей семье. Дед Георгия Францевича был столяром. Отец учился в Санкт-Петербурге, где получил специальность архитектора. Впоследствии он стал профессором и деканом факультета Московского архитектурного института, опубликовал несколько книг по архитектуре, в том числе и «Железобетон в XX веке» и «Лестницы». Последняя его книга увидела свет в 1927 г., когда вышла первая публикация по математической биологии на немецком языке молодого Георгия, еще до его поступления в университет (см.: Галл, 1997). Мать Гаузе, урожденная Иванова Надежда Михайловна, была балериной Большого театра. Ее отец был скрипачом в оркестре этого же театра.

Молодой Георгий еще в школе стал интересоваться зоологией беспозвоночных и в возрасте 15 лет познакомился с известным московским зоологом Владимиром Владимировичем Алпатовым (1898–1979). В 1925–1927 гг. Гаузе очень часто бывал в Зоологическом музее Московского университета, где работал Алпатов. По словам Гаузе, Алпатов предлагал ему литературу, и они беседовали очень часто на самые различные научные темы. Гаузе был поражен широким научным кругозором Алпатова, особенно в области биометрии, экологии, генетики и эволюционного учения. Уже в эти годы Гаузе начал научную работу по проблемам изменчивости и биометрии, слушал лекции Алпатова. Еще до поступления в университет Гаузе подготовил свою первую научную работу по изменчивости у азиатской саранчи с использованием биометрических методов (Гаузе, 1928). Работа Гаузе была опубликована в России и, как уже упоминалось, годом раньше в Германии. Он изучал сезонную, половую и географическую изменчивость у стадных и одиночных форм. Статья Гаузе заканчивается благодарностью Алпатову за выбор темы и руководство работой.

В 1927 г. в возрасте 17 лет Гаузе поступил в Московский университет на биологическое отделение физико-математического факультета. В это время советское правительство проводило политику по активному набору студентов из представителей рабочего класса. Поэтому юноше из интеллигентной семьи очень трудно было поступить в университет. Его приняли лишь благодаря ходатайству группы профессоров. Этот документ был подписан директором Зоологического музея университета проф. Г. А. Кожевниковым (1866–1933) и ученым хранителем коллекций музея Алпатовым. В письме профессора отмечали выдающиеся научные способности Гаузе.

В 1927 г. вскоре после поступления Гаузе в университет Алпатов, получив Рокфеллеровскую стипендию, уехал в длительную научную командировку в США. При этом он просил своего коллегу и друга профессора Е. С. Смирнова (1898–1977) руководить научной работой молодого Гаузе. В 1928 г., когда Гаузе был студентом первого курса, Смирнов пригласил его «по совместительству» поступить младшим научным сотрудником в возглавляемую им лабораторию Биологического института им. К. А. Тимирязева при Коммунистической академии. Институт был крупнейшим биологическим научным центром в Москве. Институт возглавлял известный цитогенетик Михаил Сергеевич Навашин, и в нем работало много выдающихся биологов того времени. Навашин очень активно поддерживал творческую молодежь независимо от их научных интересов. Гаузе с головой окунулся в жизнь института. Участие в научных конференциях и семинарах, активная работа по вопросам математической биологии (которой так увлекался и Смирнов) были очень полезны для становления молодого ученого. В 1929 г. Гаузе совершил научное путешествие на Северный Кавказ, где изучал изменчивость и экологию прямокрылых методами математической статистики, продолжая в природных условиях тему первой статьи, выполненной на музейном материале под руководством Алпатова (Gause, 1930, 1931, 1932). Руководителем этих важнейших биологических работ, сочетающих натурализм и математику (кривая Гаусса, обобщенная Пирсоном), был Смирнов, а рекомендации в престижные международные издания давал Алпатов. Гаузе сохранил благодарность Смирнову на всю жизнь, поздравляя его с юбилеями и праздниками.

Прочитывая историю творческой деятельности Гаузе в целом, мы вполне можем видеть, что уже в этот ранний период деятельности закладывались ростки будущей книги «Борьба за существование», в которой натурализм, эксперимент и математика слились воедино. Однако Гаузе еще предстояло выполнить «решающие эксперименты», поэтому возникает вопрос: каков был путь к ним?

В 1929 г. Алпатов вернулся из США, где провел два года в лаборатории популяционных исследований профессора Раймонда Перля (1879–1940) — директора Института биологических исследований при Университете им. Джонса Хопкинса в Балтиморе. Перль переоткрыл логистическую кривую популяционного роста (Pearl, Reed, 1920). Биологический смысл кривой состоит в том, что в условиях действия лимитирующих факторов (пища, температура, влажность) популяционный рост животных подчиняется S-образной кривой. Свои популяционные исследования Перль начал во время изучения численности населения США, а затем перенес их в лабораторию и проводил на самых разнообразных объектах. После того как Перль побывал в лаборатории Т. Моргана в Колумбийском университете, его любимым объектом стала плодовая мушка дрозофила (Pearl, 1927, 1932). Алпатов активно включился в «дрозофильный» проект Перля и выполнил ряд экспериментальных исследований по воздействию температуры на продолжительность жизни насекомых при различных плотностях популяции (Alpatov, 1929; Алпатов, 1934). С работ Перля и Алпатова началось развитие экспериментальной биодемографии. Авторы выдвинули концепцию «скорости жизни» (rate-of-living): длительность жизни сокращается пропорционально ускорению метаболизма. Концепция и эксперименты Перля–Алпатова были проверены в 2006 г. М. Д. Голубовским

и Н. Я. Вайсман, показавшими, что при оптимальной температуре самки контрольной линии *Drosophila melanogaster* жили 84,7 дня, а самцы — 51,7 дня. При +29 °С срок жизни у разных полов сократился до 43,7 и 29,6 дней. Напротив, понижение температуры среды до +16 °С продлевало жизнь мух в два-три раза по сравнению с опытом. Отсюда последовал вывод: «Результат опыта находится в полном соответствии с первыми наблюдениями Перля и Алпатова» (Голубовский, Вайсман, 2006, с. 14).

Дух экспериментаторства, который «поселился» в Алпатове в Балтиморе, был привезен в Москву. Под влиянием Алпатова Смирнов и его ученики начали экспериментальное исследование плотности популяции как экологического фактора (Смирнов, Кузина, 1933; Полежаев, 1934). Многочисленные исследования в данном направлении обобщил в своей работе Алпатов (1934).

И все же самым главным в деятельности Алпатова в 1930-е гг., возможно, следует считать то, что он был учителем и ближайшим другом Гаузе. Алпатов рассказал Гаузе о выдающихся работах Перля по математической и экспериментальной биологии. В это время были опубликованы классические работы математика Вито Вольтерры (1860–1940) по математической теории борьбы за существование, а также работы в этой области статистика Альфреда Лотки (1880–1949), работавшего некоторое время в институте Перля. По словам Алпатова, он постоянно контактировал с Лоткой на научных семинарах Перля, где докладывались новейшие теоретические и экспериментальные исследования в области популяционной биологии. Эти теоретические работы открывали большие перспективы для развития экологии, и молодой Гаузе решил немедленно начать работу в этой области в лаборатории экологии Биологического института. Заведующий лабораторией Смирнов, по словам Гаузе, прекрасно понимавший важность этих работ, обещал «не мешать» исследованиям. Вначале Гаузе как бы повторил исследование Перля по росту человеческих популяций. Уже в начале 1930 г. он подготовил статью для журнала «Доклады АН СССР» под названием «Логистическая кривая роста населения Ленинграда и Европейской части СССР» (Гаузе, 1930). Для публикации нужна была рекомендация академика. В июле 1930 г. Гаузе послал письмо В. И. Вернадскому с просьбой рекомендовать статью к печати, и тот дал положительный отзыв (Галл, 1997). В 1930–1931 гг. Гаузе выполнил ряд работ с культурами дрожжевых клеток по проблемам роста изолированных и смешанных популяций различных видов (Гаузе, 1934) При этом у молодого исследователя была возможность общаться с известными микробиологами того времени в Биологическом институте (проф. Е. А. Успенский, проф. А. Н. Первозванский). В беседах Гаузе часто вспоминал о своей активной переписке с В. Вольтеррой, Р. Перлем и А. Лоткой (см. также: Полищук, 1977).

В 1931 г. Гаузе окончил университет, и в 1932 г. Алпатов пригласил его работать научным сотрудником в только что организованную им лабораторию экологии и полезных беспозвоночных биологического факультета МГУ[1]. В этой лаборатории в 1932–1941 гг. Гаузе выполнил все свои основные работы

[1] Архив МГУ. Ф. 443. Оп. № 1. Ед. хр. 36. Л. 16. В личном деле Гаузе есть справка, что с 25 марта по 10 октября 1931 г. он работал младшим научным сотрудником во Всесоюзном институте каучука и гуттаперчи.

по проблемам борьбы за существование и естественного отбора, а также по диссимметрии протоплазмы. Во время выполнения этих работ Гаузе находился в тесном контакте с заведующим лабораторией Алпатовым, который оказывал ему большую помощь и поддержку.

28 ноября 1932 года Гаузе послал Перлю письмо с предложением опубликовать в США его книгу «Борьба за существование». Гонорар от публикации Гаузе планировал потратить на приобретение оборудования для своих дальнейших исследований[2]. 15 декабря 1932 г. Перль ответил Гаузе. В целом он поддержал идею издания книги и даже дал согласие написать к ней предисловие. Однако из-за финансовой депрессии указал на трудности получения гонорара. Вместе с тем Перль заверил Гаузе, что приложит максимум усилий для публикации. «Публикация такой книги косвенно даст Вам значительно большие преимущества, чем деньги»[3]. В конце 1934 г. книга Гаузе “The struggle for existence” была опубликована в Балтиморе с предисловием Перля. В течение 1960–1970-х гг. она несколько раз переиздавалась в США, в том числе в 1972 и 2003 гг. в серии «Классики математической биологии и экологии» (Gause, 1934, 1972, 2003). Сегодня эту книгу легко найти в Интернете (http://www.ggause.com/titpagru.htm). Во Франции книга вышла под названием «Экспериментальная проверка математической теории борьбы за жизнь» (Gause, 1935). Во французском издании книги Гаузе значительно расширил математический аппарат, и книга вышла в серии по математической биологии, которую издавали Ж. Тейсье и Ф. Леритье. Она широко цитируется математическими биологами, но менее доступна для натуралистов.

Гаузе хорошо чувствовал, что после того как проведенные эксперименты и полевые исследования указали на важность концепции экологической ниши, необходимо совершенствовать всю дарвинову теорию борьбы за существование. Для такой работы необходим был партнер, безукоризненно владеющий математическим аппаратом. Между 1934–1937 гг. Гаузе тесно сотрудничал с известным математическим физиком А. А. Виттом (1904–1938), в соавторстве с которым опубликовал несколько теоретических статьей по математическому моделированию важнейших синэкологических процессов, таких как конкуренция, симбиоз, комменсализм, мутуализм, широко используя метод изоклин, предложенный А. Пуанкаре (см.: Gause, Witt, 1935).

Гаузе и Витт исследовали возможные ситуации, когда виды принадлежат к одной или к нескольким экологическим нишам. Эти исследования предопределили дальнейший путь экспериментов Гаузе, где понятие экологической ниши заняло центральное место. Витт, прямой ученик академика Л. И. Мандельштама (1879–1944), был прекрасным специалистом в области теории колебаний и теории относительности. Он регулярно посещал заседания биофизического центра МГУ, где и состоялось его знакомство с Гаузе. Витт был арестован в 1937 г. и сослан на 10 лет в лагерь на Колыму. Весной 1938 г. Витт был расстрелян. Так внезапно в СССР оборвалась важная теоретическая линия в экологии, получившая международное признание, так как совместные

[2] American Philosophical society. B: P. 312. Pearl paper.

[3] Ibid.

работы Гаузе и Витта широко цитировались и переиздавались, особенно их статья 1935 г. под названием «Поведение смешанных популяций и проблема естественного отбора» (1935), ссылка на которую дается выше.

Работы Гаузе по экспериментальному и математическому изучению борьбы за существование на моделях популяций микроорганизмов и простейших привлекли к себе большое внимание многих экспериментальных биологов из различных стран. В 1936 г. эти работы были успешно защищены в качестве докторской диссертации на тему «Исследования по динамике смешанных популяций». Официальным оппонентом на защите диссертации Гаузе выступил Вернадский.

До поступления на работу в лабораторию Алпатова Гаузе около года в 1931–1932 гг. работал в биохимической лаборатории Политехнического музея в Москве, где в то время работали известный биохимик профессор А. Р. Кизель и его ученики А. Н. Белозерский, В. Л. Кретович[4]. В этой небольшой лаборатории Кизеля Гаузе впервые заинтересовался биологическим действием оптических изомеров и проблемой асимметрии протоплазмы (аминокислоты, сахара). У него сложились дружеские отношения с А. Н. Белозерским, и в самый ранний период работы над антибиотиками в 1942–1943 гг. он попросит Белозерского выполнить биохимический анализ грамицидина S (Гаузе, Белозерский, Бражникова, Пасхина, 1944; Belozerskii, Passhina, 1944; Белозерский, Пасхина, 1945).

Летом 1933 г. Вернадский (1863–1945) пригласил Гаузе и Алпатова посетить его в санатории Академии наук «Узкое», где он отдыхал. Во время встречи Гаузе рассказал ему о своих работах по асимметрии протоплазмы. Эти исследования очень заинтересовали Вернадского, и он предложил Гаузе работать в своей лаборатории. К сожалению, Гаузе не мог реализовать эту возможность, но уже через год, в августе 1934 г., он передал Вернадскому первую часть своих «Исследований по диссимметрии протоплазмы», которые были опубликованы в трудах лаборатории Вернадского (Гаузе, 1937a, b). Начиная с 1934 г. Гаузе часто встречался с Вернадским. Обычно раз в месяц тот приглашал Гаузе к себе домой, и они обсуждали проблемы асимметрии протоплазмы, а также проблемы экологии, которые очень волновали Вернадского, так как его исследования были связаны с закономерностями роста живого вещества в биосфере.

Последняя встреча с Вернадским произошла в декабре 1944 г., когда подполковник медицинской службы Гаузе возвратился со Второго Прибалтийского фронта. Во время встречи Гаузе рассказал о работах по испытанию антибиотиков в полевых госпиталях под руководством академика Н. Н. Бурденко (1876–1946). Грамицидин S применялся для профилактики огнестрельных ран, и препарат давал очень высокие результаты. Вернадский очень обрадовался результатам этих работ и просил Гаузе подготовить книгу по антибиотикам, которая должна была быть адресована широким кругам медиков, микробиологов и химиков, и дал согласие быть редактором книги. Книга была опубликована в научно-популярной серии АН СССР под названием «Лекарственные вещества микробов» (Гаузе, 1946a). Книга читается как увлекательная повесть, в которую вложено столько

[4] Александр Робертович Кизель (1882–1944) — основатель кафедры биохимии растений МГУ, из-за своего немецкого происхождения арестован в 1941 г., расстрелян в 1944 г. (Ванюшин, 2006).

мастерства, творческой энергии и прозрачной ясности! На отдельной странице книги содержится посвящение памяти Вернадского.

Несомненно, встречи и научные контакты между Вернадским и Гаузе были взаимно полезны. Об этом свидетельствуют слова самого создателя учения о биосфере. В письме к А. Е. Ферсману от 24 сентября 1941 г. он писал о Гаузе: «Это, по-моему, один из крупнейших русских ученых, чрезвычайно интересный человек. Мы работаем вместе в связи с левизной–правизной»[5].

Исследования по диссимметрии протоплазмы выросли из ранних работ по экологии и теории эволюции. Гаузе просто расширил методы изучения экологических и эволюционных процессов, вводя новый биохимический аспект. Его эксперименты по эффектам оптических изомеров аминокислот, алкалоидов и синтетических компонентов, воздействующих на рост простейших и дрожжей, были подробно изложены в книгах «Асимметрия протоплазмы» и «Оптическая активность и живая материя», изданных в СССР в 1940 г. и сразу же в США в 1941 г. (Гаузе, 1940в; Gause, 1941b).

В чем же суть совершенно новой исследовательской программы Гаузе, которая уже относится к области не классической, а молекулярной биологии? Известно, что все аминокислоты вращают плоскость поляризованного света в левую сторону и называются L-изомерами, а сахара — в правую сторону и называются D-изомерами. Изучение стереоизомерии клетки имеет длительную историю, начиная с фундаментальных исследований Л. Пастера (1822–1895). Под диссимметрией протоплазмы Пастер понимал диссимметрию свойств отдельных молекул в клетке, то есть несовместимых зеркальных отображений молекул с оригиналом. Но в протоплазме всегда имеется неодинаковое число левых и правых форм. Если концентрация правых и левых форм молекул одинакова, то вещество в таком состоянии называется рацематом. Рацематы существуют только в неживой природе, а в живой природе еще никому не удалось их обнаружить. Теоретические рассуждения Пастера о происхождении диссимметрии протоплазмы носили расплывчатый характер и явно отставали от его экспериментальных исследований.

Проблема диссимметрии протоплазмы имела длительную историю, и изучалась она в основном химиками-органиками и физиками; Гаузе внес в нее свой оригинальный вклад. До Гаузе никто не ставил данную проблему в аспекте биологической эволюции. Возникновение оптически активной протоплазмы, по Гаузе, представляло собой биологически прогрессивное явление, так как повышало интенсификацию функций клеточных структур. Организмы, которые приобрели диссимметрическую протоплазму, получали преимущество в борьбе за существование. Возникновение оптически «чистой» протоплазмы осуществлялось мутациями и естественным отбором, а не таинственными силами, как предполагал Пастер и его последователи. Соединение эксперимента с эволюционным подходом в проблеме стереоизомерии клетки и предопределили столь внезапный и, можно даже сказать, непредсказуемо огромный успех монографий Гаузе по данной тематике.

---

[5] Письма В. И. Вернадского А. Е. Ферсману. М. : Наука, 1985. С. 205–206.; см. также: *Вернадский В. И.* Статьи об ученых и их творчестве. М. : Наука, 1997. С. 270–271.

После открытия антибиотиков исследования по стереоизомерии клетки приобрели новое звучание, так как вскрывали биохимический и молекулярный механизм действия D-изомеров у пептидных антибиотиков. Гаузе еще в 1947 г. впервые указал, что извращенный изомер имеет решающее значение в выработке бактерицидных свойств у всех пептидных антибиотиков (Гаузе, 1947). Например, в грамицидине S был открыт необычный (извращенный) аминокислотный остаток D-фенилаланин, присутствие которого имело решающее значение для антибактериального действия антибиотика. В исследованиях Гаузе по антибиотикам сошлись практически все линии ранних довоенных экологических, эволюционных и цитологических исследований (Гаузе, 1947; см. также: Галл, 1997). Сама судьба подготовила Гаузе к тому, чтобы стать одной из важнейших мировых фигур в области изучения антибиотиков.

Общеэволюционное значение монографий Гаузе по диссимметрии протоплазмы, по Ф. Добржанскому, возможно, состояло в том, что они убедительно доказывали общность происхождения всего живого на Земле (Dobzhansky, 1970, p. 7). «Особо следует отметить, что у большинства организмов имеется принципиальное строение протоплазмы, особенно в отношении к аминокислотам, они представлены исключительно L-изомерами. Почему это так важно? Феномен может служить доказательством того, что жизнь возникла монофилетически (от общего потока) с оптически L-активными компонентами. Определенные бактерии содержат также D-аминокислоты, но они входят в состав антиметаболитов, выполняя функцию токсинов по отношению к конкурентам, в то время как существенные белки бактерий состоят из L-аминокислот» (ibid). Экологическая функция D-аминокислот у бактерий и низших грибов отчетливо проводилась Гаузе, начиная с одной из первых работ по антибиотикам, опубликованной еще в 1943 г., и далее об этом будет сказано.

Еще в 1937 г. Гаузе в лаборатории экологии МГУ, начал выполнять важнейшие работы по экспериментальному изучению естественного отбора. Эти работы явились логическим продолжением исследований по борьбе за существование. Применяя разработанные и хорошо апробированные в лаборатории методы исследований и культуры простейших, можно было прямо решать фундаментальные проблемы теории естественного отбора. Но чем был мотивирован переход Гаузе к изучению проблем естественного отбора экспериментальными методами и чем отличалась его обширная исследовательская программа от уже намеченных путей изучения естественного отбора методами генетики популяций, интенсивно развивавшихся в 1920–1930-е гг.?

В 1980-е гг., возвращаясь к истории своих экспериментов по естественному отбору, Гаузе писал: «В 1935–1936 гг. в отечественной литературе по эволюционным вопросам очень широко обсуждались проблемы естественного отбора, и в частности вопрос о возможной замене феноадаптации геноадаптациями в процессе эволюции. Однако при этом не делалось никаких попыток экспериментально изучить эту проблему и установить когда, и при каких условиях, возможна замена феноадаптаций геноадаптациями» (Гаузе, 1984, с. 5).

Широкие экспериментальные исследования по выявлению связи между модификациями и мутациями в процессе естественного отбора выполнили Гаузе и сотрудник лаборатории Алпатова Н. П. Смарагдова в 1938–1944 гг. (Гаузе,

1939а, б; Gause, 1941а; 1942; Смарагдова, Гаузе, 1939; Смарагдова, 1940; 1941; 1944; Гаузе, Алпатов, 1941; Gause, Smaragdova, Alpatov, 1942). Гаузе обобщил эти исследования в монографии «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» (Гаузе, 1941). Книга была подписана к печати 29 июня 1941 г., через неделю после начала Великой Отечественной войны, и не была опубликована. Почему? Ведь во время войны, особенно поначалу, выпуск научной продукции не прекращался, а тем более в Москве. Вероятно, это было связано с фамилией «Гаузе», поскольку она скорее немецкого, чем русского происхождения (такие подпадали под особый контроль НКВД). После окончания войны книга Гаузе была напечатана в сокращенном виде в США под названием «Проблемы эволюции» (Gause, 1947). В полном объеме она увидела свет лишь в 1984 г.; книга была подготовлена к печати сотрудниками Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники РАН и опубликована в тематическом сборнике «Экология и эволюционная теория» (Гаузе, 1984).

В сентябре 1939 г. началась Вторая мировая война, ситуация в мире резко изменилась, и Гаузе начал активно работать по оборонной тематике. В 1940 г. по его инициативе Дезинфекционный институт Минздрава СССР заключил договор с лабораторией экологии МГУ по вопросам изучения действия дезинфицирующих веществ. Все те методы, которые применялись Гаузе для изучения борьбы за существование и естественного отбора в культурах простейших, стали использоваться для изучения действия дезинфицирующих веществ. До открытия антибиотиков эти исследования имели оборонное значение и были связаны с защитой от бактериологического оружия.

Новизна работ Гаузе состояла в том, что для тестирования дезинфицирующих веществ вместо культур бактерий он использовал культуры простейших, а это позволяло резко ускорить темпы и надежность научно-исследовательских работ. Часть исследований в этом направлении, по представлению академика Е. Н. Павловского (1884–1965), была опубликована в «Докладах Академии наук СССР». Важнейшее значение в этом цикле имела статья Г. Ф. Гаузе «О действии некоторых дезинфицирующих веществ на бактерии и на простейших» (Гаузе, 1940г).

Работая по оборонной тематике, Гаузе в 1940–1941 гг. близко познакомился с выдающимся деятелем советского здравоохранения академиком П. Г. Сергиевым (1893–1973). Он был главой Народного комиссариата здравоохранения РСФСР, председателем медицинского ученого совета и директором Института малярии и медицинской паразитологии НКЗ СССР. На дальнейшее развитие и переход Гаузе к исследованиям в области медицины Сергиев оказал влияние, подобное тому, какое ранее оказал Алпатов в области биологии.

Вскоре после начала Великой Отечественной войны Гаузе пришлось покинуть стены университета. Он стал заведующим отделом государственной санитарной инспекции Сталинского района Москвы. Одновременно Гаузе работал по совместительству в Институте медицинской паразитологии и малярии Наркомздрава СССР. В это время из заметки, опубликованной в Лондонском журнале “Nature”, Гаузе узнал об успешном применении в американских военных госпиталях антибактериального препарата микробного происхождения тиротрицина, полученного доктором Р. Дюбо.

С того момента как в 1939–1940 гг. в Рокфеллеровском институте медицинских исследований в Нью-Йорке доктор Дюбо (1901–1982) открыл первый лечебный антибиотик, пептидную смесь, создаваемую почвенной бактерией *Bacillus brevis*, — началась новая эра в развитии медицины. Антибактериальное вещество убивало стафилококки, пневмококки и стрептококки, не повреждая при этом тканей больного организма. В 1941 г. Р. Хотчкисс и Дюбо и назвали этот препарат тиротрицином и установили, что он представляет собой полипептид, состоящий из двух кристаллических фракций: линейного грамицидина (15 %) и тироцидина (около 85 % по весу) (Hotchkiss, Dubo, 1941). Экспериментальные и клинические работы показали большую лечебную ценность тиротрицина, который нашел себе применение в клиниках США при лечении гнойных ран. Судя по мощности антибактериальных свойств кристаллических фракций, грамицидин был наиболее ценной частью тиротрицина, однако в чистом виде он не получил широкого распространения в клиниках США ввиду малых выходов препарата (около 40 мг на литр культуры) и трудностью его изготовления в заводских условиях.

Дюбо родился во Франции и был прямым учеником З. Ваксмана, который в 1940 г. открыл актиномицин, не внедренный в медицинскую практику из-за высокой токсичности[6]. Правда, после 1950 г., когда началась эра противораковых антибиотиков, он получил новое развитие. Дюбо, по мнению некоторых историков науки, фактически продолжал традиции российских микробиологов в emigré: Виноградский — Липман — Ваксман (см.: Moberg, 2005).

Всю значимость антибиотиков для медицины в то время понимали лишь немногие, и академик Сергиев был в числе этих немногих. По предложению Гаузе в январе 1942 г. он организовал лабораторию антибиотиков в своем институте в Москве и назначил Гаузе заведующим этой лабораторией.

В 1937 г. Гаузе женился на Марии Георгиевне Бражниковой (1913–1998), которая училась в аспирантуре Всесоюзного института экспериментальной медицины по спициальности «биохимия». Они познакомились на лекциях по биохимии в МГУ, которые читал профессор Е. С. Северин. Гаузе, будучи доктором наук, непрерывно пополнял свое образование в области биохимии и микробиологии. Так, по словам Марии Георгиевны, в 1939–1940 гг. Гаузе прослушал и проработал полный практикум по медицинской микробиологии. Мария Георгиевна в то время под руководством профессора Д. Л. Рубинштейна работала над кандидатской диссертацией на тему: «Обмен у эритроцитов калиевого и натриевого типов», которая после войны была успешно защищена, а в 1953 г. Бражникова защитила докторскую диссертацию по химии антибиотиков. В 1940 г. у них родился сын Юра (Георгий), который вырос в известного специалиста в области молекулярной биологии и изучения молекулярных механизмов действия противораковых антибиотиков. Он опубликовал первую в мире монографию, посвященную молекулярно-биологическим исследованиям митохондриальной ДНК (Гаузе, 1977). В период господства симбиогенной

[6] Зельман Абрахам Ваксман (1888–1973) с коллегами открыли в 1943 г. стрептомицин. После неоднократных тестирований и доработки в 1946 г. антибиотик начал широко использоваться для борьбы с туберкулезом и проказой. Лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицины (1952) за «открытие стрептомицина, первого антибиотика при лечении туберкулеза».

теории происхождения эукариотной клетки Гаузе-младший выдвинул гипотезу о ядерном происхождении митохондриальной ДНК, и сейчас это кажется само собой разумеющимся. На автора гипотезы практически не ссылаются, что говорит о ее классическом значении.

В годы войны супружеский союз стал и глубоким, плодотворным творческим союзом, так как Гаузе и Бражникова уже летом 1942 г. изолировали первый оригинальный отечественный антибиотик грамицидин S (грамицидин советский). Антибиотик изолировали из линии *Bacillus brevis (var. Gause-Brazhnikova*), обитающей в почвах Подмосковья. Гаузе и Бражникова выделили практически чистый грамицидин, составляющий не менее 95 % по весу антибактериального препарата на литр культуры. Этот штамм бактерий обеспечивает выход кристаллического грамицидина в количестве не менее 300 мг с литра культуры при массовом производстве. Ввиду отсутствия в полученном препарате тироцидиновой фракции и некоторых отличий от препарата Дюбо, было предложено назвать препарат грамицидином S, штамм Гаузе–Бражниковой, который использовался в полузаводских условиях. Таким образом, талант Бражниковой как химика, выделяющего новые природные соединения, в сочетании с подходом Гаузе как микробиолога и широкого биолога-эволюциониста очень быстро дали важные результаты. Антибиотики являются продуктами борьбы за существование у микробов, и поэтому все прежние исследования Гаузе в области экологии, борьбы за существование и естественного отбора у микроорганизмов составили самый настоящий фундамент для изыскания продуцентов новых антибиотиков. Просто исследования по теории эволюции получили в этой работе свое логическое продолжение.

Результаты последовали очень быстро — грамицидин S оказался весьма эффективным при лечении гнойных инфицированных ран. Его удалось внедрить в практику здравоохранения, и уже в 1943–1944 гг. он широко использовался в госпиталях и в военно-полевых условиях (Гаузе, Бражникова, 1943; 1943; Циркуленко, Кост, Стенко, 1943; Гуляева, 1943; Бурденко, 1946). К 1951 г. было опубликовано более 200 работ по изучению структуры антибиотика и его применению в различных областях медицины — хирургии, акушерстве и гинекологии, стоматологии, педиатрии, дерматологии и при различных инфекционных болезнях. Итоги применения грамицидина S в медицине за столь небольшой отрезок времени подытожил Гаузе в книге, адресованной практикующему врачу (Гаузе, 1952). Этот первый лечебный антибиотик, открытый в СССР, до сих пор широко используется в медицине при лечении горловых инфекционных заболеваний, не имея резистентных штаммов микробов.

В 1943–1945 гг. Сталинские премии не присуждались, а в 1946 г. состоялось награждение большой группы писателей, музыкантов и ученых. Гаузе, Бражникова и Сергиев были удостоены Сталинской премии (третьей степени) за открытие и внедрение грамицидина S в медицинскую практику. В 1979 г. Американский институт истории фармации при финансовой поддержке Американского химического общества провел представительную конференцию по истории антибиотиков. Для исследования историки и специалисты выбрали, по их мнению, три первых важнейших антибиотика: пенициллин, грамицидин S и стрептомицин (The history..., 1980). В статье Гаузе, посланной участникам

международного симпозиума по истории антибиотиков, четко отстаивалась линия доказательств, что исследования по борьбе за существование и естественному отбору, составляют теоретические основы современного учения об антибиотиках (Гаузе, 1943; Gause, 1980). Эта идея была изложена Гаузе в первой статье по антибиотикам 1943 г. «Борьба за существование у микробов на службе лечения ран». Гаузе постулировал, что антибиотики являются естественным продуктом и представляют собой химическое оружие, которое микроорганизмы используют в конкуренции за ресурсы в конкретной среде. В то же время он проявил резкое несогласие с З. Ваксманом, который утверждал, что антибиотогенез — искусственный процесс, создаваемый микробиологом в условиях лаборатории.

В августе 1946 г. Ваксман прочитал курс лекций по антибиотикам в АН СССР, и в том же году они были опубликованы. В лекциях Ваксман прямо заявлял, что «применение дарвинизма в микробиологии себя не оправдывает» (цит. по: Гаузе, 1946б, с. 56). В критическом обзоре лекций Ваксмана Гаузе писал: «Ошибочная теоретическая позиция Ваксмана вполне очевидна. Образование антибиотиков представляет собой сложный процесс борьбы за существование между разными микробами» (там же, с. 57).

На Тегеранской конференции, которая проходила с 28 ноября по 1 декабря 1943 г. был подписан важный документ. Советский Союз и США взяли на себя обязательство постоянно обмениваться информацией «по определенным аспектам медицинских исследований, представляющих интерес для обеих стран» (Ward, 1980, p. 106). Ранее в том же году состоялся Второй конгресс американо-советской дружбы. К этому времени Общество американо-советской медицины выпустило первый номер журнала “American Review of Soviet Medicine”, который с начала октября 1943 по июнь 1947 г. выходил раз в два месяца. Последний номер как квартальный вышел в октябре 1948 г. Активность общества и его изданий способствовала тому, что на Тегеранской конференции был подписан соответствующий документ. В 1944 г. в трудах общества быстро были изданы исследования Г. Ф. Гаузе, М. Б. Бражниковой, А. Н. Белозерского и Т. С. Пасхиной по грамицидину S (Gause, Brazhnikova, 1944; Belozersky, Passhina, 1944). Безусловно, издание трудов советских ученых на английском языке способствовало очень быстрому прогрессу в изучении его структуры; это отмечали сами британские ученые, принявшие участие в изучении химической и кристаллической структуры грамицидина S (Synge, 1980).

Уже в начале 1944 г. грамицидин S был передан П. Г. Сергиевым как официальным лицом представителям Красного Креста для более детального структурного анализа британскими учеными. Циклическая декапептидная структура этого антибиотика была изучена нобелевским лауреатом Р. Сингом при помощи методов разделительной хроматографии, за изобретение которой в 1952 г. он бы удостоен Нобелевской премии по химии. Трехмерная структура грамицидина S была установлена другим нобелевским лауреатом Д. Ходжкин в соавторстве с Г. Шмидтом, а также Б. Аутоном (Schmidt, Hodgkin, Oughton, 1948; подр. см.: Ferry, 1998). В работе принимала участие и Маргарет Робертс, которая работала в лаборатории Ходжкин и под руководством Шмидта проводила измерения кристаллов при помощи рентгеновских лучей.

Она впоследствии ушла из химии в политику и стала всемирно известной под фамилией в замужестве — Маргарет Тэтчер[7]. Таким образом, советские исследователи Г. Ф. Гаузе и М. Г. Бражникова, которые изолировали грамицидин S, и баронесса Великобритании Маргарет Тэтчер оказались «в одной упряжке».

Структурно-функциональные исследования грамицидина S непрерывно продолжаются (см.: Антибиотики-полипептиды, 1987). Окончательная структура грамицидина S такова: L-валин, L-орнитин, L-лейцин, D-фенилаланин, L-пролин. Эти пять аминокислотных остатков повторяются дважды в виде циклической структуры «голова–хвост» и образуют конформацию типа «складчатый лист». Ю. А. Овчинников и В. Т. Иванов выявили значение конформационных особенностей грамицидина S для его бактериальной активности путем сравнения спектральных характеристик и теоретического анализа различных конформеров этого циклопептида. Было показано, что присутствие в молекуле грамицидина S извращенного D-изомера позволяет создать конформацию типа «складчатый лист», и такой тип конформации играет решающую роль в его антибактериальной активности. Другие аминокислоты не способны создать подобную конформацию (Ovchinnikov, Ivanov, 1975, 1976). Грамицидин Дюбо обладает линейной структурой, включающей 17 аминокислотных остатков, и это главная причина его более узкого спектра действия и более низкой антибактериальной активности по сравнению с отечественным антибиотиком. Более того, открытый комплекс грамицидинов (A, B, C) не обладает бактерицидными свойствами, хотя широко применяется в биохимии для изучения биосинтеза белков (см.: Гаузе, 1952; Антибиотики-полипептиды, 1987).

В 1946 г. Гаузе и его сотрудники изолировали линию, производящую антибиотик колимицин, который позднее был идентифицирован с неомицином, открытым Ваксманом в 1949 г. По словам Бражниковой, этот антибиотик почему-то был засекречен и по нему не разрешали никаких публикаций. Публикации стали разрешать лишь после того, как появилась статья Ваксмана и Лечевальера в “Science” в 1949 г. об изоляции нового антибиотика из актиномицетов. В результате страна потеряла приоритет. Во многих международных справочниках и монографиях неомицин описывается как оригинальный американский антибиотик (Waksman, 1958). Американские ученые активно работали по изучению химической структуры и молекулярным механизмам действия неомицина (Rinehart, 1964).

В СССР было опубликовано много работ по применению колимицина в клинике, так как антибиотик обладает очень широким спектром действия на грамположительные и грамотрицательные бактерии. Ограниченность его действия связана с тем, что он применяется полостным способом или через рот, а также обладает высокой токсичностью. Промежуточные итоги широкого применения колимицина в медицинской практике были подытожены в специальной коллективной монографии (Антибиотик колимицин, 1959).

---

[7] Все эти факты стали известны из письма Ходжкин от 7 марта 1989 г. к директору института по изысканию новых антибиотиков Российской академии медицинских наук Ю. В. Дуднику, который прислал мне оригинал письма Ходжкин (я ему искренне благодарен).

В 1949 г. Гаузе и Бражникова открыли альбомицин, антибиотик с очень низкой токсичностью, и он широко применялся при лечении воспаления легких даже у детей. Этот антибиотик спас жизнь сотням тысяч грудных детей в тех случаях, когда пенициллин и стрептомицин не давали положительных результатов (Гаузе, Бражникова, 1951; Доброхотова, 1951; Лурьи, Линяева, 1951).

До августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Гаузе работал в рамках широкой международной кооперации, публикуя новейшие данные по антибиотикам в престижных международных изданиях. Однако после августа 1948 г. сразу же в сентябре состоялось расширенное заседание Президиума АМН СССР, на котором было принято постановление об освобождении от работы Гаузе, Л. Я. Бляхера и Д. Н. Насонова в силу их «менделистски-морганистски-вейсманистских» взглядов. В это же время в «Правде» появилась статья, в которой Гаузе был обвинен в шпионаже за передачу грамицидина S Великобритании (Gall, Konashev, 2001). Однако большая трагедия прошла мимо Гаузе и его сотрудников. Руководство страны и высшие военные чины уже хорошо понимали, что антибиотики являются решающим средством в защите против бактериологического оружия, и только поэтому жизнь и деятельность ученого, направленная на создание национальной безопасности, была не только продолжена, но и получила новое развитие.

В 1948 г. лаборатория Гаузе была выделена из состава Института малярии и медицинской паразитологии и преобразована в самостоятельное учреждение в Лабораторию антибиотиков АМН СССР, которая постановлением Совета Министров СССР от 23 октября 1953 г. стала основой создания ВНИИ по изысканию новых антибиотиков АМН СССР. Директором института был назначен С. Д. Юдинцев (1901–1959), который был по специальности фармакологом. Гаузе получил должность заместителя директора института по научной работе и заведовал отделом микробиологии. Возглавить институт в период его организации Гаузе не смог, так как не принял предложение вступить в КПСС, а это было условием возглавить институт, во всяком случае, поставленным для него лично.

Юдинцев в 1938–1948 гг. работал деканом биологического факультета МГУ, активно поддерживал все антилысенковские акции в университете и даже был одним из организаторов в феврале 1948 г. Всесоюзной конференции по дарвинизму, направленной на критику лысенковских взглядов об отсутствии внутривидовой борьбы у организмов (Корсаков, 2010). После увольнения из университета после августа 1948 г. он был принят на работу в Лабораторию антибиотиков АМН СССР, которую возглавлял Гаузе, на должность старшего научного сотрудника и под руководством В. А. Шорина вел важные научные исследования в области фармакологии антибиотиков.

В 1960 г. Гаузе был назначен директором института и продолжал работать в этой должности до кончины. Деятельность института протекала по трем основным направлениям: Гаузе возглавлял отдел микробиологии. Главная работа отдела состояла в поиске продуцентов антибиотиков. Отдел химии возглавила Бражникова, и это подразделение отвечало за изоляцию и изучение химических и физических свойств антибиотиков, включая методы ядерно-магнитного резонанса. В. А. Шорин организовал отдел фармакологии

и химиотерапии, и результаты деятельности отдела широко использовались медиками как базовые в практической деятельности.

Обстановка в институте была творчески напряженной и дружеской. Гаузе полагал, что он должен знать по имени каждого сотрудника института, поэтому штат сотрудников составлял 200 человек, включая лаборантов и административных работников. При этом отвергались всякие предложения сверху по увеличению штата института. Сами же сотрудники называли свое учреждение институтом «Г. Ф. и М. Г.». В институте было открыто удивительно много антибактериальных и противораковых антибиотиков, и лишь часть из них была внедрена в медицинскую практику. Многие антибиотики широко использовали в разнообразных структурных и функциональных исследованиях, особенно в области молекулярной биологии.

Среди важнейших антибиотиков, открытых и изученных в институте, следует назвать такие антибактериальные препараты, как мономицин, ристомицин, линкомицин, канамицин, гелиомицин. Широко внедрены в медицинскую практику и противоопухолевые антибиотики: оливомицин, брунеомицин, рубомицин, карминомицин, блеомицин А5 или блеомицетин (Гаузе, Дудник, 1982, 1987; Руководство..., 2011). Последние два антибиотика широко применяют при раке молочной железы и саркоме матки. К сожалению, по словам М. Л. Гершановича, руководителя отдела химотерапии Института онкологии им. Петрова (Песочная), выпуск карминомицина в стране сейчас не производится, и этот важнейший антибиотик практически нечем заменить. «Благодаря работе ученых НИИИНА в России после 20-летнего перерыва, наконец, налаживается промышленный выпуск нового гликопептидного антибиотика эремомицина. Это семнадцатая разработка за полувековое существование института» (Ефременкова, 2006).

Научная деятельность Гаузе совершалась в самых различных направлениях, успешно сочетая теоретические принципы для идентификации новых антибиотиков с практикой, требующей внедрения новых препаратов в медицину. Гаузе разработал эколого-географическую стратегию поиска новых антибиотиков, основанную на допущении, что более богатые почвы с более разнообразной микрофлорой (например, субтропики и тропические области) будут содержать больше антагонистических линий, чем почвы более умеренных климатических зон. Согласно Гаузе, сами антибиотики как орудия в борьбе за существование подвергаются процессу эволюции. Эти принципиальные идеи были изложены им впервые в законченной форме в монографии 1957 г., которая была переведена на английский и немецкий языки (Гаузе и др., 1957).

Наряду с огромной научно-исследовательской работой Гаузе в 1940–1950-е гг. преподавал на биологическом факультете МГУ, читая оригинальный курс под названием «Учение об антибиотиках». Курс имел огромный успех у студентов и преподавателей, и лекции Гаузе, впервые опубликованные в 1949 г., несколько раз переиздавались (см., например Гаузе, 1959). Постоянные связи Гаузе с МГУ позволили ему отбирать студентов для работы в свою лабораторию, а позднее и в отдел микробиологии Института.

В 1952 г. С. Хакман в лаборатории лауреата Нобелевской премии К. Домагка открыл противораковое действие актиномицина, и Гаузе сразу же окунулся

в новую область творческого поиска (Гаузе, 1954). Используя in vitro культуры раковых клеток, он вместе со своим учеником Ю. В. Дудником разработал модели для изучения механизмов действия антибиотиков на молекулярном уровне (Гаузе, Дудник, 1982). Деятельность Гаузе и его института быстро получила мировое признание. В 1966 г. Гаузе был приглашен прочитать лекцию в обществе химической индустрии Лондона на тему: «Аспекты исследования антибиотиков» (Gause, 1966). Вся она посвящена характеристике противораковых антибиотиков и методам их поиска. Гаузе дал сравнительный анализ поиску противораковых антибиотиков в трех ведущих странах в этой области исследования: США, СССР и Японии.

Гаузе и Т. П. Преображенская с учениками создали оригинальный «Определитель актиномицетов», изданный АН СССР в 1983 г., который вскоре был переведен в Венгрии на английский язык (Гаузе, Преображенская, Свешникова, Терехова, Максимова, 1983). Эта трудоемкая работа позволила провести таксономическую унификацию, что значительно улучшало понимание среди специалистов, занимающихся классификацией актиномицетов — продуцентов антибиотиков.

Заслуги Гаузе в области теории эволюции очень высоко были оценены в юбилейный год Ч. Дарвина. В 1959 г. состоялась крупномасшабная конференция в Чикаго, посвященная 150-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 100-летию выхода в свет «Происхождения видов», и в истории науки это было знаковое событие, обозначенное как триумф современного дарвинизма. Гаузе был приглашен в качестве почетного гостя конференции и на первом заседании конференции находился в президиуме вместе с Дж. Хаксли, Ф. Добржанским, Э. Майром и Дж. Симпсоном. Его поездка состоялась благодаря гранту, полученному от Национальной академии наук США. На конференции Гаузе выступил с докладом под названием «Дарвинизм, микробиология и рак», в котором показал, что вся сравнительная патология возникла и развивается в духе дарвиновых идей. По словам Н. Н. Воронцова, когда он приступил к подготовке первого тома «Проблемы эволюции», то сразу же пригласил Гаузе дать материалы для тематического сборника. Тот любезно согласился и вскоре прислал статью под названием «Некоторые проблемы раковой клетки в свете эволюционной биологии» (Гаузе, 1968). Часть материалов статьи составил доклад Гаузе, прочитанный в Чикаго. Позже Гаузе принял активное участие в издании коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (Галл, Гаузе, 1983). В последние годы жизни он интересовался методологическими и философскими проблемами биологии и вместе с Р. С. Карпинской, которая была консультантом методологических семинаров в его Институте, написал много статьей и рецензий (см., напр. Гаузе, Карпинская, 1980).

Таким образом, во всей своей разнообразной научной деятельности Гаузе следовал эколого-эволюционному подходу, который был разработан им в совсем еще молодые годы.

Умер Георгий Францевич 2 мая 1986 г., в Чернобыльские дни. В 2002 г., по ходатайству Президиума РАМН, Институту по изысканию новых антибиотиков РАМН присвоено имя Г. Ф. Гаузе.

Книга Г. Ф. Гаузе “The struggle for existence”: экологическая ниша и закон Гаузе

Великие научные открытия бывают совершенно разными: это и чисто теоретическое обобщение, поражающее своей радикальной мыслью, и остроумный эксперимент, иногда называемый решающим, удивительный результат которого сигнализирует о поворотном пункте в развитии науки. Теория эволюции Дарвина — хороший пример деятельности гениального синтетического ума. Примером второго рода деятельности служат эксперименты Гаузе по конкуренции. Никто из биологов не оспаривает, что это одни из наиболее четких экспериментов. Их привлекательность заключается в красоте и простоте. Хотя до Гаузе ряд натуралистов высказывались о конкурентном вытеснении видов, никто не мог экспериментально показать, как это на самом деле происходит. Микроскопические организмы (дрожжевые клетки, простейшие) оказались таким удобным объектом, что в кратчайший срок были получены необходимой точности результаты, которые и по сей день нельзя получить на других объектах. Даже критики закона Гаузе очень высоко оценивали экспериментальный гений и артистическое чувство Гаузе (Ayala, 1970).

Выражение «закон Гаузе» появилось в 1940-х гг., после того как Гаузе в экспериментах на простейших (1931–1935) показал, что два вида не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если они конкурируют за ресурс, ограниченность которого является непосредственным и единственным фактором, лимитирующим обе видовые популяции. Иногда закон Гаузе формулируется в терминах экологической ниши: два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу. Представления об экологической нише существовали давно. Так, американский натуралист Дж. Гринелл (Grinell, 1917), впервые предложивший термин «экологическая ниша», характеризовал его как пространственное распределение видов. Экологическая ниша определялась в качестве понятия, близкого к местообитанию. Позднее английский натуралист Ч. Элтон (Elton, 1927, 1930) создал функциональную концепцию ниши, в которой подчеркивалась специфическая роль вида в экосистеме, в особенности его отношение к пище. Но до экспериментов Гаузе концепция экологической ниши никак не связывалась с идеей о конкурентном вытеснении видов.

Эксперименты Гаузе по конкуренции у простейших просто восхитительны, и не случайно один из лидеров современной экологии Э. Хатчинсон именно эти эксперименты и книгу Гаузе 1934 г. “The struggle for existence” назвал «краеугольным камнем современной экологии» (Hutchinson, 1978).

Вначале для экспериментов объектами исследований служили *Paramecium aurelia* и *P. caudatum*. Был изучен рост каждого вида в чистой культуре, вычислены коэффициенты размножения, внутривидовой конкуренции, максимальная численность популяции в определенном объеме среды обитания. Затем были созданы смешанные культуры из двух видов, в которых определялся уровень межвидовой конкуренции, и выяснялись причины вытеснения видов. В этих исследованиях небольшая часть популяции ежедневно изымалась при помощи платиновой петли, и, следовательно, искусственная

смертность приближала ситуацию к естественным условиям, в которых часть организмов всегда погибает.

Конкуренция между двумя видами инфузорий, которые питались одним из видов дрожжей и обитали в одном пространстве, всегда заканчивалась вытеснением одного из видов. При этом исход конкуренции зависел не только от факторов среды, но также и от наличия продуктов обмена веществ конкурирующих видов. Это было новым и важным выводом, поскольку теоретические расчеты Вольтерры–Лотки обычно основывались лишь на учете исходных биологических свойств взаимодействующих видов.

Совсем по-иному складывались конкурентные отношения между *P. aurelia* и *P. bursaria*. Хотя и в этих опытах инфузории конкурировали за пищу и пространство, ни один из видов не исчезал, оба могли существовать неопределенно долгое время. Поскольку пищей для инфузорий в этой серии опытов служил смешанный корм, состоящий из дрожжей и бактерий, причину сосуществования видов можно было усмотреть в их пищевой специализации, которая должна была ослабить интенсивность конкуренции. Действительно, оказалось, что *P. bursaria* обитала в основном на дне пробирки и питалась оседающими дрожжевыми клетками, а *P. aurelia* находилась в верхней части пробирки и питалась преимущественно бактериями. Однако и на корме, состоящем из одних только дрожжевых клеток, достигалось равновесие между видами, но при одном условии: если пробирка интенсивно освещалась. Объяснялось это тем, что вид, обитающий на дне пробирки, неминуемо исчез бы не от недостатка пищи, а от недостатка кислорода. Но этого не происходило, так как вид существовал в симбиозе с водорослью зоохлореллой, которая при ярком освещении снабжала его кислородом. Вид, более чувствительный к недостатку кислорода, обитал в верхней части пробирки, где его было вполне достаточно. Следовательно, каждый вид существовал в своей собственной зоне, но выживание одного из них обеспечивалось симбиозом с водорослью.

На основании этих экспериментов Гаузе предложил свою концепцию экологической ниши, в которой объединил положение вида в пространстве и его функциональную роль в сообществе. Эти опыты по конкурентному вытеснению видов составили экспериментальную основу положения, вошедшего в мировую литературу под названием закона Гаузе, или принципа конкурентного исключения.

После проведения экспериментально-теоретических работ перед Гаузе встал вопрос о приложимости закона, который он сформулировал, к природным ситуациям. Георгий Францевич обратился за консультацией к Алпатову, который ответил, что необходимым материалом, как энтомолог, не обладает, но на третьем этаже работает широкий полевой зоолог, который, вероятно, может помочь. Речь шла об А. Н. Формозове, с которым Гаузе провел длительную беседу, но не получил удовлетворительного ответа. И уже в конце беседы Формозов вдруг вспомнил случай, который наблюдал на берегу Черного моря. Четыре вида крачек живут вместе и питаются сходной пищей, они добывают эту пищу на разном расстоянии от берега, и именно таким образом достигается сосуществование видов. Так закон Гаузе проник в натуралистический материал.

Результаты исследований Гаузе были опубликованы во многих отечественных и зарубежных изданиях. Но наиболее известной стала его книга

"The struggle for existence", вышедшая в свет в 1934 г. Книга представляла собой естественный синтез теоретической, экспериментальной и полевой экологии. В ней были намечены контакты между различными отраслями экологии и очерчена концептуальная схема синтеза экологических знаний (теория ниши и закон Гаузе). История биологии не знает случая, чтобы исследователь в возрасте 24 лет издал книгу, ставшую настольной для многих поколений экологов, натуралистов и математических биологов.

В 1940–1950-е гг. было показано принципиальное значение закона Гаузе для создания теории нишевой структуры биологических сообществ. Это стало особенно очевидным после развития Э. Хатчинсоном (Hutchinson 1944, 1957) концепции многомерной ниши. Согласно этой модели экологическую нишу можно представить как часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида. Расхождение экологических ниш разных видов путем дивергенции происходит за счет приуроченности к разным местообитаниям, разной пище и разному времени использования одного и того же местообитания (закон Гаузе).

Закон Гаузе и эволюционный синтез

Эксперименты Гаузе по конкуренции вошли практически во все учебники по общей и популяционной экологии. Но каким образом закон Гаузе получил эволюционную интерпретацию? Кто осуществил синтез популяционной экологии и теории эволюции?

Современная биологическая концепция вида утверждает, что вид всегда создает свою специфическую экологическую нишу, а видообразование характеризуется не только созданием репродуктивных изолирующих механизмов геномов, но и формированием новых экологических ниш. Более того, нишевой подход к видообразованию является более широким, чем чисто генетический, так как приложим к видам с асексуальными формами размножения. Э. Майр очень точно охарактеризовал современную концепцию вида, акцентируя внимание не только на генетических аспектах видообразования, но и на экологии вида и видообразования (Mayr, 1982, p. 274–275). Целесообразно привести его оценки, имеющие принципиальное значение для историков науки.

«В ходе развития современной концепции вида, вначале акцент исключительно делался на репродуктивной изоляции. Дэвид Лэк был человеком, который внес наибольший вклад в понимание экологического значения вида (Lack, 1945; 1947). *Исторически интересно сравнить его эволюционную интерпретацию размера клюва у различных видов вьюрков Галапагоса* (курсив мой. — *Я. Г.*). В ранней статье (1945, но написанной около 1940 г.) он интерпретировал размер клюва как специфический видовой сигнал, как изолирующий механизм. В более поздней книге (1947) Лэк интерпретировал размер клюва как адаптацию к специфической видовой трофической нише, и именно эта интерпретация подтверждается многими исследованиями. Репродуктивная изоляция и нишевая специализация (конкурентное исключение) являются,

таким образом, просто двумя сторонами одной монеты, или единого процесса видообразования. И лишь в одном случае, когда репродуктивная изоляция не может быть использована в качестве критерия вида, а именно, в случае асексуальных форм, критерий оккупации экологической ниши приобретает самостоятельное или единственное значение» (Mayr 1982, p. 274–275).

Майр ясно показал, как произошел синтез концепций репродуктивных изолирующих механизмов и экологической ниши и кто осуществил этот синтез. Но как все это произошло, и какое место закон Гаузе занимает в этом новом синтезе? Из каких личных наблюдений и литературных источников выросла двухступенчатая модель видообразования Лэка?

Разные источники свидетельствуют о том, что анализ формирования воззрений Лэка на эколого-географическую модель видообразования нужно начинать с работ по вьюркам Галапагоса. Идейная основа первой статьи Лэка по вьюркам 1940 г. и книги «Вьюрки Галапагоса» (Lack, 1945) одинакова. Книга 1945 г. была полностью подготовлена к печати в течение 1939–1940 гг. на основе материалов экспедиции (1938–1939) и изучения музейных экземпляров, имевшихся в США и Великобритании. Но ни о каких экологических функциях речи нет. «Подобно другим видам близкородственные виды *Geospizinae* отличаются в размерах тела. Но нет доказательств, что эти различия связаны каким-либо образом с различиями в потребляемой пище, способе ее добычи или другими различиями в образе жизни видов» (ibid, p.119). Лэк принял концепцию географического видообразования и признал основное значение «эффекта Райта» в дифференциации подвидов и видов. Дело еще в том, что книга 1945 г. была подготовлена в США (Сан-Франциско), и Лэк имел тесные контакты с Э. Майром и С. Райтом, обсуждая идейную канву рукописи.

Но еще в марте 1944 г. в докладе, прочитанном на заседании Британского экологического общества, посвященном значению закона Гаузе для экологии и теории эволюции (Anonimous, 1944, Harvey, 1945), и в статье, опубликованной в журнале “Ibis” (Lack, 1944), развивались принципиально новые воззрения. Чем это объясняется?

Знаменитая книга «Дарвиновы вьюрки» (Lack, 1947) и краткая рукописная автобиография, которая хранится в зоологической библиотеке Оксфордского университета, однозначно свидетельствуют о том, что в течение 1943–1944 гг. Лэк «нашел время для написания настоящей книги по вьюркам, поставив себе целью дать более широкую разработку эволюционных проблем. Пересмотр первоначального материала совершенно неожиданно заставил меня заметно изменить свои взгляды на межвидовую конкуренцию и на различия в размерах клюва у вьюрков. Развитие новой точки зрения послужило одной из основных тем книги. «*Мне странно, что вещи, кажущиеся сейчас очевидными, ускользнули от моего внимания четые года назад* (курсив мой. — *Я.Г.*)» (Lack 1947, p. 6). О каких вещах идет речь? Лэк дал однозначный ответ. Необходимо было обсудить проблему вида и видообразования с точки зрения экологии и надо было искать источники, где были бы совершенно новые вещи.

В краткой автобиографической заметке, помещенной в его книге «Экологическая изоляция у птиц», Лэк писал: «В 1942 г. Майр впервые обосновал аллопатрическое видообразование, и его взгляды постепенно были приняты.

В том же году Хаксли написал, что различия в размерах между близкородственными видами птиц означают экологическую изоляцию. В 1943 г., когда я переосмысливал эволюцию Дарвиновых вьюрков, я скомбинировал эти точки зрения и постулировал, что два хорошо отличимых подвида с достаточными генетическими различиями, предотвращающими свободное скрещивание, могут сохраняться в том же самом ареале лишь при условии, что они достаточно отличаются в экологии. Это не позволяет одному из них элиминировать другого посредством конкуренции. Экологические различия могут быть небольшими, когда подвиды встречаются впервые, но с тех пор, как они встретились, особи с подобными различиями будут лучше выживать, чем организмы, у которых нет отличий. Эти различия будут усиливаться естественным отбором до тех пор, пока два вида не перестанут эффективно конкурировать за необходимые ресурсы» (Lack, 1971, p. 6).

Хаксли лишь постулировал экологическую изоляцию, которая может возникать между близкородственными видами в зоне перекрывания ареалов. Но где же было взять теоретические принципы, которые объяснили бы ее формирование и механизм действия? По этому сложному вопросу Лэк писал: «Я шел к идее экологической изоляции медленно, очень мучительно. В 1939 г. я читал и прямо отвергал утверждение Гаузе (Gause, 1939a) о важности экологической изоляции. В 1942 г. я полностью пренебрег точкой зрения Хаксли о значении различий в размерах тела у птиц и млекопитающих. Между тем, обе идеи составили основу моих воззрений» (Lack 1971, p. 6–7).

Интересно, что в списке литературы к статье 1944 г., ссылаясь на книгу Гаузе 1934 г., он отметил в ней 18–20-ю страницы как самые, по-видимому, для него важные. На них Гаузе изложил концепцию ниши Элтона в своей трактовке в связи с принципами конкуренции и ее приложение к птицам и млекопитающим, а также ряд экспериментальных исследований, которые упомянуты в статье Лэка. Но на этих же страницах Гаузе изложил наблюдение Формозова над крачками, которые интерпретировались в аспекте сосуществования близкородственных видов, разделяющих пространственно-трофические ниши. Наблюдения Формозова уже прямо давали ключ к пониманию ситуации с вьюрками Галапагоса и воробьиными Британии (см.: Hutchinson, Formozov, 1989). Именно наблюдения Формозова, изложенные Гаузе в аспекте конкурентного вытеснения или сосуществования близкородственных видов, могли убедить Лэка в том, что размер клюва, как и размер тела, могут создавать пищевые преферендумы и формируют пространственно-трофические ниши.

Я долго искал по литературным источникам слова самого Лэка на сей счет и составил довольно ясную картину, которая кратко изложена выше и в более полной форме в монографической статье 1984 г. (Галл, 1984). Но в 2006 г. я работал с архивом Лэка, который хранится в зоологической библиотеке Оксфордского университета. Именно при этом университете, будучи директором института полевой орнитологии имени Эдварда Грея, Лэк выполнил все свои основные орнитологические и эволюционные работы. В архиве хранится автобиографический очерк ученого объемом 26 страниц под названием «Моя жизнь как орнитолога-любителя». Архивный материал подтверждает картину эволюции взглядов Лэка, которая была составлена на базе литературы.

Нет сомнения в том, что благодаря книге Гаузе Лэк, наконец, нашел общий теоретический принцип, позволивший понять не просто эволюционное значение конкуренции как агента естественного отбора в процессах микроэволюции, но как важнейшего фактора видообразования. Модель Лэка представляла настоящий синтез географической модели видообразования и закона Гаузе. Очень часто эволюционные изменения начинаются в условиях географической изоляции близкородственных популяций, когда прекращается поток генов между изолятами, но завершающая стадия происходит после вторичного контакта популяций. В этих условиях естественный отбор действует в сторону дивергенции (элиминация менее приспособленных гибридов), завершая формирование изолирующих механизмов.

В научном мире книга Лэка никогда не упоминается среди фундаментальных трудов, заложивших основы синтетической теории эволюции. Она вполне могла бы носить название «Экология и происхождение видов». Более того, теория эволюции, состыкованная с теоретической и экспериментальной экологией, стала поистине синтетической. Но и популяционная экология, «овеянная эволюционным синтезом», по удачному выражению Ф. Дарлингтона (Darlington, 1980), предлагала самым широким натуралистам небольшое число довольно простых и красивых теоретических принципов для объяснения сложной реальности.

Современная оценка эколого-эволюционного синтеза Гаузе–Лэка

Эколого-географическая модель видообразования, созданная Лэком в 1943–1947 гг. при изучении вьюрков Галапагоса, постоянно уточняется и служит источником изучения особенностей видообразования у этой интересной группы птиц (см: Grant, 1999). Но совершенно неожиданно вьюрки Дарвина вновь стали в центре внимания биологов-эволюционистов в связи с развитием эволюционной биологии развития (evo-devo). В целой серии экспериментальных исследований было показано, что рост клюва у вьюрков контролируется морфогенетическим протеином *Bmp4*. Ярко выраженная морфологическая изменчивость размера и форма клюва у вьюрков определяется действием именно этого белка. Измерение экспрессии *Bmp4* в роде *Geospiza* позволило создать карту, которая изображает морфологию клюва и уровень экспрессии *Bmp4* (Abzhanow, Protas, R. Grant, P. Grant, Tobin 2004; Sinervo 2005; Patel, 2006; Campas, Mallarino, Herrel, Abzhanov, Brenner, 2010).

К сожалению, данные биологии развития еще не состыкованы с концепциями видообразования, и создается впечатление, что онтогенетический механизм реализации признака является единственным фактором, отвечающим за разнообразие форм. Исследования по эволюционной биологии развития должны быть в какой-то форме согласованы с данными, полученными при изучении популяционных процессов, идущих при видообразовании. Мир генетика в изучении видообразования расширяется, но при этом резко повышается и роль экологии, так как со временем и среда обитания организмов меняется, и происходят климатические изменения. В последней монографии о вьюрках Галапагоса прозвучал афоризм, которым можно очень точно охарактеризовать все творчество

Гаузе в области теории эволюции: «В эволюционной биологии все имеет смысл лишь в свете экологии» (Grant, Grant, 2008, p. 268).

Фундаментальные основы популяционной экологии были заложены в книге Гаузе «Борьба за существование», а Лэк осуществил синтез популяционной экологии, или, точнее, принципа Гаузе и эволюционного синтеза.

Закон Гаузе и концепция экологической ниши представляют собой важнейшие принципы эволюционной теории и экологии и широко используются для решения многих кардинальных проблем, таких как биоразнообразие, видообразование, дивергенция, механизмы и формы отбора, структура и динамика экосистем.

Адаптивные модификации и естественный отбор: расширение эволюционного синтеза

В середине 1930-х гг. Е. И. Лукин (1935, 1936) и В. С. Кирпичников (1935) предприняли попытки на основе союза генетики и дарвинизма переосмыслить вопрос об эволюционной роли адаптивных модификаций. Суть их воззрений состоит в том, что адаптивные модификации могут прокладывать новые пути эволюционного процесса, и если они оказываются удачными, то ненаследственные факторы в ходе длительной истории могут замещаться сходными по фенотипическому проявлению мутациями. Таким путем ламарковские факторы эволюции были переосмыслены на генетико-селекционной основе. Но и сама теория естественного отбора становилась более широкой, выходя за рамки простой схемы: мутации или рекомбинации и отбор.

Лукин в своих работах представил обширный материал по образованию географических и экологических рас у насекомых и видел во внутривидовой дифференциации убедительные доказательства важнейшей роли адаптивных модификаций в эволюции (Лукин, 1940). Эксперименты Гаузе также велись в направлении изучения механизмов образования географических и экологических рас у простейших и насекомых. Влияние работ Лукина на поиск направлений исследований Гаузе в области теории естественного отбора вполне очевидно. Более того, при первой встрече в марте 1970 г. Гаузе прямо сказал мне: «В своих экспериментальных исследованиях по изучению роли адаптивных модификаций в эволюции я исходил из концепции Лукина, так как она оказалась наиболее удобной для проведения такого сорта работ».

Вторым важнейшим источником, повлиявшим на эксперименты Гаузе, стала теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, изложенная в первом варианте в 1938 г. в книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии». Этот тезис вполне можно документировать. Гаузе написал рецензию на книгу Шмальгаузена в авторитетнейший журнал (Gause, 1939b, p. 65–67). Обзор заканчивался следующими словами: «То понимание эволюции, к которому пришел Шмальгаузен, чрезвычайно интересно. Заключается оно в следующем: адаптивные ненаследственные модификации подготавливают путь для последующего хода эволюции. Существует, конечно, много высказываний по данной проблеме, но мне кажется, что их необходимо уточнить будущими экспериментальными работами, которых пока еще очень немного» (Gause, 1939b, p. 67).

Исходной теоретической установкой для выполнения экспериментальных работ служило положение Гаузе и Алпатова «Об обратной зависимости между приобретенными и врожденными свойствами организмов» (Гаузе, Алпатов, 1941): чем сильнее какой-либо признак закреплен генетически, тем меньшей оказывается возможная модификация этого признака при изменении условий среды, и наоборот, чем меньшей является величина генотипической детерминации признака, тем значительнее оказывается величина модификации. Это положение было подтверждено многочисленными примерами из генетики, экологии, физиологии. Существенно то, что любой признак или фенотип в целом рассматривался как сложное явление, включающее генотипические и фенотипические компоненты. Поэтому для понимания механизмов действия естественного отбора и формирования адаптаций одинаково важны как мутации, так и модификации. В зависимости от соотношений наследственных и ненаследственных компонентов в выработке данного свойства, истории вида, факторов отбора и характера изменений внешней среды, адаптация организма может достигаться многими путями, и зачастую, даже противоположными. Это положение было обосновано в многочисленных опытах Гаузе (Гаузе, 1939а, б; 1940а, б, 1941), Смарагдовой и Гаузе (1939), Смарагдовой (1940) с пресноводными (*Paramecium)* и солоноватоводными (*Euplotes*) простейшими. В качестве переменных факторов среды были выбраны соленость и растворы хинина. Причем если соленость была естественным фактором, с действием которого простейшие встречались в природе и соответственно выработали способность к созданию адаптивных модификаций, то хинин был истинно уникальным фактором, с которым простейшие никогда не встречались в естественных условиях. Эти особенности изменчивой среды и предопределили принципиально различные направления адаптации организмов.

Опыты показали, что при адаптации к солености идет интенсивный отбор на выработку широкой пластичной организации за счет не только модификационной изменчивости, но и отбора мутаций, способствующих расширению нормы реакции и соответственно пластичности фенотипа. Естественный отбор мутаций может расширять норму реакции, и репертуар модификационной изменчивости также расширяется. В случае же действия естественного отбора в направлении адаптации к уникальному фактору хинину роль адаптивных модификаций падает и идет прямой отбор мутантов, способных выжить в резко и непредсказуемо измененной среде.

Положение Гаузе о разных путях адаптации организмов, проверенное в совместных экспериментах со Смарагдовой, приобретает сейчас принципиально важное значение, когда в естественную среду обитания организмов в изрядных дозах попадают вещества антропогенного происхождения, с которыми организмы никогда не сталкивались в своем филогенезе. В этом направлении нужны дальнейшие исследования, базирующиеся на разнообразной модельной методологии.

Теоретические схемы в генетике популяций часто строились на допущении, что отбор может эффективно действовать даже в стабильной среде, если возникают удачные мутации, перекрывающие по приспособленности «дикий тип». Это было трудно понять биологам, работающим с природными популяциями, где всегда имеется колебание условий во времени и пространстве.

Ламаркистское объяснение адаптации организмов напрашивалось само собой. Опыты Гаузе и Смарагдовой устраняли ламаркизм. Они наглядно показали, что селекционное объяснение адаптации организмов к различной шкале экологических условий не только возможно, но и является единственным. Правда, одним отбором мутаций невозможно приблизиться к пониманию механизмов эволюции в природе. Надо найти в природных условиях аналоги процессов, изучаемых в экспериментах. Не случайно Гаузе и Смарагдова перешли к изучению температурных адаптаций у простейших, являющихся наиболее вероятной моделью процессов, имевших место при возникновении географических рас. А это уже одна из центральных проблем концепции политипического вида и географического видообразования.

Благодаря работам Гаузе, Алпатова и Смарагдовой было установлено, что простейшие, как и другие животные, подвержены географической изменчивости. Анализ рода *Paramecium* (*P. caudatum*, *P. aurelia* и *P. bursaria*) показал, что представители северных рас более крупные по размерам, чем представители южных рас, и эти различия носят генотипический характер (Gause, Smaragdova, Alpatov, 1942). Кроме того, было установлено, что соответственно менялись и температурные оптимумы деления инфузорий различного географического происхождения, а также жизнеспособность конъюгантов. Чем более далекие географические расы «скрещивались» между собой, тем меньше была вероятность получить жизнеспособное потомство (Смарагдова, 1941). Смарагдова (1941, 1944) показала, что при повышении температуры у клонов *P. bursaria* происходит уменьшение размеров тела путем адаптивной модификации. В смешанных же популяциях, как и в случае адаптации к солености, идет отбор самых мелких форм.

Этот вопрос был изучен Гаузе (Gause, 1942) при помощи более совершенной методики.

Конъюгирующие особи из двух московских линий культивировались по 50 особей при температурах +13,4 и +27 °С. Контролем служили чистые родительские линии. Опыт, продолжавшийся два месяца, показал, что выжившие потомки конъюгантов при низкой температуре оказались на 11,5 % крупнее родительских линий, при повышенной температуре — на 7,6 % меньше родительских линий. Именно этот опыт Гаузе наиболее убедительно доказывал, что естественный отбор мутаций и рекомбинаций в смешанных популяциях действует в сторону усиления ненаследственных температурных модификаций. Отбор на приспособляемость в понимании Гаузе служит доказательством того положения, что под покровом адаптивных модификаций могут происходить разнообразные генетические изменения, расширяющие норму реакции, а не просто проявление того, что было заложено в генотипе. Поэтому отбор на приспособляемость Гаузе справедливо рассматривал как первые шаги действия стабилизирующего отбора. Это обусловлено тем, что как ненаследственные изменения, так и наследственные, усиливающие или начавшие замещать первые, лежат в одном канале развития. Именно в этом смысле лучше всего говорить о сходстве адаптивных модификаций и наследственных изменений.

Отбор на приспособляемость иллюстрирует и то, что ряд функций, выполняемых адаптивными модификациями, начал брать на себя генотип, а это и есть стабилизирующий отбор. Как пойдет этот процесс дальше, сказать трудно.

Возможно, что адаптация, достигаемая на основе создания мощных модификаций в условиях колеблющейся среды, окажется эффективной и отбор будет ее совершенствовать. Но когда новые условия станут более постоянными, то вспомогательный канал развития может стать основным, и он будет необратимо стабилизирован со всеми вытекающими онтогенетическими и филогенетическими последствиями. Как раз опыты М. М. Камшилова (1941) по изучению резистентности к холоду у дрозофилы хорошо доказывали возможность такой стабилизации на основе мутации и естественного отбора. Опыты Гаузе и Камшилова дополняли друг друга и вместе давали целостное представление о реальных механизмах действия стабилизирующего отбора (переход на новый канал развития при помощи модификации, по Гаузе, и генетическая стабилизация нового канала развития, по Камшилову).

К сожалению, до сих пор знания о природе модификаций остаются отрывочными. Формирование ряда модификаций связывается с изменением конформационной гибкости белковых молекул (Александров, 1975), активацией генов, уровень действия которых был ниже порога фенотипического проявления (Milcman, 1961), эпигеномной изменчивостью и наследственностью (Полянский, 1977), репрессией и дерепрессией генов и последовательностью их действия в онтогенезе (Hedric, McDonald, 1980).

Быстрое развитие эпигенетики показало, что изменения, связанные с метилированием ДНК и посттрансляционными изменениями в гистонах, — наиболее вероятная причина возникновения массовых вариаций, включая и модификации (см. обзор: Jablonka, Lamb, 2005; Инге-Вечтомов, 2010). Но пока трудно что-либо сказать о том, как долго эпигенетические изменения сохраняются в популяциях и насколько эффективно действие естественного отбора при такого рода вариациях. Исторически важно то, что уже в 1930-е гг. был поставлен вопрос о множественных путях эволюции на основе естественного отбора. Старт эволюции может быть задан не только отбором мутаций и рекомбинаций, но и отбором ненаследственных факторов. Эксперименты Гаузе и его коллег были одними из первых, которые демонстрировали возможность такого течения эволюционного процесса. Совершенно очевидно, что в период формирования эволюционного синтеза конструкция в виде связки: адаптивные модификации и естественный отбор — осуществляла синтез идей Ламарка и Дарвина на совершенно новой теоретической и экспериментальной базе. И лишь в наши дни началось широкое обсуждение вопроса о роли пластичности фенотипа в эволюции. Явно обсуждение столь сложного вопроса ведет к расширению теоретических основ эволюционного синтеза, созданного в 1930–1940-е гг. Эрик Крайспо справедливо назвал эксперименты Гаузе по естественному отбору в числе важнейших работ по изучению эффекта Болдуина (Crispo, 2007; см. также главу о Шмальгаузене в настоящей монографии).

Все более обращается внимание на связь закона Гаузе с исследованиями адаптивных модификаций. С. Г. Инге-Вечтомов выдвинул положение, что при переходе популяции в новые условия существования адаптивные модификации могут вызывать дивергенцию форм, создавая предпосылки для сосуществования с близкородственными видами или с видами со сходной экологией (Инге-Вечтомов, 2010). Адаптивные модификации (фенотипическая изменчивость) как

создают предпосылки стабилизации уже созданной ниши, так и могут позволить освоить новую нишу (Alexander, Edwards, 2010) У растений, в силу очень широкой пластичности фенотипа, этот вариант проходит легче (Levin, 2009). Эрик Крайспо предложил самые широкие обобщения, демонстрирующие связь между адаптивными модификациями и действием естественного отбора (Crispo, 2008).

Заключение

Перечитывая труды Гаузе по борьбе за существование и естественному отбору, приходится удивляться, что в выборе тем он творил, как настоящий скульптор, отсекая все «лишнее», и хорошо знал, что независимо от исследовательского темпа полученные результаты выпадут в твердый осадок. В самом деле, теория естественного отбора вошла в современную эволюционную биологию и широко используется как объяснительное начало в любом исследовании от популяционной динамики до эволюционной биологии развития.

Вклад Гаузе в теорию естественного отбора состоит в том, что он, со свойственным только ему почерком, подошел к решению экспериментальных проблем не с позиций специализированного направления, например, экологии или генетики популяций, а как широкий зоолог, владеющий всем арсеналом знаний, необходимых для «проведения работ такого сорта». Поэтому в наши дни, когда резко возрос интерес к проблеме адаптивных модификаций с позиций эпигенетики и мобильной генетики, не мешает вновь обратиться к экспериментам Гаузе, которые несут в себе таинственное универсальное знание.

В стране и в мире Гаузе был однозначно признан как один из крупнейших ученых XX в. И формальные звания и почести совсем не отражают его настоящее положение в мировой науке. Официально он был академиком РАМН, иностранным членом Польской академии наук, иностранным членом Лондонского зоологического общества, советником ВОЗ по антибиотикам, иностранным членом Американского микробиологического общества и общества по общей микробиологии, членом Американской ассоциации по исследованиям рака, иностранным членом Нью-Йоркской академии наук. Он подготовил более 40 кандидатов и докторов наук и глубоко повлиял на дальнейшую карьеру своих учеников. Он был великолепный ученый и врожденный лидер, активно работал в самых тяжелых условиях, без компромиссов и негодных действий. Вполне естественно, что Институт по изысканию новых антибиотиков РАМН носит имя этого великого ученого и блестящего человека.

При подготовке рукописи ряд материалов мне предоставили: Архив Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Архивный отдел Американского философского общества (Филадельфия), Архив РАН (Москва), Архив Института по изысканию новых антибиотиков РАМН, библиотека Wellcome Trust (Лондон), архивный отдел Зоологической библиотеки Оксфордского университета, Библиотека Института им. Л. Пастера (Париж), Библиотека Мьюзеума естественной истории Парижа. Библиотека РАН (Санкт-Петербург) и ее сектор в Санкт-Петербургском филиале Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН явились базовыми учреждениями

для моей постоянной работы с научной литературой по теории эволюции, экологии и истории антибиотиков. Я искренне благодарен Высшей школе социальных и гуманитарных исследований (Париж) и Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку для работы в зарубежных библиотеках и архивах.

Я хочу поблагодарить и тех, кто оказывал мне всяческое содействие в работе, и прежде всего К. Лэмбрик (дочь Эндрю Хаксли), К. Коэн, Д. Тодеса, М. Д. Голубовского, А. А. Фирсова, В. И. Пономаренко, Г. Г. Гаузе, Т. В. Дмитриевскую, Н. Е. Берегой и С. И. Зенкевич. Быть может, самую главную роль в моей работе сыграли встречи с Георгием Францевичем Гаузе, Марией Георгиевной Бражниковой, Владимиром Владимировичем Алпатовым и Юрием Васильевичем Дудником. За ценные критические замечания в процессе работы над рукописью хочу высказать самые теплые слова в адрес Э. И. Колчинского, А. Б. Георгиевского, М. Б. Конашева, К. В. Манойленко, А. В. Полевого, — моих коллег по Санкт-Петербургскому филиалу ИИЕТ РАН.

Литература

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л. : Наука, 1975. 329 с.

Алпатов В. В. Плотность населения как экологический фактор // Усп. совр. биол. 1934. Т. 3. Вып. 1. С. 229–251.

Антибиотик колимицин и его применение в клинике / ред. Г. Ф. Гаузе. М. : Медгиз, 1959. 194 с.

Антибиотики-полипептиды / под ред. Н. С. Егорова. М. : Изд-во МГУ, 1987. 263 с.

Белозерский А. Н., Пасхина Т. С. О химической природе грамицидина «С» // Биохимия. 1945. Т. 10. Вып. 4. С. 344–352.

Бурденко Н. Н. Лечение огнестрельных ранений // Тр. 25-го Всесоюз. съезда хирургов. М. : Медгиз, 1946. С. 32–52.

Ванюшин Б. Ф. Воспоминания об учителе // Белозерский Андрей Николаевич. Научная и педагогическая деятельность. Воспоминания и материалы. К 100-летию со дня рождения. М. : Наука, 2006. С. 225–232.

Волков С. Шостакович и Сталин: художник и царь. М. : ЭКСМО, 2004. 256 с.

Галл Я. М. К дискуссии о законе Гаузе // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 50–60.

Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория. Л. : Наука, 1984. С. 109–152.

Галл Я. М. Г. Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб. : Альманах, 1997. 157 с.

Галл Я. М., Гаузе Г. Ф. Экспериментальное изучение борьбы за существование // Развитие эволюционной теории в СССР / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. С. 203–221.

Гаузе Г. Г. Митохондриальная ДНК. М. : Наука, 1977. 287 с.

Гаузе Г. Ф. К изменчивости у азиатской саранчи *Locusta migratoria* L. // Бюлл. постоянного Бюро Всерос. энтомофитопат. съездов. 1928. Т. IV. № 6. С. 915–929.

Гаузе Г. Ф. Логистические кривые роста населения Ленинграда и СССР // ДАН СССР. 1930. Сер. А. № 25. С. 663–666.

Гаузе Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // Бюлл. МОИП. 1934. Отд. биол. Т. 43. Вып. 1. С. 69–87.

Гаузе Г. Ф. Пространственное строение протоплазмы // Тр. биогеохим. лаб. 1937а. Вып. 4. С. 273–293.

Гаузе Г. Ф. Исследования по диссимметрии протоплазмы. I. Сравнительный анализ влияния изомеров цинхонина на простейших // Тр. биогеохим. лаб. 1937б. Вып. 4. С. 295–299.

Гаузе Г. Ф. Естественный отбор у животных // Зоол. журн. 1939а. Т. 18. Вып. 4. С. 557–571.

Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособление Paramecium aurelia к повышению солености среды // Зоол. журн. 1939б. Т. 18. Вып. 4. С. 631–641.

Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода *Euplotes* // Зоол. журн. 1940а. Т. 19. Вып. 3. С. 363–378.

Гаузе Г. Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 1. С. 105–120.

Гаузе Г. Ф. Асимметрия протоплазмы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940в. 156 с.

Гаузе Г. Ф. О действии некоторых дезинфицирующих веществ на бактерии и простейших // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1940г. Т. 27. № 6. С. 622–625.

Гаузе Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 2. С. 193–209.

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование у микробов на службе лечения ран // Усп. совр. биол. 1943. Т. 16. Вып. 5. С. 530–552.

Гаузе Г. Ф. Лекарственные вещества микробов. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946а. 71 с.

Гаузе Г. Ф. [Рец. на кн.: З. Ваксман. Антибиотики, их природа, получение и применение. М. : Изд-во АН СССР, 1946] // Сов. книга. 1946б. № 12. С. 56–57.

Гаузе Г. Ф. Антибиотики и оптическая активность // Усп. совр. биол. 1947. Т. 23. Вып. 3. С. 404–412.

Гаузе Г. Ф. Грамицидин С и его применение. М. : Медгиз, 1952. 154 с.

Гаузе Г. Ф. О влиянии антибиотиков на рост злокачественных опухолей // Вест. АМН СССР. 1954. Вып. 4. С. 29–33.

Гаузе Г. Ф. Лекции по антибиотикам. 3-е изд., доп. М. : Медгиз, 1959. 355 с.

Гаузе Г. Ф. Некоторые особенности раковой клетки в свете эволюционной биологии // Проблемы эволюции / ред. Н. Н. Воронцов. Т. 1. Новосибирск : Наука, 1968. С. 60–70.

Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л. : Наука, 1984. С. 5–105.

Гаузе Г. Ф., Алпатов В. В. Об обратной зависимости между врожденными и приобретенными свойствами организмов // ДАН СССР. 1941. Т. 30. № 3. С. 252–253.

Гаузе Г. Ф., Белозерский А. Н., Бражникова М. Г., Пасхина Т. С. Биологическая и химическая характеристика кристаллического грамицидина С // Бюлл. эксперим. биол. и мед. 1944. Т. 13. № 10–11. С. 3–6.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Некоторые новые антибактериальные вещества, вырабатываемые микроорганизмами // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунол. 1943а. Вып. 4–5. С. 74–77. [первая публикация по грамицидину S].

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Грамицидин и его свойства // Советский грамицидин и лечение ран / ред. П. Г. Сергиев. М. : Медгиз, 1943б. С. 5–36.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г., Лисовская Н. П. Получение и свойства кристаллического грамицидина С // Докл. АН СССР. 1944. Т. 53. № 5. С. 228–231.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Действие альбомицина на бактерии // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомицин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 3–7.

Гаузе Г. Ф., Дудник Ю. В. Исследование молекулярных механизмов действия и применение противоопухолевых антибиотиков в СССР // Антибиотики. 1982. № 12. С. 9–18.

Гаузе Г. Ф., Дудник Ю. В. Противоопухолевые антибиотики. М. : Медицина, 1987. 157 с.

Гаузе Г. Ф., Карпинская Р. С. Методологические аспекты современного биологического эксперимента // Биология и современное научное познание. М. : Наука, 1980. С. 21–36.

Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Кудрина Е. С. и др. Вопросы классификации актиномицетов-антагонистов. М. : Медгиз, 1957. 208 с.

Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешникова М. А., Терехова Л. П. Максимова Т. С. Определитель актиномицетов. М. : Наука, 1983. 245 с.

Гиляров А. М. Современное состояние концепции экологической ниши // Усп. совр. биол. 1978. Т. 85. Вып. 3. С. 431–446.

Гиляров А. М. Методологические проблемы современной биологии: смена ведущих концепций // Природа. 1981. №. 9. С. 96–103.

Гиляров А. М. Популяционная экология. М. : Изд-во МГУ, 1990. 191 с.

Голубовский М. Д., Вайсман Н. Я. Гены рака, стресс и долголетие: гармонический антагонизм // Природа. 2006. №. 12. С. 11–19.

Гуляева Н. М. Опыт применения грамицидина в клинике // Советский грамицидин и лечение ран / ред. П. Г. Сергиев. М. : Медгиз, 1943. С. 50–53.

Доброхотова А. И. Применение в педиатрии нового антибиотика — альбомицина // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомицин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 35–38.

Ефременкова О. В. Антибиотики: жизнь продолжается // Наука и жизнь. 2006. № 8. С. 48–54.

Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. СПб. : Изд-во Н-Л, 2010. 718 с.

Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 2. С. 211–229.

Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 5. С. 775–800.

Конашев М. Б. Научные контакты русских и американских генетиков и эволюционистов в 20–30-е годы и книга Г. Ф. Гаузе «Борьба за существование» // На Переломе. Отечественная наука в первой половине XX века. Вып. 2. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН, 1999. С. 92–106.

Корсаков С .Н. Декан С. Д. Юдинцев // Природа. 2010. № 3. С 63–71.

Лурьи Е. И., Линяева Е. А. Опыт применения альбомицина у грудных детей при пневмониях // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомицин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 38–44.

Лукін Е. И. Проблема географічної мінливості организмів // Учен. зап. Харьків. ун-ту. 1935. № 2–3. С. 15–22.

Лукін. Е. И. Про причини заміни в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору // Учен. зап. Харьків. ун-ту. 1936. С. 200–208.

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. 311 с.

Малахов В. В. Из истории зоологии беспозвоночных в Московском университете // Природа. 2005. № 1. С. 26–34.

Малахов В. В. Почерк гения // Малахов В. В. Очерки по истории кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. М. : КМК, 2006. С. 53–60.

Полежаев В. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella Tr.)*// Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 3. С. 485–505.

Полищук Е. М. Вито Вольтерра. Л. : Наука, 1977. 113 с.

Полянский Ю. И. Формы изменчивости, популяции и адаптации у инфузорий // Проблемы экспериментальной биологии. М. : Наука, 1977. С. 132–142.

Развитие эволюционной теории в СССР / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 613 с.

Руководство по химиотерапии опухолевых заболеваний / ред. Н. И. Переводчикова. М. : Практич. мед., 2011. 511 с.

Смарагдова Н. П. Исследования по естественному отбору у простейших. III. Естественный отбор в популяциях *Paramecium bursaria* // Зоол. журн. 1940. Т. 19. Вып. 2. С. 211–217.

Смарагдова Н. П. Географическая изменчивость парамеций и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 71–84.

Смарагдова Н. П. Исследования по естественному отбору у простейших. VI. К механизму возникновения географической изменчивости // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 1. С. 26–28.

Смарагдова Н. П., Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. II. Сравнительный анализ приспособления *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина // Зоол. журн. 1939. Т. 18. Вып. 4. С. 642–655.

Смирнов Е. С., Кузина О. Экспериментально-экологические исследования над паразитами мух // Зоол. журн. 1933. Т. 12. Вып. 4. С. 96–109.

Циркуленко К. М., Кост Е. А., Стенко М. И. Лечение грамицидином инфицированных ран и гнойных процессов // Советский грамицидин и лечение ран / ред. П. Г. Сергиев. М. : Медгиз, 1943. С. 37–50.

Abzhanow A., Protas M., Grant R., Grant P., Tobin C. Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin's finches // Science. 2004. Vol. 305. № 5689. P. 1462–1465.

Alexander J., Edwards P. Limits to the niche and range margins of alien species // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 1377–1386.

Alpatov W. W. Egg production in *Drosophila melanogaster* and some factors which influence it // The J. Exp. Zool. 1929. Vol. 63. № 1. P. 85–109.

Anonymous. British Ecological Society // J. Anim. Ecol. 1944. Vol. 13. № 2. P. 176–177.

Ayala F. Competition, coexistence and evolution // Essays in evolution and genetics. New York : Columbia Univ. Press, 1970. P. 121–128.

Belozersky A. N., Passhina T. S. The chemistry of gramicidin «S» // Amer. Rev. Sov. Med. 1944. № 2. P. 138–140.

Brazhnikova M. G. Georgii Frantsevich Gause: 1910–1986. Obituary // The Journal of Antibiotics. 1987. Vol. 60. № 7. P. 1079–1080.

Campas O., Mallarino R., Herrel A., Abzhanov A., Brenner M. Scaling and shear transformations capture beak shape variation in Darwin's finches // PNAS. 2010. Vol. 107. № 8. P. 3356–3360.

Crispo E. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity // Evolution. 2007. Vol. 61. № 11. P. 2469–2479.

Crispo E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow // J. Evol. Biol. 2008. Vol. 21. P. 1460–1469.

Darlington P. Evolution for Naturalists: The simple principles and complex reality. New York : Wiley, 1980. 262 p.

Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York : Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.

Elton Ch. Animal ecology. New York : Macmillian & Co, 1927. 207 p.

Elton Ch. Animal ecology and evolution. Oxford : Clarendon Press, 1930. 96 p.

Ferry G. Dorothy Hodgkin: a life. London : Granta books, 1998. 493 p.

Gall Ya. M., Konashev M. B. The discovery of Gramicidin S: Intellectual transformation of G. F. Gause from biologist to researcher of antibiotics and its meaning for the fate of Russian genetics // HPLS. 2001. Vol. 23. № 1. P. 137–150.

Gause G. F. Studies in the ecology of the *Orthoptera* // Ecology. 1930. Vol. 11. P. 307–325.

Gause G. F. The influence of ecological factors on the size of population // Amer. Nat. 1931. Vol. 65. № 696. P. 70–76.

Gause G. F. Ecology of population // Quart. Rev. Biol. 1932. Vol. 7. № 1. P. 27–46.

Gause G. F. The Struggle for Existence. Baltimore : Willkins, 1934 ; 2nd — New-York ; London : Hafner Publising C°, 1964 ; 3d — New York : Dover, 1972 ; New York : 4th — New York : Dover Publising House, 2003. 163 p.

Gause G.F. Vérification expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris : Hermann et C°, 1935. 61 p.

Gause G. F. Discussion of the paper by Thomas Park «Analytical population studies in relation to general ecology» // Amer. Midland Natur. 1939a. Vol. 21. № 1. P. 255.

Gause G. F. The problem of integration // Quart. Rev. Biol. 1939b. Vol. 14. № 1. P. 65–67.

Gause G. F. The effect of Natural selection in the acclimatization of Euplotes to different salimeties of the medium // J. Exp. Zool. 1941a. Vol. 87. №. 1. P. 87–100.

Gause G. F. Optical activity and living matter. Missouri : Biodynamica, Normandy, 1941b. 166 p.

Gause G. F. The relation of adaptability to adaptation // Quart. Rev. Biol. 1942. Vol. 17. P. 99–114.

Gause G. F. Problems of evolution // Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci. 1947. Vol. 37. P. 17–68.

Gause G. F. Aspects of antibiotic research // Chemistry and industry. 1966. September 3. P. 1506–1513.

Gause G. F. Gramicidin S and early antibiotic research in Soviet Union // The History of antibiotics. Madison;Wisconsin: Amer. Inst. History Pharmacy, 1980. P. 90–97.

Gause G. F., Brazhnikova M. G. Gramicidin S: its origin and mode of action // Amer. Rev. Sov. Med. 1944. № 2. P. 134–138.

Gause G. F., Smaragdova N. P., Alpatov V. V. Geografic variation in *Paramecium* and the role of stabilizing selection in the origin of geographic differences // Amer. Nat. 1942. Vol. 76. № 762. P. 63–74.

Gause G. F., Witt A. A. Behavior of mixed populations and problem of natural selection // Amer. Nat. 1935. Vol. 69. № 724. P. 526–609.

Grant P. Ecology and Evolution of Darwin's finches. Princeton : Prinseton Univ. Press, 1999. 492 p.

Grant P., Grant R. How and why species multiply. The radiation of Darwin's Finches. Princeton : Princeton Univ. Press, 2008. 503 p.

Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // Auk. 1917. Vol. 34. № 2. P. 427–433.

Harvey L. Symposium on the ecology of closely allied species // J. Ecol. 1945. Vol. 33. № 1. P. 115–116.

Hedric P., McDonald J. Regulatory gene adaptation. An evolutionary model // Heredity. 1980. Vol. 45. № 1. P. 83–97.

Hotchkiss R., Dubo R. The isolation of bacterial substances from culture of *Bacillus brevis* // J. Biol. Chem. 1941. Vol. 141. P. 155–162.

Hutchinson E. Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton, periodicity and chemical changes in lake Naters // Ecology. 1944. Vol. 25. № 1. P. 3–26.

Hutchinson E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on quantitative biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Hutchinson E. An introduction to population ecology. New Haven ; London : Yale Univ. Press, 1978. 260 p.

Hutchinson E. G. The Kindly Fruits of the Earth: Recollections of the Embryo Ecologist. New Haven ; London : Yale Univ. Press, 1979. 264 p.

Hutchinson E., Formozov N. The role of A. N. Formozov in the development of ecological theory // Arch. of Nat. Hist. 1989. Vol. 16. № 2. P. 143–145.

Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 3rd ed., with a new introduction. London: Allen and Unwin, 1974.

Jablonka E., Lamb M. Evolution in four dimensions. Cambridge (Mass.) : MIT press, 2005. 462 p.

Kingsland S. Modeling Nature. Chicago: The Univ. Press, 1985. 287 p.

Lack D. Ecological aspects of species-formation passerine birds // The Ibis, a Quart. J. ornitol. 1944. Vol. 86. P. 260–286.

Lack D. The Galapagos Finches (Geospizinale): A study in variation // Occasional papers on the California Academy of Sciences. San Francisco, 1945. № 21. P. 1–151.

Lack D. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1947. 208 p.

Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford ; Edinburh : Blackwell, 1971. 404 p.

Levin D. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations // New Phytol. 2009. Vol. 183. P. 661–666.

Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.): The Belknap Univ. Press, 1982. 974 p.

Milcman R. Potential genetic variability of wild pairs of *Drosophila melanogaster* // Science. 1961. Vol. 131. № 3395. P. 225–226.

Moberg C. Rene Dubos friend of the good Earth. Washington : Asm Press, 2005. 260 p.

Ovchinnikov Yu. A., Ivanov V. T. Conformational states and biological activity of cyclics peptides // Tetrahedron Letters. 1975. Vol. 31. P. 2177–2209.

Ovchinnikov Yu. A., Ivanov V.T. Gramicidin S: mechanism of action // USSR-FRG Symposium on chemistry of peptides and proteins. Dushanbe, 29 March-April 1, 1976. Moscow, 1976. P. 40–41.

Patel N. How to build a longer beak? // Nature. 2006. Vol. 442. № 7102. P. 515–516.

Pearl R. The growth of populations // Quart. Rev. Biol. 1927. Vol. 2. P. 532–548.

Pearl R. The influence of density of population upon egg production in *Drosophila melanogaster* // J. Exp. Zool. 1932. Vol. 63. № 1. P. 57–84.

Pearl R., Reed L. On the rate of growth of the population of the United States science 1790 and its mathematical representation // Proc. Nat. Acad. Sci. 1920. Vol. 6. P. 275–288.

Rinehart K. The neomycin and related antibiotics. NewYork ; London : Wiley & Sons, Inc, 1964. 137 p.

Schmidt G., Hodgkin D., Oughton B. Possible molecular models for Gramicidin C and their relationship to present ideas of protein structure // Acta chemistry. 1948. Vol. 2. P. 468.

Sinervo B. Evo-Devo: Darwin's finch beaks, *Bmp4,* and the development origins of novelity // Heredity. 2005. Vol. 94. P. 141–142.

Synge R. Early work on gramicidin S // The History of antibiotics. A Symposium / ed. J. Paracandola. Madison ; Wisconsin : Amer. Inst. Hist. Pharmacy, 1980. P. 97–100.

The history of antibiotics: A Symposium / ed. J. Parascandola. Madison ; Wisconsin : Amer. Inst. Hist. Farmacy, 1980. 136 p.

Vorontsov N. N., Gall J. M. Obituary: Georgyi Frantsevich Gause 1910–1986 // Nature. 1986. Vol. 323. № 6084. P. 113.

Waksman S. Neomycin: its nature and practical applications. Baltimore : Williams & Wilkins, 1958. 216 p.

Ward P. Antibiotics and international relations and the close of World War II // The History of antibiotics. A Symposium / ed. J. Paracandola. Madison ; Wisconsin : Amer. Inst. Hist. Pharmacy, 1980. P. 101–112.

Глава 16
Н. П. ДУБИНИН – ГЕНЕТИК И ЭВОЛЮЦИОНИСТ

Р. А. Фандо

Истинные ученые всегда отличались большой широтой научных интересов. Не составляет исключения в этом отношении и известный генетик XX столетия – академик Николай Петрович Дубинин (1907–1998). Генетика популяций, цитогенетика, радиационная генетика, космическая биология, селекция, генная инженерия, генетика человека, охрана окружающей среды, теория эволюции – это далеко не полный перечень проблем, которыми занимался Дубинин. Начало его карьеры совпало с интенсивными исследованиями в области популяционной генетики, основы которой были заложены С. С. Четвериковым, наметившим пути синтеза генетики и теории естественного отбора, завершившегося созданием СТЭ. Активное участие в ее формировании и отстаивании в рамках русского языкового пространства принимал Дубинин. Ученый стоял у истоков синтеза эволюционной теории и генетики, когда генетические закономерности распределения генов в популяции были объединены с теорией естественного отбора, а с другой стороны, была открыта возможность видообразования без отбора при неадаптивных признаках родительских форм. Заслуги Дубинина в становлении генетики и эволюционной теории признаны мировой наукой, его работы издавали и продолжают издавать до сегодняшнего времени, имя его по праву фигурирует во многих работах по истории биологии. Дубинин был одним из лидеров в отечественной биологии на протяжении практически всего XX столетия. Для того чтобы долго и прочно удерживать позиции «патриарха советской генетики», ему помогали такие качества, как неординарность и яркость личности, гибкость ума, целеустремленность, коммуникабельность, умение организовать работу коллектива.

В то же время в его жизни было много перипетий, поэтому вокруг его имени остается столько загадок, легенд и небылиц. В результате его личность вызывает у ученых нескольких поколений самые различные оценки – от экзальтированного восторга до крайней неприязни. Тем не менее большинство из них признает роль Дубинина в становлении генетики в нашей стране в 1930–1940-е гг. и ее возрождении в 1950–1960-е. Он, несомненно, оказал большое влияние на ход развития генетической мысли, признание науки о наследственности в постлысенковскую эпоху, создание сети научно-исследовательских генетических лабораторий и институтов, воспитание нескольких поколений молодых ученых.

Основные этапы жизненного пути

Сведения о Николае Петровиче Дубинине можно найти в его автобиографии «Вечное движение» (Дубинин, 1973; 1989). Ряд публикаций о нем подготовлены к юбилейным датам[1]. В 1970–1980-е гг. в СМИ появились статьи, популяризирующие биографию «академика из народа»[2]. Вехи жизненного пути Н. П. Дубинина освещались в работах Л. А. Кокина (1965; 1969), О. А. Дряновской (1987; 2000), А. П. Акифьева (1991; 2001), Е. Б. Музруковой, В. И. Назарова, Л. В. Чесновой (1994), А. П. Акифьева и Л. Г. Дубининой (2000; 2002), Р. А. Фандо (2002а; 2002б). Интерес к личности ученого связан не только с его научными заслугами, но и с его судьбой, в которой можно встретить и беспризорное детство, и период расцвета научной карьеры, и годы гонений, и время возрождения генетики в СССР. В. Н. Сойфер считает, что некоторые факты о себе были придуманы Дубининым для канонизации собственной персоны (Сойфер, 2006).

Попробуем провести историческую реконструкцию жизненного пути Дубинина и выделить его личностные и профессиональные качества, которые помогли ему оказаться в авангарде отечественной науки. При анализе событий, произошедших в судьбе ученого, попытаемся ответить не только на вопросы, что и как происходило в его жизни, но и почему это происходило.

Родился Дубинин в Кронштадте 4 января 1907 г. (22 декабря 1906 г. по старому стилю). Отец его, Петр Федорович Дубинин (1873–1918), был военным моряком, награжденным за отвагу в Русско-японской войне Георгиевским крестом. Военная карьера П. Ф. Дубинина была достаточно успешной: он дослужился до начальника учебно-минного отряда в царском Балтийском флоте. Отец запомнился юному Николаю Дубинину как очень добрый человек, который любил детей и часами мог играть с ними во дворе (Дубинин, 1973).

Мама Николая Петровича, Анна Герасимовна Дубинина (урожденная Журавлева) (1885–1977), происходила из крестьянской семьи. Весной 1918 г., за несколько месяцев до гибели своего мужа, она с четырьмя детьми — Алексеем, Марией, Павлом и Николаем — выехала в родное село Спасское Самарской губернии. По приезде на родину семья вернулась к тяжелому крестьянскому труду, ребят ожидали трудности и радости деревенской жизни. В то время по России прошлась свирепая болезнь — испанка, жесточайшая разновидность гриппа. Много жизней унесла эта эпидемия. Коснулась она и юного Николая Дубинина, но ему удалось преодолеть тяжелое течение болезни и встать на ноги. Свирепствующая эпидемия усугублялась еще и голодом, охватившим

---

[1] Академику Н. П. Дубинину — 60 лет // Вестн. АН СССР. 1967. № 4. С. 128; Академику Н. П. Дубинину — 80 лет // Вестник АН СССР. 1987. № 5. С. 132–133; Академику Н. П. Дубинину — 90 лет // Вестн. АН СССР. 1997. Т. 67. № 6. С. 569; К 70-летию академика Н. П. Дубинина // Вестн. АН СССР. 1977. № 4. С. 140–141; К 80-летию Николая Петровича Дубинина // Генетика. 1987. Т. 23. № 1. С. 189–191.

[2] *Пилиповский Я.* С вершины времени. О жизненном пути и творчестве Н. П. Дубинина // Учит. газ. 1974. 1 мая; *Максимович Г.* Один из многих. О судьбе Н. П. Дубинина // Техника — молодежи. 1980. № 4. С. 42–44; *Максимович Г.* Путевка в жизнь Николая Дубинина // Культпросвет раб. 1986. № 11. С. 7–9; *Басенко З.* Известен всему миру // Раб. Кронштадт. 1977. 12 нояб.; *Шаров А.* Заметки о генетике // Знамя. 1965. № 4. С. 168–171.

Поволжье. Ранней весной 1919 г. в семье Дубининых с едой было очень тяжело, поэтому Николай ушел из дома, надеясь самостоятельно найти пропитание. Он добрался до Сергиевска, влез на товарную платформу и поехал в Самару.

В Самаре он попал в детский приемник-распределитель, а затем его определили в детский дом. В 1921 г. в Поволжье было очень засушливое лето, бушевали пожары, целые кварталы деревянных домов в Самаре пылали в огне. Было решено спасти ребят детских домов и вывезти их из Самары на Брянщину. Это было спасением для больных и голодных детей. Там же воспитанников определили в школу, где Дубинин начал осваивать азы различных дисциплин. В юном Николае всегда жило стремление к познанию тайн природы. Впоследствии он писал, что в юности после прочтения книг Геккеля и Дарвина уже не мыслил себе другого пути, кроме изучения явлений эволюции (Дубинин, 1973). После окончания школы он с одним одеялом и десятью рублями денег приехал в Москву, чтобы поступить в университет. «Учиться у меня была потребность, которую никак нельзя было насытить, так всю жизнь», — отмечал он впоследствии (Новокшонов, 1977, с. 3).

В университет его не приняли, так как не хватало полегода до 17 лет. Тогда он обратился в комсомольскую организацию Второго Московского университета с просьбой о возможности поступления в данное учреждение. С трудом, но уговорили ректора, и Дубинин поступил во Второй Московский университет (впоследствии Педагогический институт), а вскоре перевелся в Первый Московский государственный университет. Здесь он с интересом занимался изучением современных биологических направлений, пытался выдвигать собственные гипотезы и спорить со своими учителями — корифеями отечественной науки. Например, летом 1927 г. в беседе с С. С. Четвериковым на Звенигородской биостанции Дубинин излагал мысль о том, что доминантность — это не свойство гена как такового, она определяется особенностями генотипической среды, в которой проявляется мутация. Он полагал, что сами особенности генотипической среды создаются под влиянием отбора. По мнению Дубинина, мутации, если они действительно новые, должны быть доминантными, а затем уже отбор, изменяя гены, тем самым изменяет и генотипическую среду, и характер проявления мутации (Дубинин, 1973). Впоследствии много сил и энергии он посвятил разработке теорий мутагенеза. Именно в университетской среде, где царил дух научной свободы, мы можем проследить начальные этапы формирования Николая Петровича как незаурядного ученого. Не случайно он сам наряду с А. С. Серебровским среди своих учителей назовет С. С. Четверикова[3].

С большим интересом, будучи студентом МГУ, Дубинин посещал занятия по экспериментальной зоологии, руководил которыми профессор Н. К. Кольцов. Это была замечательная школа для будущего ученого. В течение двух лет студенты-экспериментаторы собирались в лаборатории, где каждый из студентов имел рабочее место, свой микроскоп и мог находиться там хоть 24 часа в сутки. По программе большого практикума студенты самостоятельно в целой серии

[3] Интервью Е. Б. Музруковой и Л. В. Чесновой с Н. П. Дубининым, 1988. Архив группы устной истории (руководитель — М. Г. Ярошевский).

последовательных экспериментов с простейшими организмами и с дрозофилой проходили основы экспериментальной биологии и генетики. Известные ученые и педагоги читали на большом практикуме специальные курсы и вели отдельные экспериментальные разделы. Григорий Иосифович Роскин, специалист по простейшим организмам, принимал ежедневное участие в проведении экспериментальных работ. Цитогенетику на практикуме вели Софья Леонидовна Фролова и Петр Иванович Живаго. Четвериков вел биометрику, то есть математические методы в биологии, и специальные занятия по генетике.

За пределами практикума большое впечатление на Дубинина произвели лекции Четверикова по курсу генетики, Александра Сергеевича Серебровского по частной генетике животных, Михаила Михайловича Завадовского по динамике развития организмов.

Большую воспитательную роль для студентов, занимавшихся на большом практикуме по экспериментальной биологии, сыграла их связь с жизнью Института экспериментальной биологии, директором которого был Н. К. Кольцов. Многие студенты МГУ посещали научные семинары, проводившиеся в институте, слушали научные доклады, присутствовали на дискуссиях между учеными. На семинарах господствовала непринужденная, истинно демократическая научная атмосфера. Главными действующими лицами на семинаре тех времен были Н. К. Кольцов, С. С. Четвериков, А. С. Серебровский, С. Н. Скадовский, П. И. Живаго, С. Л. Фролова, Г. И. Роскин, Г. В. Эпштейн и др. Дружеская истинная научность этих встреч производила на студентов неизгладимое впечатление. Все это имело для них ни с чем не сравнимое воспитательное значение.

Будучи студентом, Дубинин пришел на работу в должности ассистента в Московский зоотехнический институт, где с 1927 по 1929 г. провел серию работ по получению искусственных мутаций у дрозофилы. В данной работе принимали участие пять человек — А. С. Серебровский, Н. П. Дубинин, И. И. Агол, В. Н. Слепков и В. Е. Альтшулер.

В 1928 г. Дубинин закончил Московский университет, продолжая работать в генетической лаборатории Серебровского. Вскоре Зоотехнический институт разделился на целый ряд институтов по отдельным видам животноводства. В старом здании, в частности, остался Институт свиноводства. В 1929 г. Дубинина пригласили на работу в Московский институт свиноводства, где он до 1931 г. руководит кафедрой генетики и разведения. Одновременно с 1929 по 1932 г. он работал в группе Серебровского старшим научным сотрудником в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева при Комакадемии.

Весной 1932 г. Дубинин получил письмо от Н. К. Кольцова, в котором тот убедительно просил зайти к нему в институт. Цель приглашения была достаточно простой: Кольцов предложил Дубинину перейти в его институт на должность заведующего отделом генетики, руководил которым до этого Четвериков. 25-летнего Дубинина поразило, с какой смелостью Кольцов отдавал судьбу института в руки молодежи. Всем будущим сотрудникам, вместе с которыми Дубинину пришлось работать в отделе, было чуть больше двадцати. Но через год-два именно благодаря работам молодежи отдел генетики Института экспериментальной биологии пережил второй взлет в своей деятельности и занял центральное место в развитии теоретической генетики в 1930–1940-е гг.

Большим событием для Дубинина было приглашение А. А. Сапегина участвовать в Республиканской методологической конференции по генетике в Одессе. Дубинин с удовольствием принял приглашение и выступил 31 мая 1932 г. на одесской конференции с докладом «Об основных проблемах генетики». В докладе он рассказал о программе, в которой определялись главные направления будущих работ генетического отдела Института экспериментальной биологии. Ученый отметил, что генетика в тот период испытывала серьезный кризис. Он подверг критике взгляды Я. Лотси, Гуго де Фриза, У. Бэтсона, Ю. А. Филипченко, подчеркивая важнейшее значение таких сдвигов в генетике, как искусственное получение мутаций, открытие дробимости гена, проникновение генетики в эволюционную биологию. Привлекая внимание к эволюционной теории, он отмечал, что перед современной генетикой, поставлена грандиозная задача — вскрыть картину строения, динамики и эволюционной трансформации популяций, из комплекса которых в конечном итоге слагается реальный вид. Совместно с другими науками (экологией, систематикой) генетика, по его мнению, должна была вскрыть конкретные формы процесса органической эволюции на примерах эволюционирующих видов.

Выступление Дубинина в 1932 г. вскрывало кризис, наступивший в биологии, и указывало на ломку понятий в генетике того времени. Ученым была сделана попытка нащупать пути будущего генетики в целом и в связи с этим наметить вполне четкую генеральную программу работ перед отделом генетики, которым он руководил. В ближайшей перспективе им предусматривались исследования по проблеме гена, по теории мутаций, эволюционной теории.

Все эти направления, и особенно вопросы химического мутагенеза, были горячо поддержаны Кольцовым. 16 лет тяжелого и кропотливого научного труда сотрудников отдела генетики были посвящены решению именно этих задач. Б. Н. Сидоров, В. В. Хвостова, Е. Н. Болотов исследовали проблему гена; И. А. Рапопорт, В. В. Сахаров, Г. Г. Фризен, С. Ю. Гольдат занимались проблемой индуцирования мутаций; Д. Д. Ромашов, Н. Н. Соколов, Г. Г. Тиняков, А. А. Малиновский изучали вопросы популяционной генетики.

На конференции в Одессе Дубинин впервые познакомился с Трофимом Денисовичем Лысенко. До Москвы уже дошли слухи о молодом агрономе Лысенко, который активно ставил сельскохозяйственные эксперименты. Он выступал в прениях на конференции. Эти выступления были хотя и горячими, но неубедительными. Лысенко шел в разрез с достижениями генетики того периода: он не признавал теории гена, говорил, что ген — это фальсификация.

В 1936 г. прошла IV сессия ВАСХНИЛ, на которой Н. П. Дубинин выступал как непримиримый критик лысенковских взглядов на проблему наследственности. Он заявлял, что теория Лысенко не продумана и не выдерживает критики. Не понимали сторонники мичуринской биологии и механизма естественного отбора, беспочвенно отбрасывая основы генетической науки, пытаясь заменить ее собственными псевдоучениями (Дубинин, 1992).

1937 и 1938 гг. были омрачены многочисленными репрессиями, в результате которых погибли невинные люди, среди них были и ученые-генетики: И. И. Агол, С. Г. Левит, В. Н. Слепков. В эти годы происходили яростные

нападки на генетические исследования со стороны лысенковцев. С 7 по 14 октября 1939 г. в Москве под руководством редколлегии журнала «Под знаменем марксизма» прошло совещание по генетике и селекции. На нем выступали Лысенко и его сторонники, а также представители формальной генетики, в число которых входил Дубинин. Выступление одного из лидеров генетической науки, Н. И. Вавилова, на совещании было достаточно сдержанным, чего нельзя сказать о выступлении Дубинина, который обвинил Лысенко в том, что тот проходит мимо объективных явлений природы, в том числе закономерностей передачи наследственной информации. После столь резкого выступления Презент заявил, что мичуринская биология благодаря работам Т. Д. Лысенко находится на вершине науки и Дубинин не сможет сбить ее своими доводами. Итогом совещания, проведенного редакцией журнала «Под знаменем марксизма», стало объявление со стороны лысенковцев генетики лженаукой.

Обострение разногласий между двумя противоборствующими сторонами в биологии немного прекратилось в годы Великой Отечественной войны. В этих трудных условиях из Москвы и Ленинграда в восточные районы страны эвакуировали научно-исследовательские институты, чтобы ученые могли продолжать свои работы по фундаментальным проблемам науки.

Дубинин и многие сотрудники Института экспериментальной биологии остались в Москве, где работали в противопожарной дружине и каждую ночь дежурили на крыше и чердаке здания института. Во время бомбежек они выглядывали из чердачных окон, выходили на крышу и ждали падения зажигательных бомб, которые бросали прорвавшиеся к Москве немецкие самолеты.

Когда в конце ноября 1941 г. военное положение особенно осложнилось, всем оставшимся ученым было предложено уехать из Москвы. 5 декабря 1941 г. Дубинин отправился в Алма-Ату вместе с сотрудниками Института экспериментальной биологии: М. С. Навашиным, Е. Н. Навашиной-Герасимовой, Б. Л. Астауровым, М. А. Пешковым, Г. В. Лопашовым. В Алма-Ате уже было немало ученых из других московских и ленинградских институтов, которые были эвакуированы раньше. В городе находилось также несколько столичных театров. В Казахском театре оперы и балета танцевала Г. С. Уланова, здесь она нашла себе партнера — местного танцора В. И. Баканова. В Алма-Ате же находился Театр Моссовета во главе с Ю. А. Завадским, с его актерами В. П. Марецкой, В. В. Ваниным, Н. Д. Мордвиновым.

В 1943 г. советское правительство решило вернуть учреждения Академии наук в Москву, установив сроки их реэвакуации на время между маем и октябрем. Это было свидетельством того, что война шла к концу, приближалась победа.

Великая Отечественная война оставила незабываемый след в жизни Николая Петровича. Его исследования по генетике в военное время были направлены на практическую помощь сельскому хозяйству. В Алма-Ате Дубинин с сотрудниками работали над получением полиплоидных сортов сахарной свеклы, так как в стране ощущалась острая потребность в сахаре. Работы в данном направлении дали хорошие результаты, но были прерваны из-за вынужденного выезда в Москву. Вернувшись в столицу, Дубинин был награжден медалью «За оборону Москвы» (1944) и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» (1945).

Важнейшим переломным моментом в судьбе генетики стало начало холодной войны. И. В. Сталин твердо знал, что запрет генетики будет способствовать изоляции страны от остального мира, «следовало лишь выбрать форму, в которую выльется запрет, и назначить время» (Бабков, 1998). Несмотря на значительный вклад в развитие биологии XX в., судьба научной школы Дубинина (периода 30–40-х гг.) имела трагический конец. В 1939 г. с поста директора ИЭБ был снят Н. К. Кольцов, который уже начал подвергаться травле на страницах газет. Институт переименовали в Институт цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР (1940), а пост директора занимали Григорий Константинович Хрущов (1939–1944) и Алексей Алексеевич Заварзин (1944–1945). Отдел генетики Дубинина был реорганизован в отдел цитогенетики, включавшего восемь сотрудников. В конце 1940-х гг. многие ученые-генетики института, пытаясь расширить тематику исследований, ходатайствовали о создании отдельного института, занимающегося проблемами наследственности и изменчивости организмов. По мнению очевидцев, Н. П. Дубинин всегда держал руку на пульсе времени, поэтому воспользовался тремя моментами для организации нового института: смертью директора института А. А. Заварзина в 1945 г., избранием нового президента АН СССР, дружбой с А. Р. Жебраком, работавшим заведующим отделом Управления пропаганды и агитации ЦК ВКП(б)[4].

3 апреля 1946 г. А. Р. Жебраком было отправлено письмо секретарю ЦК ВКП(б) Г. М. Маленкову[5] с предложением о преобразовании Института цитологии, гистологии и эмбриологии в Институт генетики и цитологии, директором которого должен был стать Жебрак. 24 января 1947 г. президент АН СССР С. И. Вавилов и академик-секретарь АН СССР Н. Г. Бруевич отправили ходатайство на имя заместителя председателя Совета министров СССР Л. П. Берии о разделении ИЦГиЭ на два института: Институт цитологии, гистологии и эмбриологии и Институт генетики и цитологии (совсем другой план реорганизации, нежели предлагал Жебрак)[6].

В то время в стране широко развернулась кампания по борьбе с космополитизмом в науке, которая началась двумя громкими делами — делом Н. Г. Клюевой и Г. И. Роскина (Левина, 2000) и делом Жебрака и Дубинина (Сонин, 2000). 21 и 22 ноября 1947 г. состоялся суд чести над Жебраком, где ему инкриминировали раболепство перед буржуазной наукой, принижение достижений мичуринской биологии. Решением суда чести профессору Жебраку был вынесен общественный выговор[7].

На Дубинина в то время писали доносы и обвиняли в космополитизме. В Секретный отдел АН СССР поступило письмо от 1 октября 1947 г. от младшего научного сотрудника ИЦГиЭ В. Шолохова[8]. В своем письме он сообщал о фактах низкопоклонства и преклонения перед иностранщиной в институте. В. Шолохов написал, что Н. П. Дубинин и Г. Г. Тиняков послали для публикации

[4] Российский государственный архив социально-политической истории (РГАСПИ). Ф. 17. Оп. 125. Д. 547. С. 200.

[5] Там же. Д. 449. С. 108.

[6] Там же. Д. 547. С. 114.

[7] РГАСПИ Ф. 17. Оп. 125. Д. 547; РГАСПИ Ф. 17. Оп. 125. Д. 548.

[8] РГАСПИ Ф. 17. Оп. 125. Д. 547. С. 177.

свои статьи в зарубежные издательства без соответствующего разрешения дирекции института и Биологического отделения АН. Эти статьи были преданы за границу через Дж. Хаксли и напечатаны в журналах "Nature" (1946) и "Journal of Heredity" (1947). Кроме указанных работ в вину ученым ставились также публикации в журналах "Genetics" (1946) и "American Naturalist" (1946), которые были переданы за границу Жебраком при поездке на конференцию в Америку[9].

Разгром отечественной генетики планировался заранее верхушкой партийного руководства. 7 июля 1948 г. Д. Т. Шепилов и М. Б. Митин на рассмотрение А. А. Жданову представили проект «О мичуринском направлении в биологии»[10]. 10 июля А. А. Жданов и Г. М. Маленков направляют И. В. Сталину проект сообщения в ЦК ВКП(б) «О положении в советской биологической науке»[11]. В этом документе рассматривался вопрос о невозможности существования в советской биологии «реакционно-идеалистического менделевско-морганов ского направления, основателями которого являются буржуазные биологи — Вейсман, Мендель и Морган и последователями их в советской биологической науке — акад. И. И. Шмальгаузен, профессора А. Р. Жебрак, Н. П. Дубинин, Н. К. Кольцов, А. С. Серебровский, М. С. Навашин и др.». Авторы проекта необоснованно обвиняли генетиков в том, что они понимали живую природу постоянной и неизменной. Зато представители мичуринской оппозиции награждались хвалебными эпитетами: «...Вслед за трудами И. В. Мичурина, исследованиями Т. Д. Лысенко доказано, что своим активным воздействием на растение путем создания определенных условий человек может влиять на развитие растений в нужном ему направлении. [...] Для мичуринского биологического направления в биологии характерно подлинное новаторство, смелая борьба против старых отживших канонов и обветшалых догм, т. е. как раз то, что требует тов. Сталин от деятелей советской науки...». Далее предлагалась конкретная программа по «преодолению чуждого науке менделизма»: «...В науке, как и в политике, противоречия разрешаются не путем примирения, а путем открытой борьбы».

В августе 1948 г. прошла печально известная сессия ВАСХНИЛ. Самые смелые выступления в поддержку генетики были у И. А. Рапопорта, С. И. Алиханяна, А. Р. Жебрака, И. И. Шмальгаузена, П. М. Жуковского. Сам Н. П. Дубинин на сессии не присутствовал, он был в отпуске на Урале. Тем не менее это не спасло его от нападок выступавших на сессии лысенкоистов.

К сожалению, обвинения в адрес «формальной генетики» и события августа 1948 г. не дали возможности для создания Института генетики и цитологии, о чем мечтал Николай Петрович. После трагической сессии ВАСХНИЛ вся научная школа Дубинина была ликвидирована постановлением Президиума АН СССР от 26 августа 1948 г. об отчислении научных сотрудников из биологических учреждений[12]. В данном постановлении из 36 уволенных биологов различных научных учреждений на первом месте стоит фамилия Дубинин, а дальше

[9] Там же. С. 178.

[10] Там же. Оп. 1. Д. 991. Л. 3–83.

[11] Там же. Л. 104–126.

[12] РГАСПИ Ф. 17. Оп. 132. Д. 40. С. 178–179.

еще тринадцать сотрудников его лаборатории: старшие научные сотрудники: Г. Г. Тиняков, И. А. Рапопорт, М. Л. Бельговский, Е. Н. Болотов, А. А. Малиновский, В. В. Сахаров, В. Н. Сидоров, Н. Н. Соколов, В. В. Хвостова-Янкилевич; младшие научные сотрудники: В. Н. Беляева, Н. Д. Дусеева; старший лаборант А. П. Тинякова; лаборант А. Г. Курдюмова. Обвинения, которые были предъявлены лаборатории цитогенетики, — антинаучные позиции и полная бесплодность работы в течение нескольких лет.

Естественно, что Академия наук была обеспокоена утратой в лице отчисленных ученых, а среди них были действительно выдающиеся исследователи: М. С. Навашин, А. А. Прокофьева-Бельговская, И. И. Шмальгаузен, М. М. Камшилов, Я. Я. Лусс, Л. П. Бреславец. Кроме того, многие ученые не могли представить свое существование без продолжения научной работы, поэтому 19 из 36 отчисленных сотрудников подают заявления в Президиум АН СССР с просьбой остаться в системе Академии наук. Просьбы тринадцати ученых решаются положительно: их распределили в учреждения негенетического профиля (И. И. Шмальгаузена в Зоологический институт, М. С. Навашина в Ботанический институт им. В. Л. Комарова) или отправили окраинные регионы (М. М. Камшилова на Сахалин, А. И. Купцова в Дагестан). Отклоняются просьбы только пяти человек — Н. П. Дубинина, А. А. Прокофьевой-Бельговской, А. А. Малиновского, Н. Д. Дусеевой, К. С. Волковой, что объясняется «...целесообразностью использовать их на научной работе в отраслевых институтах Министерства сельского хозяйства СССР, Министерства высшего образования СССР и Министерства здравоохранения СССР»[13].

Трагическая судьба отечественной генетики надолго прикрепила к периоду 1930–1960-х гг. ярлык лысенковщины. Многие ученые-генетики в данный период поменяли направления своих работ, некоторые покинули научные институты. Дубинину удалось устроиться в 1949 г. в Институт леса Академии наук СССР, где организовывали комплексную экспедицию по полезащитному лесоразведению во главе с В. Н. Сукачевым. В течение нескольких лет Николай Петрович участвовал в экспедициях на Урале в качестве орнитолога. Его двухтомная монография «Птицы лесов долины р. Урал» (1953; 1956) стала достойным продолжением традиций отечественных зоологов по изучению фауны Уральского региона, заложенных трудами П. И. Рычкова, П.-С. Палласа, Э. А. Эверсмана. В конце 1953 г. Дубинин возвратился с Урала в Москву, где продолжил работать сотрудником Института леса, изучая птиц в лесах Подмосковья и Вологодчины.

В 1950-е гг. началось первое сопротивление лысенковщине со стороны ряда ученых-биологов. В 1953 г. было открыто структурное строение молекулы ДНК, а впоследствии объяснен механизм передачи наследственной информации. Поэтому крупнейшие ученые Советского Союза, в том числе и Н. П. Дубинин, поддерживали продолжение исследований в области генетики. В 1953–1955 гг. Николай Петрович начал рассылать многочисленные письма и заявления в ЦК КПСС и Совет министров СССР, в которых он призывал к реабилитации генетики в нашей стране.

[13] Там же. С. 176–177.

Осенью 1955 г. было подписано знаменитое «письмо трехсот» в Президиум ЦК КПСС, где сообщалось о тяжелом положении отечественной биологии в связи с длительной монополией соратников Лысенко. В его подготовке участвовал и Н. П. Дубинин. Под письмом подписались известные академики, члены-корреспонденты, профессора. Показательно то, что каждая подпись, поставленная под письмом, разоблачающим ошибки власти, вне зависимости от официального ранга ученого и занимаемой им должности для того времени была сопряжена с большой опасностью быть подвергнутым гонениям со стороны партийных и государственных структур и является свидетельством личной ответственности за судьбу отечественной науки и гражданского мужества.

Н. С. Хрущев отрицательно отреагировал на письмо, назвав его «возмутительным». Тем не менее вскоре Лысенко перестал возглавлять ВАСХНИЛ, а на посту руководителя отделения биологических наук АН СССР А. И. Опарин был заменен В. А. Энгельгардом, таким образом отношение к генетике в стране стало более терпимым (Александров, Лебедев, 1989; Захаров, Шумный, 2003; Жимулёв, Дубинина, 2005).

Новому руководству отделения было предложено ликвидировать отставание в важнейших областях экспериментальной биологии. В Отделении биологических наук были проведены важные организационные мероприятия, в том числе направленные на реорганизацию старых лабораторий и институтов и создание новых, среди которых Институт радиационной и физико-химической биологии (ныне Институт молекулярной биологии АН СССР), Институт химии природных соединений (ныне Институт биоорганической химии им. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова АН СССР).

Одним из первых, кто обратился к изучению наследственности в период лысенковщины, был Николай Петрович Дубинин. В 1955 г. его пригласили в Институт биологической физики АН СССР (Москва) возглавить лабораторию радиационной генетики. Для продолжения генетических исследований он привлек к работе известных в этой области специалистов: В. В. Хвостову, М. А. Арсеньеву, А. А. Прокофьеву-Бельговскую, Я. Л. Глембоцкого, Б. Н. Сидорова, Н. Н. Соколова, Г. Г. Тинякова, Д. Д. Ромашова, М. Л. Бельговского, Р. Б. Хесина, В. В. Сахарова. Вскоре состав лаборатории вырос до 150 человек. Можно сказать, что она превратилась в своего рода научно-исследовательский институт. Число аспирантов в ней доходило до 50 человек, так велика была жажда молодых людей посвятить себя новой науке. Здесь были начаты работы по радиационному мутагенезу, цитогенетике, молекулярной генетике, изучению хромосом человека, космической генетике.

В лаборатории Н. П. Дубинин начал свои работы по радиационной генетике, которые нашли отражение в его фундаментальном труде «Эволюция популяций и радиация» (1966). Проблема изучения воздействия радиации на генотип стала особенно актуальной после взрывов атомных бомб в Японии в 1945 г. Кроме того, в связи с возможным загрязнением окружающей среды радиоактивными продуктами ставилась задача разработать методы прогноза отдаленных генетических последствий действия ионизирующего облучения на популяции разных видов. В лаборатории развернулась работа по изучению различных вопросов радиационной генетики: динамики мутационного процесса в последовательных

поколениях облучаемых популяций, радиорезистентности различных видов, путей адаптации популяций к длительному воздействию радиации, зависимости выхода различных генетических изменений от дозы излучения.

В мае 1957 г. Совет министров СССР принял постановление об организации Сибирского отделения Академии наук СССР, о постройке для него научного городка близ Новосибирска. Президиум Академии наук СССР должен был рассмотреть вопрос о создании новых научных учреждений Сибирского отделения Академии, о развитии существующих учреждений в Сибири и о переводе на восток ряда научно-исследовательских институтов, лабораторий, отделов. Одним из первых в Сибири появился Институт цитологии и генетики СО АН СССР, возглавить который пригласили Н. П. Дубинина.

Начало организации Института цитологии и генетики было положено в Москве, в питомнике, где работала лаборатория радиационной генетики. В лаборатории Николай Петрович с увлечением рассказывал сотрудникам о перспективах развития генетики, о том, что надо переезжать в Новосибирск, где наука будет активно развиваться. В далекую Сибирь за Дубининым потянулись молодые и не очень молодые генетики из разных регионов. В людях, переезжавших в Сибирь, присутствовало желание как можно быстрее восстановить утраченную мощь отечественной генетики.

Перед коллективом ИЦиГ СО АН СССР и его директором была поставлена задача, направленная на фундаментальные исследования по молекулярной генетике, мутагенезу, экологической генетике, радиационной генетике, проблемам онкологии, теоретическим вопросам функциональной организации хромосом, иммуногенетике животных. Наряду с этим работа ряда лабораторий была сориентирована на решение задач сельского хозяйства и медицины, исследования генетики пушных зверей, что сыграло большую роль в развитии народного хозяйства.

Несмотря на значительный подъем в области изучения наследственности благодаря работам Института цитологии и генетики, партийное руководство продолжало поддерживать Лысенко и его сторонников. В 1959 г. по настоянию Н. С. Хрущева Дубинин был снят с поста директора созданного им института. В условиях стремительного развития биологии, явно благоприятных для генетиков, Лысенко пришлось вновь и вновь тормозить развитие той науки, которую он искренне считал буржуазной. Дубинину ничего не оставалось, как вернуться в Москву и продолжить работу в лаборатории радиационной генетики, руководителем которой он оставался все это время.

Дубинин по возвращении в Москву стал вынашивать идею об организации научного института на основе своей лаборатории. Осуществить это стало возможным только после отстранения Хрущева от руководства страной в 1964 г. В 1966 г. был создан Институт общей генетики АН СССР, директором которого был назначен Н. П. Дубинин. В том же году его избрали действительным членом Академии наук СССР, наградили Ленинской премией за цикл работ по развитию хромосомной теории наследственности и теории мутагенеза.

Первоначально Институт общей генетики ютился в четырех различных зданиях, временно арендуя свободные площади других учреждений. Остро стал вопрос о выделении для института нового помещения. После длительного

обивания порогов чиновников и огромной работы, проделанной Дубининым, началось строительство нового здания по улице Губкина, д. 3, куда институт переехал в 1977 г.

В должности директора ИОГен Н. П. Дубинин проработал 15 лет — с 1966 по 1981 г. За это время кроме интенсивной научно-организационной работы ему удалось реализовать карьеру общественного деятеля. В 1969 г. он вступил в Коммунистическую партию Советского Союза. С 1969 по 1972 г. избирается депутатом Черемушкинского районного Совета депутатов трудящихся г. Москвы, в 1976–1980 гг. становится членом Черемушкинского районного комитета КПСС. В 1972–1986 гг. работал председателем Совета методологических семинаров Черемушкинского райкома партии, а в 1960–1980-е гг. руководил работой различных советов, секций, редколлегий журналов, конференций и симпозиумов.

Дубинин был человеком волевым и непримиримым, что часто становилось причиной его конфликтов и внутри института, и на стороне. Так, например, сразу четыре лаборатории ИОГена — М. А. Арсеньевой, В. В. Сахарова, Б. Н. Сидорова и Н. Н. Соколова — обратились с письмом в Президиум Академии наук с просьбой вывести их из состава дубининского института и перевести в Институт биологии развития, директором которого был Б. Л. Астауров. В результате из института ушли талантливые ученые с многолетним опытом и увели за собой некоторых молодых исследователей. Для Дубинина как директора института это был серьезный удар, но не последний. Судьба готовила академику новые испытания.

В 1970–1980-е гг. Н. П. Дубинин стал активно проповедовать свое учение о «социальном наследовании» (Дубинин, 1971; 1980), в основе которого лежала ошибочная идея о прерогативе социальных факторов в формировании личности. Ряд генетиков обрушились с критикой подобных воззрений Н. П. Дубинина, среди них были такие фигуры, как Б. Л. Астауров, С. М. Гершензон, С. И. Алиханян, Д. К. Беляев, А. А. Нейфах, М. Д. Голубовский, В. П. Эфроимсон. Так, например, Н. П. Бочков, специалист в области генетики человека, предлагал вообще отказаться от термина «социальное наследование», заменив его понятием «социальная преемственность» (Бочков, 1982).

Научная оппозиция Дубинина, с одной стороны, и негативное отношение к нему со стороны ставшего в 1975 г. президентом АН СССР А. П. Александрова, способствовали падению авторитета директора ИОГена как внутри института, так и за его пределами. В 1981 г. Александров снял Дубинина и назначил новым директором института А. А. Созинова.

После ухода с поста директора института Дубинин остался там заведовать лабораторией мутагенеза вплоть до 1986 г. А. А. Созинов всячески устранял Дубинина от руководящих функций, вывел его из членов Ученого совета института, старался вывести лабораторию мутагенеза за пределы институтской территории. При поддержке А. П. Александрова в 1986 г. Дубинин перешел в Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, где до 1990 г. работал в должности заведующего лабораторией генетики. В 1990 г. Н. П. Дубинину присвоили звание Героя Социалистического Труда с вручением ордена Ленина и золотой медали «Серп и молот» за особый вклад в сохранение и

развитие генетики и селекции, подготовку высококвалифицированных научных кадров. Орден Ленина за развитие генетики был присужден осенью 1990 г. также следующим ученым: С. М. Гершензону, В. С. Кирпичникову, Ю. И. Полянскому, И. А. Рапопорту, В. А. Струнникову. Это событие стало окончательным «покаянием» государственной власти перед участниками трагических событий 1930–1950-х гг. в истории отечественной генетики.

После назначения в ИОГене нового директора С. В. Шестакова Дубинин возвратился в родной институт в 1991 г., где заведовал до последних дней жизни научной группой мутагенеза. Скончался он в 1998 г. и был похоронен на Троекуровском кладбище в Москве.

Центровая теория гена

В 1920-е гг., после открытия мутагенного действия излучения представление о неизменности и неделимости генов было поколеблено. В конце 1920-х — начале 1930-х гг. Серебровский и сотрудники его лаборатории на основании анализа серии индуцированных рентгеновским излучением мутаций впервые высказали мысль о сложном строении гена. Однако данная теория не нашла поддержки у многих советских и зарубежных генетиков, так как они оставались приверженцами господствующих в то время взглядов о неделимости гена.

С 1927 г., будучи студентом, Дубинин начал работать в Генетической лаборатории Московского зоотехнического института. В период с зимы по весну 1928 г. в Генетической лаборатории под руководством Серебровского были поставлены опыты для получения мутаций у *Drosophila melanogaster*. В экспериментах кроме Серебровского и Дубинина участвовали И. И. Агол, В. Н. Слепков и В. Е. Альтшулер. Способ получения рентгеномутаций был предложен Г. Мёллером. К сожалению, к 1928 г. еще не появилось ни одной работы, в которой опыты Мёллера были бы подтверждены. Группа ученых, руководимая Серебровским, попыталась впервые повторить эксперименты по получению рентгеномутаций и поставила перед собой задачу выяснить возможность дальнейшего усиления эффекта, достигнутого Мёллером, в смысле повышения процента мутировавших хромосом. Ученые также попытались проанализировать влияние интервала времени экспозиции, длины волны и других технических условий на мутационный процесс.

В статье «Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster*» (Серебровский, Дубинин, Агол, Слепков, Альтшулер, 1928) авторы задаются вопросом о возможности автогенетического характера мутационного процесса. «Или мутационный процесс идет по существу автогенетически, так что характер возникающих мутаций предопределен внутренними свойствами хромосом в данном пункте, или этот характер предопределен и зависит от условий в момент мутаций» (там же, с. 166). Данные, полученные в лаборатории, показали, что, несмотря на резкое ускорение мутационного процесса (в 150 раз), характер возникавших мутаций оставался совершенно тем же, как и при их обычном медленном темпе. Мутация *white* обещала быть самой частой мутацией, что и наблюдалось в экспериментах после облучения. Мутационный

процесс можно ускорить, но невозможно изменить вероятность возникновения мутаций, считали исследователи. «...Х-лучи являются только некоторыми ускорителями того процесса, который шел бы и без них, только в 150 раз медленнее» (там же, с. 171).

Важнейшим этапом в истории мировой генетики стали исследования ступенчатого аллеломорфизма, которые доказали дробимость гена, то есть его сложную структуру. В то время в биологии ведущие позиции заняла гипотеза Т. Моргана о гене как неделимой единице. Подобный редукционизм позволил на определенном этапе рационально описывать явления генетической трансмиссии и, кроме того, создать абстрактную модель хромосомы (Музрукова, 1993, 2002). Однако дальнейшие экспериментальные данные, освещенные в работах Дубинина, позволили по-иному взглянуть на природу гена как сложную по строению и функционированию структуру.

Через несколько месяцев после публикации статьи о получении мутаций, подготовленной коллективом ученых, вышла работа Дубинина «Исследование явления ступенчатого аллеломорфизма у *Drosophila melanogaster*» (1929). Он первым в лаборатории Серебровского выполнил работы по получению мутаций гена *scute*, поэтому выделенные им мутанты получили номера sc-1, sc-2, sc-3. Эта работа положила начало целой серии исследований сотрудников генетической лаборатории Московского зоотехнического института по проблеме аллеломорфизма. В то время в биологической среде господствовало мнение, что аллеломорфы, образующие серии, расположены в идентичных точках. Под аллеломорфами понимали ряд различных изменений одной и той же точки хромосомы, то есть одного и того же гена. Исследования генетиков группы Серебровского смогли изменить эти воззрения на природу аллеломорфов.

После изучений влияния рентгеновских лучей на скорость мутационного процесса стало возможным решить многие теоретические проблемы путем изучения мутаций генетического материала. Сотрудниками генетической лаборатории были получены две большие серии аллеломорфов у *Drosophila melanogaster*. В первую серию вошли семь изменений гена *scute*, которые обусловливают редукцию щетинок на многих частях тела мухи. Во вторую серию вошли девять изменений гена *forked*, которые отвечали за образование крючковидных щетинок. Появление нескольких разновидностей гена *scute* стало материалом для создания метафорической модели «лестницы аллеломорфов», которая была предложена А. С. Серебровским.

В учении о ступенчатом аллеломорфизме Н. П. Дубинин обсуждает идею возможного влияния на проявление признаков трансгенов специфических модификаторов, что вполне объясняет различное проявление генов *scute*. Кроме того, данная гипотеза позволяет понять явление частичного возврата к дикому типу, которое, возможно, происходит по причине перехода ряда модификаторов в гетерозиготное состояние. Однако, по мнению ученого, маловероятно, что в момент возникновения каждого трансгена имелась или одновременно с ним могла возникнуть целая система модификаторов.

Сразу после своего появления центровая теория строения гена подверглась резкой критике. Опровержению воззрений на сложную структуру строения гена посвятили свою статью А. Х. Стертевант и Дж. Шульц (Sturtevant,

Schultz, 1931). Т. Морган, упоминая работы по ступенчатому аллеломорфизму, отмечал, что для данной теории необходимы еще дальнейшие доказательства (Морган, 1996). Генетикам очень тяжело было отказаться от всеми признанного постулата «ген недробим». Только после получения мутаций *achaete-scute* и их анализа в исследованиях отечественных генетиков в период 1929–1935 гг. принципиально изменился взгляд на проблему строения гена. Теоретически были предсказаны составляющие единицы гена — субгены, которые предположительно располагались в гене в линейном порядке. Впоследствии Н. П. Дубинин, Н. Н. Соколов и Г. Г. Тиняков (1937), исследуя комплекс *achaete-scute*, показали, что между субгенами может осуществляться рекомбинация. Данная работа в очередной раз подтвердила сложную материальную пространственную структуру гена, который может подвергаться рекомбинациям.

После разработки методик молекулярных исследований стало возможным перепроверить основные постулаты теории сложного строения гена. Действительно после открытия полинуклеотидной природы молекулы ДНК было доказано, что ген дробим на составляющие его части, располагающиеся в нем в линейном порядке.

Эффект положения гена

В 1932 г. Кольцов пригласил Дубинина в свой институт заведовать Отделом генетики. Несмотря на молодые годы, тот быстро завоевал авторитет в коллективе Института экспериментальной биологии. Кольцов, директор института, так характеризовал молодого ученого в 1934 г.: «Можно определенно сказать, что в настоящее время нет в мире генетической лаборатории, где велись бы исследования по дрозофиле и где не пользовались бы широко мутациями, полученными Дубининым. Уже в самом начале своей научной деятельности он руководил работой других генетиков, нередко старше его возрастом, но менее опытных в сложной методике генетических экспериментов»[14].

Кроме разработки центровой теории строения гена и открытия явлений ступенчатого аллеломорфизма сотрудники Отдела генетики ИЭБ многие годы посвятили исследованию эффекта положения гена. В 1925 г. А. Стертевант подверг сомнению взгляды о независимости действия гена от его положения (Sturtevant, 1925). На примере гена *Bar* Стертевант изучал явление неравного перекреста, в результате которого в одной хромосоме были обнаружены два аллеломорфа *Bar*. Результатом такого перекреста стало уменьшение числа фасеток глаз у дрозофил. На основании полученных данных Стертевант выдвинул идею «эффекта положения» (position effect) гена *Bar*.

Впоследствии после выхода работ Стертеванта возникает масса публикаций, которые объясняли ряд явлений с позиций эффекта положения. Именно этой проблемой стали вплотную заниматься ученые Отдела генетики ИЭБ, после того как руководителем отдела стал Дубинин. Одним из приоритетных

[14] Характеристика научно-педагогической организационной и общественности деятельности академика Н. П. Дубинина // Коллекция документов Мемориальной комнаты-музея академика Н. И. Вавилова в ИОГен РАН.

направлений в работе генетического отдела ИЭБ стал анализ гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы. Именно этот анализ позволил точно морфологически устанавливать местоположение отдельных генов в хромосомах.

В 1934 г. появилась публикация Н. П. Дубинина и Б. Н. Сидорова о зависимости действия гена от его положения в системе (Дубинин, Сидоров, 1934). Полученные исследователями данные о значении эффекта положения позволили предположить существование межгенных связей. Дубинин и Сидоров попытались переформулировать гипотезу Стертеванта об эффекте положения, которая постулирует зависимость характера проявления гена от близости с теми или другими генами в хромосоме наряду с его собственными наследственными особенностями. Авторы определили зависимость характера проявления гена не только от его природы и близости к другим генам, а еще и от межгенных взаимодействий в хромосоме, то есть хромосома представляет собой «континуум высшего порядка».

Данная работа позволила решить целый ряд проблем генетики: изучение характера и результата транслокаций, определение зависимости проявления признака от положения его наследственных задатков в хромосоме. Кроме того, было доказано, что эффект положения сказывается не только на генах, находящихся вблизи участков транслокационных разрывов, но и на генах, расположенных на некотором расстоянии от этих мест. Каким же образом удалось чисто интуитивные соображения о зависимости проявления свойства признака от местоположения его наследственных задатков продемонстрировать эмпирически? Ведь наряду с этой гипотезой можно было логически предполагать возникновение новой мутации в момент аберрации, или разрушение части хромосомы в месте разрыва, или, наконец, изменение баланса генов. Дубининым совместно с сотрудниками его лаборатории было предложено три основных метода, при помощи которых доказывается истинность эффекта положения. Первый заключался в установлении связи явления с аберрацией путем получения тождественных аберраций и их сравнения. Второй метод сводился к анализу типа изменения гена, а третий состоял в восстановлении исходного положения гена, применительно лишь к обратимым изменениям (Дубинин, Сидоров, 1935).

Работы Дубинина и его сотрудников привели к дальнейшим исследованиям материальных элементов наследственности, поскольку они в очередной раз доказали генетическое единство хромосомы, наличие неразрывной связи между генами. Дубинин и Сидоров писали: «Сейчас совершается коренная ломка старых представлений о структуре наследственного вещества. Идея о полной дискретности хромосомы, составленной из независимых генов, оказывается неверной. Структура хромосомы начинает вырисовываться как единство дискретности (хромосома состоит из генов) и континуума (гены связаны через межгенные связи и зависимости)» (Дубинин, Сидоров, 1934, с. 320). Кроме того, данные исследования предвосхитили понимание физико-химической природы хромосом.

Аналогичной работой по объяснению эффекта положения гена на хромосомах слюнных желез дрозофилы занималась А. А. Прокофьева-Бельговская в Институте генетики АН СССР. Совместно с Г. Мёллером ей были выполнены работы по доказательству непрерывности наследственного вещества (Мёллер,

Прокофьева, 1934). В своей работе Г. Мёллер и А. А. Прокофьева цитировали Дубинина, показавшего, что в случае локуса *cubitus interruptus* в IV хромосоме, изменение расположения генов (транслокация) вызывает часто изменение в выражении первоначально нормального гена. Такое изменение в проявлении гена оказалось заметным только как ослабление его доминантности, причем Дубинин предполагал, что это не обычная генная мутация, а эффект, за проявление которого ответственны близлежащие гены. В аналитической работе 1934 г. Мёллер и Прокофьева пришли к тому же выводу, но немного другим путем. Признак *scute*, характер которого различен в различных аллеломорфах, обычно изменяется, если разрыв и перераспределение генов происходят близ локуса *scute*, причем при разных разрывах этот характер меняется совершенно различным образом. В работе приводился также пример практически одинакового перераспределения генов, что вызвало похожий фенотипический эффект (в случаях $scute^{A}$ и $scute^{L8}$). Такое достаточно редкое явление, как вторичное возникновение фенотипически той же самой мутации *scute*, сопровождалось другим еще более редким явлением, — вторичным возникновением двойного разрыва почти в идентичных местах, — явилось доказательством зависимости природы фенотипического проявления признака от перераспределения генов. Работы Мёллера и Прокофьевой еще раз подтвердили, что основа наследственной детерминации признаков организма не может быть исчерпана простым перечислением отдельных генов, которые содержит организм, — большое значение имеет расположение этих генов. Таким образом, порядок распределения наследственного вещества доказывает его непрерывность и в то же время дискретность.

Генетико-автоматические процессы

В 1920–1930-е гг. в генетике начали обсуждать идеи неадаптивной эволюции. В 1926 г. С. С. Четвериков писал о возможностях существования в природе неадаптивной эволюции. По мнению Четверикова, во многих случаях можно предполагать, что существующие адаптивные различия между близкими формами были не причиной расхождения последних, а, напротив, специфический характер этих адаптивных признаков является следствием уже ранее наступившего обособления форм (Четвериков, 1926). Процессы концентрации определенных генотипов в популяциях под действием стохастических факторов Четвериков назвал «генетико-стохастическими процессами». Аналогичные идеи об автоматических процессах изменения генных частот в популяциях были высказаны Серебровским в 1927 г. (Серебровский, 1927). Взяв за основу подобные гипотетические воззрения, Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов разработали концепцию генетико-автоматических процессов (Дубинин, 1931; Ромашов, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932а). Благодаря появлению идеи о генетико-автоматических процессах многие представления дарвиновской эволюции были значительно дополнены. Изменился взгляд классического дарвинизма на вопрос об адаптивной приспособленности признаков.

Примерно в то же время идея о неадаптивных изменениях появилась в работах Р. Фишера (Fisher, 1930), С. Райта (Wright, 1931). Отечественными

и зарубежными учеными независимо друг от друга было установлено, что изменение частот аллелей генов зависит не только от панмиктических процессов в популяции и силы отборного фактора, но и от случайных стохастических процессов, которые получили на западе название «дрейфа генов», а в отечественной литературе — «генетико-автоматических процессов».

Дубинин и Ромашов изучили изменения, совершающиеся автоматически в генном составе естественных популяций, а также выдвинули гипотезу о процессах «изогаметации». Под изогаметацией они понимали явление изменения частоты встречаемости гена в популяции, когда концентрация этого гена стремится к нулю или к 100 %. Иначе говоря, генный состав популяции медленно изменяется даже при отсутствии собственно эволюционного воздействия естественного отбора. А. Н. Колмогоров позднее математически продемонстрировал, что наибольшие темпы изменения генотипического состава популяции характерны не для больших и не для малых популяций, а для серии полуизолятов с периодически возникающим генетическим обменом между ними (Колмогоров, 1935).

Появление учения о генетико-автоматических процессах явилось результатом деятельности группы ученых. Дубинин и Ромашов упоминали, что в генетической части этой гипотезы обсуждение приняли А. А. Малиновский, Д. В. Шаскольский, З. С. Никоро, В. П. Эфроимсон, В. С. Кирпичников, по экологическим аспектам эволюционных процессов ценные замечания внесли А. Н. Формозов, С. А. Северцов, В. В. Алпатов (Дубинин, Ромашов, 1932b).

Рождение этой гипотезы является характерным примером коллективного рождения нового в научном познании. В современной науке актуальным стал вопрос организации взаимосвязи и взаимодействия ученых различных направлений и даже различных дисциплин. Такое взаимодействие должно помочь взглянуть на объекты познания более системно и разносторонне. Особенность характера Дубинина заключалась в том, что он сумел подхватить идеи неадаптивности эволюционных изменений, обсудить проблему с талантливыми учеными и обобщить систему научной информации в гипотезу генетико-автоматических процессов. В. Н. Сойфер описывает, что идеи С. С. Четверикова о накоплении видом мутаций и стохастическом изменении их концентраций Дубинину сообщил Ромашов. Поняв важность данного вопроса для понимания эволюционных процессов, происходящих в популяциях, Дубинин предложил продолжить данные исследования совместно (Сойфер, 2006). Первая совместная работа ученых сначала была доложена в форме доклада в лаборатории Дубинина, а затем опубликована в «Биологическом журнале» (Дубинин, Ромашов, 1932b). Позже сам Ромашов указывал, что его основная работа по теории генетико-автоматических процессов была написана совместно с Дубининым, что в некоторой степени затрудняло присуждение Ромашову степени доктора биологических наук без защиты диссертации[15].

С. С. Четвериков, говоря о проблеме неадаптивной эволюции, отмечал, что его собственные идеи о сложности проявления мутаций в связи с рядом «неправильностей» не привели в свое время к теории о генетико-автоматических процессах.

[15] СПбФ АРАН. Ф. 895. Оп. 3. Д. 1460. Л. 1.

В лекции, прочитанной в 1936 г., он отмечал, что вопрос об этих «неправильностях» проанализировали его ученики: Ромашов и Дубинин (Бабков, 1985).

Среди основных процессов, приводящих к накоплению наследственной изменчивости, Ромашов и Дубинин выделяли мутационный процесс, генетико-автоматические процессы и процессы, определяемые действием естественного отбора. Генетико-автоматические процессы определяют непрерывное движение генов в популяции и ведут к дифференциации генного содержания популяций через нивелировку единично возникающих мутаций и через распространения некоторых генов до известных концентраций. Причем генетико-автоматические процессы, по мнению авторов, иногда приводят эту дифференциацию до полной гомозиготности по тому или иному случайному аллеломорфу.

Основные черты генетико-автоматических процессов были выяснены на примере равномерно размножающихся лабораторных популяций дрозофил. Такая форма размножения была выбрана в связи с тем, что она с наибольшей ясностью продемонстрировала прохождение генетико-автоматических процессов. В природе же протекают в основном различные формы неравномерного размножения. Под размножающейся частью популяции исследователи понимали группу особей, которая в данном поколении достигает зрелости и способна оставлять потомство. В естественных условиях можно наблюдать все переходы от популяций, где размножаются практически все особи, до популяций с малым числом размножающихся особей. В период перехода от обширно размножающейся популяции к популяции с малочисленной интенсивностью размножения роль генетико-автоматических процессов резко возрастает, что обусловливает бурную перестройку генного состава популяции.

В проведенных исследованиях было вскрыто значение стохастических процессов для генетической структуры вида и для его эволюционной динамики. Эти процессы подхватывают мутационный материал и включают его в генное содержание популяций. Концентрация мутаций иногда поднимается до такой величины, когда в эволюционное изменение включается приспособительная трансформация вида. Впоследствии идеи о неадаптивности эволюционных преобразований снова приобрели актуальность в работах по эволюционной биологии. На основе анализа белкового полиморфизма возникла идея «нейтральной эволюции», основывающейся на неадаптивности эволюционных процессов, которые объясняются механизмами накопления нейтральных мутаций (Kimura, 1962; 1965; 1968; 1971; 1991). Подобные идеи были высказаны также сторонниками недарвиновской эволюции (King, Jukes, 1969). К приведенным современным концепциям можно привести ряд критических замечаний, которые учитывались как раз в исследованиях по генетико-автоматическим процессам. Дубинин и Ромашов, говоря о стохастических процессах изменения частоты генов, не отрицали роли естественного отбора в микроэволюции, а дополнительно предлагали лишь новый механизм эволюционных изменений, не зависящий от него.

В современных исследованиях популяций с большой численностью особей часто пренебрегают эффектом дрейфа генов. Однако существуют две группы вопросов, при решении которых нельзя обойтись без оценки этого фактора. Одна из них — распределение частот генов в системе малых популяций, которое играет важную роль в исследовании генетической структуры популяции.

Вторая — исследование судьбы отдельной мутации, что позволяет установить роль естественного отбора и степень его взаимодействия с генетико-автоматическими процессами при формировании изменчивости, материала для эволюционного процесса (Северцов, 1987, с. 63–64).

Популяционно-генетические механизмы эволюции

Параллельно со своими генетическими исследованиями Дубинин занимался изучением популяционно-генетических процессов, разрабатывая фундаментальные проблемы, которые легли в основу синтетической теории эволюции. Становление генетики в России первоначально шло независимо от дарвинизма. Более того, некоторые открытия в области генетики находились в противоречии с основными постулатами дарвинизма. Например, Ю. А. Филипченко писал: «Учение об изменчивости и вся современная генетика, частью которой оно является, отнюдь не связаны неразрывным образом с эволюционным учением. [...] Генетик может спокойно разрабатывать свою область, даже не вспоминая об эволюции. Вполне мыслима позиция генетика, являющегося глубоким агностиком в вопросах эволюции» (Филипченко, 1929, с. 249–250).

Период примерно с 1900 до начала 1930-х гг. характеризовался резким конфликтом генетики и эволюционной теории. Природа этого конфликта нашла свое отражение в словах С. С. Четверикова: «Генетика в своих выводах слишком резко и определенно затрагивает некоторые уже давно сложившиеся общие теоретические взгляды, слишком жестко ломает привычные, глубоко гнездящиеся представления, а наша теоретическая мысль неохотно меняет колеи привычных логических обобщений на неровную дорогу новых, хотя бы и более соответствующих нашим взглядам построений. В такое же противоречие с обычными взглядами впала генетика и по отношению к нашим общим эволюционным представлениям, и в этом, несомненно, гнездится причина, почему менделизм был встречен так враждебно со стороны многих выдающихся эволюционистов» (Четвериков, 1926, с. 3).

В условиях временного кризиса эволюционной теории многие генетики попытались рассмотреть эволюционные процессы, привлекая новые сведения о генетических особенностях организмов, популяций, видов. Н. Н. Воронцов отмечал, что в 1920-е гг. многие генетики рассматривали эволюционный процесс как результат взаимодействия внутренних и внешних факторов (Воронцов, 1999).

Важнейшим материалом для эволюционной биологии является изучение наследственной изменчивости. Исследование генетической изменчивости подразумевает ответ на целый комплекс вопросов: каковы уровни мутационной изменчивости и какие механизмы ее поддерживают, что такое адаптивная норма и генетический груз мутаций, как генетическая изменчивость используется для эволюционных преобразований? Ответить на эти вопросы пытались ученые с самого начала зарождения эволюционной генетики. Особая заслуга в изучении наследственных изменений принадлежит работам по генетике популяций и изучению мутаций учениками научной школы Дубинина. Работы по эволюционной генетике сотрудников Института экспериментальной биологии

стали продолжением традиций, заложенных в этом же институте Четвериковым (см. главу 3). Анализ генетической изменчивости был проведен в работах Четверикова, изучавшего геленджикскую популяцию *Drosophila melanogaster* (Четвериков, 1926, 1927). Вскоре подобные работы были сделаны Н. В. Тимофеевым-Ресовским и его супругой на популяциях *Drosophila melanogaster* из Берлина (Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Resovsky N. W., 1927), а также Е. И. Балкашиной и Д. Д. Ромашевым на популяции *Drosophila funebris* из Москвы, Петровско-Разумовского, Киева и Ташкента (1929–1931). Данные Балкашиной и Ромашева были опубликованы лишь в 2000 г. в книге, посвященной 95-летию академика Н. П. Дубинина, «Проблемы гена и эволюции» (Дубинин, 2000). Подобная участь постигла работы по эволюционной генетике *Drosophila melanogaster* из 14 географических пунктов, среди которых Батуми, Владикавказ, Дилижан, Пятигорск. Данные генетического анализа стало возможным опубликовать все в той же книге. Кавказские популяции *Drosophila melanogaster* изучали Н. П. Дубинин, С. Я. Бессмертная, М. А. Гептнер, К. А. Панина, С. В. Сапрыкина, Б. Н. Сидоров, С. Ю. Гольдат, Л. В. Ферри и М. Г. Цубина.

Популяции из одного населенного пункта были названы экогенотипом. Экогенотип «Геленджик» имел относительно очень разнообразный генный состав, так как в популяции было найдено 19 мутаций; в популяции «Ессентуки» — 6 мутаций (без леталей), а популяция «Дилижан» практически без резких мутационных изменений. Было также замечено, что часто гены, приводящие к летальным или полулетальным последствиям, достигают в экогенотипе высоких концентраций. Явно такое количество «вредных» мутаций не имело никакого приспособительного значения и появлялось в изолированных популяциях, взявших свое начало от такого числа «основателей».

Интересным в исследованиях представляется тот факт, что кроме ярко выраженных мутаций экогенотипы содержат большое количество «малых мутаций», не имеющих выраженного фенотипического проявления. Наличие этих малых мутаций было обнаружено при помощи экспериментального отбора на материале различных популяций *Drosophila*. Было показано, что определенные формы отбора через разное сочетание малых мутаций изменяли проявление отбираемого признака. Насыщенность природных популяций мутационными генами от больших и до малых величин позволила вскрыть реальную дифференциацию наследственного содержания вида, который распадается на огромное количество экогенотипов.

Внутривидовой полиморфизм и видообразование

Немаловажное значение в понимании процессов генетической дифференциации в популяциях современные ученые придают явлениям полиморфизма. Дубинин предложил явления изменчивости подразделять на категории гетерогенного и группового систематического полиморфизма. Под гетерогенным систематическим полиморфизмом понималось фенотипическое различие форм. Эти различия могут быть обнаружены внешне, то есть морфологически, а также выявляться только на физиологическом уровне. Самым простейшим случаем

такого полиморфизма является незначительное вкрапление в популяцию аберрантных форм особей. При более высоком развитии полиморфизма популяции представляют из себя гетерогенную смесь различных генотипов. Под групповым систематическим полиморфизмом ученый понимал распад вида на группы, характеризующиеся определенными фенотипическими признаками. Примером таких групп могут быть экологические и географические расы. Поскольку популяция состоит из фенотипически различных особей, то можно говорить о систематическом гетерогенном полиморфизме. При наличии популяций, различающихся характерным комплексом видимых свойств, Дубинин говорил о групповом систематическом полиморфизме.

Зависимость полиморфизма от различных условий экологии обитания популяций была детально исследована на *Drosophila funebris* Н. П. Дубининым и Г. Г. Тиняковым (1940–1941, 1944–1948). Изучение инверсий (перевернутых на 180° участков хромосом) показало, что в особях из популяций сельских местностей число инверсий было невелико (около 1 %) и встречались они в редких гетерозиготных особях. В городах число инверсий было очень большим, причем как в гетерозиготном, так и в гомозиготном состоянии. Данное явление было объяснено особенностями экологических условий городов, которые отличаются от таковых в сельской местности. Оказалось также, что частота инверсий в различных городах различна, однако всегда выше по сравнению с сельской местностью. Н. П. Дубинину, Н. Н. Соколову и Г. Г. Тинякову удалось показать: как полиморфизм сельских популяций переходит к новому соотношению нормальных и инверсионных хромосом в городских популяциях; новый уровень хромосомной изменчивости достаточно устойчиво сохраняется в качестве генотипической реакции популяции на новые экологические условия обитания (Дубинин, Соколов, Тиняков, 1937; Дубинин, Тиняков, 1947а).

Подробное изучение наследственной изменчивости в природе дало возможность продемонстрировать, что эволюция видов базируется на сложной системе накопленных генов, которые возникают в предшествующих поколениях. Накопленные генетические системы имеют огромное значение в процессах видообразования, так как являются источниками скрытых резервов изменчивости. Одной из причин появления такого разнообразия является гетерозис. Дубинин отводил не последнюю роль явлению гетерозиса при накоплении изменчивости в популяциях. Для разработки теории гетерозиса большое значение имели исследования Дубинина по генетике популяций дрозофилы. В 1948 г. Н. П. Дубинин обосновал концепцию об интеграции наследственных систем на базе адаптивного значения внутрипопуляционной гетерозиготности. Как показало изучение и описание популяций дрозофилы, нормальная жизнеспособность их базируется на гетерозиготных структурах. Эволюция популяций идет путем сочетания наиболее благоприятных генных комплексов. Оптимальный адаптивный фенотип развивается лишь при наличии гетерозиготного комплекса генов. Причем Н. П. Дубинин установил, что адаптивность гетерозиготности устанавливается той средой, в которой обитает популяция. Дубинин и Тиняков описали случай нахождения в популяциях *Drosophila funebris* как морфологически нормальных хромосом так и хромосом, несущих инверсии (Дубинин, Тиняков, 1947а; 1947б). Причем предполагалось, что в зависимости

от места обитания адаптивное значение имеют разные сочетания хромосом, а гетерозиготность по разным инверсиям имеет географический градиент и изменяется по сезонам годового цикла жизни популяции. По мнению ученых, отбор в популяциях приводит к появлению хорошо сбалансированных гетерозиготных генетических систем, которые обеспечивают приспособленность к меняющимся условиям среды. Ученые не мыслили явление гетерозиготности без гетерозиса. Причиной тому явился постоянно протекающий в природе процесс накопления самых различных мутаций, следовательно, гетерозиготность представлялась одним из основных свойств организмов в природе. Проведенные исследования популяций на гетерозиготность показали, что каждая особь гетерозиготна хотя бы по двум-трем мутациям. Инбридинг у таких форм может впоследствии приводить к депрессии, так как выщепляются гомозиготы по разным мутациям. Нормальные приспособленные особи соответственно являются гетерозиготами. Однако не только наличие в скрытом виде разных вредных мутаций определяет гетерозиготность диких особей. Дубинин показал, что приспособительные количественные признаки также могут базироваться на гетерозиготности. Высокоплодовитые самки дрозофилы в природных популяциях — гетерозиготы, а их потомство распадается на отдельные линии (Дубинин, 1947б).

Проблема начальных стадий эволюции является наиболее важной для понимания видообразования в целом. Особенно интерес к данной проблеме возрос в первой половине XX столетия, во время зарождения популяционной генетики. Одними из первых, кто попытался объяснить не только происхождение различий в популяциях, но и генетические процессы видообразования, был Дубинин. По его мнению, появление новых признаков, приводящих к видообразованию, постепенно готовится отбором на базе интеграции целых систем наследственных уклонений, что доказывает дарвиновскую концепцию о ведущей роли отбора. Причем отбор в популяциях, как считал Дубинин, идет с постепенной интеграцией генных комплексов и непрерывностью эволюционных изменений (Дубинин, 1948).

Много сил и энергии посвятил Дубинин разработке теории мутагенеза. Особый интерес у него вызвали проблемы механизма и регуляции структурного мутагенеза хромосом, качественного изменения в процессе образования структурных мутаций хромосом, генетического груза в популяциях. Исследования по данным проблемам он проводил на своем излюбленном объекте *Drosophila*. В 1930-е гг. были проведены работы по скрещиванию диких дрозофил с лабораторными линиями. На третьем поколении, по словам Дубинина, перед ним открылся новый мир генетических явлений. Эти опыты в новом свете раскрывали генетические процессы, действующие в естественной популяции. Перевод не отдельных генов, а целых их блоков в составе хромосом в гомозиготное состояние показал, что дикие популяции несут десятки процентов разнообразных мутаций. Главное же состояло в том, что в наследственности внешне совершенно здоровых, нормальных особей были найдены не только жизнеспособные, но и многочисленные так называемые летальные и полулетальные мутации. В отдельных популяциях число хромосом с различными летальными генами достигало 40–50 %. Например, в 1934 г. Дубинин обнаружил, что в популяции Кутаиси более 40 % дрозофил были гетерозиготны по летальному гену. Каждый

из этих генов в гомозиготном состоянии поражал зиготу, оплодотворенная яйцеклетка не развивалась в личинку. Это показало, что генотип популяций дрозофил насыщен крайне вредными мутациями. На основе полученных сведений было высказано предположение, что мутационный процесс, то есть постоянное возникновение новых наследственно уклоняющихся форм, является необходимым для популяций и видов, ибо без этого не будет их эволюции, но это также имеет и свою отрицательную сторону в виде скрытого от обычного наблюдателя шлейфа летальных и других вредных мутаций (Дубинин, Гептнер, Демидова, Дьячкова, 1936). В результате в каждом поколении рождается очередное количество генетических жертв.

Позднее Холдейн разработал теорию о средней приспособляемости генотипов (Haldane, 1939). Он предложил определить приспособленность генотипа как среднее число потомков от индивида, имеющего данный генотип. Средняя приспособленность генотипа равна почти единице у быстро увеличивающейся популяции, отметающей вредные мутации. Для отрицательных мутаций возникает равновесие между давлением мутаций и отрицательным отбором. Адаптивность генотипов, несущих в гомозиготном состоянии рецессивные летальные мутации или мутации полной стерильности, равна нулю. В каждом отдельном случае частота появления особей, гомозиготных по летальным рецессивным мутациям, или особей, гетерозиготных по доминантным мутациям, равна количеству вновь возникающих мутаций. На популяционном уровне можно суммировать влияние всех генотипов с пониженной адаптивностью. При повышенном мутационном давлении увеличивается отрицательный отбор и в популяции, и даже в видах в целом, приспособленность может резко падать.

В 1956 г. на основе разработок Н. Мортона, Д. Кроу, Г. Мёллера была опубликована углубленная теория генетического груза (Morton, Crow, Müller, 1956). Они предложили оценивать частоту вредных мутаций в геноме (гетерозиготы по рецессивным мутациям), а также доминантных мутаций и гомозигот по рецессивным мутациям. Оба показателя было предложено измерять в летальных эквивалентах. Летальный эквивалент — это сумма вредных проявлений мутаций, эквивалентная одной смерти. Такой эквивалент, равный единице, слагается, в частности, от действия двух мутаций, которые ведут к смерти в 50 %. Авторы разработали ряд формул для оценки вклада одного гена и суммарного действия вредных генов в популяции.

Впоследствии эта концепция генетического груза активно обсуждалась популяционными генетиками (Li, 1963; 1967; Sanghvi, 1963). Д. Кроу полагал, что осложнения такой оценки генетического груза связаны с тем, что иногда в популяциях распространен сбалансированный полиморфизм, при котором гомозиготные особи имеют пониженную, а гетерозиготные — повышенную приспособленность (Crow, 1958; 1970). Таким образом, математическая модель генетического груза нуждалась в серьезных поправках.

Говоря о генетическом анализе процессов эволюции в популяциях, Дубинин утверждал, что характер распределения особей по ареалу, степень изоляции и степень смешения популяций при миграциях, численность популяций, распространение вида в новые области, угасание вида и сокращение его ареала, степень специализации в процессе приспособления к определенным факторам

среды, особенность раздробления популяций на границах ареалов, где вид разрежен и отдельными колониями проникает в необычные условия среды, в результате чего резко обостряется действие факторов отбора и изоляции, сезонные и многолетние циклические колебания численности популяций, — всё это имеет решающее значение для генетического анализа процессов видообразования (Дубинин, 1947а; 1947б; 1947в; 1947г). Причем он указывал на три основные формы образования специализированных групп (рас) внутри вида: появление микротопографических, экологических и географических рас. Самой низшей формой рас являются так называемые микрорасы, которые представлены отдельными изолированными микропопуляциями. Такие микропопуляции были названы топографическими расами, в связи с тем что главной причиной их появления служит чисто пространственная невозможность скрещивания особей разных популяций. Именно в таких микропопуляциях доминирующее значение играют процессы, насыщающие популяции отдельными случайными мутациями или их комбинациями. Ученый доказательно писал о случайности возникновения различных изменений и их эволюции в подобных микропопуляциях. Поэтому факторы изоляции могут проявляться очень резко и сдвигают всё направление эволюции. Причем происходит, как правило, изоляция случайных признаков, которая приводит к появлению нового материала для более длительного отбора.

Такие вопросы неадаптивной эволюции не были ясны для многих ученых начала XX столетия. Создание теории о генетико-автоматических процессах в популяциях позволило решить эти проблемы. Естественно Дубинин не сводил эволюцию только к изменениям под действием генетико-автоматических процессов. Напротив, при отсутствии естественного отбора микропопуляции не смогли бы удержаться в природе и погибли бы. При очень длительной изоляции сами по себе процессы, идущие в изолированных микропопуляциях, как правило, никакого эволюционного значения не имеют. Одностороннее приспособление к определенным локальным условиям среды и случайные сдвиги в концентрации генов в тех крайних формах, которые характерны для малых полностью изолированных колоний, часто идут к тупику эволюции, ибо в этих условиях факторы изоляции встают на пути деятельности отбора. Если после некоторого периода изоляции происходит рост популяции, связанный с выходом ее на новые территории, а затем распад на систему соподчиненных популяций или происходит ее объединение с другими, ранее изолированными популяциями, то микротопографическая популяция из-за наличия в ней специфического генофонда может оказать существенную роль в образовании и эволюции новых форм. Если система генов такой микропопуляции подхватывается отбором, то она может привести к появлению экологической или географической расы, а может быть и даже нового вида.

Таким образом, в эволюции микротопографических рас, по словам Дубинина, была обнаружена определенная доля случайности в процессах размножения и изменения генных комплексов. Это в какой-то мере является неблагоприятным условием для протекания приспособительной прогрессивной эволюции. Однако в иных условиях, когда в системе вида имеется комплекс неполно изолированных популяций, те же стохастические процессы, которые в малых изолированных колониях нарушали деятельность

отбора, здесь становятся факторами, помогающими отбору. В системе неполноизолированных популяций эти процессы в состоянии поднимать и снижать концентрацию разных аллелей, что приводит к широкому дифференцированию генотипов по разным популяциям. Благодаря этому генетическая дисперсия и эволюционный потенциал вида становятся огромными.

Дубинин подчеркивал, что генное разнообразие не остается вне действия отбора, характер которого обусловлен экологическими факторами среды. В результате в каждой популяции проявляется целый комплекс генетической информации как следствие стохастических процессов и деятельности отбора. В связи с этим ученый называет генетические системы в популяциях экостохагенотипами, вкладывая в данное понятие роль и случайных процессов и действия отбора, то есть подобие некоторой золотой середины. Поскольку в экостохагенотипах отражены вредная, полезная и нейтральная стороны мутаций, их нельзя смешивать с наследственной системой, свойственной экологическим расам.

Особую роль в процессе видообразования, по мнению Дубинина, играют экологические расы, которые появляются как генотипические реакции вида в ответ на определенную направленность отбора. В основу образования экологических рас он положил действие процессов мутации, наличие динамической системы наследственности внутри вида и действие естественного отбора, принимающего локальные формы в разных местах обитания.

Кроме экологической дифференциации в популяциях была отмечена и географическая дифференциация. Процессы происхождения географических рас и их превращений в новые виды, конечно, базируются на процессах, преобразующих наследственность рас. Исследования по генетике географических рас показали не только факт их наследственной закрепленности, но и установили характер наследования, который в первую очередь оказался связанным с полигенной наследуемостью. Такая полигенная возможность позволяет разновидностям приспосабливаться к различным географическим условиям. Во многих случаях географическая изменчивость не проявляется морфологически во внешних признаках. Дубинин и Тиняков установили географический градиент популяции *Drosophila funebris* в отношении инверсий (Дубинин, Тиняков, 1947а; 1947б). Изучение кариотипической структуры популяций показало, что имеется определенная закономерность в распределении инверсий с севера на юг. Например, учеными был установлен интересный факт различия в соотношении инверсий некоторых хромосом по мере движения с севера на юг (число хромосомных инверсий возрастало). Адаптивное значение разных инверсий было показано учеными как в опытах с лабораторными культурами, так и в природе. Ученые предполагали, что географический градиент в распространении инверсий осуществляется на основе адаптаций у гетерозигот, что приводит к дифференциальному размножению разных типов хромосомных структур в разных условиях среды. Адаптации, связанные с инверсиями, имеют в своей основе физиологическое действие генов. В инверсиях создается сложный генокомплекс, который имеет доминантное влияние (Дубинин, Тиняков, 1946; Dubinin, Tiniakov, 1946a; 1946b).

Дубинин считал, что появление физиологического разобщения — один из центральных моментов преобразования расы в вид, то есть один из главных

моментов видообразования. В основе физиологической изоляции лежат генетические механизмы. При дивергенции рас создаются новые генные комплексы и накапливаются сложные хромосомные различия, в результате чего генотипы разных рас становятся несовместимыми и гибриды, возникшие при их скрещивании, гибнут или оказываются стерильными. Источники несовместимости видов лежат в популяционной наследственной изменчивости, и признаки физиологической изолированности появляются в процессе эволюции популяций, как и другие особенности, связанные с начинающейся дивергентной эволюцией (Дубинин, 1947).

Интересны исследования Дубининым вопросов модификационной изменчивости, так как ее роль в эволюции и селекции установить очень трудно. При этом было давно замечено, что многие отклонения среды, видоизменяя развитие особей, тем не менее, не сказываются на признаках последующих поколений. Данные о развитии особей и индивидуальной реактивности на влияние факторов среды показали, что развитие имеет пластичный характер и организмы способны развивать разные признаки, имеющие целесообразный характер в ответ на разное воздействие среды. Развитие организма всегда имеет лабильный характер, утверждал Дубинин. До этого долгое время не был решен вопрос о том, какое отношение имеют адаптивные модификации к наследственности. Дубинин утверждал, что конкретные формы измененных признаков, которые появляются у организмов вследствие адаптивной модификации, конечно, не имеют адаптивного характера. Однако способность данного организма к развитию известного диапазона разных признаков в разных условиях среды на основе адаптивных модификаций, безусловно, наследственна (Дубинин, 2000).

Анализируя, микроэволюционные взгляды ученого, следует сказать о том, что под микроэволюцией Дубинин понимал эволюцию форм, связанную воедино процессами, идущими в системе низших таксономических единиц, в которых потенциально возможен обмен генами. Он считал, что явления микроэволюции связаны с дифференцированием видов на расы и дивергенцией рас в новые виды. Процессы внутривидовой эволюции определяются двумя главными и при этом противоречивыми типами соотношений: между особями вида и условиями среды; между особями внутри вида и особями других видов. Эти противоречия требуют от вида создания двух разных типов видовых адаптаций. Один тип адаптаций связан с выработкой приспособлений к тем условиям среды, в которых вид существует в настоящее время. Эта адаптация приводит к тому, что вид многообразно реагирует на различие в условиях жизни по его ареалу и распадается на подвиды, расы и экотипы. Здесь на первый план выступает локальная адаптация, которая требует определенной устойчивости, основанной на появлении специализированных, локальных приспособлений.

Экспериментальное уменьшение числа хромосом

Интересными работами Н. П. Дубинина стали эксперименты по уменьшению числа хромосом у *Drosophila melanogaster*. В биологии известны четыре пути эволюции хромосомного комплекса: 1) изменение числа хромосом в результате

полиплоидии и гетерополиплоидии; 2) неравномерное перераспределение наследственного материала между хромосомами и внутри хромосом; 3) изменение хромосомного комплекса путем отбора, когда отдельные гены влияют на форму или другие особенности хромосом; 4) мутации, изменяющие структуры хромосом.

К началу исследований в этой области сотрудниками Отдела генетики Института экспериментальной биологии не было известно ни одного примера экспериментального изменения числа хромосом у животных без нарушения генного баланса, то есть без потерь или добавления генного материала. Исследования транслокаций в поколениях рентгенизированных мух позволило Н. П. Дубинину и Б. Н. Сидорову обнаружить интересную транслокацию, связанную с эффектом положения гена +*cubitus interruptus* (Дубинин, Сидоров, 1934). При осуществлении ряда скрещиваний особей с полученной транслокацией были получены самки и самцы с кариотипом, отличавшимся от обычного кариотипа *Drosophila melanogaster*.

На примере IV хромосомы было продемонстрировано, что генетически активная часть хромосомы способна отрываться от собственной нити веретена деления и спаиваться с какой-нибудь другой хромосомой. Впоследствии при потере освободившейся нити полученная структура может перейти в гомозиготное состояние; таким образом, экспериментально удалось получить уменьшение числа пар хромосом. Данные исследования смогли доказать возможность эволюции кариотипа в сторону уменьшения числа хромосом путем потери кинетических телец и спаивания генетически активного материала данной хромосомы с какой-нибудь другой. Поняв роль кинетических телец для эволюции числа хромосом, принимая при этом значение возможных перемещений генного материала, ученые логически подошли к вопросу об эволюции кариотипа рода *Drosophila*. Было предположено, что, возможно, дивергенцию видов (*Drosophila melanogaster, Drosophila willistoni* и др.) сопровождают эволюционные изменения кариотипов (Дубинин, 2000).

Поднятые в исследованиях Н. П. Дубинина и Б. Н. Сидорова вопросы остаются актуальными в настоящее время для генетиков, цитологов, эволюционистов. С конца 1980-х гг. проблему образования видов внутри отряда *Diptera* в результате хромосомных изменений активно разрабатывает В. Н. Стегний. По представлениям В. Н. Стегния, системные мутации, как необходимый материал для эволюции, представляют собой устойчивые изменения ориентации хромосом в ядрах генеративной и других тканей. Такие изменения в ориентации хромосом меняют регуляцию активности генов всего генома, приводя к физиологическим изменениям и репродуктивной изоляции новых форм от исходного вида (Стегний, 1991; 1993).

Работы по эволюционной тематике, выполненные под руководством Дубинина в Генетическом отделе Института экспериментальной биологии в 1930–1940-е гг., создали особое экспериментальное направление по изучению микроэволюционных процессов эволюции. Среди наиболее значительных открытий научной школы Дубинина в эволюционной генетике следует выделить:

1. Изучение генетической дифференциации вида по отдельным географическим и экологическим разобщенным популяциям дрозофилы.

2. Открытие большого числа особей, гетерозиготных по летальным и полулетальным мутациям, что в дальнейшем получило название генетического груза.

3. Исследование явлений сезонного изменения частот летальных мутаций.

4. Разработка теории генетико-автоматических процессов в популяциях.

5. Раскрытие роли структурных мутаций хромосом в эволюции популяций.

6. Доказательство действия естественного отбора на систему признаков, что приводит к отбору генных комплексов.

7. Экспериментальное изменение числа пар хромосом в кариотипе животных, моделирующее эволюционные процессы в природе.

8. Обоснование концепции мутационного процесса как адаптивного признака вида.

В настоящее время как никогда остро встала проблема поиска новой методологии в исследовании эволюционных процессов в популяциях различных видов. Анализ эволюционного наследия Н. П. Дубинина позволяет вскрыть теоретические и методологические предпосылки для дальнейших исследований в современной генетике, а также указывает на междисциплинарный подход (с привлечением достижений экологии, биохимии, цитогенетики, математического моделирования и других смежных дисциплин) в решении поставленных перед фундаментальной наукой задач.

В 2006 г., к 100-летию Н. П. Дубинина, вышла книга очерков и воспоминаний об ученом «Николай Петрович Дубинин и XX век», где член-корреспондент РАН А. А. Жученко справедливо писал, что Дубинин был «баловнем и одновременно наковальней собственной судьбы» (Николай Петрович Дубинин..., 2006). С одной стороны — мировое признание, с другой — преследование со стороны властей. Тем не менее Николай Петрович пользовался авторитетом среди коллег и друзей благодаря своим заслугам и гражданской позиции.

Литература

Академику Н. П. Дубинину — 60 лет // Вестн. АН СССР. 1967. № 4. С. 128.

Академику Н. П. Дубинину — 80 лет // Вестн. АН СССР. 1987. № 5. С. 132–133.

Академику Н. П. Дубинину — 90 лет // Вестн. АН СССР. 1997. Т. 67. № 6. С. 569.

Акифьев А. П. Генетика: осмысление прошлого // Вестн. АН СССР. 1991. № 1. С. 138–143.

Акифьев А. П. Генетика и судьбы. М. : Центрполиграф, 2001. 321 с.

Акифьев А. П., Дубинина Л. Г. Очерк научной биографии академика Н. П. Дубинина // Дубинин Н. П. Избранные труды. М. : Наука, 2000. Т. 1 : Проблемы гена и эволюции. С. 10–56.

Акифьев А. П., Дубинина Л. Г. Предисловие // Дубинин Н. П. Избранные труды. М. : Наука, 2002. Т. 4 : История и трагедия советской генетики. Философские проблемы генетики. С. 307–312.

Александров В. Я., Лебедев Д. В. Это было «Письмо трехсот» // Правда. 1989. 27 янв. С. 4.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 216 с.

Бабков В. В. Как ковалась победа над генетикой // Человек. 1998. № 6. С. 82–90.

Басенко З. Известен всему миру // Раб. Кронштадт. 1977. 12 нояб.

Бочков Н. П. Методологические и социальные вопросы современной генетики человека // Филос. и совр. естествозн. Вып. 2. М. : Знание, 1982. С. 70–89.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 640 с.

Дряновская О. А. Академик Н. П. Дубинин — съвест на съветската генетика // Природа и знание. 1987. № 7. С. 33–34.

Дряновская О. А. Академик Н. П. Дубинин — учен, творец, майстор на художественото слово // Наука. 2000. Т. 12. С. 55–59.

Дубинин Н. П. Исследование явления ступенчатого аллеломорфизма у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1929. Сер. А. Т. 5. Вып. 2. С. 53–84.

Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперим. биол. 1931. Сер. А. Т. 7. Вып. 5–6. С. 463–479.

Дубинин Н. П. Генетика адаптивного аберративного полиморфизма в популяциях *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1947а. Т. 58. № 2. С. 299–302.

Дубинин Н. П. Генетическая основа адаптивного полиморфизма и ее значение в эволюции // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 58. № 7. С. 1497–1500.

Дубинин Н. П. Мутация и естественный отбор в опыте с природными популяциями // Докл. АН СССР. 1947в. Т. 55. № 4. С. 541–544.

Дубинин Н. П. Физиологические мутации в популяциях // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1947г. № 4. С. 487–512.

Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журн. общ. биол. 1948. Т. 9. № 3. С. 203–244.

Дубинин Н. П. Птицы лесов нижней части долины реки Урал. М. : Изд-во АН СССР, 1953. Ч. 1. 127 с.

Дубинин Н. П. Птицы лесов долины р. Урал. М. : Изд-во АН СССР, 1956. Ч. 2, 3. 308 с.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 743 с.

Дубинин Н. П. Генетика и будущее человечества. М. : Знание, 1971. 32 с.

Дубинин Н. П. Вечное движение. М. : Политиздат, 1973. 448 с.

Дубинин Н. П. Наследование биологическое и социальное // Коммунист. 1980. № 11. С. 62–74.

Дубинин Н. П. Вечное движение. М. : Политиздат. 1989. 448 с.

Дубинин Н. П. История и трагедия советской генетики. М. : Наука. 1992. 383 с.

Дубинин Н. П. Избранные труды. Т. 1. Проблемы гена и эволюции. М. : Наука, 2000. 546 с.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932а. Т. 1. Вып. 5–6. С. 3–52.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетико-автоматические процессы и проблемы экогенотипов // Биол. журн. 1932б. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.

Дубинин Н. П., Сидоров Б. Н. Зависимость действия гена от его положения в системе // Биол. журн. 1934. Т. 3. № 2. С. 307–331.

Дубинин Н. П., Сидоров Б. Н. Эффект положения гена hairy // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 3. С. 555–568.

Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Структурная изменчивость хромосом в популяциях города и сельской местности // Докл. АН СССР. 1946. Т. 51. № 2. С. 151–154.

Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Экология города и распространение инверсий у *Drosophila funebris F.* // Докл. АН СССР. 1947а. Т. 56. № 8. С. 865–867.

Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида *Drosophila funebris F.* // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 56. № 9. С. 965–967.

Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость // Биол. журн. 1937. Т. 6. № 5–6. С. 1007–1054.

Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Демидова З. А., Дьячкова Л. И. Генетическая структура популяций и ее динамика в диких населениях *Drosophila melanogaster* // Биол. журн. 1936. Т. 5. Вып. 6. С. 939–976.

Жимулёв И. Ф., Дубинина Л. Г. Новое о «Письме трехсот» — массовом протесте советских ученых против лысенковщины в 1955 г. // Вестн. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 1. С. 13–33.

Захаров И. К., Шумный В. К. К 15-летию совещания «О состоянии и перспективах развития генетики в СССР» // Вестн. ВОГиС. 2003. № 26. С. 1–3.

К 70-летию академика Н. П. Дубинина // Вестн. АН СССР. 1977. № 4. С. 140–141.

К 80-летию Николая Петровича Дубинина // Генетика. 1987. Т. 23. № 1. С. 189–191.

Кокин Л. А. Добывается истина // Москва. 1965. № 10. С. 166–180.

Кокин Л. А. Качели Николая Дубинина // Прометей. 1969. № 7. С. 108–125.

Колмогоров А. Н. Уклонения от формулы Харди при частичной изоляции // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3. С. 129–132.

Левина Е. С. «Круцин» имеет свою судьбу... (экспериментальная биология в онкологии: история и современность) // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2000. № 1. С. 3–33.

Максимович Г. Один из многих. О судьбе Н. П. Дубинина // Техника — молодежи. 1980. № 4. С. 42–44.

Максимович Г. Путевка в жизнь Николая Дубинина // Культпросвет раб. 1986. № 11. С. 7–9.

Мёллер Г. Г., Прокофьева А. А. Непрерывность и дискретность наследственного вещества // Докл. АН СССР. 1934. Т. IV. № 1–2. С. 74–83.

Морган Т. Х. Экспериментальные основы эволюции. М. ; Л. : Биомедгиз, 1996. 250 с.

Музрукова Е. Б. Научная программа Т. Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1993. 355 с.

Музрукова Е. Б. Т. Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т. Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия. М. : Грааль, 2002. 310 с.

Музрукова Е. Б., Назаров В. И., Чеснова Л. В. Из истории советской генетики // Репрессированная наука. СПб. : Наука, 1994. Вып. 2. С. 243–251.

Николай Петрович Дубинин и XX век: современники о жизни и деятельности: письма, материалы, воспоминания: к 100-летию со дня рождения / сост. Л. Г. Дубинина, И. Н. Овчинникова. М. : Наука, 2006. 746 с.

Новокшонов Ю. М. «Ради этого стоит жить...». Диалог с академиком Н. П. Дубининым, с экскурсом в историю его биографии, с размышлениями и комментариями // Моск. правда. 1977. 30 окт. С. 3.

Пилиповский Я. С вершины времени. О жизненном пути и творчестве Н. П. Дубинина // Учит. газ. 1974. 1 мая.

Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяциях // Журн. эксперим. биол. 1931. Т. 7. Вып. 4. С. 442–454.

Северцов А.С. Основы теории эволюции. М. : Изд-во МГУ. 1987. 320 с.

Серебровский А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана (К проблеме геногеографии) // Журн. эксперим. биол. 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 62–146.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П., Агол И. И., Слепков В. Н., Альтшулер В. Е. Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1928. Сер. А. Т. 4. Вып. 34. С. 161–180.

Сойфер В. Н. Тень Ленина его усыновила... М. : ЧеРо, ДДФ Фаундейшн, 2006. 432 с.

Сонин А. С. «Дело» Жебрака и Дубинина // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2000. № 1. С. 34–68.

Стегний В. Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск : Изд-во Том. у-та, 1991. 137 с.

Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск : Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. 110 с.

Фандо Р. А. Научная школа Н. П. Дубинина // Годич. науч. конф. Ин-та ист. естествозн. и тех. им. С. И. Вавилова РАН. М. : Диполь-Т, 2002а. С. 216–218.

Фандо Р. А. Н. П. Дубинин и исследования явлений ступенчатого аллеломорфизма // Социокульт. пробл. науки и тех. : сб. тр. Вып. 1. М. : Спутник+, 2002б. С. 115–127.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. Л. : Госиздат, 1929. 275 с.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.

Четвериков С. С. Теоретическая предпосылка генотипического анализа видов в роде *Drosophila* // Тр. 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в Москве 4–10 мая 1925 г. М. : Главнаука, 1927. С. 163–164.

Шаров А. Заметки о генетике // Знамя. 1965. № 4. С. 168–171.

Crow J. F. Some possibilities for measuring selection intensities in man // Human Biology. 1958. Vol. 30. P. 1–13.

Crow J. F. Genetic loads and the cost of natural selection // Mathematical Topics in Population Genetics. Berlin : Springer-Verlag. 1970. P. 128–177.

Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris* // Genetics. 1946a. Vol. 31. № 6. P. 537–545.

Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Natural selection and chromosomal variability in populations of *Drosophila funebris* // Heredity. 1946b. Vol. 37. № 2. P. 39–44.

Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford : Clarendon Press, 1930. 272 p.

Haldane B. S. The theory of the evolution of dominance // J. of Genetics. 1939. Vol. 37. P. 365.

Kimura M. On the probability of fixation of mutant genes in a population // Genetics. 1962. Vol. 47. P. 713–719.

Kimura M. A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters // Proc. Nat. Acad. of Sci. USA. 1965. Vol. 54. P. 731–736.

Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. Vol. 217. № 5129. P. 624–626.

Kimura M. Theoretical foundation of population genetics at the molecular level // Theoretical Population Biology. 1971. № 2. P. 174–208.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution: a review of recent evidence // Japanese Journal of Genetics. 1991. № 66. P. 367–386.

King J. L., Jukes T. H. Non-Darwinian evolution // Science. 1969. Vol. 164. P. 788–798.

Li C. C. Decrease of population fitness upon inbreeding // Proc. Nat. Acad. of Sci. USA. 1963. Vol. 49. P. 439–445.

Li C. C. Genetic equilibrium under selection // Biometrics. 1967. Vol. 23. P. 397–484.

Morton N. E., Crow J. F., Muller H. J. An estimate of the mutations damage in man from data on consanguineous marriages // Proc. Nat. Acad. of Sci. USA. 1956. Vol. 42. P. 855–863.

Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Resovsky N. W. Genetische Analyse einer Freilebenden *Drosophila melanogaster* — Population // Wilhelm Roux' Archiv fur Entwicklungsmechanik der Organismen. 1927. Bd. 109. S. 70–109.

Sanghvi L. D. The concept of genetic load: a critique // Amer. J. of Human Genetics. 1963. Vol. 15. P. 298–309.

Sturtevant A. H. The effects of unequal crossing-over at the Bar-locus in Drosophila // Genetics. 1925. № 10. P. 117–147.

Sturtevant A. H., Schultz J. The inadequacy of the sub-gene hypothesis of the nature of the *scute* allelomorphs of *Drosophila* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1931. Vol. 17. P. 265–270.

Wright S. Evolution in mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

Глава 17
Е. И. ЛУКИН: РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА, ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Я. М. Галл, А. Е. Лукин

Ефим Иудович Лукин (1904–1999) хорошо известен зоологам многих специальностей благодаря фундаментальным исследованиям в области систематики, гидробиологии, филогенетики и экологии. На протяжении всей жизни Лукин разрабатывал теорию эволюции в самых различных ее аспектах и практически на всех уровнях протекания самого процесса эволюции — от возникновения мутаций и модификаций, факторов, воздействующих на структуру популяций, вида и видообразования и до происхождения высших таксонов. Все научные исследования Лукин выполнил в г. Харькове, который в советское время быстро стал крупнейшим научным и техническим центром страны.

Научная деятельность Лукина в области теории эволюции анализировалась в ряде специальных публикаций и в переписке с крупнейшими биологами-эволюционистами (Гаузе, 1944; Dobzansky, 1944; Hudson, 1945; Аронова, Александров, 2005; Галл, 2005b). В биографическом очерке о жизни и деятельности Лукина, написанном его сыном, соавтором данной главы, А. Е. Лукиным (2005), проанализированы основные направления его деятельности в области зоологии, названы основные труды Лукина в области теории эволюции и приводится оценка его деятельности крупнейшими биологами-эволюционистами (Гаузе, Шмальгаузен, Доброжанский). Н. Н. Воронцов практически во всех публикациях по истории синтетической теории эволюции имя Лукина упоминает среди создателей теории (Воронцов, 1999; 2006). В письмах и публикациях крупнейших эволюционных биологов книга Лукина 1940 г. была оценена по высшим меркам и в самых различных аспектах.

Жизнь в науке

Ефим Иудович Лукин родился 8 октября 1904 г. на Украине, в расположенном на берегу Днепра г. Новогеоргиевске (сейчас он на дне Кременчугского «моря»). В 1911 г. семья переезжает в Харьков, и семилетний Ефим поступает

в гимназию. Следует отметить, что у него рано проявились интеллектуальные способности. В три года он научился читать и к 14 годам уже хорошо знал классическую русскую литературу, прочитал всего Толстого, Чехова, Тургенева, Гончарова, многое из Достоевского. Будучи 13-летним гимназистом, он впервые попал на спектакль Московского художественного театра и с тех пор до преклонных лет остался страстным поклонником театра и вообще искусства, видевшим всех знаменитых актеров и музыкальных исполнителей своего времени. В те же годы стал собирать уникальную библиотеку, большая часть которой погибла во время войны.

В адресованном жене письме от 7 октября 1942 г. он в частности пишет: *«Завтра мне 38 лет. 38 — число не юбилейное. Между тем, этот год один из самых знаменательных в моей жизни. В этом году, я считаю, исполнилось четверть века моей сознательной жизни, с тех пор как началась моя юность. Началась она очень мучительно. Именно в это время я начал размышлять над тяжелыми вопросами жизни: смысл ее, любовь, смерть и прочее. Очень знаменательно, что период этот совпал с революцией. Тут нет никакой подгонки или гонки за внешним эффектом. Это действительно так».*

Связанное с революцией и гражданской войной резкое ухудшение материального положения семьи, в которой, кроме Лукина, были младший брат и сестра, вынудило его начать свою трудовую деятельность с 14 лет санитаром в инфекционной больнице. Среднее образование он завершил в профшколе «Коммуна» и в 1922 г. поступил на биологический факультет Харьковского университета. В те годы он назывался Институтом народного образования (ИНО), но это ни в коей мере не снижало блестящего уровня Харьковской школы биологов, зоологов и палеонтологов (Арнольд, Нагорный, Николаев, Коршиков, Залесский, Фадеев, Соболев и др.). *«13 ноября*, — пишет далее Лукин в цитируемом письме, — *исполняется 20 лет, как начал работать семинар по общим вопросам зоологии под руководством Георгия Федоровича Арнольда. Я до сих пор помню, как ехал вечером в трамвае, смотрел на темную Бассейную и вдруг подумал, а не станет ли этот день особенным в моей жизни? И он стал таким (не только в моей жизни, но и в жизни других). Заседал семинар по средам. Одну среду читал Г. Ф., другую кто-либо из студентов и т. д. Помню, как во вступительном чтении Г. Ф. вдохновенно говорил о трудности познания жизни. Исповедовал он тогда витализм и под этим углом освещал мало известные тогда факты механики развития. Часто он метал бисер, ибо мы плохо понимали его серьезные речи, но именно он привил многим из нас*[1] *вкус к серьезным вопросам науки о жизни. Благодаря ему мы были избавлены от научного провинциализма».* Далее Лукин вспоминает, как вскоре Г. Ф. Арнольд поручил ему *«сделать доклад о происхождении хордовых. Я бросил все, одолел по-французски два тома Деляша и сделал длиннейший и, по-видимому, толковый доклад». «Как велико было влияние семинара Г. Ф. Арнольда, видно из того, что несколько человек из нас, сделавшись удачливыми систематиками под руководством Н. Н. Фадеева,*

[1] Среди слушателей семинара Арнольда такие известные впоследствии исследователи, как И. М. Поляков, Э. Е. Уманский, Д. Л. Фердман, М. В. Зиверт, Н. И. Солодовников, Н. В. Дубовский и др.

вскоре бросили систематику, и перешли к вопросам, которые считали более важными. У Ник. Ник. не было этого знания «проклятых» вопросов биологии. Он был менее романтичен и более трезв в науке (зато как продуктивен!), но ему я обязан очень многим (10 ноября исполняется 10 лет, как он умер). Именно благодаря его направляющему влиянию я стал уже в 1923 г. заниматься фаунистическими исследованиями, он сделал меня своим помощником в Комиссии по исследованию рек бассейна Северского Донца. Он сыграл решающую роль в моем продвижении в аспирантуру, несмотря на формальные недостатки моего образования». Последнее предложение нуждается в пояснении. Дело в том, что во время одной из очередных «чисток» (так в те годы назывались кампании по выявлению классово и идеологически чуждых элементов в коллективах различных учреждений) Лукин был исключен из университета в связи с буржуазным происхождением. Его отец перед революцией был преуспевающим коммерсантом — купцом I гильдии, который был связан с крупнейшей нефтяной фирмой России — Товариществом братьев Нобель в Баку и в 1910–1912 гг. организовал постоянную доставку и сбыт керосина в Харькове. Благодаря заступничеству Н. Н. Фадеева он стал работать лаборантом на кафедре зоологии беспозвоночных и помощником председателя Комиссии по изучению рек бассейна Северного Донца, а в 1926–1929 гг. прошел аспирантуру в Харьковском отделении Института зоологии. Здесь уместно сказать несколько слов о профессоре Харьковского университета Николае Николаевиче Фадееве. Имя этого талантливого зоолога и гидробиолога, скончавшегося в 1932 г. в возрасте 38 лет (от непереносимости наркоза во время операции по поводу язвы желудка), давно и прочно забыто. В 1964 г., к 70-летию Н. Н. Фадеева, Лукин сделал большой доклад о жизни и деятельности своего Учителя, а через 2 года опубликовал большую статью о нем в «Гидробиологическом журнале». Между тем, он был, по-видимому, первый, кто организовал комплексные гидробиологические и гидрохимические исследования крупной речной системы Северного Донца и его притоков. Целью изучения было влияние природных и техногенных факторов на различные группы водных организмов. Сверхзадачей этих исследований, программа которых была составлена 85 лет назад (!), был постоянный гидробиологический контроль загрязнения окружающей среды, то есть то, что сейчас называют экологическим мониторингом.

Работы Н. Н. Фадеева и его учеников публиковались в ведущих зарубежных изданиях. Первые статьи Лукина, посвященные водным клещам (гидракаринам) Северного Донца, были опубликованы в 1928 г. на немецком языке (Lukin, 1928а, б). На русском языке были опубликованы заметки «О нахождении *Caspihalacarus hyrcanus* на Днепровских порогах»; крупная работа «Биологические заметки о пиявках бассейна реки Северный Донец» (Лукин, 1929а, б). Публикации молодого зоолога по водным клещам и пиявкам получили широкую известность. Они цитировались в отечественных и зарубежных работах, использовались при составлении определителей (изданные в 1930-е гг. известным польским зоологом Л. Павловским и русским гирудологом Г. Г. Щеголевым руководства по определению пиявок и др.).

Фадеев был лично знаком с ведущими отечественными и зарубежными специалистами по зоологии беспозвоночных и гидробиологии. Фритьоф Нансен во

время своего визита в Советскую Россию в 1923 г. заезжал в Харьков и посетил биологический факультет Харьковского университета, где встречался с Г. Ф. Арнольдом, Н. Н. Фадеевым и их учениками. Лукин всю жизнь гордился тем, что видел Ф. Нансена и принимал участие в беседе с ним.

В 1929 г. Лукин успешно закончил аспирантуру в Харьковском отделении УкрНИИзоологии и, защитив работу «О биологических особенностях рыбьей пиявки», получил звание научного сотрудника. В 1934 г. ему было присвоено звание старшего научного сотрудника (доцента), в 1935 г. — ученая степень кандидата биологических наук (без защиты диссертации).

С 1937 г. Лукин параллельно с работой в Харьковском университете заведует кафедрой зоологии и дарвинизма Харьковского зоотехнического института (ныне Харьковская зооветеринарная академия). Он создает здесь замечательный музей, совершенствует методологию преподавания курсов зоологии и дарвинизма, инициирует и организовывает разнообразные научные исследования в области зоологии и гидробиологии.

С 1923 г., в течение ряда лет Лукин работал в области систематики и биологии водных клещей, пиявок, кругоресничных и сосущих инфузорий, биологического анализа вод, классификации водоемов и др. В процессе этих исследований у него неуклонно возрастал интерес к общебиологическим проблемам. Продолжая систематическое и биологическое изучение вышеуказанных групп, Лукин перешел к анализу эволюции пресноводной фауны и публикует в 1936 г. известную работу «К вопросу о факторах эволюции пресноводной фауны» (Лукин, 1936а)[2].

В 1932 г. Лукин предпринимает свое первое большое путешествие в Карелию и на Кольский п-ов. Особенно много дала ему работа на Мурманской биостанции в с. Полярном (через 30 лет, в 1963 г., он вновь приезжает на Кольский п-ов и работает в Дальних Зеленцах).

С 1932 г. связано начало исследований Лукина по таким кардинальным биологическим проблемам, как географическая изменчивость организмов, соотношение наследственных и ненаследственных изменений в эволюционном процессе, сезонная и локальная изменчивость, классификация явлений изменчивости и т. д. Эти работы получили широкую известность и высокую оценку таких выдающихся биологов-эволюционистов и генетиков, как Г. Ф. Гаузе, Ф. Г. Добржанский, И. И. Шмальгаузен, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. П. Дубинин, В. С. Кирпичников, К. М. Завадский и др. Среди ряда публикаций Лукина по этим проблемам особо следует выделить статью «О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными с точки зрения теории естественного отбора». Опубликованная в 1936 г. на украинском языке в «Ученых записках Харьковского государственного университета», она, тем не менее, отличается высоким индексом цитируемости в мировой литературе и упоминается в большинстве

[2] Основные ее положения получили дальнейшее развитие в работах ряда исследователей, и, в частности, в докторской диссертации Я. А. Бирштейна. В своем письме Лукину от 26 апреля 1947 г. он пишет: *«В начале апреля с. г. защитил в МГУ докторскую диссертацию на тему "Реликты в пресных и солоноватых водах СССР", в которой, в частности, развивал Ваши идеи о происхождении пресноводной фауны»*. (Из семейного архива Е. И. Лукина.)

основных работ по проблемам эволюции (Лукін, 1936b). Цикл работ Лукина 1935–1939 гг. по совпадающему отбору, географической, сезонной и локальной изменчивости стал важным вкладом в создание синтетической теории эволюции (СТЭ) и далее станет предметом специального анализа.

В конце 1940 — начале 1941 г. в свет выходит монография Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (она была подготовлена к печати в 1938 г., но из-за событий, связанных с арестом академика Н. И. Вавилова и кознями Т. Д. Лысенко против ВИР'а, выход ее был существенно задержан). Анализу книги Лукина посвящен раздел в настоящей главе.

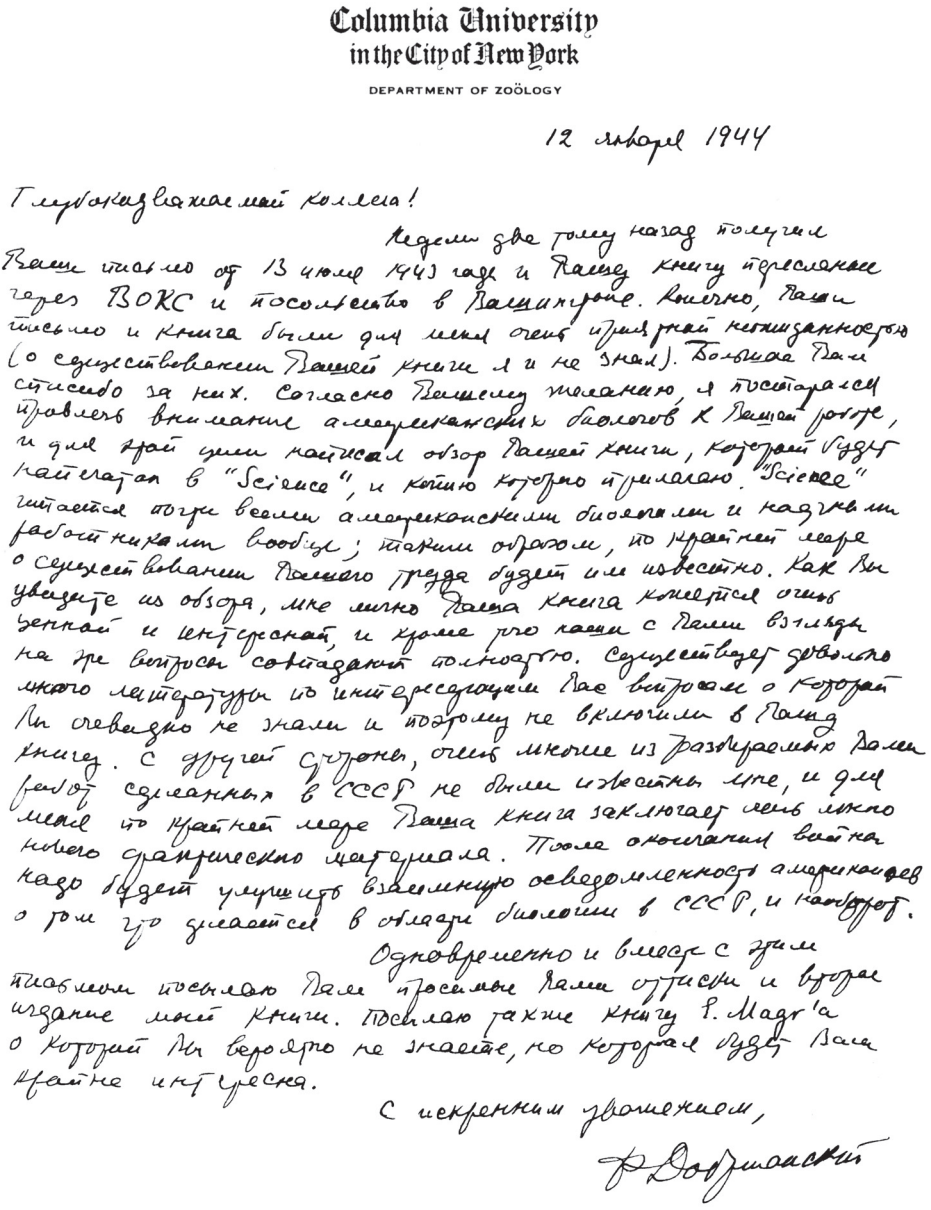
В июле 1943 г. Лукин (в то время он был профессором Томского университета, в котором заведовал кафедрой гидробиологии и ихтиологии) решился на неординарный по тем временам шаг. Он послал в ВОКС (Всесоюзное общество культурных связей с заграницей) два экземпляра своей монографии с просьбой переслать их известному ученому и общественному деятелю, Дж. Б. С. Холдейну (Лондон, университет) и профессору Колумбийского университета в США Ф. Добржанскому: *«Если возможно, перешлите, пожалуйста, Холдейну и Добржанскому краткие сопроводительные письма, которые я при сем прилагаю»* (цитируется по сохранившейся в архиве Лукина копии письма в ВОКС).

Ф. Г. Добржанский (именем этого великого биолога сейчас гордятся и Россия, и Украина) в те годы, как известно, считался «невозвращенцем». Тем не менее в январе 1944 г. пришло письмо от Ф. Добржанского (см. рис. 1).

Однако вернемся к характеристике основных вех биографии Лукина.

Его интенсивная научная и преподавательская деятельность в Харькове была прервана войной. В июле, августе и сентябре он занят работами по подготовке эвакуации Зоотехнического института и биологического факультета Университета. Жена и сын были эвакуированы на Урал, а его мать война застала на Северном Кавказе у родственников, где она была расстреляна с тысячами других евреев. Младший брат Виктор погиб на фронте под Ржевом (на фронте погибли и семеро двоюродных братьев Лукина). Сам же Лукин сумел выбраться из Харькова буквально накануне прихода немцев (при эвакуации сотрудников Университета он уступил свое место в вагоне товарищу с многодетной семьей). С января 1942 г. Лукин работает в Томском университете заведующим кафедрой ихтиологии и гидробиологии. В начале 1944 г. он возвращается в разрушенный Харьков, освобожденный 23 августа 1943 г., и сразу же включается в интенсивную работу по восстановлению учебного процесса и возрождению научных исследований в Университете и Зоотехническом институте.

В первые послевоенные годы биологический факультет Харьковского университета переживал период небывалого расцвета. Здесь велась интенсивная научная и преподавательская работа на 10 кафедрах, где работали такие известные исследователи, как А. В. Нагорный, И. Н. Буланкин, И. М. Поляков, С. И. Медведев, Н. И. Калабухов, Э. Е. Уманский, В. П. Эфроимсон, Н. В. Дубовский и др. В 1945 г. была создана кафедра гидробиологии, которую возглавил Лукин. В подробном обосновании целесообразности организации и профиля исследований будущей кафедры Лукин, в частности, писал:



Columbia University
in the City of New York
DEPARTMENT OF ZOÖLOGY

12 января 1944

Глубокоуважаемый коллега!

Недели две тому назад получил Ваше письмо от 13 июня 1943 года и Вашу книгу пересланные через ВОКС и посольство в Вашингтоне. Вышло, Ваше письмо и книга были для меня очень приятной неожиданностью (о существовании Вашей книги я и не знал). Большое Вам спасибо за них. Согласно Вашему желанию, я постарался привлечь внимание американских биологов к Вашей работе, и для этой цели написал обзор Вашей книги, который будет напечатан в "Science", и копию которого прилагаю. "Science" читается почти всеми американскими биологами и надеюсь работа не пройдет; таким образом, по крайней мере о существовании Вашего труда будет им известно. Как Вы увидите из обзора, мне очень Ваша книга кажется очень умной и интересной, и кроме того наши с Вами взгляды на все вопросы совпадают полностью. Существует довольно много литературы по интересующим Вас вопросам о которой Вы очевидно не знали и поэтому не включили в Вашу книгу. С другой стороны, очень многие из разбираемых Вами работ сделанных в СССР не были известны мне, и для меня по крайней мере Ваша книга заключает очень много нового фактического материала. После окончания войны надо будет улучшить взаимную осведомленность американцев о том что делается в области биологии в СССР, и наоборот.

Одновременно и вместе с этим письмом посылаю Вам просимые Вами оттиски и второе издание моей книги. Посылаю также книгу Р. Магг'а о которой Вы вероятно не знаете, но которая будет Вам крайне интересна.

С искренним уважением,

Ф. Добржанский

Рис. 1. Письмо от Ф. Добржанского. Январь 1944 г.

«а) Прежде всего я хочу отметить, что основные мои научные интересы направлены к разрешению в свете теории отбора ***проблемы взаимоотношения организмов и факторов среды*** (здесь и далее выделено автором письма. — *Я.Г., А.Е.*). *Идя на кафедру гидробиологии, я остаюсь верным этим интересам и полагаю, что названная проблема может и должна быть положена в основу*

работ новой кафедры. В гидробиологии может быть больше, чем в других областях экологии, накоплены данные о роли изменений внешней среды в цикломорфозе и в смене фауны и флоры водоемов, но эти данные слабо разработаны с точки зрения некоторых основных принципов дарвинизма: принципа дивергенции, принципа возрастающего в процессе эволюции (благодаря естеств. отбору) использования организмами внешней среды и др.

б) Я представляю себе кафедру гидробиологии в виде ***общебиологической*** *кафедры. Основным курсом будет* ***общая гидробиология****. Из специальных курсов прежде всего будет курс* ***гидрофауны****. В случае надобности можно поставить курс* ***лимнологии****.*

Я считаю крайне желательным включить в состав кафедры курсы ***общей биологии*** *и* ***экологии****.*

Я могу читать все эти курсы, но в первую очередь — гидробиологию, экологию и общую биологию.

В процессе работы может возникнуть потребность в каких-нибудь других курсах, но сейчас об этом, по-моему, преждевременно говорить.

в) На первый год впредь до сформирования кафедры я ставлю часть своей общей темы:

Закономерные экологические изменения водных организмов (теоретическая сводка).

С весны следующего года — начало полевых и экспериментальных работ ***предположительно: Условия жизни животных пересыхающих водоемов*** *(в частности: нужно ли пересыхание и промерзание для развития яиц различных животных этих водоемов).*

Возможна и другая тема: Сезонные изменения, факторы этих изменений, возможность сезонного 28.04.41.

г) Я буду принимать участие во всех этих темах».

Исследованиями кафедры были охвачены практически все типы водоемов Левобережной Украины — от прудов, ручьев и рек до крупных водохранилищ. Как и во времена Фадеева, эти исследования носили комплексный характер (изучение всех групп биоты, гидрологических и гидрохимических условий их обитания, использования различных организмов в качестве индикаторов техногенного загрязнения окружающей среды и т. д.). В архиве Лукина сохранилось большое количество писем от ведущих гидробиологов (это Л. А. Зенкевич, Я. А. Бирштейн, А. В. Иванов, Г. Г. Винберг, С. Г. Лепнева, П. В. Ушаков, А. П. Маркевич, Я. Я. Цееб, С. М. Ляхов, М. Д. Мордухай-Болтовский и др.), с которыми Е. И. был связан и дружескими отношениями, и общими научными интересами. Содержание этих писем свидетельствует о том, что новая кафедра быстро приобрела известность и всесоюзный авторитет. Одновременно Лукин был деканом в Харьковском зоотехническом институте и заведовал там кафедрой зоологии.

Магистральное направление его научных исследований в первые послевоенные годы было связано с дальнейшей разработкой проблем СТЭ. Лукин предполагал создание крупной обобщающей работы по теории эволюции, планировал существенно расширенное и коренным образом переработанное переиздание монографии по географической изменчивости организмов. В эти годы крепнут

его творческие связи со Шмальгаузеном. Он принимает активное участие в подготовке и проведении в Московском университете Конференции по проблемам дарвинизма (Москва, МГУ, 3–8 февраля 1948 г.), где сделал два больших теоретических доклада: «Внутривидовая дифференциация и естественный отбор» и «О первоначальной дивергенции животного и растительного миров с точки зрения естественного отбора». В архиве Лукина сохранился ряд писем Шмальгаузена, написанных в ноябре-декабре 1947 г., в которых Шмальгаузен обсуждает с ним программу конференции и круг ее участников, просит выяснить, насколько сильны позиции «лысенковцев» на Украине. Сохранился даже черновик опросника, составленный Шмальгаузеном и Лукиным, который от имени Управления по делам высшей школы при Совете министров УССР (за подписью зам. начальника Управления профессора Семененко) предполагалось разослать в соответствующие институты с целью выяснения мнения ведущих биологов, селекционеров, философов по поводу дискуссии о внутривидовой борьбе. Также сохранился черновик оставшейся неопубликованной статьи «Несостоятельная ревизия дарвинизма» за подписью профессоров Харьковского университета Полякова, Лукина, Калабухова, в которой подверглись уничтожающей критике взгляды «лысенковцев» (Лысенко, Дворянкин, Турбин, Столетов, Халифман).

После конференции, показавшей полную научную несостоятельность представлений Т. Д. Лысенко и его сторонников, Лукин вернулся в Харьков, полный оптимизма и новых научных замыслов, уверенный в торжестве истинно научных представлений в отечественной биологии. Сессия ВАСХНИЛ в августе 1948 г. и последующие события были для него, впрочем, как и для других, полной неожиданностью. В мае ему была объявлена благодарность ректора ХГУ за *«образцовое руководство работой кафедры гидробиологии»*. Однако упоминание его имени, наряду с другими «вейсманистами-морганистами», в качестве сторонника «*лидера формальной генетики в СССР*» академика И. И. Шмальгаузена в докладе Лысенко «О положении дел в биологической науке» и в совершенно безграмотном выступлении активного лысенковца А. А. Авакяна имело для Лукина роковые последствия. Уже в начале сентября 1948 г. был издан приказ об освобождении профессора Лукина от должности зав. кафедрой и увольнении из Университета. Это было началом расправы над Харьковской биологической школой. В специальных постановлениях, директивных документах и газетных статьях началось разоблачение *«очагов пропаганды менделизма-вейсманизма-морганизма на биофаке ХГУ»*. В докладе зав. отделом науки ЦК Украины на созванном в конце сентября 1948 г. совещании профессоров вузов г. Харькова, которое происходило в оперном театре, Лукин фигурировал в качестве «*одного из наиболее оголтелых противников мичуринского учения*», отмечалось, что *«научные труды Лукина насыщены идеалистическим и метафизическим вздором»*, что в своих лекциях он никогда не упоминал работ Мичурина и Лысенко и т. д. и т. п. (Этот доклад был опубликован в «Правде Украины» и харьковских газетах «Красное знамя» и «Соціалістична Харківщина»). В статье А. Коржа «Против низкопоклонства и раболепия перед буржуазной культурой», опубликованной 21 октября 1948 г. в «Красном знамени», отмечалось, что Лукин *«пресмыкался перед реакционной буржуазной наукой»*. Это, в частности, выразилось в том, что *«возглавляемая им кафедра устроила сборище, посвященное 100-летию правила*

Бергмана». На самом же деле было обычное научное заседание кафедры, на котором Лукин сделал доклад «О характере географических изменений организмов в связи с проблемой энергетического баланса», посвященный обсуждению соответствующей концепции Н. И. Калабухова, а о 100-летии правила Бергмана было лишь упомянуто во вступительной части.

Аналогичные «мероприятия» проводились в Харьковском зоотехническом институте, где Лукин заведовал кафедрой зоологии. Работу кафедры рассмотрела специальная комиссия, в которой отмечено, что *«профессор Лукин является ярким представителем харьковской группы разоблаченных ярых сторонников реакционного вейсманизма-морганизма — одного из наиболее влиятельных центров пропаганды и распространения реакционных идеалистических идей в биологии»*. Ученый совет ХЗИ полностью одобрил выводы комиссии и постановил *«отстранить Е. И. Лукина от заведования кафедрой, уволить с работы и ходатайствовать перед ВАК СССР о лишении его научного звания профессора и ученой степени доктора биологических наук»*.

7 сентября 1948 г. по Министерству высшего образования СССР был издан приказ следующего содержания:

«Освободить тов. Лукина Е. И. от исполнения обязанностей заведующего кафедрой гидробиологии Харьковского государственного университета им. А. М. Горького, как не обеспечившего руководства кафедрой.

Заместитель министра высшего образования Союза ССР А. Топчиев».

Аналогичный по содержанию приказ об увольнении из ХЗИ был издан по Министерству высшего образования УССР.

А. В. Топчиев, который специально приезжал в сентябре 1948 г. в Харьков, чтобы «разбираться» с менделистами-вейсманистами-морганистами на вопрос Лукина, что ему делать, посоветовал *«уехать куда-нибудь подальше»* (профессором в какой-либо из вузов Якутии или Дальнего Востока). Однако никаких конкретных предложений за этим советом не последовало. Таким образом, в возрасте 44 лет Лукин не только остался без работы, но и имел все основания ожидать лишения степени, звания и последующего ареста. Однако в конце 1948 г. из Москвы пришел приказ по Министерству высшего образования СССР (от 15 декабря 1948 г.) за подписью А. В. Топчиева: *«Утвердить доктора биологических наук профессора Лукина Е. И. заведующим кафедрой зоологии Харьковского зоотехнического института» (разослать: руководству, инспекции, Главку зооветвузов, тов. Лукину Е. И., Харьковскому зоотехническому институту)*.

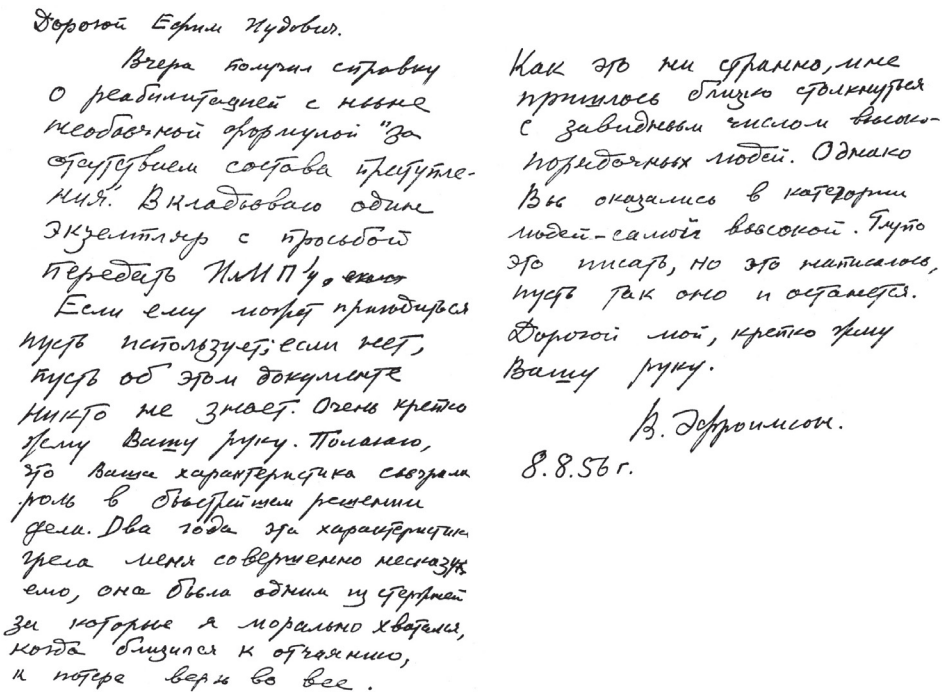
Новые испытания принес 1949 г. с его кампанией «по разоблачению космополитизма и преклонения перед Западом». На этот раз Лукина спасло то обстоятельство, что ХЗИ был расположен далеко за городом, а в многочисленных харьковских вузах «космополитов» было более чем достаточно. Поэтому не только московские и киевские цэковские, но и обкомовские комиссии туда не добрались, а проведение кампании было поручено здесь парткому института. Комиссия из трех человек доложила Ученому совету ХЗИ, что *«космополитом № 1 в институте является неразоружившийся вейсманист-морганист Е. И. Лукин»*, который, в частности, *«пытался доказать человеконенавистническую расовую теорию»* (!). Обсуждение выводов комиссии фактически провалилось, так как Лукин, много сделавший для ХЗИ (еще в 1936 г. он фактически организовал там

преподавание общей биологии, зоологии и дарвинизма на современном уровне), имел там огромный авторитет и члены Ученого совета промолчали. Однако формально принятое постановление Ученого совета было таким же, как и директивные документы 1948 г.: *«считать невозможным оставлять образование и воспитание студентов в руках вейсманиста-морганиста, обратиться в ВАК СССР с просьбой лишить Е. И. Лукина ученой степени доктора биологических наук и звания профессора»*. Тем не менее на этот раз увольнения не последовало. По-видимому, тут сыграли и вышеуказанные особенности статуса ХЗИ и позиция его ректора М. И. Книги, который не торопился выполнять эти решения. Кроме того, немалую роль сыграло и то, что в отличие от Харьковского университета, у Лукина здесь не было личных врагов и «идеологически активных» коллег. С Харьковским зоотехническим (зооветеринарным) институтом (ныне — академией) связана вся его дальнейшая профессорско-преподавательская деятельность. В университет Лукин больше не вернулся, о чем всегда сожалел.

Следует отметить, что в это страшное для Лукина время он вел себя достойно и мужественно: не каялся, не отрекался от своих убеждений, не предавал друзей. В этом отношении показательно его поведение в деле В. П. Эфроимсона. Этот выдающийся ученый и замечательный по своим нравственным качествам человек был близким другом Лукина еще с довоенных времен, когда он по возвращении из лагеря (после первого ареста в 1933 г.) устроился работать на станцию по разведению и селекции тутового шелкопряда в Мерефе под Харьковом. Возвратившись с фронтов Великой Отечественной войны с боевыми наградами, он стал работать в Харьковском университете на кафедре генетики. В 1948 г. он блестяще защитил докторскую диссертацию.

После августовской сессии ВАСХНИЛ он не только был изгнан из университета и не утвержден ВАКом в докторской степени, но и арестован. Вопреки ожиданиям, подавляющее большинство «вейсманистов-морганистов» остались на свободе. Арест же Эфроимсона, по-видимому, был связан, во-первых, с тем, что в 1949 г. арестовывали очень многих ранее репрессированных и позже освобожденных, а во-вторых, с его активной деятельностью по разоблачению Лысенко как фальсификатора и лжеученого. Эта сторона деятельности Эфроимсона достаточно подробно охарактеризована в известных книгах Жореса Медведева, В. Н. Сойфера, С. Э. Шноля и др.

Несмотря на всю шаткость своего положения, Лукин направляет в соответствующие органы характеристику Эфроимсона (в архиве Лукина сохранился ее черновик), в которой отмечает его огромный талант, беспрецедентную работоспособность и патриотизм. *«Я не сомневаюсь,* — пишет Лукин в конце характеристики, — *что Владимир Павлович Эфроимсон, как истинный и самоотверженный патриот нашей Родины, при благоприятных условиях принесет много пользы в практически важных областях науки»*. Как это не удивительно, Лукин после этого не был арестован. Более того, Эфроимсон, который первоначально попал в лагерь на общие работы, что обрекало его на верную смерть, был переведен в санчасть. Сохранилось его письмо после получения справки о реабилитации, факсимиле которого здесь приводится (там, где указаны инициалы И. М. П., речь идет о профессоре Илье Михайловиче Полякове, на кафедре которого работал Эфроимсон в 1946–1948 гг.).



Дорогой Ефим Иудович.

Вчера получил справку о реабилитацией с ныне необычной формулой "за отсутствием состава преступления". Вкладываю один экземпляр с просьбой передать ИлМП'у, ~~если~~ Если ему может пригодиться пусть использует; если нет, пусть об этом документе никто не знает. Очень крепко жму Вашу руку. Полагаю, что Ваша характеристика сыграла роль в быстрейшем решении дела. Два года эта характеристика грела меня совершенно несказуемо, она была одним из стержней за которые я морально хватался, когда близился к отчаянию, и потере веры во все.

Как это ни странно, мне пришлось близко столкнуться с завидным числом высокопорядочных людей. Однако Вы оказались в категории людей-самой высокой. Глупо это писать, но это написалось, пусть так оно и останется. Дорогой мой, крепко жму Вашу руку.

В. Эфроимсон.

8.8.56 г.

Рис. 2. Письмо от Эфроимсона. Август 1956 г.

Хотя Лукин сравнительно недолго находился в статусе безработного, события 1948–1949 гг. губительно повлияли на его научную деятельность. Написанные в первые послевоенные годы многочисленные работы по географической изменчивости, видообразованию, первоначальной дивергенции животных и растений, а также другим кардинальным вопросам эволюционной биологии были отклонены редакциями различных журналов и остались неопубликованными. Судя по списку его работ, он не печатался с февраля 1948 (тезисы докладов Дарвиновской конференции) до конца 1953 г., когда была опубликована его статья «Особенности фауны озера Севан», а в 1954 г. — большая работа «К гидробиологической характеристике прудов», в которой предложена оригинальная классификация искусственных водоемов (Лукин, 1953, 1954). Столь долгое (почти шестилетнее!) «молчание» объяснялось той непреклонной позицией, которую Лукин занял по отношению к «мичуринской биологии». Он был одним из тех немногих, кто не шел ни на какие компромиссы и контакты с Лысенко и его приспешниками. Характерен в этом отношении эпизод на Всесоюзной конференции летом 1963 г. в Томске, куда Лукин был приглашен как основатель кафедры гидробиологии и ихтиологии в ТГУ. В то время Лысенко опять пользовался безграничным доверием и полной поддержкой «Партии и Правительства». На конференции присутствовали его ближайшие соратники и, в частности, И. И. Презент, который вел себя особенно нагло. Выступление Презента получило гневную отповедь со стороны Лукина, который, в частности,

порекомендовал ему *«бросить привычки 1948 года»*. (Это прозвучало более чем актуально, поскольку в 1964 г. готовилось проведение новой сессии ВАСХНИЛ и лишь свержение Хрущева не позволило осуществиться окончательному разгрому отечественной биологии).

В начале 1950-х гг. по инициативе Зоологического института АН СССР Лукин предпринимает обширные исследования фауны пиявок пресных и солоноватых водоемов. На протяжении 30 лет он совершает с этой целью экспедиционные поездки на Кавказ и в Закавказье, Среднюю Азию и Казахстан, в Закарпатье и Прибалтику, Карелию и на Кольский полуостров, на Алтай и в Туву, Сахалин и Камчатку, в Хабаровский и Приморский край. Он проводил сборы гидробиологического материала и комплексное его изучение в бассейнах Волги, Дона, Днестра, Днепра, Салгира, Печоры, Северной Двины, Иртыша, Катуни, Оби, Енисея, Ангары, Лены, Амура, Уссури, Камчатки и других рек, на озерах Севан, Онежское, Ладожское, Телецкое и др. Особое место в его гидробиологических исследованиях занимает Байкал. Он принимал участие в ряде байкальских экспедиций, любил бывать в Лимнологическом институте и Иркутском университете, где у него было много друзей (М. М. Кожов, Г. И. Галазий, М. Ю. Бекман, О. М. Кожова и др.).

В работах Лукина установлен резко выраженный эндемизм фауны пиявок Байкала и отсутствие ее связей с обычной сибирской фауной (результаты этих исследований были доложены в 1965 г. на XVI Международном лимнологическом конгрессе в Варшаве и вызвали всеобщий интерес). Из многочисленных публикаций «байкальского цикла» следует упомянуть статью «Фауна открытых вод Байкала, ее особенности и происхождение» (Лукин, 1986). В этой публикации впервые предпринята попытка учесть не только значительный эндемизм уникальной фауны Байкала в целом, но и ряд других ее особенностей, связанных с вымиранием предшествующей фауны под влиянием эндогенных (рифтогенных) факторов, освобождением многочисленных экологических ниш и последующим заселением их иммигрантами из горных потоков. Анализируя данные о роли эндемичных таксонов разного ранга в различных группах организмов (инфузории, коловратки, губки, планарии, малощетинковые черви, различные ракообразные, моллюски, бычки-подкаменщики и др.), Лукин убедительно показывает молодой (плейстоценовый) возраст фауны Байкала, что согласуется с приуроченностью его к активной рифтовой зоне и историко-геологическими данными. Эти выводы представляли не только теоретический интерес. Они стали важным аргументом в борьбе с преступными планами промышленного освоения Байкальского региона и, в частности, строительства огромного целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК) в устье р. Селенги. Из представлений о молодом возрасте байкальской биоты за счет заселения освободившихся экологических ниш организмами из горных потоков, с их чистейшей, богатой кислородом водой, следовало, что любое техногенное воздействие будет для нее губительно. Как бы хорошо ни работали очистные сооружения, стоки озера все равно будут привносить в озеро компоненты, вредные для его фауны в целом и организмов-фильтраторов (рачок-эпишура и др.) в частности.

Начиная с 1958 г. (первая экспедиция Лукина на Байкал), когда в Иркутске на Конференции по производительным силам Сибири был впервые поставлен

вопрос о строительстве в устье Селенги ЦБК, его подпись (наряду с подписями ведущих исследователей-биологов Лимнологического института АН СССР, Иркутского университета и других научных учреждений) фигурирует в различных письмах-протестах и заключениях. Когда решение о строительстве комбината все же было принято, Лукин воспринял это как личную трагедию.

Позже в статьях, опубликованных в «Докладах АН СССР», «Зоологическом журнале», в ряде выступлений на научных конференциях он, основываясь на данных собственных гидробиологических исследований, показал реальность быстрых необратимых изменений прибрежной байкальской биоты (чутким индикатором техногенного загрязнения, в частности, оказались пиявки). Летом 1972 г. в одном из писем с Байкала он писал родным: *«Проклятый комбинат дымит круглые сутки, и нет оправдания этому экологическому преступлению!»*.

Уникальные сборы послужили Лукину материалом для ряда статей и монографий по фауне пиявок различных регионов, включая фундаментальное издание «Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Фауна СССР. Пиявки» (Лукин, 1976). Помимо удивительного по полноте систематического описания, монография включает большие разделы по морфологии и физиологии, филогении, экологии, зоогеографии. Подробно рассмотрены жизненные циклы пиявок. Последовательно охарактеризовано их отношение к температуре, содержанию кислорода, солености, жесткости, pH и активной реакции воды, свету, субстрату, биотическим факторам и факторам загрязнения. Детальная характеристика пиявок Палеарктики сочетается с подробным анализом их мировой фауны. Дано сравнение палеарктической фауны с фаунами Неарктической, Неотропической, Эфиопской (показано, в частности, что особое место в зоогеографии палеарктических Hirudenea занимает агрессивно-хищный вид *Limnatus nilotica*), Индо-Малайской и Австралийской областей. Все это позволяет рассматривать эту работу как образец системного исследования, предметом которого является столь интересная и практически важная группа. Специальная глава посвящена практическому значению пиявок — полезному (в медицине, ветеринарии, экологии) и вредному (паразитизм на рыбах, водоплавающих птицах и млекопитающих).

Гирудологические исследования Лукина получили высокую оценку со стороны таких крупнейших специалистов по гидробиологии и зоологии, как Н. А. Ливанов, Л. А. Зенкевич, А. В. Иванов, Я. А. Бирштейн, М. С. Гиляров, С. Г. Лепнева, А. А. Стрелков, Н. Н. Воронцов и др.

В последние годы интерес к изучению пиявок резко возрос в связи с медицинскими аспектами их применения. Проводятся глубокие биохимические исследования пиявок, на основе которых создан ряд лекарств. В разных странах проводятся Международные конференции гирудологов (в 1990 г. Лукин получил приглашение от проф. Ригби присутствовать в качестве VIP-участника в работе *The Third Int. Conference of Leech Scientists* в Иерусалиме).

С начала 1960-х гг. Лукин, продолжая интенсивные гидробиологические и зоологические исследования, возвращается к вопросам теории эволюции, которым посвящен ряд крупных работ, опубликованных (1964–1994) в сб. «Проблемы эволюции», «Зоологическом журнале» и других периодических изданиях и получивших широкую известность. Они связаны с разработкой

таких ключевых эволюционных проблем, как внутривидовая экологическая дифференциация, неравномерность темпов эволюции, различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных, принцип монофилии и проблемы изменения количества параллельных систематических групп по мере повышения их ранга, теория ароморфозов и типы животного мира, главные этапы прогрессивной эволюции в связи с геологической историей, общие вопросы построения системы животного мира, ароморфозы и условия их возникновения. Некоторые из этих работ посвящены памяти глубоко почитаемых им крупнейших отечественных биологов (И. И. Шмальгаузен, Н. А. Ливанов, Л. А. Зенкевич, В. А. Догель, А. В. Иванов, Г. Г. Винберг, М. М. Кожов и др.), знакомством и дружбой с которыми он гордился до конца своих дней. В 1984 г. Лукин принял активное участие в подготовке и проведении Всесоюзной научной конференции «Направления и закономерности эволюционного процесса», посвященной 100-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена. Он выступил с докладом «Теория И. И. Шмальгаузена о накоплении в процессе эволюции адаптаций широкого значения», позже опубликованной в виде большой статьи (Лукин, 1985).

Тесные творческие связи сложились у Лукина с сотрудниками Ленинградского отделения Института истории естествознания и техники АН СССР (К. М. Завадский, Я. М. Галл, Э. И. Колчинский). Он принял активное участие в создании фундаментальной коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР».

Нельзя не упомянуть и об активном участии Лукина в таком фундаментальном многотомном труде, как изданные под редакцией ЗИН «Основы зоологии», а также о том, что он привлекался в качестве автора отдельных статей при составлении Украинской и Большой Советской энциклопедий.

Профессор Лукин был не только крупным и многогранным ученым-естествоиспытателем, но и выдающимся педагогом. Его педагогическая работа началась в 1927 г. в Харькове с чтения курса общей биологии в Институте народного образования и Зоотехническом институте. В конце 20-х — начале 30-х гг. Лукин участвовал в составлении учебников общей биологии, по которым велось преподавание в средних и высших учебных заведениях Украины. Так, он написал ряд разделов (Общие свойства жизни. Фотосинтез. Размножение организмов. Наследственность и изменчивость организмов и их значение в сельском хозяйстве) в «Общей биологии» (Часть I–III, 1931–1933 гг.). В изданном в 1935 г. под редакцией И. М. Полякова капитальном учебном пособии для техникумов, рабфаков, учреждений высшего комобразования он написал большой раздел по зоологии. Дальнейшее продолжение его профессорско-преподавательской деятельности связано с Харьковским и Томским университетами, а наиболее длительный ее период — с Харьковским зоотехническим (позже — зооветеринарным) институтом. Здесь возглавляемая им кафедра зоологии и дарвинизма на протяжении 30 лет служила центром повышения квалификации для преподавателей зооветеринарных и сельскохозяйственных вузов СССР.

Лукин в совершенстве владел всем арсеналом педагогических приемов и методов. Его блестящие и исключительно содержательные лекции неизменно собирали большие аудитории. Он разработал специальные учебные программы

по курсам общей биологии, зоологии и дарвинизма, сформировал уникальный фонд препаратов, таблиц, наглядных пособий, превосходно организовал весь учебный процесс — от лекций и практических занятий до экзаменов, которые всегда принимал сам. Велика его роль в пополнении коллекций знаменитого зоологического музея на биологическом факультете ХГУ. Богатый зоомузей, как отмечалось, был создан им и в Зооветеринарном институте.

В биографическом словаре «Выдающиеся педагоги высшей школы г. Харькова» (Харьков : Глобус, 1998) в очерке о профессоре Лукине (автор И. В. Козицкая) в частности сказано: *«Прекрасные лекции Ефима Иудовича, четкие, емкие, лаконичные, прочитанные на высочайшем научном уровне, запомнились всем, кто их слушал: и студентам, и преподавателям — слушателям курсов повышения квалификации. Студенты не говорили: "Я иду на зоологию", они говорили: "Я иду на Лукина". Ефим Иудович обладал удивительным умением вложить в лекцию максимум информации, подать материал так, чтобы он был не застывшей теорией, а "информацией к размышлению", требующей от студента понимания и построения логической цепочки эволюционного развития. Главным принципом проведения лабораторных занятий Е. И. Лукин считал необходимость стимулировать у студентов самостоятельность и творческий подход к изучению материала. Е. И. Лукин всегда предъявлял высокие требования прежде всего к себе лично, а также к знаниям и профессионализму студентов и преподавателей. Среди студентов считалось серьезной удачей сдать Е. И. Лукину экзамен на "пятерку". В рамках ответа на вопросы билета он умел "выудить" у студента буквально все, что тот знает по прочитанному курсу. Знающему, хорошо подготовленному студенту очень помогали при ответах наглядные материалы, разработанные и подготовленные Е. И. Лукиным»*.

Лукин является автором учебника «Зоология», вышедшего тремя изданиями (1961, 1981 и 1989 г.) (Лукин, 1989). Утвержденный в качестве основного учебного руководства для вузов зоотехнического, ветеринарного и сельскохозяйственного профилей, он также широко используется на биологических факультетах университетов и педагогических институтов. Ю. И. Полянский в своем «Отзыве о книге проф. Е. И. Лукина "Зоология" III изд., 1989 г., Москва, Агропромиздат, 384 стр., 207 рис.» отметил, что это *«лучший из имеющихся у нас и за рубежом кратких курсов»*. Совместно с проф. Московской зооветеринарной академии А.Г. Банниковым он является автором «Программы дисциплины "Зоология" для сельскохозяйственных высших учебных заведений» (1978).

Лукин очень любил преподавание и весь педагогический процесс, хотя и часто сетовал, что это занимает у него массу времени и отвлекает от научной работы. Много сил и времени он отдавал научно-организационной деятельности. В 1962 г. по просьбе тогдашнего Председателя Всесоюзного гидробиологического общества (ВГБО) Л. А. Зенкевича, с которым был связан длительными дружескими отношениями и общими научными интересами, он организовал и возглавил Харьковское отделение ВГБО, которым руководил вплоть до распада СССР в тесном контакте со своими коллегами из Киева (Л. П. Брагинский, А. П. Маркевич и др.) и других научных центров Украины. Активное участие в работе ВГБО он принимал на протяжении 40 лет, участвуя в работе многочисленных съездов и конференций гидробиологов.

Выйдя в 1987 г. на пенсию и прекратив профессорско-преподавательскую работу, Лукин еще 4 года, вплоть до крушения Советского Союза, не снижал интенсивности своей научной деятельности.

В 1989 г., как раз во время своего 85-летия, он принимал участие в I Верещагинской Байкальской международной конференции (Листвянка, 2–7 октября 1989 г.). В сентябре 1990 г. выступил с большим докладом на упоминавшейся выше Международной конференции, посвященной 90-летию Ф. Г. Добржанского. В мае следующего года на Всесоюзном совещании «Медицинская пиявка на службе здравоохранения» (Донецк, 14–17 мая 1991 г.), сделал обширный вводный доклад «Географическое распространение медицинской пиявки в связи с ее экологией и происхождением». В ноябре 1991 г., в возрасте 87 лет, принял активное участие в съезде ВГБО (на обратном пути из Мурманска в Ленинград ему пришлось просидеть более суток в аэропорту из-за нелетной погоды).

В общем равнодушный к наградам и почестям, Лукин с удовлетворением воспринял известие о его награждении в составе группы биологов, устоявших в борьбе с «лысенковщиной» и содействовавших восстановлению и развитию генетики и селекции в СССР, и 26 ноября он присутствовал в Кремле во время награждения. В своем выступлении после получения Ордена Трудового Красного Знамени он сказал о необходимости развития генетики и эволюционной биологии во всех союзных республиках, вспомнил Эфроимсона и других, заслуживших самые высокие награды, но не доживших до этого дня.

Последние годы жизни Лукина были омрачены распадом СССР, который он переживал очень тяжело, вспоминая друзей в России, Беларуси, Прибалтике, Грузии, Армении и многочисленных преподавателей зоологии и дарвинизма из всех республик бывшего Союза, повышавших квалификацию на его кафедре в ХЗВИ, а также свои поездки, путешествия и экспедиции. Свою физическую и интеллектуальную форму он сохранял почти вплоть до 90-летия. За три месяца до юбилея (в ХЗВИ намечали отметить его проведением международной конференции) Лукин внезапно заболел, перестал ходить, а через некоторое время почти полностью ослеп.

Несмотря на тяжелую болезнь, слепоту, Лукин прожил еще 5 лет, скончавшись 22 ноября 1999 г. Похоронили его за городом, недалеко от Харьковской зооветеринарной академии на тихом сельском кладбище в древнем бору.

Географическая изменчивость, адаптивные модификации, полиморфизм и естественный отбор

Труды Лукина в области теории эволюции охватывают важнейшие темы — от формирования внутривидовых форм, естественного отбора и до происхождения надвидовых таксонов и неравномерности темпов эволюции. Правда, упомянутые темы тесно взаимосвязаны в многогранном творчестве крупнейшего биолога-эволюциониста. Но целесообразно деятельность Лукина как биолога-эволюциониста разделить на два периода. Первый период (30–40-е гг. XX столетия) характеризуется выяснением эволюционной роли адаптивных

модификаций, образованием внутривидовых форм на основе географической и экологической изменчивости, полиморфизма популяций и естественного отбора (Лукин, 1935, 1936b, 1939a, 1939b, 1939c, 1942). В этот период была опубликована классическая монография Лукина, посвященная эволюционной интерпретации географической изменчивости (Лукин, 1940).

Для второго этапа (60–80-е гг. XX столетия) характерны разработки Лукиным проблем неравномерности темпов эволюции, условий становления ароморфозов и общей филогении животного царства (Лукин, 1964, 1969, 1972a, 1972б, 1975). Кроме того, Лукин выступил и как историк науки, написав краткую, но блестящую историю изучения географической изменчивости. Он заново переосмыслил огромный материал, который вошел в его книгу 1940 г., и дополнил его исследованиями, которые были выполнены в последующие годы (Лукин, 1983). Лукин уделил особое внимание анализу творчества И. И. Шмальгаузена, связав его труды с самыми актуальными проблемами большой эволюции и с критикой ламаркизма (Лукин, 1974, 1985).

Оригинальный вклад Лукина в теорию естественного отбора продиктован, по нашему мнению, двумя важнейшими причинами. В 20–30-е гг. в СССР постоянно вспыхивали острые дискуссии между генетиками и ламаркистами по проблеме наследования приобретенных признаков (см. Gaissinovitch, 1980). Эти дебаты часто выходили за рамки научных дискуссий и приобретали острый идеологический характер (Колчинский, 1999), а после сессии ВАСХНИЛ 1948 г. началось массовое гонение на генетиков и биологов-эволюционистов, опиравшихся на генетику или, хотя бы в малейшей степени, использовавших ее достижения.

Лукин всегда защищал генетику, использовал генетические концепции в эволюционных построениях и развивал теорию эволюции именно в самом сложном измерении по отношению к упомянутым дискуссиям. Сейчас можно сказать, что он пытался синтезировать Дарвина и Ламарка, синтезировать блестящие идеи, которые до работ Лукина всегда трактовались как антитезы[3]. Сам же Лукин полагал, что его работы лишь развивают дарвинову теорию отбора, позволяют лучше понять его эволюционную роль на конкретном, и очень обширном натуралистическом материале. Этот материал был получен при изучении географической и экологической изменчивости вида, где и после возникновения

[3] Дж. Симпсон провел параллели между активностями в области исследования роли «приобретенных признаков» в эволюции в трудах Болдуина, Осборна и Л. Моргана 1896–1900 гг. и исследованиями советских биологов-эволюционистов 40-х гг. (публикации на английском языке В. С. Кирпичникова, Г. Ф. Гаузе, И. И. Шмальгаузена 1947 и 1949 гг.) (Simpson, 1953). Ранние исследования он оценил как попытку снять дилемму между неодарвинизмом и неоламаркизмом, а советские работы — как компромисс между генетикой и мичуринской биологией. Правда, Симпсон отметил, что первыми работами, по-видимому, были публикации Лукина около 1936 г., но он с ними незнаком, так как они публиковались на украинском и русском языках. Думается, что в любом случае допущена историческая ошибка. Работы Лукина, Кирпичникова и Шмальгаузена появились значительно раньше, и если их рассматривать в контексте социальной истории науки, то они скорее были порождены особенностями дискуссий, которые велись в 20–30-е гг., то есть до возникновения мичуринской биологии. В этих дискуссиях участвовали «ламаркисты», не имевшие ничего общего с лысенковским мракобесием, например Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель, В. С. Кузин.

генетики как науки широко господствовал ламаркизм. Он боролся за дарвинизм и не претендовал на открытие каких-либо особых форм естественного отбора.

Речь идет о серии исследований Лукина, которые были им самим обозначены следующим образом: о роли адаптивных модификаций и наследственных изменений в эволюции. Практически во всех дискуссиях этот вопрос был в центре внимания и именно по нему проходил водораздел между генетиками-дарвинистами и ламаркистами. Генетики в этот период уже воспевали Дарвина и четко видели свою задачу в развитии генетических основ его учения (Никоро, 2005). Они четко придерживались мнения, что ненаследственные изменения не передаются по наследству и тем самым не имеют эволюционного значения. В дальнейшем выяснилось, что из правильной посылки был сделан ошибочный вывод. Ламаркисты также воспевали Дарвина, но генетика им была не нужна, так как для них вполне достаточными были законы наследования по Ламарку. В эволюционных построениях Лукина удалось совместить представления о мутациях и адаптивных модификациях как важнейших факторах эволюции, и это не только не противоречило теории естественного отбора, а напротив — расширяло ее возможности и круг объясняемых явлений.

Важнейшей причиной, побудившей Лукина к созданию новых эволюционных построений, явились его собственные исследования по изучению географической и других форм внутривидовой изменчивости у насекомых. Возможно, что обе причины взаимосвязаны, но именно широкий натурализм, присущий всему творчеству Лукина, позволил ему создать законченные представления о роли адаптивных модификаций в эволюции. Концепция Лукина, в отличие от других близких по содержанию теоретических построений, была сформулирована в такой натуралистической манере, что оказалась способной организовать будущие экспериментальные исследования[4].

При первой встрече в марте 1970 г. Г. Ф. Гаузе прямо сказал Я. М. Галлу: «В своих экспериментальных исследованиях по изучению роли адаптивных модификаций в эволюции я исходил из концепции Лукина, так как она оказалась наиболее удобной для такого сорта работ». Фамилия Лукина в этой беседе с Гаузе была названа не случайно. Осенью 1969 г. в Ленинграде проходила конференция по проблемам прогрессивной эволюции, которую организовал К. М. Завадский. Галл уже знал, что Лукин — классик теории эволюции (соавтор теории стабилизирующего отбора вместе с В. С. Кирпичниковым и И. И. Шмальгаузеном), и старался на заседаниях сидеть рядом с ним. В это время он приступил к изучению проблемы борьбы за существование как фактора эволюции в историко-научном плане. В качестве первого «героя» был избран Г.Ф. Гаузе. На одном из заседаний Галл задал вопрос Ефиму Иудовичу, где сейчас и что произошло с Гаузе, так как он перестал публиковать работы по общей экологии и теории эволюции. Лукин открыл Галлу, что Гаузе — эколог и эволюционист, в настоящее время работает директором института по изысканию новых антибиотиков в Москве. При первом же приезде Лукина

[4] Идея о важной роли адаптивных модификаций в эволюции широко обсуждалась в литературе по генетике и теории эволюции и позволила сделать важные теоретические обобщения в виде концепций косвенного и стабилизирующего отбора (Кирпичников, 1935, 1940, 1944; Kirpichnikov, 1947; Шмальгаузен, 1938, 1939, 1946).

из Харькова в ЗИН Галл передал ему слова Гаузе, но с присущей ему незлой едкостью, Ефим Иудович был обрадован и несколько удивлен: «Я думал, что эти слова Гаузе говорил только мне».

Но имеются веские доказательства, что оценка концепции Лукина содержится не только в их личных беседах и переписке[5]. В итоговой монографической работе по экспериментальному изучению естественного отбора, озаглавленной "Problems of evolution", Гаузе кратко изложил историю концепции органического отбора, получившего позднее в трудах зарубежных биологов-эволюционистов название «эффект Болдуина» (Дж. Болдуин, Г. Осборн, Л. Морган) и переломным годом в данной области исследования назвал 1936 г. При оценке статьи Лукина (Лукін, 1936b), Гаузе не ограничился ее упоминанием, а указал на ключевые моменты, которые были использованы им в ходе экспериментальных исследований. Целесообразно привести это по оригиналу. «Для истории человеческой мысли примечательно, что принцип органического отбора был независимо открыт в России около 1936 г. В этом году доктор Лукин опубликовал важную теоретическую статью под названием "Про причини заміни в процесі органичної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору". В этой работе автор рассмотрел параллелизм между фенотипической и генотипической изменчивостью и пришел к следующим выводам: (1) организмы часто отвечают на средовые изменения путем адаптивных фенотипических модификаций; (2) у географических рас, живущих в соответствующих средах, подобные адаптивные признаки могут быть закреплены генотипически; (3) доказано, что превращение модификаций в мутации невозможно; (4) следовательно, модификации могут лишь *замещаться (substituted)* [курсив Г. Ф. Гаузе] совпадающими мутациями, но при условии, если последние связаны с некоторыми преимуществами в процессе естественного отбора.

Вполне очевидно, что Лукин переоткрыл принцип органического отбора, который ему не был известен и всецело пренебрегался в период написания его работы. В монографии "Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов", опубликованной в Москве, на русском языке в 1940 г., Лукин дал глубочайший теоретический анализ предполагаемого преимущества генотипической адаптации над фенотипической адаптаций, которая может быть ответственна за процесс замещения модификаций мутациями. *Генотипическая специализация может быть предпочтительнее фенотипической пластичности в тех случаях, когда она более эффективна, как, например, когда желательно более раннее проявление адаптивного признака в онтогенезе*» (курсив наш. — *Я. Г, А. Л.*) (Gause, 1947, p. 22). Гаузе очень четко «извлек» из статьи Лукина 1936 г. (Лукін, 1936b) все основные положения. Последнее положение, выделенное курсивом, вошло в одно из обобщений Г. Ф. Гаузе и В. В. Алпатова об обратной зависимости между приобретенными и врожденными признаками, впервые опубликованное в 1941 г. Это правило отражает зависимость между удельным весом адаптивных модификаций и наследственной резистентностью при адаптации к различным экологическим факторам (см.: Галл, 1997).

[5] Я. М. Галл искренне благодарен сыну Лукина, А. Е. Лукину, за возможность изучить переписку Е. И. Лукина с Г. Ф. Гаузе и И. И. Шмальгаузеном.

В итоговой статье Лукина 1942 г. предложена более детальная классификация адаптивных модификаций и вскрыты разнообразные условия, при которых замещение адаптивных модификаций наследственными факторами становится выгодным или, наоборот, естественный отбор будет поддерживать адаптацию при помощи мощных модификационных систем (Лукин, 1942, с. 257). Правда, ситуация в науке в 1942 г. была уже совершенно иной, чем в 1936 г. К этому времени были разработаны теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, косвенного отбора В. С. Кирпичникова. Были выполнены эксперименты Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смарагдовой, обширные исследования Н. И. Калабухова по изучению состава крови горных форм мышей *(Apodemus sylvaticus)*, при переносе их в долину. Оказалось, что состав крови совпадал и у долинных форм, и Лукин интерпретировал этот материал как закрепление модификационной изменчивости наследственными факторами.

Лукин очень высоко оценил концепции Шмальгаузена о накоплении в процессе эволюции «корреляционных систем общего значения» и о прогрессивной эволюции в сторону автономизации онтогенеза (Шмальгаузен, 1938, с. 112–113). Он особо акцентировал внимание на макроэволюционных последствиях стабилизирующего отбора, отмечая слабую изученность этой важнейшей проблемы теории эволюции. В этом смысле оценки Лукиным творчества Шмальгаузена очень созвучны современному состоянию дел, когда проблема фенотипической пластичности вновь в центре внимания биологов- эволюционистов. «Фенотипическая пластичность, вероятно, имеет глубокие макроэволюционные последствия, хотя мало было сделано попыток, чтобы это оценить. Несомненно, сама фенотипическая пластичность может подвергаться эволюции» (Wund et al., 2008, p. 449).

Более того, Лукин опубликовал важную оригинальную работу по изучению роли естественного отбора в поддержании генетического полиморфизма (Лукин, 1939а). Он в течение нескольких лет изучал сезонную и биотопическую изменчивость размеров тела клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus)* на популяциях, живущих в разных местностях. В 1962–1964 гг. исследования были продолжены (Лукин, 1965). Наряду с временной изучалась и пространственная динамика форм в популяциях. Лукин утверждал, что ведущим фактором, влияющим на изменения соотношения форм в популяциях различного географического происхождения, было изменение величины пищевых ресурсов. Крупные формы преобладали в периоды больших запасов пищи, а малые — при ее резком сокращении. Различные климатические факторы воздействовали косвенно, через изменения запасов пищи. Поскольку соотношение форм в популяциях менялось направленно в различные времена года, Лукин поддержал идею Н. В. Тимофеева-Ресовского о существовании «сезонного отбора», который он установил, изучая динамику форм у божьих коровок близ Берлина (Лукин, 1965, с. 43). Безусловно, личные исследования по естественному отбору уже в новом аспекте еще более укрепляли дарвиновские позиции Лукина.

Но если просто просмотреть огромную серию экспериментальных работ Гаузе, часть из которых была выполнена совместно с В. В. Алпатовым и Н. П. Смарагдовой, то становится вполне очевидным, что экспериментальная работа велась в русле теоретических положений Лукина, которые сами

авторы экспериментальных исследований так четко «извлекли» из работы Лукина 1936 г. (Gause, 1947; Гаузе, 1984; Галл, 1997). Статья Лукина 1936 г. действительно стимулировала экспериментальные исследования и в этом ее преимущество перед другими аналогичными гипотезами. Вполне естественно, она может стимулировать и современные исследования на стыке широкого натурализма и генетики, включая и молекулярную генетику. Но это требует основательной подготовки в зоологии, ботанике, общей физиологии растений и животных, чего как раз и не хватает многим современным специалистам в области эволюционной биологии, которых, прежде всего, интересуют «новинки» молекулярной биологии.

Анализ трудов Лукина ставит крайне интересные историко-научные проблемы: действительно ли российские ученые лишь переоткрывали ранние исследования Осборна, Болдуина и Л. Моргана; только ли своевременным их появлением можно объяснить их популярность, во всяком случае в Советском Союзе? На Западе сторонники синтетической теории эволюции подвергли резкой критике сам «принцип Болдуина», а также работу Гаузе 1947 г. (Simpson, 1953; Майр, 1968). Исключением является Дж. Хаксли (Huxley, 1942), который, можно сказать, в «одиночку» защищал старые классические теоретические работы и позднее исследования К. Уоддингтона, но и он «впал в немилость». Критической оценки принципа Болдуина и взглядов Дж. Хаксли посвящена упомянутая специальная критически-агрессивная статья Дж. Симпсона под названием «Эффект Болдуина» (Simpson, 1953)[6]. Но в рецензии Гаузе на книгу Хаксли 1942 г. отмечено, что Хаксли поддержал концепцию органического отбора, но в этой части он мало оригинален, так как в России исследования в данном направлении ушли далеко вперед и о них совсем не упоминается (Гаузе, 1944). Позднее Гаузе дополнил и расширил оценку взглядов Хаксли и четко высказался о причинах упадка интереса к изучению эволюционной роли модификаций. Обращает на себя внимание и тот интереснейший факт, что Гаузе полагал, что без изучения эволюционной роли модификаций, невозможно было начать экспериментальную работу по естественному отбору. «В целом это направление исследований (изучение органического отбора. — *Я. Г., А. Л.*) пришло к концу: практически оно целиком игнорировалось. Причины этому явлению легко обнаружить. В период этих исследований (около 1900 г.) ситуация в биологии не была достаточно благоприятной для исследований в области органического отбора. Классификация вариаций на две фундаментально различные категории — модификации и мутации — не была популярной, и экспериментальное изучение естественного отбора вряд ли можно было начать. Даже в наши дни, как верно отметил Дж. Хаксли в 1942 году, этот важный принцип, по-видимому, незаконно пренебрегался современными эволюционистами» (Gause, 1947, p. 22). Оценка Гаузе ранних работ важна и потому, что он совершенно иначе, чем Симпсон, оценил ситуацию в науке. После того как генети-

[6] Статья Симпсона носила столь агрессивно-наступательный характер, что, представляется, такого тона испугалась редколлегия. В это время главным редактором журнала “Evolution” был палеонтолог Э. Олссон, а членами редколлегии Б. Ренш и Е. Карсон. Вслед за статьей Симпсона была помещена статья К. Уоддингтона «Генетическая ассимиляция и наследование приобретаемых признаков» (Waddington, 1953).

ка установила, что модификации не передаются по наследству, генетики двух поколений основывали свои работы лишь на теории мутаций. В этом смысле ранние работы по органическому или совпадающему отбору, по Осборну, опережали исследовательский темп. По Симпсону же, вопрос о роли модификаций в эволюции отпал сам по себе с возникновением синтетической теории эволюции. Это правда — для синтетической теории эволюции, построенной, в первую очередь, на достижениях генетики популяций, такая постановка вопроса, по меньшей мере, неинтересна или возрождает неоламаркизм, который наряду с витализмом расценивался Симпсоном как «мертвые» концепции. Он главным делом жизни считал борьбу за «чистый» материализм.

Э. Майр полностью поддержал оценки Симпсона, но усилил аргументацию: все исследования по эффекту Болдуина носят типологический характер, так как оценки эффекта идут по отдельному генотипу или по экспериментальным линиям (Майр, 1968, с. 484). Здесь же дана критическая оценка работ К. Уоддингтона и его концепции «генетической ассимиляции». Все исследования Лукина построены на изучении именно природных популяций. Э. Майр в начале карьеры был ламаркистом, а Лукин в это время уже ввел борьбу с ламаркизмом и утверждал дарвинизм в союзе с генетикой. Лукин не вел борьбу с музейными систематиками, но всю жизнь стоял на позициях концепции политипического вида.

Целесообразно кратко рассмотреть работу Болдуина 1896 г. (Baldwin, 1896) под названием «Новый фактор эволюции», так как под его именем концепция о замене адаптивных модификаций мутациями в ходе эволюции вошла в мировую литературу, а сама статья даже перепечатана в 1977 г. в сборнике мировых классических работ по эволюционной генетике. Составитель и редактор сборника Д. Джеймсон поместил статью Болдуина в самой первой части под названием «Начало», где содержатся также статьи Ч. Дарвина, А. Уоллеса, Ф. Гальтона, Г. Менделя. Идеи Болдуина и, следовательно, соавторов гипотезы органического отбора были оценены по самым высоким меркам[7]. Да и редакторские комментарии полностью соответствуют положению статьи в сборнике.

Джеймс Марк Болдуин (James Mark Baldwin, 1861–1934) родился в Колумбии, Южная Каролина. Он изучал психологию в Принстонском университете и стажировался у Е. Вундта в Германии. В 1889 г. Болдуин получил степень доктора философии и преподавал в университетах Торонто, Принстона, (принстонский период 1893–1903 гг. характеризуется работой над принципами органического отбора). Затем он продолжил работу в Университете им. Джонса Хопкинса в Балтиморе и в Национальном университете Мехико.

[7] Д. Джеймсон в разделе “Hammer and tongs” («Молоток и клещи») переиздал классическую статью С. С. Четверикова 1926 г. и его доклад на V Международном генетическом конгрессе в 1927 г. (Берлин), в котором были доложены некоторые итоги первых в мире исследований генетической структуры природных популяций дрозофилы, выполненных под его руководством. Эти исследования доказали справедливость метафорического утверждения Четверикова о виде как «губке», впитывающей в гетерозиготном состоянии много разнообразных мутаций. Концепция Лукина о замене адаптивных модификаций мутациями в ходе эволюции в значительной степени опиралась на исследования Четверикова и его учеников, так как в ней была использована концепция о насыщенности природных популяций множеством мутаций, в том числе и сходных по фенотипическому проявлению с адаптивными модификациями и морфозами.

Последние годы жил в Париже, где и умер. В 1900 г. он был удостоен степени почетного доктора Оксфордского университета. Болдуин был пионером в области экспериментальной психологии и приложил много усилий к развитию эволюционной психологии, которая в наши дни получила широкое развитие. Ллойд Морган и Генри Осборн были ближе к биологам-эволюционистам, так как изучали поведение у животных и эволюционную палеонтологию (Осборн — прямой учитель Симпсона). Болдуин — автор многих книг по теории эволюции, генетике, психологии и философии. В 1902 г. вышла в свет его книга "Development and evolution", которая использовалась как учебник. Именно в этой книге Болдуин широко развил свою концепцию органического отбора, и новые идеи широко обсуждались в литературе. В приложении к книге Болдуин собрал много высказываний об органическом отборе, из которых следует, что концепция привлекла внимание биологов (Baldwin, 1902). Книга Болдуина прямо свидетельствует о том, что он обсуждал проблему органического отбора в аспекте, который сейчас называется "evo-devo".

Болдуин суммировал свое исследование, как имеющее под собой основание в большой проблеме: онтогенез, филогенез, наследственность. Разумеется, он был специалистом по психологии, и в центре его внимания стояла проблема механизмов наследования приобретенных признаков в ходе обучения. «Последние (приобретенные в индивидуальной жизни признаки. — *Я. Г., А. Л.*) представляют собой адаптивные модификации, которые организм приобретает в ходе онтогенеза, они могут быть названы "приобретенные признаки", но я предпочитаю их называть в качестве формы "онтогенетических вариаций", если термин "вариация" использовать в широком смысле» (Baldwin, 1896, p. 442). Но существуют и совпадающие или филогенетичесикие вариации, которые также воздействуют на интеллект, нервную систему. Именно эти филогенетические (наследственные) вариации и замещают адаптивные модификации. Это и есть органический отбор или то, что позднее было названо «эффектом Болдуина».

Статья Болдуина в изобилии содержит такие выражения, как «наследование приобретенных признаков» или «упражнение не упражнение органов», и при первом просмотре не оставляет сомнений в том, что она откровенно ламаркистская. Но Болдуин провел различие между естественным и органическим отбором. В случае естественного отбора отбираются случайные вариации. В случае же с органическим отбором отбираются совпадающие вариации, то есть те, которые копируют адаптивные модификации. Концепция Болдуина построена на примерах, хорошо ему известных и тщательно отобранных из области психологии и неврологии, то есть из области умственного развития ребенка. В этой области он был специалист и пытался через особенности постнатального развития решать проблемы наследования признаков в ходе филогенетического развития. До возникновения генетики статья Болдуина казалась, буквально ламаркистской и пользовалась популярностью, а после возникновения генетики как науки была по этим же причинам отвергнута. Болдуин стремился выстроить триаду в виде: индивидуальное развитие — филогенез и наследственность. Сейчас эта проблема вновь в центре внимания, но, конечно же, исследования ведутся на совершенно другом уровне.

Статью Болдуина трудно сопоставлять с работами Лукина. В работах ставились и решались совершенно разные задачи. Болдуин фактически решал проблемы эволюции онтогенеза, и в этом отношении его работа хорошо сопоставима с трудами Шмальгаузена в области теории стабилизирующего отбора. Лукин ставил и решал конкретные и вполне верифицируемые проблемы на самом разнообразном натуралистическом материале: образование географических, экологических рас и внутрипопуляционного полиморфизма. Позднее, благодаря работам Гаузе, гипотеза Лукина в известной мере прошла проверку и на экспериментальном материале. Очевидно, работа Лукина не переоткрывала работу Болдуина. Это был оригинальный и совершенно другой научный поиск. Причины теоретических поисков Лукина следует искать в иных исследовательских сферах.

Каковы причины возрождения около 1936 г. вопроса об эволюционной роли адаптивных модификаций? Известный американский историк генетики и теории эволюции М. Адамс выполнил интересные исследования, посвященные выявлению вклада С. С. Четверикова и его школы в формирование эволюционной генетики и синтетической теории эволюции. Он рассмотрел этот вклад в период с 1925 по 1935 г. Этот проект был выполнен в контексте исторического исследования путей синтеза натурализма, биометрии и генетики. Удалось показать, что все эти компоненты до возникновения исследований С. С. Четверикова и его школы существовали в изоляции, и московская школа эволюционных генетиков осуществила синтез. Сам Четвериков был одновременно натуралистом, биометриком и генетиком, что и предопределило общий успех в реализации такой обширной программы (Adams, 1968, 1970).

Пожалуй, одно из самых интересных событий в эволюционной теории после 1935 г., разумеется, в рамках упомянутой триады Адамса, было широкое обсуждение вопроса о роли ненаследственных факторов в эволюции. Безусловно, Лукин был одним из первых, кто поставил этот вопрос с позиций дарвинизма, генетики и экологии. Это был уже расширяющийся эволюционный синтез, выходивший за рамки классического синтеза генетики и дарвинизма, в котором мутациям отводилась роль главного сырьевого материала для действия естественного отбора.

Книга Лукина: «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов»

Вопрос о роли ненаследственных факторов в эволюции был поставлен Лукиным в ходе широкой программы исследований по проблеме географических закономерностей в изменении организмов, образования внутривидовых единиц и начальных этапов видообразования. Программа Лукина в полной мере была реализована в его монографии 1940 г., изданной практически в начале 1941 г.

Книга Лукина представляет собой самый широкий тематический синтез генетики, ботаники, зоологии, микробиологии, физиологии, биохимии как в теоретическом, так и в историко-научном плане. Книга почти забыта и слабо

цитируется в литературе по теории эволюции. Причин такой судьбы интереснейшей книги несколько. Она была опубликована накануне войны, а после войны началось лысенковское мракобесие. Книга была сдана в издательство в 1938 г., а после ареста Н. И. Вавилова редакции пришлось его имя в спешке заменить на ВИР, то есть название института, где работал Вавилов. По этой же причине книгу так долго держали в издательстве.

Целесообразно остановиться на кратком содержании монографии. Она состоит из трех частей, которым автор предпослал введение (с. 5–15). Лукин отметил, что термин «географическая изменчивость» следует четко отчленить от географических форм, которые являются систематическими единицами и не относятся к категориям изменчивости. Чтобы избежать путаницы, автор предпочел термин «географические изменения».

В первой части книги автор предельно ясно изложил взгляды Дарвина, Вагнера, Гулика, Гейнке, Коржинского, Комарова и Веттштейна на проблему географической дифференциации вида. В очень резкой критической манере изложена трактовка географической изменчивости в рамках антидарвинистических теорий эволюции (Ренш, Кляйншмидт, П. В. Серебровский и др.). Лукин сразу же четко заявил свою генетико-дарвинистическую позицию. Очень содержательный анализ дан работам Г. Турессона, Э. Баура и Р. Гольдшмидта (с. 63–69). Например, Баур в 1924 г. на львином зеве *(Antirrhinum majus)* показал насыщенность природных популяций мелкими, преимущественно физиологическими мутациями, которые представляют собой неограниченный материал для действия естественного отбора при создании новых географических и экологических рас. Познания Лукина в области генетики, быть может, лучше всего демонстрируются при оценке работ Гольдшмидта. Текст настолько важен и интересен, что есть смысл привести его целиком. «С исследованиями Баура по своему значению для проблемы расообразования и размаху проделанных работ могут быть сравнены только аналогичные исследования Р. Гольдшмидта над непарным шелкопрядом. Названный ученый — знаменитый генетик, создатель оригинальной, хотя и очень спорной физиологической теории наследственности, автор выдающихся исследований по проблеме пола, изучал географические расы непарного шелкопряда, начиная с 1912 года, в течение двадцати лет. Очень ценным в разбираемых работах является установление географических закономерностей в изменении различных признаков непарного шелкопряда: интенсивности действия половых генов, продолжительности личиночного развития, скорости дифференцировки гонад, числа линек гусениц, продолжительности диапаузы, роста и величины личинок и imago, величины сперматоцитов, величины хромосом, окраски и рисунка личинок, окраски и рисунка крыльев imago. Здесь мы имеем точное доказательство существования географических рядов у беспозвоночных и прекрасную иллюстрацию того положения, что любой признак может подвергаться правильным географическим изменениям. Баур и Гольдшмидт освещают до известной степени разные стороны проблемы географических рас, но самое главное заключается в том, что они оба признают ведущую роль естественного отбора в образовании географических рас» (Лукин, 1940, с. 68–69). В заключительном разделе первой

части книги Лукин проанализировал работы Н. В. Тимофеева-Ресовского, открывшего температурные географические расы у *Drosophila funebris*.

Многим представляется, что Лукин был жестким дарвинистом, сторонником идеи об исключительной эволюционной роли естественного отбора, говоря современным языком — панселекционистом. В этом есть доля правды, но не вся правда. В заключительных замечаниях к первой части книги Лукин обсудил, как единичные мутации могут быстро распространиться в природных популяциях благодаря действию генотипического дрейфа, по С. Райту, или генетико-автоматических процессов, по Д. Д. Ромашову и Н. П. Дубинину. «В популяциях открыты процессы, названные Н. П. Дубининым генетико-автоматическими, которые способствуют умножению первоначально единично возникших мутаций. Таким образом, происхождение низших систематических единиц из материала наследственной изменчивости выясняется все лучше и лучше» (там же, с. 75–76).

Во второй части книги представлен обширный материал по географической изменчивости растений, животных и микроорганизмов. Подробно проанализированы правила Бергмана, Аллена и другие закономерности географической изменчивости. Особое внимание Лукин уделил анализу работ Ф. Добржанского по изучению изменчивости окраски различных видов семейства жуков *Coccinellidae* — божьи коровки (там же, с. 145–148).

Географическая и экологическая изменчивость растений представлена обширнейшим материалом, полученным сотрудниками Всесоюзного института растениеводства (Н. Н. Иванов, А. И. Купцов, Л. И. Говоров, Е. Н. Синская, А. А. Бестужева, М. А. Розанова и др.).

В эволюционно-биологическом аспекте наиболее интересна третья часть книги Лукина (с. 197–297), посвященная выявлению параллелизма между фенотипической и генотипической изменчивостью с точки зрения теории естественного отбора. Теоретический остов этой большой части составил корпус идей Лукина, впервые изложеный в статьях 1935–1936 гг., которые выше уже анализировались. Автор четко изложил причины замены в процессе эволюции ненаследственных изменений фенотипически сходными наследственными (с. 266–277):

1. Возможность более раннего использования приспособительного признака.

2. Большая автономность развития наследственного признака от внешней среды по сравнению с ненаследственными.

3. Могут ли быть тождественными фено- и генотипический признаки?

4. Принцип специализации и рассматриваемая проблема.

При анализе причин замены ненаследственных признаков наследственными Лукин четко поставил вопрос о том, почему это происходит и насколько сходны фено- и геноадаптации. «Преимущество генотипически закрепленных признаков заключается не в фенотипическом их отличии от аналогичных ненаследственных признаков, а в возможности более раннего использования их приспособительного значения, в большей эмансипации их развития от внешней среды и т. д. Однако вполне законен вопрос, возможно ли вообще полное сходство аналогичных фенотипических и генотипических признаков? Мы считаем

такое сходство в свете некоторых общих принципов теории эволюции мало вероятным» (там же, с. 271). В рецензии Добржанского на книгу Лукина вопрос о замене ненаследственных факторов наследственными оказался в центре внимания. Он целиком принял позицию Лукина: «Генотипическая специализация предпочтительнее фенотипической пластичности, когда желательно более раннее проявление признака в онтогенезе» (Dobzhansky, 1944, p. 128). Добржанский широко цитировал работы А. А. Машковцева, которые внимательно были проанализированы в трудах Лукина и Шмальгаузена (см. главу 7).

Общая оценка книги Лукина с позиций историка науки видится следующим образом. Книга Лукина представляла собой полное переосмысливание огромного фактического материала по географической изменчивости и образования внутривидовых форм с позиций генетики и теории естественного отбора, и это было сделано впервые в истории науки. Для формирования эволюционного синтеза такая работа была крайне необходимой. Но важно и то, что это была не простая переинтерпретация материала. Лукин развил важные теоретические принципы в области генетики и теории эволюции, которые стимулировали принципиально новые экспериментальные и теоретические работы (например, Гаузе и Шмальгаузен). В книге Лукина закладывались основы современной политипической концепции вида. При этом все это выполнялось как на собственном зоологическом материале, так и на основе самого широкого синтеза знаний, практически из всех основных разделов биологии того времени.

Проблемы макроэволюции

Переход Лукина от проблем изменчивости, естественного отбора и образования внутривидовых форм к проблемам макроэволюции был вполне естественным. В монографии 1940 и статье 1942 гг. Лукин широко обсуждал вопросы о роли специализации в эволюции, взаимосвязи онтогенеза и филогенеза на примере автономизации индивидуального развития (Лукин, 1942). «Я писал, что замена ненаследственных изменений наследственными демонстрирует приложимость к эволюции низших систематических единиц тех же выводов, что и к эволюции высших систематических групп. А именно, что специализация (а также автономизация) играет в эволюционных превращениях низших систематических единиц столь же большую роль, как и в эволюции высших групп живого мира» (там же, с. 255). Очевидно, что Лукин занимал позиции о единстве механизмов микро- и макроэволюции.

Лукин широко обсуждал условия становления ароморфозов, неравномерность темпов эволюции, формирование адаптаций широкого значения.

Возможно, наиболее оригинальный вклад Лукина в блок проблем макроэволюции связан с исследованием проблемы условий становления ароморфных преобразований в ходе прогрессивной эволюции. Осенью 1969 г. в Ленинграде состоялась конференция по проблемам прогрессивной эволюции, которая была организована К. М. Завадским при активной помощи сотрудников Ленинградского отделения Института истории естествознания и техники АН СССР. Участниками конференции были многие ведущие специалисты

в области теории эволюции и палеонтологии (Б. С. Матвеев, Ю. И. Полянский, А. В. Яблоков, Е. И. Лукин, А. П. Расницын, А. Г. Пономаренко, А. Г. Юсуфов, А. М. Миклин, А. Б. Георгиевский и др.). Лукин выступил с докладом на тему «Главные этапы прогрессивной эволюции животных и геологическая история Земли» (Лукин, 1969). Автор доклада развивал идеи А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена о скачкообразном характере возникновения ароморфозов и поставил перед собой цель более конкретно выявить геологические условия, содействующие ароморфной эволюции. Быстрота ароморфных преобразований осуществлялась «в течение орогенических фаз истории Земли, когда происходили сравнительно кратковременные (в геологическом смысле), но колоссальные преобразования земной коры. Связь ароморфозов с орогеническими фазами объясняет широкий характер и быстроту ароморфных преобразований организмов» (там же, с. 78). На конференции точка зрения Лукина была подвергнута резкой критике, в том числе и со стороны К. М. Завадского, хотя они были близкими друзьями. Завадский отстаивал свою точку зрения о ведущей роли биотических факторов в ароморфной эволюции, а концепция Лукина якобы возрождала старые неокатастрофистские идеи[8]. В действительности гипотеза Лукина как дарвиниста была непредсказуемой, даже дерзкой, и в то же время доказательств в ее пользу найти было трудно.

Более того, Галл поставил вопрос перед А. Е. Лукиным-младшим, известным геологом, соавтором данной статьи, обсуждал ли он с отцом трудные проблемы на стыке геологии и теории эволюции. В апреле 2009 г. Лукин ответил Галлу: «*Я помню, как в свое время (40 лет т. н.!) мы обсуждали с Е. И. проблему связи ароморфозов с орогеническими фазами. Его смущали представления (согласно канону Штилле) о синхронности орогенетических фаз, так как это не согласовывалось с монофилией и данными о появлении наиболее древнего представителя той или иной группы в определенном центре. Поэтому он ухватился за представления (И. С. Шатский и др.) о неодновременном проявлении фаз складкообразования и орогенеза, поскольку это снимало указанное противоречие. Что касается непосредственной связи арогенеза и орогенеза (почти каламбур!), то я сейчас смотрю на это несколько по-другому. Посылаю две свои (уже давние) статьи по этому поводу. Разумеется, приведенные в них соображения ни в коей мере не опровергают несомненную роль орогенических фаз в ароморфных преобразованиях организмов. Наоборот, выявляется глубокая взаимосвязь между процессами глубинной дегазации Земли (эпохами аноксических событий и накопления black shales), химическим (но не радиационным, как у С. Г. Неручева!) мутагенезом и макроэволюцией. Что касается орогенеза (его фазы закономерно сдвинуты относительно фаз наиболее интенсивной глубинной дегазации Земли), то он играет роль в макроэволюции посредством климатических изменений, стрессового влияния среды, изоляции и т. п., в результате чего тот или иной "перспективный монстр" (по выражению Тахтаджяна) получает преимущество и осуществляет экспансию».*

[8] В монографии Э. И. Колчинского (2002) всесторонне проанализирован неокатастрофизм, в том числе и тектонические гипотезы эволюции. Но взгляды Е. И. Лукина совершенно справедливо не анализируются. В беседе Э. И. Колчинский точно отметил, что Лукин был дарвинистом и всегда считал естественный отбор ведущим эволюционным фактором.

Правда, в монографии Лукина 1940 г. довольно подробно изложены взгляды Дж. Гулика на быстрое видообразование у сухопутных моллюсков на Гавайских островах, взгляды М. Вагнера на роль географической изоляции в видообразовании. Эти факты и концепции могли долго будоражить мысль и побуждать искать связь между орогенезом и эволюцией на надвидовом уровне. Лукин постоянно искал доказательства в пользу своих идей об условиях ароморфных преобразований организмов (Лукин, 1972а, б).

Статья Лукина 1972 г., опубликованная в «Проблемах эволюции» под редакцией Н. Н. Воронцова, особенно важна (1972а). Идеи Лукина были близки редактору Н. Н. Воронцову и Е. А. Ляпуновой, которые изучали хромосомную изменчивость и видообразование у грызунов в сейсмически активных районах Памира и Тянь-Шаня и показали, что именно в этих условиях появляется множество хромосомных перестроек, которые и создают репродуктивную изоляцию в условиях практической симпатрии. Н. Н. Воронцов был очень хорошо знаком с литературой по хромосомному видообразованию, особенно у млекопитающих, и понимал, что его исследования скорее норма, чем исключение. Он широко цитировал подобные исследования, выполненные А. Нево с сотрудниками на слепышах (род *Spalax*) в Израиле в конце 60-х — начале 70-х гг. XX столетия.

Именно в статье 1972 г. Лукин проанализировал условия формирования иглокожих, бесчелюстных, земноводных, пресмыкающихся, млекопитающих. «Таким образом, перечисленные факты, которые вряд ли можно объяснить простым совпадением, свидетельствуют о приуроченности целого ряда ароморфозов к фазам интенсивного орогенеза. Вероятно, число таких примеров можно бы значительно умножить, но возникновение большинства ароморфных групп беспозвоночных в палеонтологических материалах, как известно, не отражено» (Лукин, 1972а, с. 134).

Более подробно Лукин остановился на формировании млекопитающих, поскольку в области изучения этой группы животных накоплен наиболее достоверный материал. Он пришел к выводу, что при формировании класса имелись две фазы ароморфоза. Первая фаза привела к отделению млекопитающих от пресмыкающихся. Вторая фаза, совершившаяся в то время, когда наступил конец господству рептилий, содействовала окончательному оформлению ароморфных черт этой высшей группы животного мира. Интересно, что Н. К. Кольцов полагал, что эволюция насекомых и позвоночных шла на основе периодических вспышек мутационного процесса (Кольцов, 1933; Галл, 2005а). В период становления млекопитающих действительно была массовая вспышка мутационного процесса, сформировались большие классы псевдогенов, для некоторых уже обнаружены регуляторные функции (Lee, 2003). Новая вспышка мутационного процесса и эпигенетических изменений произошла в период формирования приматов, когда возник характерный класс Alu-повторов, создающий вместе с микроРНК предпосылки для возникновения речевой функции (Mattick, 2004; Томилин, 2005; Tomilin, 2009).

Лукин не нашел генетических предпосылок формирования ароморфозов в условиях орогенеза. И это вполне понятно. В те годы такого материала просто еще не было. Да и в наше время проблема на генетическом уровне довольно

противоречива и трудна, хотя фактические и концептуальные наработки далеко ушли вперед, особенно в области видообразования. Можно добавить замечательные исследования Г. Карсона и его коллег по видообразованию у дрозофил островов Гавайского архипелага (Голубовский, Галл, 2003). Гряда вулканических Гавайских островов возникла постепенно за счет перемещения тихоокеанской литосферной плиты с севера на юг со скоростью 9 см в год. Самый древний остров Кауи возник примерно 5 млн лет назад, следующий — Оаху (где находится Гонолулу) — около 3 млн лет назад, средний остров Молокаи и два небольших соседних возникли около 1,5 млн лет назад. Самый большой и молодой остров появился всего 0,7 млн лет назад (здесь еще сильна вулканическая активность), и с постоянно действующего вулкана непрерывно изливается в море лава.

Карсон и его коллеги на основе морфологических и цитогенетических различий обнаружили на Гавайях более 500 эндемичных видов дрозофил. Они смогли проследить последовательность возникновения и распространения новых видов-эндемиков на молодых островах за счет мигрантов с более старых островов. В ряде случаев удалось доказать и обратную миграцию. Карсон пришел к выводу о том, что видообразование и адаптация разнесены во времени и представляют собой два аспекта эволюции.

А. Е. Лукин опубликовал две статьи, посвященные памяти отца (Лукин А. Е., 1999, 2000). В этих статьях обсуждались проблемы дегазации Земли, химического мутагенеза и макроэволюции. Автор статьи показал, что после периода глубинной дегазации Земли, как правило, наступают фазы орогенеза. Сдвиг во времени ведет к тому, что орогенез действует на эволюционный процесс посредством климатических изменений, изоляции. Главное же состоит в том, что дегазация вызывает огромную вспышку химического мутагенеза и именно химический мутационный процесс составляет материал для макроэволюции. Статьи снабжены обильным фактическим материалом из геологии, палеонтологии и зоологии. А. Е. Лукин весь фактический материал стремился увязать в единую концептуальную схему.

Эволюционный синтез Лукина в оценке специалистов

Труды Лукина в области изучения естественного отбора и его книга 1940 г. получили высшие похвалы в переписке и в официальных рецензиях Добржанского, Гаузе и Шмальгаузена.

Добржанский кратко охарактеризовал все три части книги Лукина, при этом особенно отметил третью часть, посвященную параллелизму ненаследственной и наследственной изменчивости как наиболее интересную в эволюционном плане (Dobzhansky, 1944). Добржанский, в отличие от Симпсона, целиком принял широкую концепцию естественного отбора, в которой важная роль в эволюции отводилась адаптивным модификациям. Этот факт имеет принципиальное значение, так как позднее позиция Добржанского коренным образом изменилась в пользу чисто генетической трактовки естественного отбора. Из зарубежных биологов-эволюционистов такую широкую позицию занимал лишь Дж. Хаксли, а позднее и К. Уоддингтон.

Полностью приводим письмо Шмальгаузена к Лукину, датируемое 21 апреля 1941 г. (!):

28.04.41.

«Многоуважаемый Ефим Иудович!

Большое спасибо за Вашу книгу. Это очень нужная сводка, которая многим поможет разобраться в большом материале по географической изменчивости организмов. К сожалению, против Вас (а попутно и против меня) готовится поход за эту книгу. В основном, по-видимому, за чрезмерное внимание к работам ВИР'а и некритическое к ним отношение. Поход, очевидно, столь серьезный, что у нас в редакции[9] боятся пускать в очередной номер Вашу статью — хотят выждать и посмотреть.

С искренним приветом Ваш И. Шмальгаузен»

Итоговая оценка Гаузе работ Лукина по естественному отбору и его монографии 1940 г. датируется 26 февраля 1945 г.:

«Дорогой Ефим Иудович!

Я был очень рад получить Ваше письмо. Ваши работы по совпадающему отбору я считаю самыми интересными из всего цикла этих работ, и с Вашей работой 1942 г. я вполне согласен. Видели ли Вы рецензию Добржанского на Вашу книгу о географической изменчивости в Science? Он Вас очень хвалит. ... Ваш Г. Гаузе».

В 1945 г. в "Nature" была опубликована рецензия Дж. Хаксли на книгу Лукина. Экземпляр монографии ему передал Гаузе. В письме от 23 июня 1945 г. к Лукину он сообщил: *«Дорогой Е. И.! Я передал Вашу книгу о географической изменчивости Гексли и она его очень заинтересовала»*.

Следует также отметить отзыв П. Хадсона (Hudson, 1945), в котором, в частности, отмечено: "*The book gives an interesting exposition of the tenets of neo-Darwinism and their application to the problems of geographical distribution, taxonomy and evolutionary theory"*. Из содержания отзыва следует, что монография Лукина, наряду с работами Турессона, Гольдшмидта, Добржанского, Тимофеева-Ресовского и др., вносит значительный вклад в СТЭ.

По мнению эксперта в области теории эволюции А. Л. Тахтаджяна, книга Лукина должна быть переиздана, так как она принадлежит к классическим монографиям по теории эволюции, в которой впервые в истории науки была последовательно изложена концепция политипического вида.

Лукин развивал интереснейшие идеи А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена в области учения об ароморфозах. Он значительно опередил исследования в области изучения геологической и экологической обстановки, которая способствовала быстрому и скачкообразному возникновению и становлению ароморфных преобразований организмов. С уверенностью можно сказать, что Лукин на новом уровне познания стремился синтезировать дарвинову теорию естественного отбора и геологию, чтобы лучше понять причины и условия макроэволюционных процессов.

[9] Речь идет о «Журнале общей биологии».

Литература

Аронова Е. А., Александров Д. А. Дарвинизм, ламаркизм или что-то между? // Природа. 2005. № 4. С. 75–77.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 639 с.

Воронцов Н. Н. Наука, ученые, общество. Избранные труды. М. : Наука, 2006. 436 с.

Галл Я. М. Г. Ф. Гаузе — эколог и эволюционист. СПб. : Альманах, 1997. 160 с.

Галл Я. М. Генетика, экология и концепция макроэволюции Н. К. Кольцова // Вестн. ВОГиС. 2005а. Т. 9. № 1. С. 34–42.

Галл Я. М. Адаптивные модификации и естественный отбор (эволюционно-биологическое наследие Е. И. Лукина) // Вестн. ВОГиС. 2005б. Т. 9. № 4. С. 534–540.

Гаузе Г. Ф. (рец). J. Huxley. Evolution: The Modern Synthesis // Успехи совр. биол. 1944. Т. 17. Вып. 3. С. 400–401.

Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория / отв. ред. Я. М. Галл. Л. : Наука, 1984. С. 5–105.

Голубовский М. Д., Галл Я. М. Р. Гольдшмидт и Дж. Хаксли: творческие параллели // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 6. С. 510–518.

Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 5. С. 775–800.

Кирпичников В. С. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1. № 1. С. 121–152.

Кирпичников В. С. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // Успехи совр. биол. 1944. Т. 18. № 3. С. 314 –339.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии. СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 273 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журнал. 1933. Т. 2. Вып. 4/5. С. 475–500.

Лукин А. Е. Дегазация Земли, химический мутагенез, макроэволюция. Ст. 1 : О причинах глубокой взаимосвязи эпох глобального накопления гидрокарбопелитов и переломных этапах макроэволюции // Геол. журн. 1999. № 4. С. 15–27.

Лукин А. Е. Дегазация Земли, химический мутагенез, макроэволюция. Ст. 2 : О связи центров происхождения основных таксонов с трубами дегазации Земли // Геол. журн. 2000. № 1. С. 49–60.

Лукин А. Е. Контуры жизни и творчества зоолога Е. И. Лукина // Природа. 2005. № 4. С. 67–75.

Лукин Е. И. О нахождении *Caspihalacarus hyrcanus* на Днепровских порогах // Рус. гидробиол. журн. 1929а. Т. VIII. № 8–9. С. 251–256.

Лукин Е. И. Биологические заметки о пиявках бассейна реки Донца // Тр. Харків. тов-ва дослід. прир. 1929b. Т. LII. С. 33–76.

Лукін Е. И. Проблема географічної мінливості организмів // Учен. зап. Харків. ун-ту. 1935. № 2–3. С. 15–22.

Лукин Е. И. К вопросу о факторах эволюции пресноводной фауны // Тр. науч.-исслед. зоол.-биол. ин-та Харьков. гос. ун-та. 1936а. Т. 2. С. 130–143.

Лукін Е. И. Про причини заміни в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору // Учен. зап. Харків. ун-ту. 1936b. С. 200–208.

Лукін Е. И. Про локальну та сезонну мінливість *Pyrrhocoris apterus* // Праці наук.-дослід. зоол.-біол. ін-ту. 1939а. № 6. С. 57–82.

Лукін Е. И. Про локальну і сезонну мінливість *Pyrrhocoris apterus* // Праці наук.-дослід. зоол.-біол. ін-ту. 1939b. № 6. С. 57–73.

Лукін Е. И. Про географічну мінливість величини деяких комах // Праці наук.-дослід. зоол.-біол. ін-ту. 1939c. № 6. С. 74–82.

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М. ; Л. : изд-во АН СССР, 1940. 311 с.

Лукин Е. И. Приспособительные ненаследственные изменения организмов и их эволюционная роль // Журн. общ. биол. 1942. Т. 3. № 4. С. 235–261.

Лукин Е. И. О составе фауны пиявок озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станц. 1953. Т. 13. С. 213–225.

Лукин Е. И. К гидробиологической характеристике прудов // Сб. тр. Харьков. зоотех. ин-та. 1954. Т. 7. С. 83–102.

Лукин Е. И. Различия в скорости эволюции равных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных // Зоол. журн. 1964. Т. 13. Вып. 8. С. 1105–1120

Лукин Е. И. Некоторые данные и соображения о внутривидовой дифференциации животных // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск : Наука, 1965. С. 33–44.

Лукин Е. И. Главные этапы прогрессивной эволюции животных и геологическая история земли // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Л. : ЛОИИЕТ АН СССР, 1969. С. 78–79.

Лукин Е. И. Проблема типов животного мира и теория ароморфозов // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1972a. Т. 2. С. 124–143.

Лукин Е. И. Ароморфозы и условия их возникновения // Закономерности прогрессивной эволюции. Л. : ЛОИИЕТ АН СССР, 1972б. С. 217–224.

Лукин Е. И. Критика ламаркизма в трудах И. И. Шмальгаузена // История и теория эволюционного учения. Л. : ЛО ИИИЕТ АНССР, 1974. Вып. 2. С. 68–75.

Лукин Е. И. Дарвиновский принцип монофилии и проблема уменьшения количества параллельных систематических групп в зависимости от повышения их ранга // Зоол. журн. 1975. Вып. 1. С. 3–19.

Лукин Е. И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Л. : Наука, 1976. 484 с. (Фауна СССР).

Лукин Е. И. Закономерности географической изменчивости организмов // Развитие эволюционной теории в СССР. Л. : Наука, 1983. С. 175–188.

Лукин Е. И. Теория И.И. Шмальгаузена и накопление в процессе эволюции адаптаций широкого значения // Журн общ. биол. 1985. Т. XLVI. № 6. С. 723–731.

Лукин Е. И. Фауна открытых вод Байкала, ее особенности и происхождение // Зоол. журн. 1986. Вып. 5. С. 666–675.

Лукин Е. И. Зоология. Учебник по специальности «Зоотехния» и «Ветеринария». 3-е изд. М. : Агропромиздат, 1989. 384 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.

Никоро З. С. Из жизни Центральной генетической станции // Природа. 2005. № 3. С. 67–73.

Томилин Н. В. О роли некодирующей ДНК в регуляции генной экспрессии и клеточной дифференцировки // Эволюционная биология: история и теория / отв. ред. Я. М. Галл, Э. И. Колчинский. СПб. : Нестор-История, 2005. С. 217–229.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1938. 144 с. (Переизд.: М. : Наука, 1982. 383 с.).

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. 396 с. (Переизд.: М. : Наука, 1968. 451 с.).

Adams M. The founding of population genetics: contribution of the Chetvericov school, 1924–1934 // J. Hist. Biol. 1968. Vol. 1. № 1. P. 23–39.

Adams M. Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935 // J. Hist. Biol. 1970. Vol. 3. № 1. P. 107–129.

Baldwin J. A New factor in evolution // Amer. Nat. 1896. Vol. 30. P. 441–445. (Reprinted in: Evolutionary genetics / ed. by D. Jameson. Stroudsburg, Pennsylvania : Dowden, Hutchinson, 1977. P. 45–50).

Baldwin J. Development and evolution. N. Y. : Macmillan C°, 1902. 395 p.

Dobzhansky Th. Scientific books: rules of geographic variation. E. I. Lukin. "Darwinism and geographic regularities in variation of organisms. Academy of Sciences of USSR. Moscow–Leningrad, 1940. 311 p. (In Russian) // Science. 1944. Vol. 99. № 2563. P. 127–128.

Evolutionary genetics / ed. D. Jameson. Stroudsburg, Pennsilvania : Dowden, Hutchinson, 1977. 332 p.

Gaissinovitch A. E. The origin of soviet genetics and the struggle with Lamarckism // J. Hist. Biol. 1980. Vol. 13. № 1. P. 1–51.

Gause G. F. Problems of evolution // Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci. 1947. Vol. 37. P. 17–68.

Hudson P. S. Lukin E. I. Darwinism i geograficheskie zakonomernosti v ismenenii organizmov. [Darwinism and geographical trends in the variations of organisms.] Moscow–Leningrad : U. S. S. R. Academy of Science. 311 p. // Animal Breeding Abstracts. 1945. Vol. 13. № 3. P. 13.

Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London : Allen & Unwin, 1942 (1944). 652 p.

Kirpichnikov V. S. The problem of non-heredity adaptive modifications (coincident or organic selection) // J. Genet. 1947. Vol. 48. № 2. P. 164–175.

Lee J. Complicity of gene and pseudogene // Nature. 2003. Vol. 423. P. 175–177.

Lukin E. I. Krendowskya latissima Piersig und Arrhenuralla mideopsiformis — Koenike et Viets. // Zoolog. Anzeiger. 1928a. Bd. 78. Heft 1/2. S. 5–13.

Lukin E. I. Über fünf Hydracarinen aus dem Donetz bassin // Zoolog. Anzeiger. 1928b. Bd. 78. Heft 3/4. S. 69–78.

Mattick J. The hidden genetic program of complex organisms // Scient. Amer. 2004. Vol. 291. № 4. P. 60–67.

Simpson G. The Baldwin effect // Evolution. 1953. Vol. 7. № 1. P. 110–117.

Tomilin N. V. Regulation of mammalian gene expression by retroelements and non-coding tandem repeats // BioEssays. 2009. Vol. 30. № 4. P. 338–347.

Waddington C. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. 1953. Vol. 7. № 1. P. 118–126.

Wund M., Baker J., Clancy B., Golub J., Foster S. A test of the "flexible stream" model of evolution: ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence // Amer. Nat. 2008. Vol. 172. № 4. P. 449–462.

Глава 18
ЖОРЖ ТЕСЬЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

М. Б. Конашев

Введение

Имя Жоржа Тесье (Georges Teissier, 1900–1972) прочно связано со становлением генетики популяций во Франции и в меньшей степени с «эволюционным синтезом». Вместе с Филиппом Л'Эритье (Philippe L'Héritier, 1906–1990) Тесье стоял у истоков первых экспериментальных исследований генетики популяций, выполненных в 1930-е гг. и включавших применение в этих исследованиях знаменитых «популяционных ящиков». Впоследствии в течение более чем 20 лет он развивал генетику популяций и получил немалое число выдающихся результатов в этой области эволюционной биологии. Он же начал первые французские исследования по генетике природных популяций в начале 1950-х гг.

Вклад Тесье в эволюционную биологию и эволюционный синтез не ограничивался только этим. Он выполнил серию важных исследований, к которым приступил еще в 1920–1930-е гг. по следующим трем направлениям: зоология и эмбриология, рост и биометрия, эволюционная генетика, или генетика популяций, и которыми занимался на протяжении всей своей научной карьеры. Публикации, относящиеся к эволюционной генетике, фактически наименее многочисленны (едва одна пятая всех научных публикаций), но их значение для становления эволюционной генетики во Франции и в мире трудно переоценить.

Тесье известен главным образом благодаря исследованиям, которые были выполнены им вначале в сотрудничестве с Л'Эритье. Обычно считается, что их результаты, публиковавшиеся начиная с 1933-х гг., оставались малоизвестными и недооцененными как во Франции, так и за границей, и что популяционных генетиков в то время все еще можно было «сосчитать на пальцах одной руки» (Petit, 1995, p. 147). Однако популяционно-генетическим исследованиям все же было уделено внимание, в том числе в самой Франции (Gayon, 1990; Génermont, 1996; Givernaud, 2000), а в СССР в нескольких работах анализировался вклад самого Тесье (Назаров, 1974, 1981, 1984). Тем не менее, как минимум, уточнение вклада Тесье и Л'Эритье в эволюционный синтез является необходимым и оправданным.

Краткая биография Жоржа Тесье

Ж. Тесье родился 19 февраля 1900 г. Получив степень бакалавра по философии и по математике в 1917 г., он поступил двумя годами позже в Высшую нормальную школу на математическое отделение, хотя уже решил посвятить себя зоологии, а точнее, изучению насекомых. Получив научную степень в 1922 г. и в этом же году опубликовав свою первую научную работу, он затем получил также степень по естественным наукам в 1923 г. и стал доктором наук в возрасте 31 года.

В 1928 г. Тесье становится руководителем научных работ на биологической станции Роскоф (Roscoff), а в 1945 г. — руководителем станции. Можно сказать, что его научная карьера оказалась «привязана» к этой морской станции, включая выбор объектов, материалов для исследований, которые он на этой станции предпринимал, и ответственные должности, которые здесь занимал. В 1938 г. Тесье назначается директором лаборатории биометрии животных Практической высшей школы (laboratoire de Biométrie Animale de l'Ecole pratique des Hautes Etudes), а в 1945 г. — штатным профессором кафедры зоологии Сорбонны.

После войны он занимает целый ряд ответственных должностей, важных для определения научной политики во Франции, в том числе является директором Национального научно-исследовательского центра (CNRS) с 1946 по 1950 г.

В 1951 г. Тесье возглавил одну из трех лабораторий генетики, созданных в Жив-Сюр-Ивет (Gif-sur-Yvette), а именно, лабораторию эволюционной генетики, которой он руководил официально до 1965 г. Две другие лаборатории — это лаборатория физиологической генетики Бориса Эфрусси и лаборатория формальной генетики, а затем генетики вирусов, Филиппа Л'Эритье (Burian, Gayon, 1990).

В 1950-х гг. Тесье занимает также пост президента французских обществ генетики, биометрии (в 1952 г.) и зоологии (в 1953). Кроме того, он входит в редакции многочисленных научных журналов, в частности «Рост» ("Growth") (1937), «Эволюция» ("Evolution") (1948), «Тетради по морской биологии» ("Cahiers de Biologie Marine") (1960). Полный список должностей Тесье дан в одной из его последних публикаций (Teissier, 1967, p. 1–2).

Даже из этого краткого перечисления видно, что Тесье занимал важное место во французской биологии и играл весомую роль в ее развитии, что подтверждается также оценкой его работ по биометрии и зоологии (см. ниже). При этом Тесье не ограничивался только научной деятельностью, не раз проявив себя как активный гражданин и патриот. Во время Второй мировой войны он был сначала одним из учредителей Университетского национального фронта, а затем, по просьбе Марселя Пренана, вступил в состав Вольных стрелков (Francs-Tireurs) и во французское партизанское движение (в 1943 г.). В партизанском движении Тесье отвечал за связи с другими органами вооруженного Сопротивления и с представителями военного командования правительства в изгнании генерала Ш. де Голля. В 1944 г. ситуация сложилась таким образом, что именно он подписал приказ о начале национального восстания. Именно в

ходе деятельности в Сопротивлении он примыкает к французской коммунистической партии (Prenant, 1950, p. 4; Wolff, 1972, p. 2).

После войны он становится членом совета директоров коммунистического журнала «Мысль» (“La Pensée”), а его «высокое» положение и активность в движении Сопротивления повлияли сначала весьма положительно на определение его места в послевоенной французской науке. Чуть ли не на следующий день после войны Тесье назначали на важные посты. По мнению Л'Эритье, благодаря отношениям, которые Тесье установил с влиятельными общественными и политическими деятелями во время Сопротивления, в особенности с Фредериком Жолио-Кюри, ему удалось оказать решающее влияние на послевоенные изменения во французской научной политике, в особенности на состояние генетического университетского образования (L'Héritier, 1981, p. 341). В частности, это было ознаменовано тем, что в 1946 г. в Париже создается первая кафедра генетики. Но спустя несколько лет в результате наступления эры холодной войны все поменялось. В 1950-х гг. политические убеждения Тесье имели уже совсем другие последствия, в первую очередь его снятие с руководства Национальным научно-исследовательским центром (CNRS) (Prenant, 1950).

Общественный аспект деятельности Тесье важен для понимания и интерпретации не только его последующей научной карьеры и того места, которое он занимал во французской научной политике, но и для самих научных исследований. Он сам высказывался недвусмысленно об этом в «Диалектическом материализме и биологии» (1946) — «маленьком тексте», в котором стремился показать большое значение диалектического материализма для прогресса науки и который перекликается с книгой М. Пренана «Биология и марксизм», вышедшей еще в 1936 г. (Prenant, 1936). Тесье даже цитировал ее в своем введении, когда утверждал что наука, если она развивается без нарушений, сама естественным образом порождает диалектический материализм при помощи своих собственных, в первую очередь экспериментальных, методов, не отступаясь при этом от своих собственных выводов (Teissier, 1946, p. 1). Он писал в этой связи о том, что биология может стать полноценной наукой только тогда, когда она в целом материалистическая. Но это необходимое условие, по Тесье, было недостаточным, как это показала история науки последних пятидесяти лет. Механицисты слишком часто упрощали живое до такой степени, что оно превращалось в плохую карикатуру. Исследование должно давать не однобокие теоретические понятия и «схемы» живых существ, а вырабатывать представления об организмах во всей их сложности и во всех их непростых связях с остальным миром (ibid, p. 7–8). Для Тесье важность и ценность материалистической биологии заключалась в том, что она обеспечивает реальные достижения в науке благодаря тому, что ее материализм перестает быть сугубо механистическим и становится диалектическим (ibid, 1946, p. 10).

Этот философский аспект имел немалое значение для научных исследований Тесье и применялся им в виде двух принципов во всех его работах: в качестве приоритета экспериментального подхода над другими и в качестве единого и целостного видения живого. С этим связано и то, что в большинстве своих научных публикаций Тесье проявил удивительную библиографическую культуру, которая существенно помогла ему в его научных исследованиях. Поэтому,

наверное, следует согласиться с точкой зрения Ж. Гайона, что было бы рискованно интерпретировать научные произведения, исходя лишь из философских убеждений их авторов, но нельзя и игнорировать тот философский контекст, в котором эти произведения создавались (Gayon, 1992, p. 362). Если даже философский аспект исследований Тесье не дает полного понимания полученных им научных результатов и того, как они были получены, он все же не бросает также «тени» на них, требуя особого рассмотрения (Buican, 1984, p. 330–334).

Зоология и эмбриология

Зоологические исследования Тесье в основном были посвящены изучению дивергенции книдарий стрекающих (Cnidaires). Для книдарий, являющихся водными, морскими животными, характерны две различные формы: прикрепленный полип и свободноплавающая медуза. Причем у многих из них обе формы чередуются во время полного жизненного цикла (метагенеза), но у некоторых, таких как гидры и коралловые полипы, нет форм медузы, а у других, наоборот, отсутствует поколение полипов. Это чередование морфологических форм создавало ряд трудностей в их изучении и объяснении их эволюции, которые не удалось преодолеть до сих пор. Всего этот тип кишечнополостных включает 11 000 видов, которые распределяются по трем классам: Scyphozoaires, Anthozoaires и Hydrozoaires (Bouillon, 1993, p. 2, 15–28).

В основном Тесье изучал класс Hydrozoaires, предприняв два различных исследования этого класса. Первое было посвящено изучению структуры и развития гонофоров (воспроизводящихся особей) семейства Sertulariidés и заняло у Тесье более 10 лет. Оно было открыто самой первой научной публикацией Тесье (Teissier, 1922) и закончилось в 1933 г. (Teissier, 1933). Второе состояло в изучении Halammohydra, маленьких животных и представителей микрофауны песков. Проводилось оно Тесье в сотрудничестве с Бертил Сведмарк (Bertil Svedmark), начиная с 1950 г. (Svedmark, Teissier, 1950), в течение последних двадцати лет его научной деятельности.

Помимо этих двух главных направлений, Тесье выполнил также некоторые другие исследования в области зоологии, относящиеся к ее физиологическим, фаунистическим и биохимическим аспектам, главным образом в период между 1922 и 1934 гг., имевшие то или иное значение для его становления как эволюционного биолога.

Первые исследования Тесье на гонофорах вполне вписываются в общую научную и эволюционную традицию. Тесье сам скажет впоследствии, что эволюционная история книдарий заняла важное место в дискуссиях эволюционистов XIX в. и продолжает активно обсуждаться XX в. По мнению Тесье, невозможно было интерпретировать их морфологическую структуру или филогенетическое развитие, не выступая в поддержку одной из сторон великих споров о трансформизме, которые временно прекратились только с уходом тех, кто в них участвовал. Поэтому и сам Тесье, по его свидетельству, был вынужден занять вполне определенную позицию в первой же своей научной работе (Teissier, 1967, p. 2).

В период между 1934 и 1950 г. Тесье не проводил продолжительных исследований по классической зоологии. Но после 1950 г. он приступил к последовательному изучению Halammohydra. В результате Тесье и Сведмарк предложили ввести в систематику новый класс Actinulides. С их точки зрения, класс Actinulides является действительно единственным возможным звеном, заполняющим пробел в непрерывной филогении Hydrozoaires.

Рост и биометрия

Биометрия и рост образуют вторую большую исследовательскую область, в которой работал Тесье. Если взять все его публикации, прямо (их больше восьмидесяти) или косвенно (почти 200) относящихся к этой сфере, то количественно это наиболее обширное исследовательское направление Тесье. Первая публикация в этой области относится к 1926 г. (Teissier, 1926). С тех пор статистический анализ биологических процессов стал фактически главным для Тесье.

Тесье изучал рост в двух его аспектах: первый — рост организмов (Teissier, 1926), второй — рост популяций (Teissier, 1928). В результате исследований роста Тесье во второй раз обратился к проблеме внутривидовой и межвидовой изменчивости. Сам Тесье относил начало этих новых для него исследований к 1938 г. — времени, когда он действительно стал биометриком (Teissier, 1967, p. 13). Причем первая публикация о росте популяций явилась фактически и первой эволюционно-синтетической статей на эту тему. Кроме того, Тесье подготовил проект книги о росте, который, однако, не завершился какой-либо публикацией (проект был обнаружен в личном архиве Тесье).

Параллельно этой научной работе Тесье пытался применить математический подход к изучению биологических явлений, надеясь учредить «математическую биологию», являвшуюся для него синонимом «рациональной биологии», как он это сам объяснял на конференции, проведенной в Высшей школе Бельгии (l'école des Hautes Etudes) 17 марта 1933 г. (Teissier, 1934, p. 5). Хотя сам Тесье признавал в то время, что его призывы к «математизации биологии», возможно, были еще слишком преждевременными, тем не менее, он сам стал успешно применять «математический подход» в собственных исследованиях, начиная с 1926 г., и вскоре стал главным специалистом по статистической биологии во Франции. Он также был быстро признан на международном уровне в этой области. В частности, в известной книге Дж. Хаксли по проблемам роста (Huxley, 1932, 1993) неоднократно используется ряд публикаций Тесье, в том числе воспроизводятся таблицы и графики с результатами его исследований. Исследования относительного роста были начаты Дж. Хаксли в 1924 г., но Тесье предложил свою собственную формулировку, еще не зная этой его работы. В 1936 г. Тесье и Хаксли в совместной работе предложили новые термины и понятия, в том числе понятие «аллометрического роста» (Huxley, Teissier, 1936).

«Математический подход» Тесье не довлеет, однако, над биологической стороной его исследований. Одним из подтверждений этого может служить заключение его статьи «Статистика в биологии», в котором в концентрированном виде дано фактически выражение этого подхода. Согласно Тесье, та роль,

которую уже играет статистика в биологии, без сомнения, станет еще больше в будущем. Статистика сможет способствовать даже тому, чтобы определять новые проблемы, и тому, чтобы расширить саму актуальную область наук о жизни. Но при этом необходимо добиться того, чтобы статистика не осталась привилегированным занятием нескольких редких специалистов, более занятых выведением формул, лишь косвенно имеющих отношение к живым существам. Статистик и биометрик, как бы далеко ни заводили их расчеты, какими бы абстрактными ни были их заключения, не должны никогда забывать, что за полученными ими алгоритмами скрывается реальность живого и что настоящее достижение в его познании станет возможно настолько, насколько они смогут быть и оставаться биологами (Teissier, 1935, p. 218).

Работы Тесье по росту и биометрии заслуживают упоминания, поскольку они составляют главную часть его научных открытий, явивших, существенным и признанным вкладом в соответствующие области. Кроме того, они послужили одной из общебиологических основ собственных эволюционных исследований Тесье, в особенности исследований по эволюционной генетике.

Эволюционная генетика

Приступив к изучению генетики популяций, Тесье прямо заинтересовался эволюционной проблематикой, быстро становится эволюционистом и сторонником сначала дарвинизма, а затем и синтетической теории эволюции. Он публикует многочисленные эволюционно-синтетические статьи, в основе которых находятся его выступления на конференциях (см. напр.: Teissier, 1938, 1945, 1962). Предметом собственных экспериментальных исследований являются два объекта: дрозофила, изучение которой он начал в 1930-е гг. вместе с Филиппом Л'Эритье, и ракообразные, а точнее, вид *Sphaeroma serratum*, которые изучались им с конца 1940-х гг. Тесье проводит это последнее исследование вместе с целым рядом сотрудников.

Эти два направления исследований генетики популяций соответствуют двум различным подходам. Первый является экспериментом в лаборатории с использованием знаменитых популяционных ящиков, или демометров (démomètres). Второй, напротив, предназначен для исследования природных популяций. В рамках этого второго направления Тесье развивает также, начиная с середины 1950-х гг., особое исследование местных популяций дрозофил. Аналогичное исследование Тесье впоследствии проведет на морских ракообразных.

В своих «Эволюционных очерках» Ф. Г. Добржанский и Эрнест Бёзигер писали, что С. С. Четвериков в России в 1926 г., Дж. Б. С. Холдейн и Р. Фишер в Англии и в С. Райт в США около 1930 г. предложили самостоятельно математическую теорию количественных аспектов эволюции. Впервые в истории биологии математическая теория предшествовала экспериментальному исследованию и направляла его (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 61). Как отмечалось и самими эволюционными биологами, и историками науки, предложенные математические модели были трудны для понимания и, следовательно, труднодоступны для большинства биологов (Галл, Конашев, 1979). Тем не менее,

начиная с 1930-х гг. довольно большая группа биологов стала проверять ценность математических расчетов по отношению к фактам наблюдения и экспериментальным результатам. В составе этой группы были такие видные зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли и Ж. Тесье, а также много ботаников, палеонтологов, анатомов, эмбриологов, генетиков и, затем, некоторых биохимиков (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 61).

Тесье и Л'Эритье

Влияние Л'Эритье на переход Тесье к исследованиям генетики популяций было решающим. В «Воспоминаниях генетика» Л'Эритье утверждал, что некоторые выдающиеся французские ученые вполне осознавали определенное отставание французской биологии. Одним из них был Андрэ Майэ, профессор физиологии в Коллеж де Франс в 1930-х гг., который способствовал пробуждению интереса Л'Эритье к генетике и — через него — переходу Жоржа Тесье к изучению генетики популяций (L'Héritier, 1981, p. 334). В октябре 1931 г. благодаря стипендии фонда Рокфеллера, в получении которой ему помог Э. Майр (Petit, 1996, p. 1857), Л'Эритье уехал изучать генетику в США и нашел там те исследовательские темы, которые могли быть взяты им для продолжения исследований после возвращения во Францию (L'Héritier, 1981, p. 335). Хотя первоначально речь шла о классической генетике, а не о генетике популяций, и Л'Эритье собирался, или точнее, был обязан заняться формальной генетикой, его поездка в США кардинально изменила ситуацию. По словам Л'Эритье, во время пребывания в США он открыл для себя существование генетики популяций, о которой никто ему не говорил прежде во Франции, и ее значение. В США он смог прочитать труд Р. Фишера, а также познакомился с работами С. Райта, встретил популяционных генетиков, услышал их выступления на VI Международном конгрессе генетики, прошедшем в Корнельском университете в июле 1932 г. В частности, Л'Эритье познакомился там с такими основателями популяционной генетики и эволюционной теории, как Ф. Г. Добржанский и Г. Дж. Мёллер, с которыми у него впоследствии установились достаточно тесные отношения (L'Héritier, 1981, p. 335–336). В октябре 1932 г. он возвратился на родину не только с готовым исследовательским проектом и дрозофилой как материалом для изучения, но и с технической идеей того, как осуществить это исследование в популяционных ящиках (L'Héritier, 1981, p. 336–337). По возвращении он вновь встречается с Тесье, с которым познакомился в 1926 г., и начинается их плодотворное сотрудничество. В тот период Тесье готовился присоединиться к лаборатории Леви (Lévy) и интересовался главным образом биометрией. Именно в этой области он и наставлял Л'Эритье, собиравшегося получить диплом о высшем образовании и ставшего де факто учеником Тесье (L'Héritier, 1981, p. 334).

Естественный отбор, «большой фактор эволюции, который до этого ускользнул почти полностью от экспериментального изучения» (Teissier, 1958b, p. 62), не был первоначально исследовательским проектом Тесье. Хотя популяционные ящики и позволяли провести изучение отбора, задуманы они были вначале для

того, чтобы изучать динамику популяций дрозофил. Термин «демометр» (démomètre) и концепция демометра также об этом говорят, так как, являясь оригинальной идеей Л'Эритье, отражают то, для чего демометр был предложен, — для «измерения популяции» (L'Héritier, 1981, p. 337).

Первоначальное использование популяционных ящиков органично входило в последовательность намеченных Тесье исследований роста популяций. Затем у него появляется идея использовать демометры не только для демографических измерений, но и для экспериментального изучения естественного отбора (L'Héritier, 1981, p. 338). Но если Тесье в течение короткого времени становится одним из двух учредителей менделевской генетики популяции во Франции (Burian et al., 1988, p. 377), то этому он обязан на самом деле Л'Эритье и его популяционным ящикам.

Популяционные ящики

Первое описание популяционных ящиков дано в публикации, относящейся к демографическому изучению дрозофил и являвшейся второй совместной публикацией Тесье и Л'Эритье (L'Héritier, Teissier, 1933). Раньше они опубликовали совместную заметку, касающуюся анализа кривых роста Métazoaires (L'Héritier, Teissier, 1929). Наиболее полное описание демометра было дано в публикации 1937 г. Демометр представлял собой ящик 50 см длиной, 25 см шириной и 15 см глубиной. В основании ящика было проделано 20 отверстий, размещенных в два ряда, каждое из которых закрывалось крупной пробковой заглушкой. Там же легко размещался стаканчик для пищи. Боковая дыра, закрывавшаяся обычно хлопком, позволяла время от времени извлекать погибших мух и различный мусор. Два других больших отверстия, размещенные напротив друг друга и закрытые тонкой металлической сеткой, использовали для проветривания (L'Héritier, Teissier, 1937a, p. 297). Эта конструкция популяционного ящика сохранялась неизменной до 1948 г. Затем она была немного изменена: в частности, в корпусе было проделано 21 отверстие, которые были расположены в три ряда. Однако базовая структура осталась практически идентичной базовой структуре первых популяционных ящиков.

Общий принцип исследований в демометре был следующим. Некоторое число мух обоих полов помещали в популяционный ящик, в котором поддерживалась постоянная температура и пища в каждом из стаканчиков имелась в определенном количестве. Популяция постепенно увеличивалась до размера, при котором достигалось равновесие (после тридцати или сорока дней). Число особей в популяции в этом случае являлось переменной величиной в зависимости от составлявших ее линий или рас дрозофилы и биометрической характеристикой последних, и могло увеличиться до 3000–4000 особей. Равновесие регулировалось и поддерживалось постоянным количеством пищи. В результате конкуренции за пищу, помещенную в популяционный ящик, только одна личинка из десяти достигала взрослого состояния. Введение затем нескольких особей, имевших генетическое отличие по отношению к общему генотипу популяции, находившейся в равновесии, позволяло проследить эволюцию этих

генотипов в «новой» популяции. Эта технология эксперимента использовалась Тесье и Л'Эритье начиная с 1934 г. (L'Héritier, Teissier, 1934a).

В первых исследованиях, для того чтобы следить за демографической эволюцией популяций дрозофил, Тесье и Л'Эритье, подсчитывали общее число особей, предварительно обездвиживая их с помощью углекислого газа. Подсчет осуществлялся либо прямо, либо после фотографирования. От этого способа Тесье и Л'Эритье впоследствии отказались и перешли к подсчету отложенных яиц. Стаканчик дополнительной пищи, предназначенный для их сбора, помещался в популяционный ящик. После нескольких часов стаканчик изымался и подсчитывались отложенные на среде яйца, из которых могли развиться личинки. Таким образом, экспериментаторы получали оценку всей популяции.

Прежде чем перейти к рассмотрению исследований и полученных результатов, необходимо подчеркнуть действительную значимость использованного подхода. Его оригинальность состояла не только в удобном и эффективном экспериментальном инструменте, позволявшем развивать задуманные исследования, но также в использовании очень подходящего материала. Особые качества дрозофилы неоднократно описывались как в оригинальных исследованиях, так и в учебных пособиях. Остается лишь отметить, что дрозофила была единственным экспериментальным объектом, который Тесье брал не из морских выборок в Роскове (Roscoff).

Исследования Л'Эритье и Тесье развивались всегда сразу в нескольких направлениях. Их первые публикации посвящены, как уже указывалось выше, динамике популяций, а начиная с 1934 по 1938 г. и изучению естественного отбора. Вначале изучались популяции дрозофил, привезенные Л'Эритье из лаборатории генетики американского штата Айова (d'Iowa State College à Ames) (L'Héritier, Teissier, 1933, p. 1766). Л'Эритье и Тесье представляют в первый раз результаты исследования поддержания популяций в постоянном состоянии в течение длительного периода, в том числе некоторые результаты анализа состояния популяционного равновесия: определение срока средней продолжительности жизни особи (23,3 дня), пропорции обоих полов в популяции (была обнаружена относительная слабость самцов, составлявших 34 % популяции). В следующей публикации (L'Héritier, Teissier, 1934b) соавторы рассмотрели действие двух других факторов, воздействующих на доминирование в популяции одного и того же вида одной линии дрозофилы над другой: порядок, в котором яйца были отложены, и вероятная роль генетической разницы между двумя линиями. Полученные результаты продемонстрировали превосходящую селективную ценность исходной линии над мутантной и преимущество тех яиц, которые были отложены первыми одной из двух изучавшихся линий. Оба автора заключали, что, очевидно, судьба кладки яиц данной особи определяется, частично, своими собственными качествами, но также зависит в значительной степени от случайных событий. Также было измерено относительное влияние факторов, действовавших в данных экспериментальных условиях, один из которых, по результатам исследования был отнесен к первой категории. Благоприятствуя наиболее сильным индивидам, этот фактор приводил в действие естественный отбор и, следовательно, несомненно, имел эволюционное значение. Другой фактор, напротив, благоприятствовал, в случае откладки

яиц, менее сильным и совсем слабым индивидам. Он мог оказывать избирательное воздействие только за счет существования разницы в быстроте, с которой мухи различных линий достигали сред, благоприятных для откладки яиц (L'Héritier, Teissier, 1934b, p. 308). В этих исследованиях демометры еще не использовали для точного количественного изучения популяций.

Экспериментальное изучение естественного отбора: тесное сотрудничество с Л'Эритье (1934–1937)

Экспериментальное исследование естественного отбора в лабораторных популяциях дрозофилы состоит из трех периодов. Первый период (1934–1937) характеризуется сотрудничеством Тесье и Л'Эритье, и был назван Ж. Гайоном и М. Вейлем «героическим» при рассмотрении всей серии исследований в демометрах с 1934 по 1954 г. (Gayon, Veuille, 1999, p. 23). Второй период может быть определен как «переходный», который отличается частным исследованием, наблюдением неменделевской наследственности (1937–1938); а третий период — «работой в одиночку» (1942–1954), так как во время его Тесье изучал естественный отбор после отъезда Л'Эритье.

1. Естественный отбор. Первая работа, относящаяся к изучению естественного отбора, была опубликована в 1934 г. под названием «Опыт естественного отбора. Кривая исключения гена *bar* в популяции дрозофил в равновесии». В первый раз было проведено сопоставление двух аллелей и доказана сама возможность изучения в лаборатории генетической стороны действия естественного отбора. Этот эксперимент, как признавали оба автора, был немалым риском и не гарантировал получение надежного результата. В популяционный ящик, содержавший популяцию дрозофилы с аллелем *bar*, который изменяет форму яйца, добавляли последовательно особи двух типов природного вида. После этого Тесье и Л'Эритье следили за эволюцией этой смешанной популяции в течение пяти месяцев. Раз в месяц они отделяли и пересчитывали новые имаго, и затем в течение трех-четырех дней возвращали их в популяцию. Таким образом, они получили свою первую кривую исключения мутантного гена из популяции.

Авторы констатировали, что исключение гена *bar* из популяции, крайне быстрое в начале эксперимента, постепенно замедлялось. Тесье и Л'Эритье заключали, что личинка, носительница гена *bar* в конце опыта, так как она почти не вступала больше в соревнование с нормальными личинками, имела большую вероятность достигнуть стадии имаго, чем в начале опыта, когда много соперниц обладало той же генетической конституцией (L'Héritier, Teissier, 1934a, p. 1051).

Начиная с этой публикации, Тесье и Л'Эритье получают экспериментальные подтверждения предполагавшегося теоретического результата (исключение мутантного гена), но в то же время, на основе полученных ими данных поправляют свои теоретические концепции, исходя из того, что они называют биологической интуицией. Теоретически, коэффициент отбора считается постоянным, но однозначный вывод этой публикации тот, что этот коэффициент изменяется (Gayon, Veuille, 1999, p. 16). В этой работе вновь проявилось отчетливо отношение Тесье к математическим теориям, сформировавшееся раньше,

в соответствии с которым они были разработаны, чтобы объяснить явления роста. Неудивительно, что этот подход был снова использован Тесье в его исследованиях по отбору. Тесье являлся скорее или, точнее, сначала биологом, чем математиком, и сначала эмпириком, а затем уже теоретиком. Но в этом совместном исследовании с Л'Эритье он достигает поразительного равновесия эмпирической и теоретической сторон. В целом он представляет собой, как и Л'Эритье, своего рода гибрид математика и натуралиста, но с явным преобладанием натуралиста (L'Héritier, 1981, p. 334).

Таким образом, использование демометров не является лишь способом «иллюстрации» применимости к организмам теоретических положений и математических уравнений генетики популяций, предложенных ее «отцами-учредителями» в конце 1920-начале 1930-х гг., но действительным сопоставлением этих положений и уравнений с экспериментальной, биологической реальностью (Gayon, Veuille, 1999, p. 16–17). По мнению самих исследователей (L'Héritier, p. 1981) и историков науки (Gayon, 1992, p. 380) связь данной работы с теоретическими трудами основателей генетики популяций несомненна. В пользу такой трактовки говорит тот факт, что в 1934 г. Л'Эритье публикует, по совету Ж. Тесье, в серии трудов, которой Тесье научно руководил в издательстве "Hermann", обзор или своего рода изложение теорий Р. Фишера и С. Райта под названием *«Генетика и эволюция: анализ нескольких математических исследований естественного отбора»* (L'Héritier, 1981, p. 341). Рабочие лабораторные тетради исследователей тоже свидетельствуют о значимости математического и теоретического подходов в их исследовании (Gayon, Veuille, 1999, p. 9–10). Хотя эти тетради, сохранившиеся в личном фонде Тесье, относятся к периоду, когда Тесье изучал только естественный отбор, они, тем не менее, вполне подтверждают это предположение.

В конечном счете Тесье не утверждает ничего иного, кроме того, что естественный отбор изучался ранее теоретически такими генетиками, как Холдейн и Райт, и таким математиком, очень далеким от биологических проблем, как Р. Фишер, и их заключения столь же важны для теории эволюции, сколь и те, которые должны были выполнить в свою очередь уже биологи экспериментальным методом. Ведь для признания действия отбора в популяциях никакая теория сама по себе не могла быть достаточной (Teissier, 1935, p. 215).

Данная особенность отношения Тесье к теоретическим и математическим исследованиям и результатам отчасти объясняет тот факт, что в своих публикациях Тесье и Л'Эритье почти никогда не ссылаются на теоретические исследования по генетике популяций и ограничиваются намеренно представлением лишь собственных экспериментальных результатов и выводов. В пользу такой трактовки говорят и их высказывания (см. напр.: Teissier, 1936, p. 570). Впрочем, время от времени Тесье публиковал и сугубо теоретические исследования по генетике популяций, например в 1944 г., сразу после начала своих экспериментальных исследований в этой области (Teissier, 1944).

Рассмотренная работа Тесье и Л'Эритье по естественному отбору важна не только своим результатом, но также тем, что показывает использованную ими методологию и их отношение к теоретическим и экспериментальным исследованиям.

2. Сохранение генетического разнообразия популяций. Изучение исключения гена *bar* из популяции было продолжено, и его результаты были опубликованы в 1937 г. Во введении к статье авторы писали без ложной скромности, что, без сомнения, этот эксперимент является одним из лучших экспериментальных доказательств действия естественного отбора, полученных в лаборатории, причем это действие удалось отслеживать поэтапно с высокой точностью (L'Héritier, Teissier, 1937b, p. 880). Две популяции, аналогичные популяции опыта 1934 г., поддерживались около шестисот дней, то есть вдвое больше времени, чем популяция 1934 г. Кривая исключения гена *bar* была вновь подтверждена, указав снова на невысокую ценность гена в популяции. На основании этого авторы приходили к выводу, что вопреки теоретическим предположениям, исходящим из факта превосходства нормального гена над мутантным геном *bar* в борьбе за существование, это превосходство исчезает, когда ген *bar* становится редким в популяции. Поскольку ген не исчезает полностью, авторы делали предположение о достижении популяцией состояния бесконечной стабильности в случае, если бы ее генетический состав подвергался только случайным изменениям (L'Héritier, Teissier, 1937b, p. 882). В связи с этим Тесье и Л'Эритье напоминали также о результатах, полученных в предыдущем опыте. В итоге популяция поддерживалась в течение 170 дополнительных дней, что не помогло, тем не менее, процессу исключения гена *bar*, вопреки тому, что, естественно, можно было предположить. В действительности ген стабилизировался в популяции с невысокой, но значительной ценностью (1,2 на 100).

Продолжение этих исследований дало результаты, полученные в ходе изучения популяции дрозофилы с геном *ebony*, дающим черную окраску тела. Исчезновение мутантного аллеля в пользу нормального после введения нескольких обычных особей в популяцию с этим геном было аналогично тому, что наблюдалось раньше для гена *bar*. Отличие, однако, состояло в том, что ген *ebony* стабилизировался в популяции на более высоком уровне (10–15 %). Тесье и Л'Эритье выдвинули два альтернативных объяснения такой динамики этого гена. Либо его частота продолжает уменьшаться в популяции, и он, в конце концов, полностью устраняется, либо устанавливается равновесие, и оба аллеля сосуществуют в популяции. Чтобы в эксперименте осуществилась та или иная из этих двух возможностей, Л'Эритье и Тесье пришлось существенно изменить эксперимент, так как достаточно трудно было его проводить в прежнем формате вследствие малой скорости, с которой ген *ebony* исключался из популяции. Исходя их процента наличия особей с геном *ebon*y в смешанной популяции дрозофил, сохранявшейся с 1934 г., они предположили, что вторая из двух возможных альтернатив более вероятна. Но для нее они дали объяснение, отличное от того, которое было дано ими для гена *bar*. Отталкиваясь от теоретического изучения Р. Фишера и в равной степени Г. Малеco (G. Malécot), они выдвинули гипотезу, предполагавшую сохранение той и другой формы аллелей и превосходство гетерозигот над обоими гомозиготными аллелями. Попутно следует отметить, что Тесье и Л'Эритье прямо ссылались на теорию генетического отбора Р. Фишера 1930 г., что подтверждает их теоретическую связь с концепциями основателей генетики популяций.

Объяснение причин сохранения двух форм и превосходства гетерозигот в этой публикации ими дано не было. Тесье и Л'Эритье лишь настаивали на том, что форма, поставленная в неблагоприятные условия отбором, тем не менее может существовать в популяции в течение продолжительного времени, в некоторых случаях, возможно, даже бесконечно долго как ее редкий элемент (L'Héritier, Teissier, 1937b, p. 884). Это объяснение они представили в том же году на конференции, посвященной 70-му Конгрессу научных обществ Франции. Сделанный ими первоначальный вывод был дополнен новыми данными, полученными в ходе наблюдений над другой мутантной линией (мутация *vestigial*, ответственная за атрофию крыльев). Анализ поведения рецессивного признака, детерминируемого такими генами, как *ebony* и *vestigial*, по Тесье и Л'Эритье, позволяет предположить, что гетерозиготы, морфологически идентичные нормальным индивидам, также очень близки с точки зрения их биологических характеристик, таких как плодовитость, общая сила, и т. д., способных влиять на ход борьбы за существование. В этом случае уменьшение того или иного параметра оборачивается усилением его эволюционного воздействия. В случае с геном *bar*, напротив, уменьшение дает лишь очень малое усиление. Этот ген, связанный с полом, с одной стороны, имеется в гетерозиготном состоянии только у самок, с другой стороны, эти гетерозиготы морфологически более близки с гомозиготами гена *bar*, чем с нормальными гомозиготами (L'Héritier, Teissier, 1937a, p. 302).

3. Конкуренция между двумя видами. В 1935 г. Тесье и Л'Эритье ставят опыт по конкуренции между двумя различными видами, *D. melanogaster* и *D. funebris*. Технология эксперимента, по сути, идентична той, что использовалась раньше: в популяцию одного вида, приведенную к равновесию, вводится несколько особей другого вида. Для *D. melanogaster* использовался тип *white,* менее прочный и менее продуктивный, чем нормальный тип. Выбор именно этих видов для эксперимента объяснялся колебаниями величин, установленных для окончательного равновесия в популяции, которого они достигают. В сочетании с обычной *D. melanogaster*, *D. funebris* малоэффективна в такой популяции, и, подверженная случайным колебаниям, она может привести к угасанию вида. Использование *D. melanogaster white* позволяет избежать этой возможности, и популяция *D. funebris* сохраняется в этом случае с более высокой ценностью особей.

За эволюцией созданных таким способом популяций следили несколько месяцев. Причем Тесье и Л'Эритье осуществили фактически два противоположных исследования. Они констатировали, что индивиды, введенные в прошлом, в одну или в другую популяцию, в них сохраняются и что сами популяции постепенно сходятся к точке общего равновесия (один *D. funebris* на пять *D. melanogaster*). На основании этого наблюдения они пришли к выводу, что две пары видов, обитающие в одной и той же среде за счет одного и того же источника питания, могут существовать бок о бок в состоянии приблизительного равновесия. Согласно большей части имевшихся в то время математических теорий, борьба за существование, напротив, предполагает, что один из видов обязательно должен полностью заменить другой. Но результаты Тесье и Л'Эритье, как они подчеркивали (L'Héritier, Teissier, 1935, P. 1398), совпадали

с теми, которые получил незадолго до них Г. Ф. Гаузе в своих исследованиях конкуренции между некоторыми видами простейших. Кроме того, хотя об этом они не упоминали, в своем заключении они опирались также на результаты Вито Вольтерры, который доказал, что соревнование между двумя парами видов за одну и ту же пищу всегда приводит к исключению одного из них (Gayon, Veuille, 1999, p. 19). Наконец, в том же году в серии, выходившей под руководством Тесье в издательстве "Hermann", публикуется работа Вито Вольтерры и Умберто д'Анкона «Биологические ассоциации с точки зрения математика» и «Математическая теория борьбы за существование» Г. Ф. Гаузе. Не установлено, оказали ли эти работы прямое влияние на исследование Л'Эритье и Тесье, но бесспорно то, что Л'Эритье и Тесье применяют в принципе тот же тип доказательств в своих исследованиях по динамике и генетике популяций. Кроме того, в архиве Тесье были обнаружены методы расчета В. Вольтерры, прямо применимые в генетике популяций, в частности для исследований генетического равновесия. По крайней мере, это единство подходов и интерпретаций является очень значительным, и различные возможные варианты использования демометров в проводимых исследованиях также на это указывают.

4. Исследование явления бескрылости. В 1937 г. Тесье и Л'Эритье публикуют работу, радикально отличающуюся по своей концепции от предыдущих (L'Héritier, Neefs, Teissier, 1937). Ее цель состояла в том, чтобы экспериментально проверить гипотезу, предложенную Ч. Дарвином в «Происхождении видов». Согласно гипотезе Дарвина, присутствие бескрылых насекомых на различных островах объясняется тем, что, неспособные летать, они не уносятся ветром в отличие от насекомых с крыльями. Следовательно, чтобы проверить эту гипотезу, необходимо было подвергнуть смешанную популяцию дрозофил воздействию данного природного фактора. Экспериментальная популяция состояла из нормальных (крылатых) особей и особей, имеющих ген *vestigial,* который проявляется либо в атрофии крыльев, либо в неспособности летать. Популяция имела необходимую и достаточную пищу для своего развития, что исключало конкуренцию за этот ресурс, и только ветер играл роль избирательного фактора. Выяснилось, что в этом случае пропорция *vestigiales* мух быстро прогрессирует. Если образование первых имаго и восстанавливало равновесие в пользу крылатых мух, то затем происходила эволюция популяции, подобная той, что произошла раньше, и бескрылые мухи оказывались все равно в большинстве, достигая 67 % на 38-й день эксперимента.

Для проверки поставленного эксперимента был проведен «контрольный опыт» (L'Héritier, Neefs, Teissier, 1937, p. 909): та же популяция помещалась затем в различные условия для воспроизводства. Теперь уже селективное влияние ветра было исключено. Получалась эволюция в противоположном направлении, когда в итоге бескрылые мухи составляли не более 32 % после 15 дней эксперимента. Вывод Тесье и Л'Эритье гласил, что их исследование полностью подтверждает гипотезу Дарвина. Как и то, что естественный отбор, не играет, как это до сих пор считается, лишь консервативную роль. Если чаще всего он и ограничивается тем, что устраняет слабых и анормальных, и поддерживает, таким образом, стабильность вида, то также он может благоприятствовать некоторым аномалиям, которые в случае особенных обстоятельств делаются

выгодными. Бескрылость насекомых, при наличии морского ветра, является полезным недугом, и в случае такого изменения у некоторых видов, отбор в природе его, безусловно, поддержал бы (L'Héritier, Neefs, Teissier, 1937, p. 909).

Причины проведения этого эксперимента во многом обусловлены продолжавшейся активной научной полемикой. К тому же именно в этом опыте были осуществлены, в прямом и переносном смысле, концептуальные принципы всех исследований естественного отбора в демометрах, завершен поиск решающего аргумента в пользу естественного отбора. Поэтому данная публикация Тесье и Л'Эритье выдержана в подчеркнуто сдержанном, классическом стиле, имея в то же время целенаправленный характер. Очевидно, что работа была предпринята для получения экспериментальных доказательств, поддерживающих самое ядро теории эволюции Ч. Дарвина и его гипотезу о «полезном недуге», с которого может начаться эволюция вида. Дарвин упоминается в статье, начинающейся с длинной цитаты из «Происхождения видов», пять раз. При этом в статье почти не упоминаются другие авторы или другие исследования. Этот эксперимент больше, чем любая другая работа Тесье и Л'Эритье, был обращен против противников естественного отбора. Тесье даже дал пространный комментарий по этому поводу в своей первой статье о дарвинизме, опубликованной в 1938 г.

Переходный период в исследовании Тесье (1937–1938)

Начиная с 1937 г. Л'Эритье и Тесье публикуют серию статей, в которых излагают результаты своих исследований, вызванных обнаружением необычного свойства одной из линий изучавшихся дрозофил — повышенной чувствительности к углекислому газу (CO_2). Этот газ, вызывавший их общую, но моментальную обездвиженность, как уже упоминалось, использовался при анестезии популяций дрозофил для подсчета количества особей. Выяснилось, что для особей линии *ebony* анестезия была окончательная: на мух этой линии углекислый газ действовал как смертельный яд. Изучение этого свойства показало, что оно передается по наследству, но не по менделевским законам и независимо от хромосом.

Этот эпизод часто использовался, чтобы показать отношение французских биологов к генетике до Второй мировой войны. Сообщение о полученном результате, по воспоминаниям Л'Эритье, в основном не вызвало никакого удивления (L'Héritier, 1981, p. 333), поскольку тогда во Франции существование неменделевского наследования не представлялось чем-то из ряда вон выходящим. Однако на самом деле он демонстрирует огромное значение экспериментального результата, полученного Л'Эритье и Тесье. Они не побоялись открыто сопоставить уже доминировавшую теорию наследственности с полученными ими, как многим показалось, «еретическими результатами» (Petit, 1996, p. 1860), и предложить для того экспериментально обнаруженного явления «эмпирические законы».

Это явление должно было стать предметом целого нового научного направления исследования Л'Эритье. Но в 1938 г. Л'Эритье назначают в Страсбург, и его сотрудничество с Тесье прекращается. Тесье настаивал, чтобы Л'Эритье

возвратился в Париж для продолжения их сотрудничества, но тот отказался по личным причинам (Gayon, Veuille, 1999, p. 11). Л'Эритье уезжает в Страсбург с дрозофилами, а Тесье продолжает один изучать естественный отбора и публикует девять работ между 1942 и 1954 г. Спустя несколько лет после переезда, Л'Эритье выясняет, что передача вируса *rhabdovirus sigma* в действительности была причиной этой особенности линии *ebony*.

Исследования Л'Эритье и Тесье «переходного» периода еще раз хорошо демонстрируют их отношение к экспериментальным результатам. К тому же Тесье специально упоминает эту работу в своих статьях по эволюционному синтезу. Она цитируется также как пионерская работа по одному из трех известных типов наследственной изменчивости, наряду с генными и хромосомными мутациями, обусловленной «цитоплазматическими факторами» (Teissier, 1945, II, p. 16). Хотя при этом признается, что эти факторы еще слишком слабо изучены, чтобы их можно было принимать в расчет в любой настоящей генетической теории.

Тесье как исследователь-«одиночка»

1. Появление и закрепление гена в популяции. Публикация Тесье 1943 г. «Появление и сохранение мутантного гена в постоянной популяции дрозофил» знаменует новый этап в изучении естественного отбора. В популяцию, поддерживавшуюся тем же способом, что и предыдущие (то есть посредством конкуренции за пищу, благодаря чему только одна личинка из десяти достигает взрослой стадии), добавлялся новый ген. Это был ген *sepia*, затрагивавший цвет глаз и появившийся в результате спонтанной мутации, обнаруженной 27 февраля 1942 г.

Прежде наблюдалось только исключение мутантного гена, введенного в равновесную популяцию. В этой публикации Тесье на основе полученных в эксперименте фактов пришел к выводу, что новый ген может сохраниться внутри популяции, в которой он появился благодаря мутации, и что он может распространиться там несмотря на личиночную конкуренцию, стабилизировавшись в конце концов на достаточно высокой частоте в 22,5 % (Teissier, 1943, p. 89). Таким образом, еще раз подтверждался вывод о том, что у естественного отбора нет исключительно консервативной роли и он может быть столь же новаторским. Тесье предлагал две возможные гипотезы для объяснения этой эволюции: личинки нуждаются в ощутимо разной пище и могут сосуществовать, реально не конкурируя, или гетерозиготы имеют более высокую селективную ценность.

Следует отметить, что этот вывод, как и предшествующие заключения по естественному отбору, был сделан, в конечном счете, вследствие изначально незапланированных исследований (L'Héritier, Teissier, 1934a; Teissier, 1943). Новое исследовательское направление Л'Эритье, которое должно было стать исследованием по вирусологии, также возникло вследствие неожиданного события.

2. Частота равновесия гена. Первые результаты, полученные с помощью популяционных ящиков, доказывали факт сохранения генетической изменчивости в популяциях дрозофил. Эта констатация послужила основой для

множества последующих исследований, ставивших своей целью выявить механизмы поддержания этого полиморфизма.

Наиболее простая гипотеза состояла в том, что у трех нормальных возможных генотипов, представленных в равновесной популяции, нет одинаковой селективной ценности. Тесье пытался проверить эту идею, используя летальные гены. Способ проверки заключался в том, чтобы противопоставить летальный ген нелетальному гену и затем проследить эволюцию популяций, проистекающую из скрещиваний этих особей с особями, гомозиготными по этому последнему аллелю. Популяции представляют из себя тогда два возможных генотипа: гетерозиготный с летальным аллелем и родительским, и гомозиготный. Тесье использовал для проверки летальный ген *Curly,* который изменяет форму крыла (противоположный рецессивному гену *vestigial*) и ген *Dichaete,* который изменяет расположение крыльев. Тесье осуществляет также скрещивания с нормальными аллелями. Затем он наблюдал за эволюцией популяций, подвергнутых в классических условиях конкуренции за пищу. В обоих случаях летальный ген не устранялся. Гетерозигота с аллелем *Curly* имела преимущество над гомозиготой *vestigial* в случае слабой или сильной конкуренции, или над нормальным типом в случае слабой конкуренции.

Тесье заключал, что до этого лишь теоретическая возможность сохранения в равновесии, при высокой частоте, летального гена и его нормального аллеломорфа теперь установлена экспериментально (Teissier, 1942, p. 330).

В своих публикациях 1947 г. Тесье изложил результаты наблюдений за изменениями частот мутантных генов в стабильных популяциях дрозофил. Первая изученная им в этом отношении популяция была той же, что и популяция, в которой он наблюдал, как стабилизируется ген *sepia* (Teissier, 1943). Тесье поддерживал эту популяцию в течение 28 месяцев (в предыдущем эксперименте за популяцией наблюдали в течение 6 месяцев), что позволило ему повысить точность измерения реальной стабильности частоты гена *sepia* в этой популяции. Достигнув своего максимума на шестом месяце (0,227), частота затем последовательно и прогрессивно уменьшалась, чтобы достигнуть минимума на девятнадцатом месяце (0,11), а затем увеличивалась снова. Это изменение в популяции происходило при постоянных условиях. Как подчеркивал Тесье, из этого мог следовать вывод только о том, что селективные значения, относящиеся к трем генотипам, не остаются постоянными в течение эксперимента (Teissier, 1947a, p. 677). Естественно, крайне желательно было узнать причины этих изменений. Для Тесье было очевидно, что они не заключаются в экологических условиях (изменения температуры или количества питания), поскольку те не вызывали сравнимых смещений генетического равновесия (ibid, 1947a, p. 677). Поэтому он пришел к выводу, что единственный механизм, на который стоило бы обратить внимание, это то, что получило название генетической структуры популяции (ibid, 1947a, p. 677).

Следующее исследование Тесье (Teissier, 1947b) развивало полученный результат. Колебания частоты гена в постоянных популяциях также подтверждались для гена *ebony*. Но Тесье сообщает также в этой публикации результаты, полученные по частоте гена *ebony*, помещенного в присутствии своего дикого аллеля в популяцию, гомозиготную по гену *vestigial* и по гену *sepia*. В первом

случае индивиды, гомозиготные для генов *vestigial-ebony* (vg, e / vg, e), вводились в популяцию, гомозиготную по генам *vestigial-sauvage* (vg, + / vg, +). Частота гена *ebony* в равновесной популяции в этой ситуации превосходила в два раза частоту, полученную в случае ранее изученных популяций. В популяциях же, гомозиготных по гену *sepia,* проводились два дополнительных испытания. Индивиды, гомозиготные по гену *ebony*, вводились в гомозиготную популяцию по нормальному аллелю, и наоборот. Частота введенного гена быстро увеличивалась в каждой из популяций. По мнению Тесье, факты, полученные в эксперименте, подтверждали ту гипотезу, что спонтанные изменения частоты равновесия гена в постоянной популяции есть последствия изменения относительных селективных значений генотипов в присутствии тех систем аллелей, над которыми проводилось наблюдение (Teissier, 1947b, p. 1789).

На этом экспериментальные исследования на дрозофилах в популяционных ящиках были практически прекращены. Последующие публикации Тесье, появившиеся в 1954 г., уже не сообщают фактически никаких новых результатов и в основном лишь подтверждают результаты исследования 1947 г. Вероятно, Тесье почувствовал, что достиг предела в этих исследованиях. Во всяком случае, именно об этом косвенно говорит последняя фраза из его второй работы: «Не является невозможным таким образом то, чтобы естественный отбор смог обеспечить одновременно сохранение генетического разнообразия природных популяций и придать этому полиморфизму главным образом неустойчивый характер» (Teissier, 1954, p. 1931).

Некоторые итоги исследований в демометрах

Если остановиться на некоторых итогах проведенных исследований, то первое, что обращает на себе внимание с точки зрения истории науки, — это небольшое количество откликов, которое они получили, несмотря на то, что экспериментально доказали действие естественного отбора и его творческой роли, а также сохранение генетического полиморфизма популяции, геномных взаимодействий и их влияния на селективную ценность гена и зависимость его частоты от частот других генов, что означало фактически открытие частотнозависимого отбора. Недооценка этих результатов и, соответственно действительного вклада Тесье и Л'Эритье в эволюционный синтез, сохранялась и позднее, уже в конце так называемого «золотого века» СТЭ. Даже Э. Майр прямо писал, что единственной заслугой Тесье и Л'Эритье была концепция популяционных ящиков и ее реализация, подтвердившая то, что они являлись «большим технологическим достижением». При этом Майр не останавливался подробно на содержании и значении их исследований, отмечая лишь то, что Добржанский и другие исследователи успешно применили эту исследовательскую технологию, «теперь используемую в многочисленных генетических лабораториях, для изучения любых видов изменчивости» (Mayr, 1989, p. 530–531).

Не преувеличивая значение результатов исследований Тесье и Л'Эритье и теоретических выводов, следует признать, что их эксперименты внесли существенный вклад в эволюционный синтез. У них, конечно, не было того раз-

маха, который имело изучение Добржанским полиморфизма природных популяций *D. pseudoobscura* на протяжении более чем сорока лет (1937–1975), но их значение нельзя преуменьшить. Добржанский дает в 1946 г. (в совместной статье с С. Райтом) доказательство адаптивного характера хромосомного полиморфизма в популяциях *D. pseudoobscura*, что позволяет согласиться с мнением Д. Дрейля (Dreuil, 1996), что это было первым экспериментальным доказательством существования полиморфизма, уравновешенного гетерозисом в естественной среде. Действительно, речь шла не только о воспроизводстве в лаборатории явления гетерозиса, наблюдавшегося в природе. Предшествующие исследования, в первую очередь исследования Тесье и Л'Эритье, ограничивались формулировкой и проверкой гипотезы о возможности гетерозиса в лабораторных условиях и не были поддержаны наблюдениями на природных популяциях. Добржанский действительно был первым, кто снабдил статусом биологической реальности математическую гипотезу, теорию естественного отбора Р. Фишера 1930 г. (Dreuil, 1996, p. 1246).

Тем не менее представление о Л'Эритье и Тесье как о непризнанных и невостребованных ученых-одиночках не соответствует действительности. Еще до того как Л'Эритье приступил к этим исследованиям, он уже знал некоторых генетиков популяций, включая Добржанского, и впоследствии поддерживал с ними отношения. Л'Эритье, в частности, упоминает, что встретился с Р. Фишером на V Международном генетическом конгрессе в Эдинбурге и получил от него высокую оценку своего «скромного» труда (L'Héritier, 1981, p. 341). В свою очередь Тесье был признан за границей за свои работы по биометрии. Он написал совместную статью с Дж. Хаксли (Huxley, Teissier, 1936), к которой тот обращался много раз в своей книге о росте. Холдейн перевел статью Тесье по эволюционному синтезу (Teissier, 1945), после чего последовал их обмен статьями по этому предмету. У Тесье также имелись тесные контакты с коллегами за границей, о чем говорит ряд фактов. В 1939 г. С. Райт, например, публикует свою книгу в серии, руководимой Тесье. По утверждению Ж. Гайона и М. Вейля, имеется множество подтверждений тому, что Тесье и Л'Эритье вели интенсивную переписку, по крайней мере, с этими тремя эволюционистами, а также, вероятно, с Э. Майром. В самой Франции их главным корреспондентом был Г. Малесо (G. Malécot), который в 1937 г. тоже работал в Национальном научно-исследовательском центре (CNRS), и целый ряд других французских биологов, которые постепенно поворачивались к генетике, начиная с середины 1930-х гг. (Gayon, Veuille, 1999, p. 27).

Отсутствию большого отклика на их работы мог способствовать и характер их исследований. Л'Эритье и Тесье (Тесье сам после 1938 г.), очень мало, только если это было очень нужно, развивают свои собственные теоретические аргументы. Они почти не ссылаются на другие работы, в том числе для того, чтобы поддержать свои заключения, и очень мало дают технических и методологических элементов. С другой стороны, крайняя лаконичность их публикаций скорее облегчала, чем затрудняла их чтение и восприятие. Особенно для французских биологов, слабо знакомых с математикой и генетикой популяций, эти публикации были, вероятно, наиболее доступными и полезными из всех. Наконец, на одну из вероятных причин, помешавших соответствующему

признанию работ Л'Эритье и Тесье на международном уровне, указал сам Тесье в своей первой публикации по дарвинизму. Напоминая о гипотезе Ч. Дарвина, он комментирует следующим образом тот прием, который она получила: «Это объяснение Дарвина казалось смешным, вероятно, потому, что оно было слишком простым, и [потому] до недавнего времени его не пытались проверять» (Teissier, 1938, p. 14). Простота публикаций о популяционных ящиках, без сомнения, могла сыграть подобную же роль. Им не уделили должного внимания, так как получение столь же простых и ясных результатов казалось чем-то само собой разумеющимся.

Генетика природных популяций

Тесье убедительно продемонстрировал важное значение исследования экспериментальных популяций и получил многочисленные выдающиеся результаты. В то же время он хорошо понимал «границы» исследовательских возможностей этих экспериментов: «Изучение экспериментальных популяций, сохраняемых в лаборатории, необходимо для решения некоторых проблем, но предоставляет только упрощенное отображение, и вероятно деформированное, тех событий, которые происходят без человеческого вмешательства» (Teissier, 1958b, p. 71).

Границы применения популяционных ящиков для изучения эволюции были достаточно очевидны, так как «плотность популяций очень велика в этих демометрах, пища не меняется, а условия внешней среды сильно нормализованы и очень отличны от тех, с которыми дрозофилы могут встретиться в природе» (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 65). Генетика природных популяций или экологическая генетика, несомненно, являлись поэтому более перспективными направлениями и подходами для того, чтобы рассматривать эволюцию популяций во всей ее реальной сложности.

Необходимо в этой связи отметить особо, что природные популяции также изучались генетиками, причем еще с 1900 г. Промышленный меланизм бабочек является наилучшим и наиболее известным примером этих многочисленных исследований, предпринятых, чтобы изучить и объяснить процесс естественного отбора, в особенности процесс созидательного отбора, пример которого Тесье дал в своей первой статье об эволюции и который был действительно единственным примером эволюции, наблюдавшимся, по выражению Тесье, «в нашу эпоху натуралистами» (Teissier, 1938, p. 13).

Научный контекст, в который вписываются исследования Тесье, точно обрисовал Ж. Гайон: «Начиная с 1950 г. экспериментальные исследования все более и более сосредотачивались на оценке размаха генетической изменчивости в природных популяциях и обнаружили (в шестидесятых годах) изменчивость, не вызывающую сомнений в наличии генетического полиморфизма» (Gayon, 1992, p. 370). Если работа Тесье таким образом находится в общем русле основного направления развития генетики, она играла, несомненно, первостепенную роль в развитии генетических исследований во Франции, где «исследования, посвященные полиморфизму, оставались относительно долго ограниченными,

и все, или почти все они возникли от импульса, данного Жоржем Тесье, который признал их фундаментальный интерес для понимания механизмов эволюции» (Lamotte, 1974, p. 13). В качестве наиболее показательных примеров можно привести работы самого Максима Ламотта по полиморфизму улитки *Cepaea nemoralis* и работы Шарля Боке (Charles Bocquet) по равноногому ракообразному *Jaera marina*. Не настаивая на том, что существовала «школа Тесье», с уверенностью можно утверждать, что было множество исследователей, ставших таковыми на основе его работ. В подтверждение этому предположению достаточно сослаться на книгу того же М. Ламота по полиморфизму в животном мире (Lamotte, 1974), поскольку авторы различных глав «практически все ученики, прямые или косвенные и бесспорно все наследники мысли» Тесье в этой области (Lamotte, 1974, p. 13).

Исследования Тесье по экологической генетике проводились на морских ракообразных, близких к мокрицам, *S. serratum* (Fabricius). Сферомы представляют собой явление замечательного природного полихроматизма. Веерообразные формы широко представлены на французском побережье, их находят в местах, надежно укрытых от ударов волн. Они образуют там многочисленные оседлые популяции, отделенные одна от другой. Изучение разнообразия окраски особей, встречающейся в одной и той же популяции, становится, начиная с 1948 г., одним из главных направлений исследований Тесье, так как сферомы представляют наиболее удачный, с точки зрения Тесье, материал для исследований генетики популяций (Bocquet, Lévi, Teissier, 1950b, p. 873). Эта работа осуществлялась в сотрудничестве с Шарлем Боке и Клодом Леви, Анри Эстландом и Робером Лежюе. В личном архиве Тесье сохранилось много документов, относящихся к этим исследованиям, от первых набросков 1948 г. до редакции последней работы Тесье по этой теме в 1969 г.

1. Генетическая разнородность популяций. Первые две заметки Боке, Леви и Тесье (Bocquet, Lévi, Teissier,1950a, b), как и публикация, которая за ними следует (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951), предлагают генетическую интерпретацию полихроматина сферомов и характеристику различных популяций у берегов Бретани. Исследователи различают пять фундаментальных типов особей, которые могут быть определены по распределению окраски или по характеру пигментов. Изменчивость, встречающаяся в популяциях сферомов, была отмечена ранее некоторыми авторами, но, как это уточняют Тесье, Боке и Леви, ее природа никогда не была изучена. Поэтому авторы, отмечая наличие того огромного интереса, который вызывает проблема полиморфизма, полагали, что имеют полное право «предоставить всем желающим очень полезные сведения о природе вида и, следовательно, о механизме эволюции» (Bocquet Lévi, Teissier, 1951, p. 247). Это изучение полихроматизма столкнулось на самом деле, главным образом, с трудностью в определении групп, имеющихся в популяции. Тесье и соавторы впервые предложили четкое разделение этой популяции на генетическом основании. В этом случае пять структурных типов определялись по четырем парам аллелей, независимых и не связанных с полом, образуя эпистатическую серию. Во второй публикации Тесье и соавторы установили частоты различных типов окрашивания в различных станциях, получив образец, типичный для особей в каждой из популяций (около

1000 особей). Они отмечали, что, с одной стороны, для одной и той же станции получаются одни и те же результаты на протяжении нескольких лет, а, с другой стороны, явно существует характерное изменение этих частот для каждой из популяций. Авторы заключали, что изменения между популяциями представляют такую величину, что не могут быть полностью случайными (Bocquet, Lévi, Teissier, 1950a, p. 1006). Согласно публикации следующего года, исследование было развито и коснулось двадцати популяций, в которых было сделано более 40 отборов образцов, составивших общее количество в 55 000 особей, 25 000 — с северного и 30 000 — с южного берега Бретани (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951, p. 279). Таким образом удалось подтвердить заключения первых исследований и дать характерные диагностики популяций. Из полученных данных следовало, что генетические формулы, которые были определены, не представляют случайных сочетаний, но что они, вероятно, в значительной степени обусловлены распределением изучавшихся популяций на бретонском побережье (ibid, 1951, p. 293).

Эти наблюдения были дополнены на следующий год исследованиями, сделанными А. Эстландом на популяциях Булони с тем, чтобы в перспективе расширить анализ за счет регионов, отличающихся от первоначального экологическими условиями или образом жизни (Hoestlandt, Teissier, 1952, p. 667). Три из пяти структурных типов были обнаружены в популяциях побережья Булони, при этом генотипы *signatum et ornatum* отсутствовали. Подсчеты, произведенные на шести местных станциях, отражают большее единообразие популяций. В этом отличие от характерного разнообразия, установленного для популяций Бретани. В конце работы для объяснения этой разницы была предложена гипотеза, согласно которой предполагалось, что, возможно, генетическое единообразие, которое, кажется, характеризует булонские популяции, возникло на том же основании, что и их полихроматическая слабость, а именно в связи с тем фактом, что эти популяции представляют на континенте крайне продвинутый к северу южный вид (Hoestlandt, Teissier, 1952, p. 669).

В течение восьми следующих лет эта публикация не имела никакой связи с новыми сообщениями о сферомах. Но эти исследования не были совсем заброшены, и многие популяции было изучены прямо или косвенно. В итоге в 1960 г. Боке и Тесье смогли сообщить, что они имеют точные характеристики популяций Бретани, Нормандии, Булони, а также Уэльса, Ирландии и Марокко. Авторы констатировали, что во всех популяциях имеются различно окрашенные индивиды, которые встречаются в переменных пропорциях (Bocquet, Teissier, 1960, p. 103). На основе полученных данных они составили карты распределения изученных генов, настаивая в основном на генетической стабильности популяций. По мнению авторов, факторы этой стабильности остаются еще почти полностью неизвестными и неизученными, за одним исключением, состоящим в том, что эффект С. Райта, в своей классической форме, не повлиял, видимо, на изучаемое явление. Популяции имеют очень высокую плотность и насчитывают порядка нескольких десятков тысяч особей. Одно это делает невозможным генетическое отклонение сколько-нибудь большой значимости и предполагает иной фактор, который мог бы сыграть решающую роль в эволюции структуры некоторых наземных видов, колонии

которых намного менее многочисленны, чем колонии *C. nemoralis* (Bocquet, Teissier, 1960, p. 110). Интерпретация стабильности полиморфизма у ракообразных отодвигалась, таким образом, на более поздний срок.

2. Свободное скрещивание. Обе публикации 1965 и 1966 г. обнаружили свободное скрещивание в исследованных популяциях. Авторы утверждали, что фенотипическая структура популяции зависит не только от частот генов и селективных значений имеющихся генотипов, но также от правил, определяющих изменчивость от вида к виду (Bocquet, Lejuez, Teissier, 1965, p. 195). После статистического анализа сделанных выборок, авторы смогли заключить, что нет причин полагать, что в исследованных популяциях скрещивание происходит случайным образом (ibid, 1965, p. 197) и что частоты различных фенотипов являются одними и теми же у обоих полов (ibid, 1965, p. 198). В этой публикации прямое доказательство свободного скрещивания было дано для трех фенотипов, лучше всего представленных в изученной популяции. На следующий год были получены дополнительные результаты для оставшихся двух фенотипов, что доказывало реальность свободного скрещивания для *S. serratum*, каким бы ни было фенотипическое структурное разнообразие, который этот вид демонстрируют в природных популяциях у берегов Франции (Bocquet, Lejuez, Teissier, 1966, p. 29).

Разумеется, большая работа была проделана сотрудниками Тесье, в том числе для развития этих исследований, и, начиная с 1966 г., Лежюе уже самостоятельно продолжал анализ популяций. Но при этом «ведущая роль» мысли Тесье оставалась (Bocquet, 1972, p. 699). К тому же, это исследование наглядно демонстрирует еще один подход Тесье к эволюционной генетике.

Количественная генетика (генетическая биометрия)

Тесье провел еще одно исследование на дрозофиле, которое показывает, насколько Тесье понимал необходимость превзойти результаты, полученные им с помощью демометров. Как точно подметил Боке, «Тесье [...] очень хорошо знал, что его мутанты, использованные в исследованиях конкуренции [...], почти не встречаются в природе» (Bocquet, 1972, p. 705). В конце 1950-х гг. Тесье предпринимает поэтому изучение двух природных популяций *D. melanogaster* различного географического происхождения (Япония и Франция). Это исследование являлось в то же время продолжением исследований с помощью демометров эволюционных явлений. Тесье пытается проследить за эволюцией «естественной» полигенной системы. Две наблюдавшиеся им линии отличались одна от другой количественными признаками, определяемыми по дополнительным эффектам многочисленных генов. Подход отличался, таким образом, полностью от того, который был использован для изучения *S. serratum*. Другое дело, что в этом исследовании Тесье использовал все-таки аргументы, полученные в ходе своих предшествующих исследований по трем направлениям.

Обнаруженные различия касались одновременно физиологических (сопротивление к DDT), анатомических (число яичников) и морфологических характеристик (относительный размер крыла). Для любящего точность Тесье

эти характеристики, разумеется, были недостаточны для того, чтобы специалист по Diptères смог признать внутри вида *D. melanogaster* существование двух географических рас. Но для генетика, как полагал Тесье, демонстрация наличия двух совокупностей популяций, каждая из которых обладает своим особым генотипом, будет, без сомнения, достаточна (Teissier, 1958a, p. 9). Это исследование, однако, не послужило началом для других работ в этом направлении. В другой публикации Тесье (Teissier, 1958b) дает анализ эволюции смешанных популяций, отслеженной по одному признаку (число яичников, различное во французских и японских линиях) и полученной посредством нескольких скрещиваний (скрещивание родительских линий или с гибридной линией). Во всех случаях популяции приходили к равновесию (Teissier, 1958b, p. 68–69). Часть этой работа была обнаружена в архиве Тесье вместе с другой, касающейся только японских дрозофил и излагающей результаты исследований за период с 1958 по 1967 г. Это позволяет предположить, что Тесье особенно заинтересовался этим подходом в самом конце своей научной карьеры.

Заключение

Жорж Тесье, несомненно, был главным в развитии генетики популяций во Франции. Им были написаны серии статей, во-первых, эволюционно-синтетического характера, во-вторых, посвященных его второй большой исследовательской теме, росту, и, в-третьих, эволюции. Эволюционная генетика Тесье развивалась так быстро и мощно, что стала полноценным исследовательским направлением, начиная уже с 1942 г. В то же время Тесье не ограничивался, как было показано выше, этой единственной исследовательской областью. Более того, вся его научная деятельность показывает, что он всегда следовал за эволюционной биологией, а иногда и предвосхищал ее развитие, по крайней мере во Франции до 1960 г. К тому же результаты, которые он получил в зоологии и биометрии, даже если они имели только частичное значение для формирования «эволюционного синтеза», также были значительны. Во всяком случае, подход Тесье в этих двух исследовательских направлениях был аналогичен тому, который он применил в генетике популяций. Вероятно, генетика популяций привлекла Тесье потому, что он увидел в ней, вначале благодаря популяционным ящикам, то удачное «совпадение между натуралистическим наблюдением, лабораторным исследованием и математической биологией», которого он постоянно пытался добиться в своих работах (Tort, 1997, p. 116). По крайней мере, несомненно то, что демометры позволили ему разработать свой генетический язык, ввести новые понятия и термины.

В целом подход Тесье был уже, без сомнения, дарвиновским, прежде чем стать генетическим. Поэтому нетрудно понять, почему Тесье быстро стал, благодаря генетике популяций, одним из главных участников «эволюционного синтеза». По мнению Ж. Гайона, генетика популяций в методологическом и теоретическом плане позволяла и, так сказать, обучала преодолевать трудности, вызванные качественной разнородностью причинности, посредством единообразного формализма подхода и результатов, в особенности же за счет создания поля

возможностей для экспериментальных исследований (Gayon 1992, p. 336–337). Заслуга Тесье в том, что он умело воспользовался этим полем возможностей, вначале ограничив его с помощью популяционных ящиков, а затем, наоборот, попытавшись его расширить за счет изучения природных популяций и применения в этом изучении зоологических и генетико-популяционных подходов.

Литература

Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 74–84.

Назаров В. И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М. : Наука, 1974. 280 с.

Назаров В. И. Значение исследований Ж. Тесье для формирования синтетической теории эволюции // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л. : Наука, 1981. С. 136–147.

Назаров В. И. Вклад французских зоологов в экологическую генетику популяций и синтетическую теорию эволюции // Экология и эволюционная теория. Л. : Наука, 1984. С. 153–165.

Bocquet C. Intervention Evocation de la vie scientifique de G. Teissier // Cahiers de Biol. Marine. 1972. Vol. 13. P. 698–708.

Bocquet C., Lejuez R., Teissier G. Génétique des populations de Sphaeroma serratum (F.). VI. Mise en évidence de la panmixie chez Sphaeroma serratum // Cahiers de Biol. Marine. 1965. Vol. 6. P. 195–200.

Bocquet C., Lejuez R., Teissier G. Génétique des populations de Sphaeroma serratum (F.). VII. Données complémentaires sur la panmixie // Cahiers de Biol. Marine. 1966. Vol. 7. P. 23–30.

Bocquet C., Lévi C., Teissier G. Distribution des types de coloration dans quelques populations de *Sphaeroma serratum* // C. R. Acad. Sc. 1950a. Vol. 230. P. 1004–1006.

Bocquet C., Lévi C., Teissier G. Déterminisme génétique des types de coloration chez *Sphaeroma serratum* (Isopode flabellifère) // C. R. Acad. Sc. 1950b. Vol. 230. P. 871–873.

Bocquet C., Lévi C.,Teissier G. Recherches sur le polychromatisme des Sphaeroma serratum (Fabricius). Description, étude génétique et distribution sur les côtes de Bretagne des divers types de coloration // Arch. Zool. Exp. 1951. Vol. 87. P. 245–297.

Bocquet C., Teissier G. Génétique des populations de Sphaeroma serratum (F.). I. Stabilité du polychromatisme local // Cahiers de Biol. Marine. 1960. Vol. 1. P. 103–111.

Boesiger E., Dobzhansky Th. Essais sur l'évolution. Paris : Masson, 1968. 194 p.

Bouillon J. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Cnidaire-Cténaire. Hydrozoaires, Scyphozoaires, Cubozoaires / ss. dir. P. P. Grassé. P. 3. fasc. 2. Paris ; Milan ; Barcelone ; Bonn : Masson, 1993. P. 1–416.

Buican D. Histoire de la génétique et de l'évolution en France. Paris : PUF, 1984. 421 p.

Burian R. M., Gayon J. Genetics after World War II: the laboratories at Gif // Cahiers pour l'histoire du CNRS 1939–1989. 1990. № 7. P. 25–48.

Burian R.M., Gayon J., Zallen D. The singular fate of Genetics in the History of French Biology 1900–1940 // J. Hist. Biol. 1988. № 21. P. 357–402.

Dreuil D. Dobzhansky Théodosius 1900–1975 // Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution / ss. dir. P. Tort Paris : PUF, 1996. P. 1239–1255.

Gayon J. Génétique des populations et évolutionnisme: esquisse d'une histoire générale (1916–1980) // Cahiers d'histoire et de philosophie des sciences, 1990. № 22. P. 86–110.

Gayon J. Darwin et l'après-Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle. Paris : Ed. Kimé, 1992. 453 p.

Gayon J., Veuille M. The genetics of experimental populations: L'Héritier and Teissier's population cages (1932–1954) // Thinking about Evolution: Historical, Philosophical and Political Perspectives / eds. R. Singh et al. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1999. 42 p.

Génermont J. Génétique des populations // Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution / ss. dir. P. Tort. Paris : PUF, 1996. P. 1846–1856.

Givernaud N. Georges Teissier et la génétique des populations // Histoire de la génétique à Gif sur Yvette. 2000. P. 123–141.

Hoestlandt H., Teissier G. Sur le polychromatisme des Sphaeroma serratum du littoral Boulonnais // C. R. Acad. Sc. 1952. Vol. 234. P. 667–669.

Huxley J. S. Problems of relative Growth. New York ; London : MacVeagh, The Dial Press, 1932. XIX + 276 p.

Huxley J. S. Problems of relative Growth (with a new introduction by F. B. Churchill and an essay by R. E. Strauss). Baltimore ; London : Johns Hopkins Univ. Press, 1993. LXXVIII + 276 p.

Huxley J. S., Teissier G. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative // C. R. Soc. Biol. 1936. Vol. 121. P. 934–937.

Lamotte M. Le polymorphisme dans le règne animal. Volume publié par la Société Zoologique de France sous la direction de Maxime Lamotte à la mémoire de Georges Teissier // Mémoires de la société zoologique de France. 1974. № 37. P. 205–219.

L'Héritier P. Souvenirs d'un généticien // Revue de Synthèse. 1981. № 103–104. P. 331–343.

L'Héritier P., Neefs Y., Teissier G., Aptérisme des Insectes et sélection naturelle // C. R. Acad. Sc. 1937. Vol. 204. P. 907–909.

L'Héritier P., Teissier G. Les courbes de croissance des Métazoaires et leur analyse // C. R. Soc. Biol. 1929. Vol. 100. P. 235–237.

L'Héritier P., Teissier G. Etude d'une population de Drosophiles en équilibre // C.R. Acad. Sc. 1933. Vol. 197. P. 1765–1767.

L'Héritier P., Teissier G. Une expérience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène «bar» dans une population de Drosophiles en équilibre // C. R. Soc. Biol. 1934a. Vol. 117. P. 1049–1051.

L'Héritier P., Teissier G. Sur quelques facteurs du succès dans la concurrence larvaire chez *Drosophila melanogaster* // C. R. Soc. Biol. 1934b. Vol. 116. P. 306–308.

L'Héritier P., Teissier G. Recherches sur la concurrence vitale. Etude de populations mixtes de *Drosophila melanogaster* et *de Drosophila funibris* // C. R. Soc. Biol. 1935. Vol. 118. P. 1396–1398.

L'Héritier P., Teissier G. L'élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles // 70e Congrès Soc. Savantes. 1937a. P. 297–302.

L'Héritier P., Teissier G. Elimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. I. Cas des Drosophiles «bar» & II. Cas des Drosophiles «ebony» // C. R. Soc. Biol. 1937b. Vol. 124. P. 880–884.

Mayr E. Histoire de la Biologie: Diversité, Evolution et Hérédité / trad. M. Blanc. Paris : Fayard, 1989. 894 p.

Petit C. L'implantation de la génétique des populations en France // Nature, histoire, société: Essais en hommage à Jacques Roger / ss dir. C. Blanckaert, J.-L. Fischer & R. Rey. [Paris] : Klincksieck, 1995. P. 147–160.

Petit C. Génétique des populations et darwinisme en France // Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution / ss. dir. P. Tort. Paris : PUF, 1996. P. 1856–1864.

Prenant M. Biologie et Marxism. Paris : Ed. Sociales Internationales 1936. 248, [3] p.

Prenant M. De l'affaire Teissier à quelques autres, Les polémiques de la Pensée. Paris : Ed. Soc., 1950. 15 p.

Svedmark B., Teissier G. Développement d'un Hydrozoaire aberrant, Halammohydra schulzei Remane // C. R. Acad. Sc. 1950. Vol. 231. P. 173–174.

Teissier G. Sur le développement et la valeur morphologique des gonophores de Dynamena pumila (L.) // Bull. Soc. Zool. Fr. 1922. Vol. 47. P. 259–263.

Teissier G. Sur la Biométrie de l'oeil à facettes des Insectes // Bull. Soc. Zool. Fr. 1926. Vol. 51. P. 501–505.

Teissier G. Croissance des populations et croissance des organismes. Examen historique et critique de quelques théories // Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol. 1928. Vol. 4. P. 342–385.

Teissier G. Structure et développement du gonophore de Sertularia gracilis Hassal // Bull. Soc. Zool. Fr. 1933. Vol. 58. P.124–128.

Teissier G. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Paris : Hermann, 1934. 39 p.

Teissier G. La statistique en Biologie // Septième Semaine Internationale de Synthèse. 1935. P. 189–218.

Teissier G. Les lois quantitatives de la Croissance // Ann. Physiol. 1936. Vol. 12. P. 527–573.

Teissier G. Sur le mécanisme de l'Evolution // Revue trimestrielle de l'Encyclopédie Fr., 1938. № 3. P. 11–14.

Teissier G. Persistance d'un gène léthal dans une population de Drosophiles // C. R. Acad. Sc., 1942. Vol. 214, P. 327–330.

Teissier G. Apparition et fixation d'un gène mutant dans une population stationnaire de Drosophiles // C. R. Acad. Sc. 1943. Vol. 216. P. 88–90.

Teissier G. Equilibre des gènes léthaux dans les populations stationnaires panmictiques // Rev. Sc. 1944. Vol. 82. P. 145–159.

Teissier G. Mécanisme de l'Evolution // La Pensée, 1945. № 2. P. 5–19. № 3. P. 15–31.

Teissier G. Matérialisme dialectique et biologie, cours de philosophie. Paris : Ed. Soc., 1946. 14 p.

Teissier G. Variation de la fréquence du gène sepia dans une population stationnaire de Drosophiles // C. R. Acad. Sc. 1947a. Vol. 224. P. 676–677.

Teissier G. Variation de la fréquence du gène ebony dans une population stationnaire de Drosophiles // C. R. Acad. Sc. 1947b. Vol. 224. P. 1788–1789.

Teissier G. Sélection naturelle et fluctuation génétique // C. R. Acad. Sc. 1954. Vol. 238. P. 1929–1931.

Teissier G. Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises // Ann. Génet. 1958a. Vol. 1. P. 2–10.

Teissier G. Titres et Travaux Scientifiques. Paris : Prieur & Robin, 1958b. 58 p.

Teissier G. Enchaînement des générations et Evolution // Scientia. 1962. P. XI–XII, P. 247–253.

Teissier G. Titres et Travaux Scientifiques, Supplément. Paris : Robin & Mareuge, 1967. 24 p.

Tort P. Darwin et le darwinisme. Paris : PUF, 1997. 128 p.

Wolff E. Georges Teissier (1900–1972) // La Pensée. 1972. № 63. P. 468.

Глава 19
ВКЛАД С. А. СЕВЕРЦОВА В ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ

А. Б. Георгиевский

О жизни и научной деятельности Сергея Алексеевича Северцова (1891–1947) в специальной и историко-научной литературе имеется мало сведений. Некоторую информацию можно получить из ссылок о нем в теоретических и экспериментальных работах по экологии животных, природно-охранной практике, мемуарных изданиях, воспоминаниях коллег. Что касается эволюционно-экологического синтеза, в разработке которого участвовал С. А. Северцов, автору известна небольшая публикация В. С. Крисаченко (1988), в которой рассматриваются некоторые основные аспекты его участия в становлении и развитии эволюционной экологии в нашей стране.

В данной статье поставлена цель — исследовать вклад Северцова в развитие эволюционной экологии как одного из ведущих направлений в создании общего эволюционного синтеза. Реализация этой задачи позволит оценить значение трудов ученого в данной области биологической науки и показать его место в отечественной и мировой ее истории. Биографические данные составлены на основе вступительной статьи С. Е. Клейненберга к посмертному изданию сборника работ Северцова (1951) «Проблемы экологии животных» и написанного им же некролога (Клейненберг, 1948).

В редакционном примечании к указанному сборнику отмечается, что его публикация диктуется необходимостью сделать труды Северцова доступными советской научной общественности, так как, будучи одним из основоположников отечественной экологии, он «создал новое оригинальное направление — эволюционную экологию» (Северцов, 1951, с. 3). В этом же редакционном предисловии, под давлением известных обстоятельств, вскользь отмечено, что мысли Северцова о целостности вида в известной мере созвучны с «современными высказываниями в мичуринской биологии». Изредка встречаются радикальные утверждения о том, что Северцова «с полным правом можно считать основоположником эволюционной экологии в СССР» (Крисаченко, 1988, с. 226). В большинстве работ, даются более умеренные, не оценочные в целом характеристики, а отмечаются заслуги в разработке отдельных проблем эволюционной экологии: борьбы за существование, динамики численности, адаптивной целостности вида и т. д.

Возникает вопрос, почему роль С. А. Северцова в развитии эволюционного синтеза оказалась вне поля широкого внимания не только коллег, но и историков науки. К примеру, в мемуарной книге Н. И. Калабухов (1978) только в одном месте упоминает имя С. А. Северцова и неоднократно цитирует других исследователей в области экологии животных. И. И. Шмальгаузен, много работавший над проблемами борьбы за существование, целостности и регуляции живых систем, которые были в центре внимания эволюционно-экологических исследований Сергея Алексеевича, и близко знавший семью Северцовых, в монографии «Факторы эволюции» (1946) один раз приводит ссылку на его книгу «Динамика численности...» (1941) по поводу колебаний численности промысловых пушных зверей. В подготовленной в 1940 г. рукописи Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов», опубликованной много позднее (Гаузе, 1984), нет вообще упоминаний о работах С. А. Северцова, в частности, по борьбе за существование, хотя к этому времени они были опубликованы в центральных журналах и были известны автору рукописи. Равным образом отсутствуют упоминания о Северцове в книге о жизни и научной деятельности А. Н. Формозова (Формозов, 1980), в которой приводится много имен отечественных экологов 1930–1940-х гг. и библиография, насчитывающая 29 публикаций об Александре Николаевиче, написанных его коллегами и учениками. Причин данному не столь уж необычному проявлению недостаточного внимания к работам даже известных ученых можно назвать несколько.

В нашей стране в 1930–40-е гг. сложилось достаточно сильное сообщество экологов, в состав которого входили исследователи с относительно равными правами на участие в создании эволюционного направления в экологии. Поэтому ссылки на работы других авторов могли носить характер просто уважительного отношения, своего рода «джентльменства», а не серьезного анализа. Известную роль играли и «конкурентные» отношения внутри самого сообщества между двумя основными направлениями — натуралистическим и экспериментальным. Представители каждого из них считали свою деятельность в развитии экологии, возможно, более значимой, чем исследования коллег из противоположного лагеря. Негласное профессиональное противостояние экологов-натуралистов и экологов-экспериментаторов находило оправдание со стороны первых и в том, что к научным исследованиям выдвигались требования практического значения, причем не в безобидном академическом выражении, а в государственно-политическом оформлении. В такой ситуации нелегко приходилось «чистым» экспериментаторам, подвергавшимся критическим нападкам за укрывание в лабораторных стенах, за «камеральщину», игнорирование исследований в природной обстановке.

Северцов стоял вне какой-либо критики с обеих сторон, так как на подлинно научной основе и с опытом практической деятельности совмещал теоретические исследования с их применением в рациональной хозяйственной деятельности по репродукции животных и природоохранном деле. Допустим, какое-то значение имело его родственное отношение к маститому ученому академику А. Н. Северцову, под сохранным авторитетом которого он мог не быть объектом открытой человеческой зависти, но и не избежать негласного замалчивания. Не исключено, что родственная связь в какой-то мере уберегла от «невода»

идеологических репрессий, который с широким размахом закидывался на подлинных ученых-дарвинистов во второй половине 1930-х и в 1940-х гг. Открытая дарвинистская направленность его работ в таких условиях могла оказаться поводом для подобной реакции.

На неоправданном отсутствии должного внимания к заслугам Северцова в какой-то мере сказалось и то обстоятельство, что он — ученый с большим педагогическим стажем и опытом обучения — не оставил заметной научной школы, представители которой могли бы знакомить общественность с творческим вкладом в науку ее руководителя. Нет свидетельств и того, что он сам что-либо писал о достижениях своих близких учеников, как это было, например, с В. В. Алпатовым, по скромному признанию которого его существование в науке оправдано уже тем, что был учителем Г. Ф. Гаузе. Кем же был Сергей Алексеевич Северцов — ученым-одиночкой, больше замкнутым на своих научных исследованиях и уделявшим меньше внимания воспитанию учеников и созданию научной школы? Ответить на этот вопрос по имеющимся у меня материалам печати и свидетельствам близких ему людей не представляется возможным.

Биографические данные

Краткий биографический очерк о С. А. Северцове, как отмечает его автор Клейненберг, написан с использованием устных сообщений сестры Н. А. Северцовой и жены Е. И. Северцовой и потому содержит детальные сведения семейного и личностного характера. Сергей Алексеевич Северцов родился 18 декабря 1891 г. в Москве третьим в поколении известной научной династии отечественных биологов-эволюционистов. Его дед, Николай Алексеевич Северцов (1827–1885), признается одним из первых основоположников экологии в нашей стране. Его магистерская диссертация (Северцов Н. А., 1855) посвящена не только описаниям отношений животных и среды, но и исследованиям их динамики во времени и пространстве на основе сравнительного эколого-географического метода (Новиков, 1980, с. 41–47). Это направление, в известной мере связанное с эволюционно-экологическим синтезом, традиционно развивается затем в научной деятельности всей семейной династии.

Юные годы Сергея Северцова прошли в Киеве, где университетской кафедрой сравнительной анатомии животных руководил его отец, знаменитый морфолог-эволюционист Алексей Николаевич Северцов (1866–1936). С детских лет Сергей приобщался к миру животных как в домашней, так и природной обстановке. Традицией, перешедшей еще от деда, было содержание в деревенских условиях и в городской квартире множества разнообразных представителей местной и экзотической фауны. Страсть к наблюдениям за животными и увлечение охотой прививались с детства под наблюдением отца, при этом категорически запрещалась охота ради забавы и бесцельного уничтожения дичи. В «Автобиографии» Ч. Дарвин вспоминал, что в юношеские годы он был страстным охотником, но с годами это увлечение ушло бесследно и он сожалеет о причиненном животным вреде, что свидетельствует о закономерной

эволюции людей, с любовью и уважением относящихся к природе. До выхода в охотничьи угодья в семье Северцовых практиковались упражнения в точной стрельбе по мишеням, что способствовало совершенствованию навыков охоты, остроты зрения и наблюдательности, а пребывание в природной среде — развитию физической силы, выносливости, нравственных черт характера. Все эти качества впоследствии весьма пригодились для работы в многочисленных экспедициях, проходивших нередко в тяжелых условиях, сопряженных с лишениями и трудностями научных исследований и повседневного быта.

В 1911 г. Сергей Северцов закончил киевскую гимназию и поступил в Московский университет на естественное отделение по циклу описательной зоологии физико-математического факультета. В следующем году на должность заведующего кафедрой столичного университета был приглашен его отец, сменивший прежнего ее руководителя М. А. Мензбира. С этого времени и до конца жизни деятельность отца и сына были тесно связаны с Московским университетом, в котором сейчас кафедрой биологической эволюции руководит продолжатель династии — известный ученый и педагог Алексей Сергеевич Северцов.

После завершения студенческого обучения в 1917 г. Сергей Алексеевич был оставлен при университете для подготовки к профессорскому званию и в тот же год избран преподавателем-ассистентом Института сравнительной анатомии Московского университета. В 1929 г. он получил звание доцента, в 1936 г. — сверхштатного профессора университета. В 1934 г. Президиум Академии наук СССР по совокупности работ присваивает ему ученую степень доктора биологических наук. Как видим, преподавательская карьера не была быстрой. Северцов вел разнообразные дисциплины: демонстрационный курс зоологии и гистологии позвоночных, большие практикумы по сравнительной анатомии и систематике позвоночных, курс эволюции млекопитающих и семинар по эволюционной теории, курс общей экологии, биологические основы охотничьего хозяйства, курс охраны природы. Столь многогранная преподавательская работа базировалась на общих научных интересах и эрудиции, сосредоточенных в двух основных областях — экологии и теории эволюции, а также прикладном их использовании.

В последующие годы преподавательская и научная работа С. А. Северцова необычайно расширилась: в послереволюционный период подъема народного хозяйства и просвещения остро ощущался дефицит научных кадров. С 1923 по 1926 г. он преподает курс общей биологии в Московской горной академии, в 1928–1929 гг. — курс общей зоологии в Институте животноводства. Одновременно является сотрудником Научно-исследовательского института зоологии МГУ, с 1938 по 1942 гг. на должности профессора читает курс эволюционной биологии в Московском техническом институте рыбной промышленности, в 1946 г. избран заведующим кафедрой общей зоологии Московского пушно-мехового института.

Педагогическая работа сочеталась с активной научной деятельностью, в которой, как отметил Клейненберг, легко выделить три периода: вначале он выступал учеником и последователем отца, то есть как морфолог и эмбриолог; второй период отмечен участием в создании и расширении сети заповедников

и охраны природы, третий период характеризуется исследованиями по экологии и теории эволюции. В соответствии с этим раскладом научных интересов находилась и служебная деятельность.

В первых научных публикациях (Северцов, 1927а, б) приведены результаты исследований морфологических закономерностей эволюции, в частности явления параллелизмов у амфибий и рептилий, порядок появления прогрессивных признаков у млекопитающих. Автор участвует в разработке «морфобиологической» концепции А. Н. Северцова, согласно которой эволюционные преобразования организации происходят в соответствии с требованиями приспособления к среде. В последующих публикациях С. А. Северцов неуклонно следовал адаптационистской программе, неоднократно ссылался на указанную концепцию, обоснованность и необходимость ее разработки.

В 1920-х — начале 1930-х гг. под руководством А. Н. Северцова складывается мощная школа эволюционных морфологов, с достижениями которой был основательно знаком С. А. Северцов не только по публикациям, но из личного общения с ее представителями. Поэтому для себя он более перспективными посчитал исследования в других областях биологической науки. В эти годы за рубежом активно развивается популяционная и эволюционная экология на основе экспериментальных и математических моделей, с которыми был хорошо знаком Сергей Алексеевич, владевший несколькими иностранными языками и обладавший свободным доступом к зарубежной литературе. Кроме того, в нашей стране среди научной общественности широко разворачивается работа по подъему народного хозяйства, в том числе в областях, связанных с биологическими исследованиями (практическая селекция, интродукция растений и животных, рыболовство и охотничье хозяйство, организация заповедников). В разные регионы и отдаленные уголки страны предпринимаются многочисленные экспедиции в поисках природных ресурсов с целью их рационального использования и воспроизводства. В эту практическую работу активно включается и Сергей Алексеевич Северцов.

С 1925 по 1929 г. он работал в Главнауке Наркомпроса РСФСР заместителем заведующего отделом охраны природы, затем — ученого специалиста и ученого секретаря Государственного комитета охраны и развития производительных сил. Наряду с работой в данном учреждении Северцов поступает научным сотрудником в лабораторию прикладной зоологии Московской комиссии по изучению производительных сил при Академии наук СССР. В 1932 г. он переведен в лабораторию эволюционной морфологии АН СССР, после реорганизации которой в 1935 — в Институт эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова, где был назначен заведующим лабораторией эволюционной зоологии, которой руководил до конца жизни. Деятельность на этой должности была основной не только в научно-организационном плане, она составляла центральный этап его творческой биографии, в том числе и по участию в разработке эволюционно-экологического синтеза.

Последующие за работами по эволюционной морфологии публикации Северцова показывают четко осмысленную переориентацию на экологическую тематику. Начиная с 1930 г., последовательно публикуется серия работ, в которых развиваются основные положения популяционной и эволюционной

экологии. Вначале решаются относительно простые вопросы о взаимосвязи между продолжительностью жизни и плодовитостью у различных видов млекопитающих и динамике численности у позвоночных (Северцов, 1930, 1932а, б, 1933), затем следует переход к исследованиям более сложных проблем борьбы за существование (Северцов, 1936а, 1944, 1945в, 1947) и целостной структуры вида (1940, 1941, 1946). В эволюционно-экологическом ключе рассматривается проблема вымирания видов (Северцов, 1945а, 1946). Специальная статья была посвящена более общей теме о соотношении экологии и дарвинизма (Северцов, 1937). Указанные и другие работы составили теоретическую и фактическую основу двух монографических изданий: «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941) и «Проблемы экологии животных» (1951), в которых представлены материалы, дающие право включить автора в число создателей эколого-эволюционного синтеза.

Жизнедеятельная натура С. А. Северцова, наделенная энергией творческих поисков, не могла ограничиться сидением в академическом кресле. Заложенное еще в детстве стремление к общению с природой сохраняется и умножается на протяжении всей жизни, наполненной многочисленными экспедициями в самые разные регионы страны. Экспедиционная деятельность начинается еще со студенческого времени в путешествии по Забайкалью, посещении Воронежской области и дельты Волги, Южного Урала, заповедников Крыма, Башкирии, Беловежской пущи и других природных зон. Карта его научных экспедиций настолько насыщена разнообразными географическими координатами, что может быть представлена в экспозиции исторических достижений профессиональных путешественников.

В заключение несколько строк о Сергее Алексеевиче Северцове как человеке, сочетавшем в себе качества крупного ученого с личностными характеристиками доброжелательного, простого и заботливого в общении с окружающими. Уместно привести слова его сестры Н. А. Северцовой: «Он никогда не думал о себе, никогда не берег себя. У него было полное отсутствие эгоизма. С детских лет Сережа для всех, кто обращался к нему с просьбой, готов был сделать все, что мог, доверчивость же к людям у него иногда была чрезмерной. Он всем верил» (цит. по: Клейненберг, 1951, с. 6). Существует мнение, что глаза человека отражают его внутренний мир, душевные качества и настроения. Вглядитесь в лицо на фотографическом портрете С. А. Северцова и убедитесь в правоте всех сказанных о нем слов.

Эволюционная экология в 1930–40-е гг.

Деятельность С. А. Северцова по участию в создании эволюционной экологии относится к указанному времени, на которое приходится формирование общего эволюционного синтеза (подробнее периодизация истории эволюционного синтеза рассмотрена в статье автора о Л. С. Берге в настоящем издании). Это было время интенсивных исследований в области популяционной и эволюционной экологии, заложивших основы для ее логически обоснованного вхождения в общий эволюционный синтез (синтетическую теорию эволюции).

Концептуальный фундамент логики исторического развития эволюционной теории заключался в следующем. Основу эволюционного синтеза составляло дарвинистское положение о единстве трех основных факторов эволюционного процесса: наследственной изменчивости, борьбы за существование и естественного отбора. Исторически первоначально объектом целенаправленных исследований становится наследственная изменчивость, причем прежде всего экспериментальных исследований, так как именно они могли убедить в справедливости положения, что данный фактор действительно является необходимым условием для действия естественного отбора. После классического дарвинизма это был второй этап истории эволюционного синтеза, на котором экспериментальные исследования и математическая формализация процессов наследственной изменчивости и отбора привели к созданию популяционной и эволюционной генетики. В литературе он описан достаточно подробно как основной и чуть ли не единственный фундамент эволюционного синтеза.

Мутационно-селекционная модель (термин К. Мартина; Martin, 1956) синтетической теории эволюции представляла наиболее упрощенный и в то же время достаточно очевидный ее вариант. Эту модель можно было наглядно наблюдать в природе и верифицировать в экспериментах по отбору на моногенетических признаках, например покровительственной окраске (см.: Завадский, 1968, с. 306–311), демонстрировать в «популяционной камере» (L'Héritier; Teissier, 1933), признать в математических формализациях процессов селектогенеза (Fisher, 1930). В обстановке упрощенных представлений без особых коллизий было принято считать, что объединение генетики с теорией естественного отбора дает принципиальный и убедительный ответ в решении проблемы причинных факторов эволюции, открывает перспективы ее многостороннего и детального познания на доказательном фактическом материале.

Сложнее обстояло дело с изучением борьбы за существование как инициирующего фактора для проявления естественного отбора, особенно когда были собраны в основном факты по его консервирующей роли (поддерживающий отбор) или вообще отрицалась всякое его эволюционное значение. Наличие в природе борьбы за существование как очевидного феномена здравым смыслом, разумеется, не могло оспариваться, но одно дело признавать сам факт и другое — воспринять его как причину биологической эволюции, еще далеко не изведанную. Дело осложнялось и тем, что в отличие от простого отбора мутантов в популяционной камере или математической формализации изменений концентрации мутаций в зависимости от их селективной ценности процессы борьбы за существование (конкуренция, прямая борьба, хищничество, паразитизм) включают множество компонентов в системе биогеоценоза, влияющих на динамику численности популяций и их эволюционные преобразования. Поэтому для изучения экологических факторов эволюции в природной обстановке требовались не только совершенно другие приемы, чем в генетических исследованиях, но более длительное время и значительно большие материальные средства.

Методологически пути формирования эволюционной генетики и эволюционной экологии были идентичными и включали три направления: экспериментальное, математическое и натуралистическое. Исследования взаимодействия

мутационной изменчивости и отбора в лабораторных условиях и природной обстановке, а также математическая формализация этого процесса достаточно полно освещены в исторической литературе, и сверх того настолько увлеченно, что даже упоминанию о другом важнейшем блоке синтетической теории эволюции — эволюционной экологии — не нашлось места в капитальной сводке об истории создания эволюционного синтеза (The evolutionary synthesis..., 1980). Предполагается, что экология не случайно не оказалась в числе наук, задействованных в создании СТЭ (Галл, 1984, с. 127). В период ее формирования популяционная и эволюционная генетика предстали на переднем фронте этого исторического процесса, когда казалось, что с ламаркизмом и сальтационизмом покончено экспериментами по отбору мутаций. По своему содержанию эти эксперименты были не столько генетическими, сколько *экологическими,* так как строились на изучении борьбы за существование и процессов селектогенеза. Логически и фактически обоснованную необходимость объединения всех трех направлений для полноты и достоверности эволюционно-экологического синтеза глубоко осознавал Г. Ф. Гаузе и блестяще воплотил ее в своих классических исследованиях на простейших (Галл, 1997). Стратегии объединения полевых и математических (статистических) приемов следовал и С. А. Северцов при разработке основ эволюционной экологии животных.

При знакомстве с публикациями экологов-натуралистов, включая Северцова, обращает на себя внимание еще один любопытный момент. Почти ни в одной из них нет ссылок на исследования в популяционной и эволюционной генетике, и потому создается впечатление, что для них эти направления просто отсутствовали. В то же время создатели передовых направлений в генетике широко использовали в своих экспериментальных и теоретических трудах экологические понятия конкуренции, прямой борьбы, естественного отбора. Для иллюстрации достаточно назвать работы С. С. Четверикова, Ф. Г. Добржанского, Н. П. Дубинина, представителей математической школы в лице ее выдающихся представителей Дж. Б. С. Холдейна, Р. Фишера, С. Райта; всех основоположников и разработчиков популяционной и эволюционной генетики трудно даже перечислить. Оправданием отсутствия внимания к генетическим исследованиям со стороны полевых экологов может быть идеологический запрет на использование соответствующей литературы советскими учеными, малодоступность для них зарубежных изданий после середины 1930-х гг.

О предмете эволюционной экологии

В обширной сводке по современной экологии известный отечественный исследователь Н. Ф. Реймерс (1994, с. 8–22) перечисляет огромный набор разных «экологий» по их предмету, объему содержания, практической направленности: от физиологической экологии отдельных организмов до биосферологии, экологии человека и даже экологии культуры. Однако в этом безграничном и развернутом по описанию перечне только один раз упоминается эволюционная (историческая) экология в связи с «фактором времени» и отсутствует популяционная экология. Нельзя упрекнуть известного эколога

в ограниченности компетенции, тем не менее подобное упущение выглядит по меньшей мере странным, если учитывать историческое значение данной науки для понимания эволюции всех форм организации живого от организменной и популяционно-видовой до биосферной в целом.

Эволюционная экология, отмечал С. А. Северцов (1951, с. 12), — совершенно новое направление, возникшее около 15 лет назад, когда в его формирование, по словам автора, включился и он с публикации первых работ по биологии размножения животных (Северцов, 1930, 1932а, 1933). «Предметом эволюционной экологии является исследование изменений экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов» (Северцов, 1951, с. 12). В приведенном определении предмета эволюционной экологии акцентируется главный содержательный компонент — причинная обусловленность исторического развития живого, которая усматривается в разных формах борьбы за существование. Именно этот каузальный компонент выделяет эволюционную экологию в качестве самостоятельной науки и отграничивает ее от популяционной экологии, предметом которой является изучение динамики численности популяций и всех определяющих ее факторов: аутэкологических и синэкологических отношений с их демографическими показателями (плотность, коэффициенты рождаемости и смертности, направления K- и r-отбора).

В вводной части книги «Проблемы экологии животных» под названием «Проблемы эволюционной экологии и пути к их разрешению» С. А. Северцов резюмирует свою деятельность в данной области следующими словами: «...начав с проблем элиминации и динамики населения и установив ряд закономерностей, управляющих жизнью животных в природе, обусловленных взаимоотношениями с окружающей средой и законами множеств, мы естественно перешли к качественным моментам борьбы за существование и отбора и выдвинули проблемы вида с экологических позиций, проблему биологической характеристики морфофизиологического прогресса и конгруэнции как проблему внутривидовых отношений и связанных с ними адаптаций. Разработка проблемы конгруэнций наряду с проблемой целостности вида и биологической характеристикой морфофизиологического прогресса должны стать основными проблемами эволюционной экологии, так как они не только представляют теоретический интерес, но имеют и практическое значение» (Северцов, 1951, с. 27). В приведенном резюме самим автором отражена логическая последовательность научных областей и основные пункты исследовательской программы: 1) динамика численности популяций в ее количественном (статистическом) изучении; 2) «качественные» проявления борьбы за существование и естественного отбора, выраженные в эволюции целостной структуры видов (конгруэнциях) и морфофизиологическом прогрессе на основе адаптациогенеза.

Динамика численности, борьба за существование и целостность вида составили основу эволюционно-экологического синтеза Северцова. В контексте этих процессов рассматривал он и проблему вымирания видов, а также проводил критический анализ некоторых концепций, имеющих отношение к названным проблемам.

Исследования динамики численности как фактора эволюции

В 1930 г., когда Северцов начинал свои работы по эволюционной экологии, по его словам, понятия «динамика населения» еще не существовало, о колебаниях численности животных в природе было известно очень мало. Проявление целенаправленного внимания к динамике численности людей началось с известной книги Т. Мальтуса, который обосновывал идею о геометрическом росте популяций животных и растений, лимитируемом наличием ресурсов, и распространил ее на человеческое сообщество с рекомендациями по ограничению чрезмерного размножения. В последующее время статистические характеристики динамики численности получили математическое оформление в работах А. Кэтле, П. Ферхюльста, Р. Перля, В. Вольтерры, А. Лотки, которыми была заложена основа статистической демографической экологии. Математическим аппаратом в экологических исследованиях пользовался и Северцов.

В книге «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941) половину ее объема составляет раздел, посвященный динамике численности многих представителей этих классов позвоночных (глухаря, тетерева, белой и серой куропатки, рябчика, косули, морского котика, зубра, оленя, кабана, зайца, волка, рыси и др.). Здесь же и в других работах эмпирические данные обобщаются в понятиях видовых констант размножения, показателей плодовитости и продолжительности жизни, их зависимости от характера и интенсивности элиминации в борьбе за существование в динамически сопряженных системах «хищник–жертва», «паразит–хозяин», в заключение рассматривается влияние человека на колебания численности диких животных.

Обращая внимание на значение собственных исследований для развития эволюционной экологии, Северцов широко использует материалы отечественных и зарубежных коллег. В его работах часто встречаются ссылки на публикации известных в нашей стране полевых и экспериментальных экологов (В. В. Алпатова, Г. Ф. Гаузе, Б. М. Житкова, Н. И. Калабухова, Д. Н. Кашкарова, Н. П. Наумова, С. И. Огнева, А. Н. Формозова и др.), а также малоизвестных исследователей динамики животного мира (Ф. Баранова, Ю. М. Ралля, П. А. Свириденко и многие другие). К примеру, кратко рассматривая воздействие человека на динамику населения, Северцов приводит данные из работы Ф. Баранова (1925) о колебаниях численности промысловых рыб. По мнению ихтиолога, прекращение вылова увеличивает численность рыбы в результате увеличения числа возрастных групп, но избыток уничтожается в короткий срок, как только установится промысел прежней интенсивности. Так, после сокращения добычи камбалы в Северном море в период Первой мировой войны предельный ее возраст поднялся с 5–6 лет до 9–10, после же возобновления интенсивного вылова упал ниже довоенного уровня.

В ссылках на работы отечественных авторов Северцов отмечает приоритет некоторых из них в исследованиях динамики населения промысловых животных. Английский и американский экологи Ч. Элтон (Elton, 1931–1935) и Е. Сетон (Seton, 1920) использовали статистические данные Гудзоновской компании по сопряженным колебаниям численности зайца и рыси, вошедшие во многие сводки по демографической экологии. Они пришли к выводу, что

цикл флуктуаций численности зайца близок к 10 годам, однако намного ранее этот феномен исследовал Н. В. Туркин (1910), по данным которого следует вывод о более коротком времени смены циклов в динамике численности и ином характере ее графического изображения, чем описывали зарубежные экологи. Работа Туркина была мало известна и «осталась совершенно недооцененной».

В целом, отмечал Северцов, надо сказать, что в описаниях колебаний численности животных исследователи приводили данные из статистики пушной торговли и разбросанные в охотничьих журналах отрывочные сведения об «экологии нашествий» и вымирании некоторых видов. По его словам, им впервые использованы учеты дичи в охотничьих хозяйствах, «дававшие более точный материал, чем статистика заготовок» (1951, с. 13). Эти данные отражали динамику населения как единый процесс циклов размножения, последующего снижения численности популяции от эпизоотий и других факторов и нового ее подъема. Статистика учетов дичи позволила показать дифференциальную смертность молодняка и взрослых по коэффициентам индивидуальной и групповой элиминации, а также специфичность и определенную константность этих коэффициентов для каждого вида. Специальные полевые исследования автора на Южном Урале установили, что снижение численности молодняка отражается кривой иного характера, чем у взрослых. Для значительного числа видов можно установить «показатель видовой продолжительности жизни», который является достаточно устойчивым в своем количественном выражении: от 1–3 лет у мышевидных грызунов до 15–20 у копытных и хищных, достигает весьма внушительных величин у некоторых рептилий.

Широко используя статистические данные, Северцов (1940) разработал «метод графических реконструкций динамики населения разных видов» на основе построения кривых увеличения численности и смертности. На графике отражались возрастная структура популяции, величины годового приплода и его убыли, процесс нарастания и периодические падения численности стада. Из полученных данных следовал очень важный вывод: «Эти графики отчетливо показали, что динамика населения каждого вида обладает присущими именно этому виду, роду, семейству, отряду и классу особенностями, которые точно так же характеризуют вид, как и его морфо-физиологические признаки. Для каждого вида имеются свои величины элиминации, зависящие от его организации и экологии. Для каждой большой и малой таксономической группы имеются свои особенности борьбы за существование, определяемые его организацией и экологией» (1951, с. 17). В числе этих особенностей называются живородность и яйценоскость, забота о потомстве, хищный и растительноядный образ жизни, питание семенами или зелеными кормами, постоянная или неустойчивая кормовая база, поражаемость инфекциями и другие факторы, влияющие на величину смертности и рождаемости. Все эти экологические зависимости были известны и детально описаны многими исследователями и ранее. Вклад Северцова в эволюционно-экологический синтез здесь состоял в том, что он выделил их в качестве особых характеристик, присущих виду и более высоким таксонам, наряду с морфофизиологическими признаками. Позднее К. М. Завадский (1968, с. 102–107, 156) среди основных критериев вида (морфологический, географический, генетический, физиологический, биохимический) при

анализе экспериментально-экологического направления в микросистематике обратил внимание и на экологический критерий. Исследования Северцова, имеющие отношение к этому вопросу, представляют значительную ценность для наполнения содержанием понятия об экологическом критерии вида.

Другим существенным эволюционным выводом из его исследований динамики численности было то, что, опираясь на теорию ароморфозов, Северцов рассматривал это явление «не как результат более или менее случайных колебаний внешних условий, а как выражение морфо-физиологических адаптаций, приобретенных и приобретаемых в борьбе за существование путем естественного отбора, адаптаций, позволяющих виду преодолевать “сопротивление среды”» (Северцов, 1951, с. 13). Далее он отметил, что понятия о «сопротивлении среды» и «биотическом потенциале», предложенные американским экологом Р. Чэпманом (Chapman, 1931) для характеристики толерантности вида к средовым воздействиям, годом ранее были развиты в его работе (Северцов, 1930).

Эволюционный подход, отмечал Северцов, позволил сформулировать общую концепцию динамики численности и дифференцировать понятие Чэпмана о «биотическом потенциале». В тезисной форме Северцов предлагал различать: индивидуальную смертность от хищников, незаразных болезней и элиминацию случайными факторами; массовую гибель от эпизоотий при значительной плотности популяций; резкое снижение численности от стихийных явлений, не связанных с плотностью населения. Позднее эти процессы утвердились в понятиях регуляции численности, зависящей и не зависящей от плотности.

Применение сравнительного метода исследований на группах животных, стоящих на разных уровнях морфофизиологического прогресса, позволило сформулировать ряд общих положений эволюционно-экологического синтеза: выявить необычайную устойчивость коэффициентов индивидуальной смертности, несмотря на значительные колебания плотности; установить большие возрастные различия коэффициентов элиминации; показать специфичность этих коэффициентов для каждого вида. Устойчивость и специфичность коэффициентов элиминации являются следствиями адаптивной эволюции и «самыми основными свойствами видов животных». Продолжительность жизни особи, время наступления половой зрелости, величина рождаемости, способ питания и другие особенности, объединяемые понятиями жизненной формы и экологической ниши, определяют в совокупности коэффициент элиминации. В свою очередь, величина элиминации влияет на эволюционные изменения всех этих экологических характеристик.

Отметим, что динамика численности не является непосредственным причинным фактором эволюции, она входит в число ее *кондициональных* экологических факторов, наряду с плотностью расселения популяций в их ареале, миграцией, разнообразными формами изоляции. Однако ее эволюционная роль достаточно велика и может проявляться в четырех основных воздействиях на генетическую и экологическую структуру популяций. Во-первых, с возрастанием численности особей увеличивается концентрация имеющихся мутаций и рекомбинаций и вероятность появления новых генетических изменений, пополнения ими генофонда популяций. Во-вторых, после спада численности состав генофонда будет отличаться от генетической структуры

прежней многочисленной популяции. В-третьих, возрастание численности сопровождается расширением обычного местообитания популяции, расселением и миграцией особей в соседние популяции, что может привести к появлению гибридных форм (поток и интрогрессия генов). В-четвертых, расширение ареала является условием для закрепления части особей популяции после снижения ее численности в «островковых» биотопах, которые могут стать исходными очагами формирования популяции с обновленным генофондом (принцип основателя).

Все эти эколого-генетические процессы совершенно не вовлекались в исследования экологов натуралистического направления, не составляли исключения и работы С. А. Северцова. Мало внимания уделялось такому фактору микроэволюции, как изолирующие механизмы, выполняющему решающую роль в экологическом видообразовании. Концепция дрейфа генов (генетико-автоматических процессов) в малочисленных изолированных популяциях Северцовым полностью отрицалась как автогенетическая — в ней игнорировалось эволюционное значение изменений внешней среды.

Трудно объяснить неучастие экологов в генетической интерпретации материалов по эволюционной экологии отсутствием элементарной эрудиции в этой области. Курс генетики входил в учебные программы высшего образования, массовым потоком издавалась генетическая литература, генетические исследования составляли передовой фронт биологических наук. Профессиональная замкнутость экологов на полевых исследованиях напоминала старый призыв К. Ф. Рулье к изучению «трех вершков близлежащего болота» с большей пользой для науки, чем копание в лабораторных экспериментах. Лозунг «дерзать в природе» можно встретить на многих страницах печатных произведений С. А. Северцова.

Исследования Северцовым феномена динамики численности, ее общих и частных закономерностей на многочисленном фактическом материале явились исходным пунктом и своего рода преамбулой для изучения причинных факторов данного процесса. Если для начального этапа познания динамики населения достаточно было «заглянуть в природу» и убедиться в реальности явления колебаний численности популяций у всех видов, причину его следовало искать в биоценотических связях, определяемых комплексом взаимодействующих биотических и абиотических факторов. Решение этой задачи было намного сложнее, так как оно не лежало на поверхности натурных наблюдений и требовало специальной методики фактического и теоретического характера. В научном творчестве Северцова логичен был переход от исследований динамики численности к изучению борьбы за существование как фактора, причинно ее определяющего, о чем, как помним, он писал и сам.

Изучение борьбы за существование и ее эволюционных последствий

Предложенное Ч. Дарвином понятие борьбы за существование относится к наиболее «многострадальным» понятиям, втиснутым в широкий диапазон интерпретаций от научных толкований до предельно извращенных в практическом

применении. Сам автор понимал возможность вольного обращения с данным понятием из-за очевидной экспрессивности его терминологического обозначения и специально оговаривал метафорическую его окраску. В научном восприятии концепция борьбы за существование в обобщенном виде отражала множество противоречивых отношений между организмами, а также с их абиотическим окружением, разрешение которых в естественном отборе составляет движущую силу эволюционного процесса во всех его многоуровневых проявлениях.

Исторически отношение к дарвиновскому понятию изменялось в разных направлениях, в том числе и в отказе от него вообще или замене термина на другой, более благозвучный, например слово «элиминация» (О. Конт, К. А. Тимирязев) с сохранением научного содержания. Все, кто называл себя приверженцами эволюционного учения, наполнили многочисленный и многоликий лагерь ученых, на одном краю которого стояли ламарко-дарвинисты (сам Ч. Дарвин, В. О. Ковалевский, Э. Геккель), на другом — социал-дарвинисты. Северцов и другие экологи дарвинистской ориентации постарались реставрировать прежнее содержание понятия борьбы за существование и включить его в эволюционно-экологический синтез как необходимое звено в представлениях о причинной обусловленности эволюции.

Концентрация внимания большинства генетиков-эволюционистов 1920–1940-х гг. на центральной «догме» эволюционной генетики тех лет, согласно которой исторические изменения генетической структуры популяции осуществляются по схеме прямого отбора мутаций, «выбила» из поля зрения понятие борьбы за существование как исходного условия и способа действия естественного отбора. Общая дарвиновская концепция тем самым лишилась центрального звена причинной обусловленности эволюционного процесса, вся его схема редуцировалась до предельно упрощенного представления. Проблема борьбы за существование сохранялась в поле внимания многих экологов, но чаще всего они ограничивались общими ссылками на регулирующую роль разных ее форм (конкуренции, прямой борьбы) в динамике численности. В особенности такая позиция была характерна для полевых исследователей, которых в большей мере интересовала описательная, а не каузальная экология, к которой тяготели преимущественно экспериментальные экологи: Г. Ф. Гаузе (Гаузе, 1934, 1935; Gause, 1934), М. М. Беляев (Beljaeff, 1927), Р. Чэпмен (Chapman, 1931). Северцов был одним из немногих полевых исследователей, которых интересовала каузальная экология.

Представления о борьбе за существование логически вытекали из исследований динамики численности, которая причинно определяется разнообразными ее формами, о чем, как упоминалось, писал и сам Северцов. Динамика численности была предметом его интереса в начальный период деятельности (1930–1937), к изучению борьбы за существование он приступил позднее, когда были собраны материалы по этой сложной проблеме, решение которой требовало обоснованных трактовок и выводов. Многоплановые взгляды автора по данной проблеме изложены в четырех главах (гл. 21, 22, 25, 28) монографии «Динамика численности ...» (1941) и специальных статьях (Северцов, 1944, 1945б, 1947), публичных выступлениях. Борьба за существование оставалась предметом внимания при изучении целостности вида и адаптивности внутри-

видовых отношений, структуры и развития биоценотических систем, филогенетических направлений эволюционного процесса (морфофизиологического прогресса и адаптивной радиации), причин вымирания видов. Первому и последнему вопросу посвящены специальные разделы в монографии «Проблемы экологии животных» (1951).

Обращаясь к истории проблемы борьбы за существование, Северцов отмечал: «Со времен Дарвина, создавшего учение о борьбе за существование и теорию естественного отбора, почти не было специального исследования борьбы за существование в природе. Авторы занимались скорее логическим анализом идей Дарвина, ограничиваясь разбором его примеров, или подыскивали другие, аналогичные» (1941, с. 10). В другой работе он далее писал: «В литературе имеется немало логических рассуждений и определений понятия борьбы за существование. Чтобы идти дальше, необходимо было получить конкретный материал, характеризующий причины гибели животных и величины этой гибели» (1951, с. 18). В статье можно лишь кратко изложить это «движение дальше», которое удалось осуществить самому автору приведенных слов. Выделим наиболее значительные вехи на этом творческом пути.

В публикациях С. А. Северцова не встречается специального определения понятия борьбы за существование, оно заключено во многих общих и частных характеристиках этого причинного фактора эволюции. Их сведение в единую концептуальную систему дает развернутую и концентрированную картину представлений автора о борьбе за существование как одном из центральных, фактически обоснованных и не требующих терминологической обработки и замены этого понятия, которыми он и не занимался, исходно принимая дарвиновский термин «борьба за существование» за вполне адекватный и не требующий каких-либо комментариев.

Во многих местах названных публикаций понятие борьбы за существование определяется как отражающее разнообразные формы противоречивых отношений между конкурирующими видами за пищевые ресурсы, отношений между хищником и жертвой, паразитом и хозяином в виде прямой борьбы, связей с абиотической средой. При этом подчеркивается эволюционное значение данного фактора и его место в эволюционно-экологическом синтезе. «Предметом эволюционной экологии является исследование изменений экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов» (там же, с. 12). Анализ этих разнообразных форм и типов вскрывает эволюционные последствия борьбы за существование, на более развернутой характеристике которых далее остановимся.

Прежде приведем несколько высказываний Северцова о содержании понятия борьбы за существование в связи с ранее предложенными ее классификациями. В несколько модифицированной Л. Плате (Plate, 1913) классификации Л. Моргана выделяются: *конституциальная* борьба с климатическими факторами и болезнями, *межвидовая* борьба с врагами (хищниками, паразитами), *внутривидовая* борьба и конкуренция за пищу, пространство и размножение. Северцов решительно настроен против подобного расчленения форм борьбы за существование, так как оно не отражает реальность и для дальнейшей разработки учения Дарвина бесплодно; к его оценке надо подходить с учетом новых

фактических данных и теоретических обобщений. Самый термин «борьба» предполагает отношения соперничества, по крайней мере, двух конкурирующих субъектов. Дарвин говорит о двух особях рода *Canis,* вступающих в единоборство за пищу, о растениях, борющихся с засухой. Такое представление «ведет к недоразумениям», так как в действительности субъектом борьбы за существование являются не отдельные особи, а вид в целом.

Указание на субъект (или объект) борьбы за существование как на некое *множество особей* исходит из современного представления экологов о популяции, выступающей статистической единицей «живого субстрата» эволюционного процесса. На этот важный момент, пишет Северцов, он обратил внимание в своем выступлении на экологической конференции в Киеве (1940), и его поддержали все выступающие ее участники. Поэтому приводимые Дарвином примеры следует комментировать в понимании популяции как множества особей, коллективно выступающих в борьбе за существование. Не отдельное растение борется с засухой на пустынной окраине ареала, а вид в целом противостоит неблагоприятным абиотическим факторам, через гибель одних и выживание других своих членов приспосабливается к среде и таким образом эволюирует.

В определении понятия популяции (стада) Северцов ограничивает ее замкнутыми рамками системы, изолированной от окружающей среды: «Стадом мы называем популяцию особей, которая заселяет некоторый непрерывный участок местности, в котором процессы размножения и вымирания идут независимо от других популяций того же вида» (1932б, с. 140). В действительности, популяции одного вида, за исключением эндемичных микроизолятов (горных, островных, лесных), контактируют между собой, колебания их численности могут во многом определяться внутривидовой конкуренцией. Объяснить допустимость приведенного высказывания можно лишь при условии, если принять акцент на популяцию как самостоятельную внутривидовую единицу и не совсем отчетливую позицию автора по отношению к внутривидовой конкуренции, которую он в одних местах своих работ признавал, в других — отрицал.

Указание на субъект борьбы за существование в его статистической характеристике было одним из пунктов участия Северцова в эволюционно-экологическом синтезе, первым исходным постулатом которого является положение о популяции как элементарной субстратной единице эволюционного процесса.

Статистический характер этой единицы позволял ввести количественные параметры для математического описания и графического отображения как самого состава популяции, динамики численности, так и эволюционных преобразований ее экологической структуры по этим показателям. В оценке борьбы за существование «огромную роль играют закономерности чисел» (1951, с. 17), ее явления «должны быть охарактеризованы статистически» при обращении особого внимания на различия численных показателей рождаемости и смертности у разных видов (1941, с. 10). Такой подход позволяет подойти к «количественному закону эволюционного развития, не менее строгому и точному, чем законы физики и химии» (там же, с. 256). В настоящее время только начинается количественное изучение динамики численности популяций и процессов борьбы за существование, но перспективы этих исследований

вполне обозримы и масштабны. Необходимость в формулировке математически выверенных законов для развития эволюционной теории была совершенно очевидной, особенно при позитивистских мнениях о ее якобы сугубо мировоззренческом содержании и тем самым произвольном толковании ее предметной области и даже отрицании самого факта эволюции.

Основными формами борьбы за существование Северцов считал «прямую борьбу с абиотическими и биотическими факторами среды и косвенную борьбу (т. е. конкуренцию. — *А. Г.*)» (1951, с. 20). Выделение *межвидовой* борьбы, по его мнению, несостоятельно, так как в этом случае следовало бы отнести к ней, к примеру, отношения хищника к жертве и наоборот, которые существенно различаются и приводят к разным последствиям в эволюции. Поэтому правильнее говорить об отношениях хищника и жертвы, паразита и хозяина или о конкуренции двух видов за пищу и места обитания. Несостоятельным будет выделение и внутривидовой борьбы потому, что эта форма не ведет к прямой гибели животных. Столь неожиданное заявление против идеи о ведущей эволюционной роли внутривидовой борьбы, которую неоднократно подчеркивал Дарвин и его последователи (см., напр.: Шмальгаузен, 1946), автором специально не поясняется, оставим его без комментариев.

Центральным пунктом исследований борьбы за существование в экологии является акцент на ее предметную область — изучение *адаптаций*, а в эволюционном контексте познание причин и закономерностей *адаптациогенеза*. «Экология таким образом оказывается наукой, которая занимается не всякими отношениями организмов и среды, но лишь теми, которые вызывают приспособительные изменения, т. е. отношениями борьбы за существование. Понятие приспособления только в связи с ними получает свой настоящий смысл» (1941, с. 220). Под знаком адаптационистской программы проводились все эволюционно-экологические исследования Северцова, в которых, по его собственному признанию, он развивал морфобиологическую концепцию своего отца, построенную на основе познания адаптивного содержания эволюционного процесса.

Сам по себе анализ проявлений борьбы за существование способствовал констатации этого феномена и наполнял информацией описательную экологию, «движение дальше» требовало изучения данного фактора в его эволюционных последствиях, составлявшего предметный фундамент эволюционной экологии. Остановимся на выделении Северцовым наиболее существенных из этих последствий борьбы за существование: регуляции плодовитости и численности вида, продолжительности жизни и характеристике связи данных параметров с морфофизиологическим прогрессом.

Размножение животных в геометрической прогрессии было известно еще со времен Линнея, Дарвин принял этот факт за исходный пункт для выдвижения понятия о борьбе за существование, но ограничился его описанием без математической формализации и не сравнивал плодовитость разных видов между собой. В настоящее время, когда известны экспоненциальная и логистическая кривые роста населения, можно двигаться дальше в выяснении весьма существенных закономерностей с математической их обработкой.

Плодовитость (число детенышей в помете) варьирует не только у каждой самки, хотя это и относительно константный показатель для вида, но и зависит

от возраста. Еще Р. Фишер (Fisher, 1930) использовал понятие «мальтузианского параметра», которым обозначил снижение с возрастом плодовитости у женщин. Для сравнения плодовитости у природных видов Северцов (1930, 1936а) учитывает новый показатель видовой плодовитости в зависимости от факторов, которые он назвал «видовыми константами размножения».

Плодовитость у каждого вида можно выразить одним числом — показателем видовой плодовитости, который в процессе эволюции изменяется. При более раннем достижении самками половой зрелости, более коротком периоде между рождениями потомства и большем числе самок, чем самцов, численность популяции будет нарастать быстрее в сравнении с популяцией, у которой эти показатели иные. Кроме того, увеличение численности приводит к обострению внутривидовой конкуренции за пищу и места обитания, а также интенсивности элиминации со стороны хищников и паразитов. Отсюда понятно, почему более интенсивно уничтожаемые виды для выживания и поддержания численности должны обладать высокой плодовитостью. Закономерная связь между высокой смертностью и повышенной рождаемостью для ее компенсации является несомненным следствием борьбы за существование.

Аналогичным образом обстоит дело и с другим показателем — *видовой продолжительностью* жизни. Многие физиологи занимались этим вопросом, создавали специальную науку геронтологию, особенно привлекательную для изучения продолжительности жизни у человека. Они исследовали функции кишечного тракта, влияние питания, желез внутренней секреции и давали практические рекомендации для продления долговечности, как их предлагал, например, И. И. Мечников в своих «Этюдах оптимизма». Однако проблема долговечности самым тесным образом связана с эволюционной динамикой населения, и по отношению к природным видам ее следует решать с позиций популяционной и эволюционной экологии.

Еще А. Вейсман (Weismann, 1882) считал, что продолжительность жизни определяется естественным отбором и у каждого вида она такова, чтобы родители успели оставить потомство. А. Н. Северцов в 1917 г. показал значение плодовитости и продолжительности жизни для прогрессивной эволюции и впервые предпринял попытку математического подхода к данному вопросу. Р. Перль (Pearl, 1927) экспериментально установил на низших животных, что продолжительность жизни является наследственным признаком вида и, следовательно, результатом его адаптивной эволюции.

Подводя итог изучению причинной обусловленности демографических процессов, Северцов писал: «Сравнительное исследование динамики населения разных видов может показать, как меняется численность населения у форм, различающихся своими приспособлениями, плодовитостью и смертностью, и позволит установить закономерности этого явления» (1941, с. 37). Он был убежден в том, что численность, плодовитость и продолжительность жизни являются характерными наследственными признаками у каждого вида, то есть имеют эволюционное основание. Позднее они были включены в число адаптивных видовых признаков, наряду с дискретностью, экологической и географической определенностью, устойчивостью и др. (Завадский, 1968).

Видовые признаки (численность, плодовитость, продолжительность жизни) в их количественном выражении могут служить показателями морфофизиологического прогресса. Выделение А. Н. Северцовым четырех направлений филогенеза (ароморфозы, идиоадаптации, дегенерации и ценогенезы) строилось на различении адаптаций по их значению для дальнейшей эволюции. Данное положение требует уточнения и разработки с точки зрения «экологического приспособления», и для этого необходимо принять два дополнительных критерия оценки прогрессивной продвинутости группы.

Первым критерием является величина *смертности* или, что то же самое, — видовая продолжительность жизни. В первый год жизни смертность приплода некоторых рептилий достигает 90–95%, млекопитающих — 45–50 %, следовательно, живородность и вскармливание молоком почти наполовину снижает смертность молодых особей. Видовая продолжительность жизни мышей не более года из-за интенсивного истребления хищниками, олени доживают до 10–15 лет, то есть лучше приспособлены к борьбе за существование.

Одного критерия — видовой продолжительности жизни — для оценки морфофизиологического прогресса недостаточно, иначе следовало бы признать, что крокодилы и черепахи имеют более совершенную организацию, чем млекопитающие. Поэтому предлагается второй критерий — *степень эврибионтности*, или способности заселять разнообразные биотопы, то есть выделенный еще А. Н. Северцовым критерий биологического прогресса. Следует изучать факторы, определяющие степень эврибионтности группы (вида), с точки зрения как ее прогрессивной организации, так и способности вселяться в новые условия среды. Здесь налицо осознание необходимости синтеза данных экологии с концепциями морфофизиологического и биологического прогресса.

Третьим критерием прогрессивной эволюции, охватывающим оба выделенных А. Н. Северцовым ее направления, является уровень *энергии жизнедеятельности*. Обоснование данного критерия представляет собой центральную проблему морфобиологической теории, и далее правильно отмечается, что она очень слабо разработана в конкретных исследованиях. Решение этой проблемы во многом относится к компетенции сравнительной физиологии, но оно невозможно без привлечения данных эволюционной экологии. Третий критерий определяется энергией обмена веществ и выражается в количестве механической работы, скорости индивидуального развития, росте и плодовитости. Все эти показатели жизнедеятельности так или иначе связаны с активностью добывания пищи, эффективностью ее физиологического усвоения, переходом к использованию более питательных кормов.

Конкретное исследование повышения энергии жизнедеятельности как критерия морфофизиологического прогресса остается очень сложной задачей, и ему мало уделяется внимания. С позиции эволюционной экологии совершенно очевидно, что по совокупности трех критериев (видовой продолжительности жизни, эврибионтности и энергии жизнедеятельности) можно определить место группы на прогрессивной лестнице эволюции. Среди млекопитающих высокую ступень занимают копытные, грызуны располагаются ниже, так как они, несмотря на высокую энергию жизнедеятельности, недолговечны и специализированы по местам обитания. Рептилии в целом

долговечнее млекопитающих, но имеют очень низкую энергию жизнедеятельности и стенобионтны.

Еще один общий вывод в контексте эволюционно-экологического синтеза относится к утверждению, что чем ниже энергия экологической жизнедеятельности группы, тем медленнее протекает адаптивная радиация, и наоборот. С повышением же энергии жизнедеятельности усиливается интенсивность борьбы за существование и вместе с этим замедляется увеличение видовой продолжительности жизни. Скорость эволюционных изменений и интенсивность борьбы за существование прежде всего связаны с организацией самой эволюирующей группы.

В статье о трудах А. Н. Северцова и современном состоянии проблемы биологического прогресса Н. П. Наумов (1967, с. 174) отмечал, что в них глубоко рассматривались основные проблемы взаимодействия животных со средой, обусловливающего распределение популяций в пространстве, их численность и ее динамику во времени. На конкретном материале они широко разрабатывались С. А. Северцовым, заложившим «у нас основы эволюционной экологии». Результаты его исследований в последние годы жизни использовал отец (Северцов А. Н., 1934, 1939) в подтверждение теории филэмбриогенезов, в частности показатель высокой смертности молодняка в сравнении с гибелью взрослых особей. В реальности, продолжал Наумов, картина оказалась намного сложнее в том, что в разных группах животных общая величина элиминации и ее интенсивность (процент гибнущих в единицу времени) различаются и зависят от образа жизни. Добавим, что высокая интенсивность отбора на ранних стадиях онтогенеза, как показал И. И. Шмальгаузен (1946), приводит к их укорочению во времени или созданию специальных приспособлений на ранних этапах индивидуального развития.

Об адаптивности внутривидовых отношений и целостности вида

Заметным вкладом С. А. Северцова в эволюционно-экологический синтез и обогащение его понятийно-терминологического аппарата были исследования адаптивного характера внутривидовых отношений и целостной структуры вида, обобщенно названные концепцией «конгруэнций» (Северцов, 1943). О логике построения этой концепции он писал: «...начав с проблем элиминации и динамики населения и установив ряд закономерностей, управляющих жизнью животных в природе, обусловленных взаимоотношениями с окружающей средой и законами множеств, мы естественно перешли к качественным моментам борьбы за существование и отбора и выдвинули проблемы вида с экологических позиций, проблему биологической характеристики морфофизиологического прогресса и конгруэнции как проблему внутривидовых отношений и связанных с ними адаптаций. Разработка проблемы конгруэнций наряду с проблемой целостности вида и биологической характеристикой морфофизиологического прогресса должны стать основными проблемами эволюционной экологии, так как они не только представляют теоретический интерес, но имеют и практическое значение» (1951, с. 27). В данном высказывании отражены

основные пункты творческой научной биографии с указанием и акцентом на основные проблемы эволюционной экологии, необходимость их решения в теоретическом значении и практическом его приложении.

Понятие *конгруэнции* (соответствия) означает особый тип коррелятивных образований внутри вида, имеющих адаптивную ценность не для отдельной особи, а для вида в целом. Сюда относятся многие полезные особенности организации внутривидовых отношений, обеспечивающие успех в размножении, поддержание численности и тем самым сохранение вида в сменяющихся поколениях. В числе конгруэнций называются соответствия в строении половых органов самца и самки, вторичные половые органы, используемые в борьбе за самку, органы для питания детенышей и защиты потомства и др. Конгруэнции примечательны тем, что они обеспечивают не только выживание вида в целом, но и способствуют сохранению жизни не обладающей ими особи, для которой они могут быть безразличны, но нередко даже и вредны. Молочные железы самки функционируют во время вскармливания потомства, являются определяющим признаком класса млекопитающих и необходимым органом для существования всех его видов. Этот конгруэнтный орган не функционирует у самцов, но в редуцированном виде устойчиво передается по наследству. В специальном разделе о конгруэнциях (Северцов, 1951) приводится много примеров этого интересного с экологической и эволюционной точек зрения феномена в самых разных его проявлениях.

Предлагая понятие конгруэнций как особую эволюционно-экологическую категорию, Северцов специально рассматривает его в сравнении с другими, казалось бы, синонимическими понятиями — корреляций и координаций. Введенный ранее, узаконенный и широко используемый в биологической литературе термин «корреляция» означает соотношение органов в онтогенезе, термин «координация» — соотношение органов в филогенезе, причем в пределах *единого организма*. Конгруэнции выделяются тем, что они выражают соотношения или зависимости между признаками организации *системы взаимосвязанных особей*.

К сожалению, понятие конгруэнций не вошло сколько-нибудь широко в литературу, несмотря на его самостоятельное содержательное значение и принципиальное отличие от названных выше понятий корреляций и координаций. Возможно, здесь сказалось несколько непривычное для восприятия название феномена, как подобное неприятие случилось со множеством неудачных терминов, например с изобретением Э. Геккелем неологизма «антропогения», по содержанию соответствовавшего «эволюционной антропологии», или предложенного А. П. Богдановым слова «физиогномика» для замены названия «физическая антропология».

Тем не менее в ряде публикаций понятие конгруэнции и сам термин упоминаются, и специально выделяется эта своеобразная группа видовых адаптаций. При этом подчеркивается, что видовые адаптации, в том числе конгруэнции, являются «убедительным доказательством целостности вида» (Завадский, 1968, с. 209).

Проблему целостности вида, подчеркивал Северцов, следует рассматривать в широкой эволюционной перспективе. До начала XX в. господствовало

мнение, что реально существуют индивидуумы, а понятие вида является отвлеченным и пригодным только для нужд систематики, — утверждение, закованное в рамки типологического стиля мышления (Майр, 1968). В действительности вид есть особая надындивидуальная форма организации, реально существующая, как и все другие систематические категории, и эта реальность подтверждается целостностью вида, выраженной в его адаптивной организации. Внутривидовые взаимосвязи являются принципиально другими, чем отношения между частями организма и между видами. К примеру, изменения личиночных форм отражаются на эволюционных изменениях взрослых, и наоборот, вызываются они экологическими факторами через изменение условий борьбы за существование. Целостность вида — не законсервированное его свойство, оно находится в постоянной эволюционной динамике внутренней структуры вида.

Критическая оценка эволюционно-экологических концепций

Особенностью научного творчества Северцова было вдумчивое и нередко критическое отношение к работам своих коллег, но не по декартовскому принципу «подвергай все сомнению», а рациональный анализ с выделением положительного и полезного для развития науки. Так, при построении общей концепции динамики населения он указал на необоснованность объяснений Элтоном (Elton, 1927) массовых вспышек численности мышевидных грызунов периодическими колебаниями климата под воздействием циклов солнечной активности. Позднее Элтон (Elton, 1942) отказался от этого предположения и сослался на невозможность дать приемлемое объяснение динамики численности при существующем уровне знаний. Позиция Элтона, писал Северцов, объясняется не дефицитом знаний, а неправильным подходом к интерпретации фактического материала и недостаточным вниманием к анализу адаптаций животных. Знаменитый эколог правильно связывал динамику размножения хищников с размножением жертвы, но неприемлемым является объяснение колебаний численности жертвы влиянием космической причины. Флуктуации размножения мышевидных грызунов и зайцев определяются биотическими факторами, а изменения климата могут лишь ускорять или замедлять процесс нарастания численности.

Математические выкладки В. Вольтерры Северцов называл новым разделом высшей математики и, рассматривая их на биологическом материале, отметил, что автор, пожалуй, первым количественно четко отобразил колебания численности борьбой за существование между хищником и жертвой. В лабораторных условиях его правильность подтверждена интересными экспериментами Гаузе на простейших, хотя нельзя забывать, что конкурентные взаимоотношения в природе и «сенном настое» могут существенно различаться, а потому в более адекватном виде должны исследоваться именно в естественной обстановке. Но даже в упрощенных условиях эксперимента закономерности динамики численности намного сложнее, чем их представлял Вольтерра, писал Северцов, в то же время высоко оценивая его теорию «столкновений», и особенно

третий закон, согласно которому даже при относительно стационарном состоянии численности сопряженных в конкуренции видов всегда обнаруживаются некоторые селективные преимущества у каждого из них или, напротив, их утрата с соответствующими последствиями в зависимости от изменения условий жизни. Данная теория, по замечанию Северцова, имеет огромное значение во многих областях практического приложения биологических знаний.

Для полевого эколога, обладавшего объемной эрудицией в области изучения взаимоотношений животных с условиями их существования, были близки представления, сформулированные в понятиях экологической ниши, жизненной формы и в учении о биоценотических связях вида со средой его обитания. Они «настолько важны для теории эволюции», — писал Северцов (1941, с. 231), что требуют специального и подробного анализа.

Предложенное Д. Гриннелом и Т. Сторером понятие *экологической ниши* было развито Ч. Элтоном на конкретных примерах среды обитания самых разных видов животных, связанных с их организацией (морфофизиологическим строением, поведением, отношением к объектам питания, сородичам и врагам). Так, существует ниша хищных птиц, которые питаются мелкими грызунами и землеройками, заселяющими леса и открытые пространства, в которых ниши хищников также разделяются. В дубовом лесу свою нишу занимает сова, в открытых местах — пустельга. Конечно, замечает Северцов, ниша во многом определяется способом питания, но и существенным влиянием абиотических условий, типом размножения и другими факторами. «Ниша — это комплекс условий среды, которые воздействуют прямо или косвенно на животное» (там же), причем не всех условий, а лишь имеющих жизненно важное значение.

В характеристике ниши прав В. В. Васнецов (1938), определяя ее как целостную систему взаимосвязанных отношений организмов друг с другом и абиотическими условиями, отношений, находящихся в постоянной динамике. При этом связи имеют общий и частный характер, первые главным образом касаются способа питания. Ниша определяется не только признаками вида, но и принадлежностью к более высоким систематическим категориям. Для ниши пустельги существенны свойства рода *Tinunculus*, семейства соколиных, отряда дневных хищных птиц. Нетрудно заметить, что характеристика ниши отражает в себе результаты макроэволюции довольно крупного масштаба.

С понятием ниши тесно связано понятие *«жизненной формы»,* которое, по словам Северцова, используют экологи и включают в свои исследования палеонтологи. До сих пор это понятие воспринимается некоторыми авторами как несколько расплывчатое по своему содержанию, и предпочитается его замена понятиями экотипа или локальной популяции, в которых отражена приуроченность видовых подразделений к определенным биотопам. Вместе с тем представление о жизненной форме характеризуется *специфичностью* отношений вида к данной среде и отражает эволюционное ее происхождение. Жизненная форма, по заключению Северцова, определяется «исторически приобретенными приспособлениями вида». Хищная птица, змея или горностай могут быть близки по размерам и питаться одинаковой добычей, но способ ее поимки и отношение к абиотическим условиям у них различное: птица не может ловить мышей под снегом, а горностай проделывает это с большой ловкостью.

Жизненная форма и экологическая ниша являются «сопряженными» понятиями, что, в сущности, было подмечено еще Ж. Кювье в его принципе корреляций, согласно которому организм представляет собой целостную систему взаимосвязанных частей. Хотя данный принцип и трактовался автором в антитрансформистском духе, он сохраняет свою полную силу при правильном истолковании в понятии «экологических корреляций» — взаимосвязи организации с условиями существования.

Понятию жизненной формы в его связи с учением о биогеоценозе значительное внимание уделил Д. Н. Кашкаров, который писал: «Не видовой состав, а набор жизненных форм характеризует сообщество» (1938, с. 311). Как в зеркале, в жизненной форме отражены доминирующие особенности местообитания животных и растений, по которым различаются типы землероя или древесного лазающего существа и в то же время американские грызуны *Dipodomyidae* и азиатские песчанки *Gerbillidae* «одинаково характеризуют пустыню» (там же). Определение Кашкарова, замечает Северцов, явно недостаточно: действительно, песчанки — обитатели пустынь, но это не означает, что широко распространенные и не типичные для какого-то узкого биотопа виды не находятся в соответствии со средой обитания.

В критическом рассмотрении эволюционно-экологических концепций заслуживают внимания высказывания Северцова по поводу взглядов известных палеонтологов О. Абеля, К. Бойрлена и Г. Осборна в тех местах, где речь идет об их отношении к адаптивному содержанию эволюционного процесса на уровне макроэволюционной филогенетики. Для примера рационального критического отношения к указанным концепциям остановимся на анализе Северцовым широко известного «закона адаптивной радиации» Осборна, которому он посвятил специальную статью (Северцов, 1936б) и фрагмент в книге «Динамика населения...» (1941, с. 240–248).

Между первой статьей Г. Осборна о законе адаптивной радиации, опубликованной в 1902 г., и работой А. Н. Северцова о морфобиологической теории прошло почти 30 лет, и за это время накопилось много фактических данных и теоретических обобщений в палеонтологии и филогенетике, укрепивших позиции дарвинизма в областях, данные которых были очень ценны и судьбоносны для его признания. По замечанию С. А. Северцова, закон Осборна занимает здесь весьма почетное место.

Термином «адаптивная радиация» его автор обозначил расселение предковой формы в новые разнообразные условия среды, в результате которого происходила морфологическая и экологическая дифференциация и образование новых форм организмов. Осборн выделил пять общих (континентальных) радиаций: сумчатых в Австралии, третичную радиацию плацентарных Северного полушария, третичную радиацию плацентарных в Южной Америке, радиацию плацентарных в Северной Америке в меловую эпоху, юрскую радиацию плацентарных и сумчатых. В филогенетическом отношении фактический материал в данной классификации ограничивался плацентарными и сумчатыми, обширная радиация которых привела к формированию 18 отрядов млекопитающих. Более частные (локальные) радиации заканчивались образованием более мелких систематических единиц. Сравнивая «закон» Осборна и морфобиологическую

концепцию своего отца (понятия ароморфозов и идиоадаптаций), С. А. Северцов обращает внимание на их принципиальное сходство.

По поводу заслуг американского палеонтолога он писал: «Осборн выразил в законе адаптивной радиации чрезвычайно важный эволюционный факт, заключающийся в том, что потомки каждой обособленной группы быстро дивергируют, заселяют самые разнообразные жизненные зоны и стации и приспосабливаются к ним, а затем дают долговечные стволы форм» (Северцов, 1936б, с. 73). Отметим, что сама по себе идея адаптивной радиации не заключала какой-то сенсационной информации, была в общем-то достаточно очевидной, высказывалась многими и ранее. Осборн наполнил ее новыми фактическими иллюстрациями, придал ей форму закона в удачном термине и тем самым увековечил свое авторство и приоритет.

По мнению С. А. Северцова, Осборн только констатировал факт и не решил два главных вопроса: почему адаптивные в прежней среде группы переходят в новую зону, к которой они исходно не приспособлены, каковы механизмы их адаптации к новой среде, в которой все экологические ниши заняты местными формами. Эти вопросы принципиально решаются в морфобиологической концепции А. Н. Северцова, в которой разделяются понятия морфофизиологического и биологического прогресса, выделяются четыре направления эволюционного процесса и анализируются с позиции адаптациогенеза. Ранее для ответа на них предлагалась концепция преадаптации, однако С. А. Северцов ее решительно отвергает как сугубо автогенетическое учение.

Следующий шаг на пути к выяснению нерешенных Осборном вопросов — исследование процессов рождаемости и смертности, определяемых борьбой за существование и адаптациогенезом, которые изменяют «соотношение конкуренции и прямой борьбы, неизбежно приводят к адаптивной радиации или прогрессивной эволюции уже в принятом направлении» (там же). Вновь приобретенные адаптации снижают смертность, вызывают расселение в новые биотопы и сопровождаются видообразованием по пути специализации.

Отношение С. А. Северцова к некоторым эволюционно-экологическим концепциям имело характер восприятия рациональных положений и попытки развить их, в частности в понятиях борьбы за существование и адаптивном содержании эволюционного процесса, определяемом естественным отбором. Он не ограничивался общими высказываниями, а привлекал фактический материал и теоретические положения, призванные укрепить позиции эволюционно-экологического синтеза в его дарвинистском оформлении.

Заключение

В 1930-е гг. в нашей стране создались благоприятные условия для развития научных исследований, нацеленных на решение задач народно-хозяйственного значения. Среди них одно из ведущих мест занимали экологические исследования, связанные с изучением биологических основ сельского хозяйства, медицинских проблем, сохранения и воспроизводства природных ресурсов. В процессе этой деятельности сформировалась сильная школа отечественных ученых,

представленная двумя направлениями: экологами-эволюционистами натуралистического профиля и экологами-эволюционистами с экспериментальной базой работы. Представителем первого направления был С. А. Северцов.

Его научную деятельность можно назвать образцом объединения теоретических исследований с их практическим применением. Собранный им богатый материал по динамике численности видов животных в природных условиях и на территории заповедников позволили выйти на теоретические обобщения в рамках понятий борьбы за существование и естественного отбора. Интерес к разработке «морфобиологической» концепции А. Н. Северцова результировался в изучении адаптивной структуры вида и выдвижении понятия о видовых адаптациях (конгруэнциях). В коллегиальном творчестве с зарубежными экологами рассматривались факторы регуляции численности с их математической формализацией, а также причины вымирания отдельных видов, семейств и отрядов в контексте теории биологического регресса.

Работы С. А. Северцова представляют несомненный интерес для развития одной из основ общего эволюционного синтеза, связанного с познанием экологических факторов эволюции. Они не утратили своего значения, так как эта область СТЭ продолжает развиваться, она не ограничена объемом научных исследований, особенно ценных при их проведении вне лабораторных стен.

В работах Северцова, как и других отечественных исследователей того времени, не встречается сам термин «эволюционный синтез», он стартует в мировую литературу с публикации книги Дж. Хаксли (Huxley, 1942), еще не известной в нашей стране по обстоятельствам военного времени, «закрытому занавесу» и критическому отношению к высказываниям ее автора по вопросам гуманитарной социобиологии. Однако теоретическое творчество так или иначе сопряжено с синтетическим мышлением, о чем свидетельствуют высказывания Северцова по поводу синтеза биологических знаний в теории Дарвина. Свою книгу «Динамика населения...» он называл попыткой «синтеза эволюционной морфологии и экологии» и выражал надежду, что она привлечет внимание к поставленным в ней вопросам и побудит ими заниматься более пристально. Время показало правильность и перспективность избранного пути, более детальным историческим изучением которого еще предстоит заниматься.

Литература

Баранов Ф. К вопросу о динамике рыбного промысла // Бюл. рыбн. хоз., 1925. № 1–8.

Васнецов В. В. Экологические корреляции // Зоол. журн. 1938. Т. XVII. Вып. 4. С. 561–572.

Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / отв. ред. Я. М. Галл. Л. : Наука, 1984. С. 109–152.

Галл Я. М. Г. Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб. : Альманах, 1997. 159 с.

Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 1. С. 18–26.

Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14. Вып. 2. С. 243–270.

Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л. : Наука, 1984. С. 5–105.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.

Калабухов Н. И. Жизнь зоолога (Полвека изучения млекопитающих и других животных). М. : Изд-во МГУ. 1978. 182 с.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М. ; Л. : Медгиз, 1938. 602 с.

Клейненберг С. Е. Сергей Алексеевич Северцов (некролог) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 1. С. 97–101.

Клейненберг С. Е. Сергей Алексеевич Северцов (Краткий биографический очерк) // С. А. Северцов. Проблемы экологии животных. М. : Изд-во АН СССР. 1951. С. 5–10.

Крисаченко В. С. Зарождение эволюционной экологии животных в СССР (работы С. А. Северцова) // Дарвинизм: история и современность / отв. ред. Э. И. Колчинский & Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1988. С. 226–231.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.

Наумов Н. П. А. Н. Северцов и современные представления о биологическом прогрессе //А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М. : Изд-во МГУ, 1967. С. 173–183.

Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных. Л. : Наука, 1980. 287 с.

Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М. : Россия молодая, 1994. 366 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М. : Биомедгиз, 1934, 150 с.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М. : Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.

Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М. : Тип. Евреинова, 1855. XXXVI + 430 с.

Северцов С. А. Биологический викариат и морфологический параллелизм // Тр. 2-го съезда зоол. в Москве. М. 1927а. С. 56–57.

Северцов С. А. Порядок появления прогрессивных признаков у млекопитающих // Тр. 2-го съезда зоол. в Москве. М. 1927б. С. 58–59.

Северцов С. А. О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью у разных видов млекопитающих // Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук. 1930. № 9. С. 931–950.

Северцов С. А. Материалы по биологии размножения *Tetraonidae* // Тр. Лабор. прикл. зоол. АН СССР. 1932а. Вып. 3. С. 1–39.

Северцов С. А. Материалы к познанию биологии размножения (глухарей и тетеревов) в Башкирском заповеднике в 1930–1931 гг. методом количественного учета // Зоол. журн., 1932б. Т. XI. Вып. 3. С. 140–159.

Северцов С. А. К вопросу о динамике стада у позвоночных // Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук. 1933. Вып. 7. С. 1005–1046.

Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук. 1936а. № 5. С. 895–944.

Северцов С. А. Закон адаптивной радиации Осборна и современные эволюционные теории // Природа. 1936б. № 2. С. 59–73.

Северцов С. А. Дарвинизм и экология // Зоол. журн. 1937. Т. XVI. Вып. 4. С. 591–613.

Северцов С. А. О конгруэнциях как новом типе корреляционных зависимостей и понятии целостности вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1940. Т. IX (5–6). С. 97–103.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.

Северцов С. А. О целостности вида и новых типах внутривидовых корреляционных зависимостей // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР, 1943. С. 1–64.

Северцов С. А. Борьба за существование и адаптивная радиация // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. 1944. С. 1–62.

Северцов С. А. Вымирание животных в борьбе за существование // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 1. 1945а. С. 1–66.

Северцов С. А. Очередные проблемы эволюционной экологии и пути их разрешения // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 1. 1945б. С. 1–45.

Северцов С. А. Борьба за существование и внутривидовые отношения у животных //Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 2. 1945в. С. 1–16.

Северцов С. А. О конгруэнциях и внутривидовых отношениях у животных //Фонды. Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 1. 1946. С. 1–34.

Северцов С. А. О борьбе за существование и эволюции вида как целостного сообщества // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 1. 1947. С. 1–300.

Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М. : Изд-во АН СССР, 1951. 171 с.

Туркин Н. В. Общий статистический обзор охотничьих и промысловых зверей России // Звери России. Т. 1. Вып. 1. М., 1900. С. 3–44.

Формозов А. А. Александр Николаевич Формозов (1899–1973). М. : Наука, 1980. 152 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М. : Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Beljaeff M. M. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung // Biol. Zbl., 1927. Bd. 47. H. 2. S. 24–38.

Chapman R. N. Animal ecology. With especial reference to Insects. NewYork ; London : McGraw-Hill : 1931. X + 464 p.

Elton Ch. Animal ecology. London : Macmillian & Co, 1927. 207 p.

Elton Ch. The canadian snowshaerabbit enquery // The Canadian Feld Naturalist. 1931–1935.

Elton Ch. Vols, Mice and Lemmings. Problems in population dynamics. Oxford : Clarondon-Press, 1942. 496 p,

Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford : Oxford Univ. Press, 1930. 268 p.

Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore : Hafner Publising C°, 1934. 163 p.

L'Héritier, Teissier G. Etude d'une population de Drosophiles en équilibre // C. R. Acad. Sci. 1933. T. 197. P. 1765–1867.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen & Urwin, 1942. 645 p.

Martin C. P. Phsychology, evolution and sex. Springfield : Thomas, 1956. 176 p.

Pearl R. The growth of populations // Quart. Rev. Biol. 1927. Vol. 2. P. 532–548.

Plate L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig ; Berlin : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1913. 650 S.

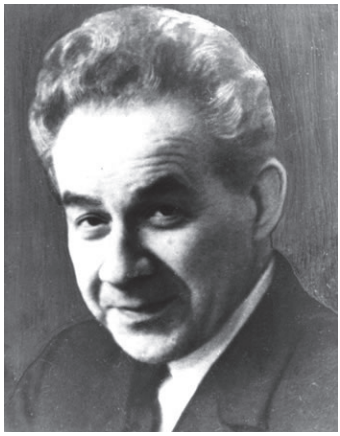
Seton E. T. The Arctic Prairies. London ; New York : Constable & C°, 1920. XII +. 308 p.

The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of Biology // eds. E. Mayr &, W. Provine. Cambridge ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 с.

*Weismann A.*Über die Dauer des Lebens. Jena : Fischer, 1882. VI + 94 S.

Глава 20
К. М. ЗАВАДСКИЙ И СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ В 1950–1970-х гг.

Э. И. Колчинский



Кирилл Михайлович Завадский (1910–1977) сыграл особую роль в развитии синтетической теории эволюции (СТЭ) (Колчинский, 2008а). Активным ее сторонником и пропагандистом он стал в первой половине 1950-х гг., когда уже вышли основополагающие труды главных архитекторов СТЭ — Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Б. Ренша, Дж. Стеббинса, Н. В. Тимофеева-Ресовского и И. И. Шмальгаузена. Биологическое сообщество США и Англии в то время практически было единодушно в том, что СТЭ в наибольшей степени соответствует достигнутому к тому времени уровню знания о факторах и закономерностях эволюции.

На заседании Американской ассоциации за прогресс науки (AAAS) 30 марта 1946 г. в Сент-Луисе было организовано новое 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” (Exploring..., 2004, p. XXVI). В 1947 г. под эгидой Национального исследовательского совета США в Принстонском университете состоялась международная конференция, в которой участвовали ученые из Англии и США, «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Mayr, 1980, p. 42). Выяснилось, что все они придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, признавали градуалистический ее характер, а естественный отбор считали главным механизмом и единственной движущей силой эволюции. Публикация материалов этой конференции под редакцией Дж. Джепсена, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics..., 1949) совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и, казалось, завершала строительство дарвинизма.

Прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое, по крайней мере, в рамках англо-американского языкового пространства. И хотя во Франции (А. Вандель, П. Тейяр де Шарден) и Западной

Германии (К. Бойрлен, А. Ремане, В. Тролль, О. Шиндевольф) неоламаркизм, неокатастрофизм и другие автогенетические и телеологические концепции эволюции имели еще немало сторонников в науках, занимавшихся проблемами макроэволюции, тенденция к синтезу популяционной генетики, экологии, этологии, систематики, биогеографии, палеонтологии и морфологии с теорией естественного отбора успешно реализовалась и в этих странах. Труды протагонистов СТЭ (например, в Западной Германии и Австрии Г. Геберера, К. Лоренца, Б. Ренша, В. Циммерманна и др.) приобретали все большее число сторонников, а их создатели входили в научную элиту страны, возглавляя институты и кафедры в ряде ведущих университетов послевоенной Германии (Хоссфельд, Колчинский, Юнкер, 2000).

Иная ситуация была в СССР, где на эти годы пришелся пик борьбы биологического сообщества СССР со сторонниками Т. Д. Лысенко за сохранение самой биологии как науки. В 1947 г., когда К. М. Завадский защищал кандидатскую диссертацию по борьбе за существование, на страницах ведущих партийных и общественно-политических изданий («Правда», «Известия», «Литературная газета» и др.) шла ожесточенная дискуссия о реальности борьбы за существование как фактора эволюции. В ноябре 1947 и в феврале 1948 г. в Московском университете состоялись две конференции по проблемам дарвинизма, на которых ведущие биологи страны И. И. Шмальгаузен, В. Н. Сукачев, А. Н. Формозов, Д. А. Сабинин, М. М. Завадовский, И. М. Поляков пытались остановить продвижение лысенкоизма, защитить от мракобесов генетику, экологию и современный дарвинизм. Но все оказалось тщетно. В августе 1948 г. состоялась сессия ВАСХНИЛ, на которой с центральным докладом, предварительно просмотренным и одобренным И. В. Сталиным, выступил Т. Д. Лысенко. Все исследования, противостоящие лысенкоизму, были признаны буржуазными, антинаучными, идеалистическими и метафизическими и запрещены, а его противников изгнали из вузов и научно-исследовательских учреждений. Вместо дарвинизма с тех пор на биологических факультетах университетов, сельскохозяйственных и медицинских институтов стала преподаваться некая причудливая смесь из обломков различных антидарвиновских концепций, именуемая советским творческим дарвинизмом.

В начавшейся вскоре после смерти И. В. Сталина борьбе за ликвидацию монополии Т. Д. Лысенко, за возрождение современной биологии, включая и дарвинизм, активно участвовал К. М. Завадский, возглавивший в 1952 г. кафедру дарвинизма, которую создал и пестовал до этого главный идеолог и правая рука Т. Д. Лысенко — И. И. Презент (Колчинский, 2010а, б). Борьба эта была непростой и опасной, ведь Т. Д. Лысенко активно поддерживал первый секретарь ЦК КПСС и председатель Совета министров СССР Н. С. Хрущев. Накануне дарвиновского юбилея 1959 г. Т. Д. Лысенко удалось взять реванш. На пленуме ЦК КПСС, заседавшем 15–19 декабря в Москве, он выступил с жалобой на своих зарубежных и отечественных критиков. Досталось и академику-секретарю Биологического отделения АН СССР В. А. Энгельгардту и даже президенту АН СССР А. Н. Несмеянову за поддержку противников Лысенко[1].

[1] Правда. 1958. 18 дек.

Вошедший в раж Н. С. Хрущев грозился разогнать к «чертовой матери» Академию наук (Колчинский, Конашев, 2003). Официальной поддержки со стороны правящих кругов Т. Д. Лысенко и его сторонники лишились только в октябре 1964 г., после снятия Н. С. Хрущева со всех постов. Тем не менее борьба с остатками лысенкоизма остается актуальной и по сей день.

Тогда же от советских приверженцев СТЭ требовались не только оригинальные исследования, но изнурительная и напряженная работа по искоренению лысенкоизма из умов и практики нескольких поколений советских биологов, которым в течение десятилетий его пропагандировали как единственно верное учение, соответствующее самой передовой биологии. Необходимым было возрождение не только генетики, молекулярной биологии и экологии, но и эволюционного учения. В этой обстановке наиболее полно развернулся талант К. М. Завадского. Он был энциклопедически образованным биологом, совмещал в одном лице ученого и организатора, педагога и ученика, экспериментатора и теоретика и одинаково успешно работал как биолог-эволюционист, историк науки и специалист по философским проблемам биологии. Его успеху способствовало умение выбрать наиболее актуальные проблемы эволюционной теории, уловить только еще зарождающиеся тенденции ее будущего развития. Это принесло ему высокий авторитет в мировом сообществе биологов-эволюционистов. Его имя называют среди выдающихся биологов мира. Оно есть в биографических справочниках по биологии (Георгиевский, 1984; Колчинский, 2011) и в издающейся в настоящее время Большой Российской энциклопедии (Колчинский, 2008б).

Жизненный путь

Кирилл Михайлович Завадский родился 5 января 1910 г. (по новому стилю) в Нижнем Новгороде. Он происходил из древнего польского дворянского рода, история которого восходит к XIII в. и который дал немало известных ученых, дипломатов и воинов, принадлежавших к польской знати[2]. Их потомки, став подданными Российской империи и обладая свойственным роду Завадских трудолюбием и стремлением к образованию, честно служили отечеству и народу и сделали в пореформенной России блестящую карьеру, войдя в административную элиту дореволюционной России.

Его дед, Михаил Ромулович Завадский (1848–1926), был попечителем Кавказского учебного округа, редактировал журнал «Педагогический вестник», активно участвовал в разработке законодательства по народному образованию, составил первые мингрельский и абхазский буквари[3]. Октябрьскую революцию Михаил Ромулович встретил сенатором, членом Государственного совета, но не эмигрировал, а принял активное участие в организации Пролетарского политехникума. Старшие братья деда и их дети были крупными

[2] Родословие древнего дворянского рода Завадских-Рогалей. Отдельный оттиск из «Дворянского Адрес-календаря» на 1899 год. СПб., 1899. — ПФА РАН. Ф. 1113. Оп. 1. Д. 62; http://rulex.ru/01080034.htm.

[3] http://rulex.ru/01080039.htm

юристами в дореволюционной России. По их стопам пошел отец Кирилла Михайловича — Михаил Михайлович (1875–1942), который был прокурором в Орловском окружном суде, а после Февральской революции работал в Чрезвычайной следственной комиссии Временного правительства. В годы Гражданской войны трудился в Комиссариате продовольствия Петроградской трудовой коммуны и в Комиссариате путей сообщения Северо-Западного округа[4], затем, по словам Кирилла Михайловича, был экономистом и юристом на заводе им. Энгельса[5]. Умер он во время блокады Ленинграда в феврале 1942 г.

Мать Кирилла Михайловича, Вера Алексеевна (1879–1950), тоже происходила из аристократических кругов и получила блестящее образование. Она была художественно одаренной натурой, прекрасно играла на рояле. Ее богатый духовный мир оказал большое влияние на формирование круга интересов и характера сына. Она была человеком сильной воли и твердого характера. После революции, когда семья лишилась привычного образа жизни, она работала в Ленинградском педагогическом институте секретарем на кафедре зоологии. Кирилл был единственным ребенком Веры Алексеевны; она настойчиво учила его говорить по-французски, что ни разу не пригодилось ему в жизни. Завадский никогда не бывал за рубежом, за исключением кратковременной командировки в Монголию.

На выбор жизненного пути Завадского большое влияние оказал брат отца, Александр Михайлович[6]. Зоолог по специальности, он в молодости был близок к эсэрам. В марте 1907 г. его арестовали, заключили в Петропавловскую крепость, а в августе он предстал перед военно-полевым судом по делу В. Наумова за участие в подготовке покушения на Николая II, Великого князя Николая Николаевича и председателя Совета министров П. А. Столыпина. По этому делу трое были повешены, другие приговорены к каторжным работам или к ссылке. А. М. Завадский оказался в числе пятерых обвиняемых[7], оправданных за недостаточностью улик. На несколько лет он уехал за границу, затем работал в Казанском университете, в середине 1920-х гг. получил кафедру биологии в Узбекистане, в педагогическом институте в Самарканде организовал эволюционный музей, а закончил свою деятельность в Кишиневском университете. Именно от него Кирилл Михайлович перенял любовь к биологии.

После революции Вера Алексеевна вместе с сыном до ноября 1918 г. жила в деревне Зеленино Рязанского уезда Рязанской губернии, где они вскоре оказались на грани голодной смерти. М. М. Завадскому удалось добиться для них разрешения вернуться в опустевшую и вымиравшую от голода бывшую столицу Российской империи. Когда в 1918 г. Кирилл начал учебу, семья уже постоянно жила в Петрограде, в квартире на Зверинской улице, вместе с Михаилом Ромуловичем и Софьей Александровной. Здесь часто бывали в гостях знаменитый юрист А. Ф. Кони, филолог Н. А. Марр и другие представители интеллектуальной элиты Петрограда.

---

[4] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 96.

[5] Там же. Д. 70. Л. 5.

[6] Там же. Д. 97.

[7] *Спиридович А. И.* Революционное движение в России. Вып. 2 : Партия Социалистов-Революционеров и ее предшественники. 12 апреля 1907 г. URL: http://hronos.km.ru/libris/lib_s/spir16cp.html.

Юный Кирилл рано пристрастился к чтению и не расставался с книгами до конца своих дней, прочитывая их с поразительной быстротой, запоминая самые мелкие детали. Большую роль в становлении его личности сыграли школьные годы, проведенные им в стенах бывшего коммерческого училища — Тенишевского реального училища, одного из лучших учебных заведений Петрограда. После революции в здании на Моховой, 33 была основана советская трудовая школа, но в первые послереволюционные годы здесь еще сохранялись прежние традиции, а преподавателями были некоторые профессора университета и педагогического института. Многие одноклассники Завадского стали крупными учеными, инженерами, деятелями культуры.

В 1926 г. Завадский, собираясь стать математиком, поступил на естественно-математический факультет Педагогического института в Ленинграде. В апреле-июне и сентябре-октябре 1927 г. он побывал в Средней Азии, участвовал в комплексной экспедиции по обследованию Зеравшанского уезда, Гиссарской долины и реки Пяндж. Величественная природа тех мест, богатый растительный и животный мир покорили молодого Завадского и поколебали его решимость в выборе математической карьеры. Он решил посвятить свою жизнь биологии и в ноябре 1928 г. перешел на естественно-химическое отделение того же факультета, который закончил в 1931 г. по кафедре ботаники. Его учителями были лучшие представители отечественной биологии: В. А. Догель, Н. А. Максимов, И. И. и Ю. И. Полянские, А. А. Стрелков, Ф. Е. Тур и др.[8] А вот курс исторического материализма К. М. Завадский прослушал в исполнении тогда уже набиравшего силу И. И. Презента. В студенческие годы были заложены начала той эрудированности, свободного ориентирования в различных областях биологии, которые Завадский демонстрировал на протяжении всей своей научной карьеры. Как было тогда принято, студенты много читали, а обмен мнениями между ними часто перерастал в горячую дискуссию.

Последние годы обучения Завадского в Институте совпали с начавшейся «культурной революцией» и насильственной диалектизацией естествознания (Колчинский, 1999). Главным диалектизатором биологии в Ленинграде был И. И. Презент, которому руководство Ассоциации естественных наук Комакадемии поручило в Ленинграде «организовывать марксистские кадры» в области биологии. В созданном им Ленинградском Обществе биологов-марксистов числилось 215 человек. Среди них было немало будущих крупных ученых, профессоров, членов-корреспондентов и академиков (П. К. Анохин, Е. Г. Бобров, Б. Е. Быховский, З. С. Кацнельсон, В. А. Ковда, М. Е. Лобашев, П. Н. Овчинников, Е. Н. Павловский, Б. Б. Полынов, Д. И. Сапожников, С. В. Солдатенков, П. В. Терентьев, В. Н. Сукачев, К. К. Шапоренко, С. А. Чернов, С. В. Юзепчук и др.)[9]. Подобное членство для многих из них было чисто формальным; Завадский также не был активным членом этой организации. Его редкие выступления в организуемых тогда Презентом дискуссиях сильно отличались от кавалерийских атак активистов «культурной революции». В них отсутствовали политическая риторика, навешивание ярлыков, голословные обвинения. Его

[8] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 64. Л. 5, 6–6об.

[9] Там же. Ф. 240. Оп. 1. Д. 10. Л. 16.

критика всегда носила научный характер. Потом Завадский весьма сожалел о своем участии в мероприятиях ОБМ и Союза воинствующих безбожников, оценивая свое поведение в те годы как «хунвэйбиновское»[10].

В 1931 г. Завадский по распределению отправился заместителем директора в землеустроительно-мелиоративный техникум в Верхнеудинск (ныне Улан-Удэ). Одновременно он преподавал там диалектический материализм, политэкономию и биологию и т. п. Активный молодой специалист показался опасным местным руководителям, и только срочный отъезд в конце марта 1932 г. спас Завадского от неминуемого ареста по обвинению в разжигании национальной розни и великодержавном шовинизме[11].

Его возвращение в Ленинград совпало с грандиозными мероприятиями, посвященными 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, которым власти придавали огромное идеологическое и политическое значение. Участие в подготовке и проведении грандиозной дарвиновской выставки, развернутой в коридоре Главного корпуса ЛГУ, предопределило на всю жизнь интерес Завадского к проблемам эволюции, и с мая 1932 г. он стал ассистентом кафедры диалектического материализма и общей теории биологии, созданной и руководимой Презентом, а в 1933 г. — ассистентом кабинета дарвинизма. Ему поручили из материалов дарвиновской выставки создать постоянную лабораторию-музей по общей теории биологии, а также преподавать дарвинизм на биологическом, геолого-почвенном, географическом и философском факультетах. Читал он лекции и в других вузах Ленинграда, а также вел занятия с аспирантами в институтах АН СССР и ВАСХНИЛ.

С мая 1932 г. Завадский работал по совместительству ученым секретарем редакционно-издательского совета в Ботаническом саду, а затем в Ботаническом институте АН СССР (БИН), где организовывал Ботанический отдел на выставке «15 лет советской науке»[12]. В дальнейшем он включился в работу по реорганизации экспозиции музея Ботанического музея в составе бригады, возглавляемой вначале В. Н. Сукачевым, а с 1937 г. — Е. М. Лавренко. Эта работа положила начало многолетнему сотрудничеству Завадского с этими выдающимися геоботаниками, которых он считал своими учителями. В 1933 г. Кирилл Михайлович был назначен ученым секретарем, а затем заведующим музеем БИН и возглавил работу по его реконструкции. Он часто выезжал в Москву, Киев, Брянск, Одессу и другие города для знакомства с музеями страны.

В 1938 г. Завадский был уволен из БИН. Хотя в трудовой книжке сделана запись об увольнении в связи с переходом на преподавательскую работу,

---

[10] В 1972 г. в докладе на организованном им симпозиуме, посвященном эволюционным исследованиям 1920-х гг., Завадский подчеркнул, что уже в те годы «стали появляться опасные тенденции некомпетентного вмешательства в науку некоторых философов-полузнаек и тесно связанного с ним догматизма и начетничества. Особую опасность для науки, как это показало будущее, представляли выступления тех философов и биологов, которые пытались доказать диалектико-материалистическую природу ламаркизма, а дарвинизм объявить учением метафизическим и вредным» (Завадский, 1972б, с. 6).

[11] По рассказам Завадского, о предстоящем аресте его предупредил руководитель Наркомзема Бурят-Монгольской АССР. Он командировал Завадского 20 марта 1932 г. в Москву якобы по вопросу организации ветеринарно-зоотехнического техникума и посоветовал, не мешкая, уезжать навсегда.

[12] СПФ АРАН. Ф. 1113. Оп. 1. Д. 70. Л. 1.

причиной увольнения была выявленная его связь с «врагами народа». Его родственник, первый секретарь Ленинградского обкома комсомола и депутат Верховного Совета СССР Сергей Уткин, был переведен секретарем ЦК комсомола в Москву и вскоре там репрессирован. Арестованы были П. Н. Овчинников, Я. Е. Элленгорн, И. А. Оль и другие сотрудники БИН, выступавшие вместе с Завадским против директора БИН Б. А. Келлера[13] и его заместителя В. П. Савича. Их сторонники предложили Завадскому уволиться. Несколько месяцев Завадский был безработным. От неизбежного ареста его спасла случайность. Со снятием Н. И. Ежова с поста наркома НКВД были освобождены Овчинников, Оль, Элленгорн.

Годы, проведенные Завадским в БИН, сыграли огромную роль в его научной биографии, определив будущие исследовательские интересы. Он стал известным членом отечественного сообщества ботаников, познакомился с традициями и бытом академической среды, установил контакты с крупными биологами-эволюционистами, включая В. Н. Сукачева, Е. М. Лавренко, В. И. Полянского, С. Я. Соколова и др.

3 июля 1941 г. Завадский ушел добровольцем в народное ополчение. Будучи лектором Политуправления Ленинградского фронта, участвовал в боях на Карельском перешейке под Белоостровом, а также под Тихвином[14]. 5 марта 1942 г. умиравшего от истощения Завадского и его жену вывезли из осажденного города. В июле 1942 г. они оказались в Киргизской ССР, где Завадский сначала был агрономом в колхозах Кагановичского района Фрунзенской области, а затем работал заведующим Токмакским горземоделом и заместителем председателя горисполкома, был награжден орденом Отечественной войны 2-й степени и медалями «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» и «За победу над Германией»[15].

В ноябре 1944 г. ректор ЛГУ А. А. Вознесенский обратился в Наркомат земледелия СССР с просьбой вернуть Завадского в Ленинград. Из-за проволочек со стороны местных властей только в сентябре 1945 г. Завадский смог начать работу в ЛГУ в качестве и. о. доцента. 8 января 1947 г. он защитил кандидатскую диссертацию «Влияние густоты насаждений на изменение численности и рост кок-сагыза», в которой экспериментально опроверг лысенковские утверждения об отсутствии внутривидовой конкуренции и доказал её ведущую роль в селективных процессах. Несколько его статей было принято к печати в ведущих биологических журналах. В августе 1948 г. состоялась сессия ВАСХНИЛ, и статьи были возвращены. Планировалось и увольнение Завадского, но в конечном счете ограничились запретом работать со студентами и аспирантами. Более двух лет Завадский был старшим научным сотрудником

[13] Ботаник, эколог, геоботаник, почвовед Борис Александрович Келлер (1874–1945) в 1931–1936 гг. возглавлял БИН и был руководителем кандидатской диссертации К. М. Завадского, которая осталась незащищенной. Основные работы посвящены эколого-географическому изучению растительности степей, полупустынь и пустынь. В 1933 г. Келлер опубликовал книгу «Генетика», выдержанную в духе классического менделизма, но позднее стал сторонником Т. Д. Лысенко и популяризатором «мичуринской биологии».

[14] СПФ АРАН. Ф. 1113. Оп. 1. Д. 72.

[15] Архив БИН РАН. Личное дело К. М. Завадского. Личный листок по учету кадров. Л. 4.

в Петергофском биологическом институте, занимался внутриклеточным образованием меристемы адвентивных почек, способами усиления функций вегетативного размножения листьями, получением множества побегов на неповрежденных листовых пластинках (Завадский, 1951). В 1951 г. ученые биолого-почвенного факультета ЛГУ, поддержанные ректором А. А. Илюшиным, начали борьбу против Презента, который в ноябре того же года был уволен из университета, а затем исключен из партии.

Завадский оказался в центре борьбы ученых ЛГУ с И. И. Презентом, так как был одним из главных инициаторов его отстранения от преподавания дарвинизма и работы со студентами и аспирантами. Именно его и назначили и. о. заведующего кафедрой дарвинизма. В этой должности Завадский был утвержден 1 августа 1952 г. и сразу взялся за коренную перестройку научной и преподавательской работы на кафедре, ликвидацию порядков, введенных Презентом. Изгнание Презента из ЛГУ совпало с началом нового раунда борьбы с лысенкоизмом, который на этот раз инициировали ботаники. Новый директор БИН П. А. Баранов направил в Президиум АН СССР записку, в которой говорил о необходимости возобновить работы по полиплоидии и гетерозису со ссылками на работы американских генетиков и селекционеров по гибридной высокоурожайной кукурузе. На страницах «Ботанического журнала» и «Бюллетеня Московского общества испытателей природы», редколлегию которых возглавлял В. Н. Сукачев, в 1952 г. впервые с августовской сессии ВАСХНИЛ прозвучала публичная критика воззрений Лысенко касательно проблем вида и видообразования. В этих условиях Лысенко старался всеми способами спасти своего идеолога, и потребовалось два года борьбы с Презентом, чтобы биологи и руководство университета могли окончательно вздохнуть с облегчением[16]. Ректор ЛГУ А. Д. Александров отказался восстановить Презента на работу в университете даже после того, как в мае 1954 г. на партактиве Ленинграда Н. С. Хрущев заявил о необходимости выполнить распоряжение Министерства высшего образования об увольнении Завадского с поста заведующего кафедрой дарвинизма. Сам Кирилл Михайлович обратился с письмом к Хрущеву (черновик этого письма сохранился в архиве), в котором писал, что готов освободить место для достойного кандидата, но считает «несправедливым и незаконным освобождение от работы в связи с восстановлением в должности И. Презента», который полностью дискредитировал себя как ученый, руководитель и человек.

В 1954–1955 гг. Завадский стал деканом биолого-почвенного факультета. Он стремился расширить прием студентов на факультет, восстановить экспериментальную базу в Петергофе, ратовал за приобретение нового оборудования для лабораторий. Организационная деятельность мешала научной работе, в том числе и подготовке докторской диссертации «Густота травостоя как объект экспериментальной работы в связи с теоретическим и практическим значением этой проблемы».

Возглавив одну из двух главных в стране кафедр дарвинизма, Завадский активно включился в борьбу против лысенковщины. К этому времени отдельные выступления против лысенкоизма переросли во фронтальную борьбу всего

[16] Перипетии этой борьбы см. : Провал..., 1990; Взгляд..., 1994; Колчинский, 2008а, с. 31–35.

научного сообщества, включая руководство АН СССР, против лысенковщины в целом. Завадский в эти годы наиболее тесно был связан с П. А. Барановым, Д. В. Лебедевым, Ю. М. Оленовым, В. И. Полянским, В. Н. Сукачевым, М. С. Яковлевым. Его мнение как заведующего кафедрой дарвинизма ЛГУ, которую еще недавно возглавлял Презент, звучало весомо в антилысенковской кампании[17]. Сначала в «Вестнике ЛГУ», а затем и в «Ботаническом журнале», ставшем рупором непримиримых противников лысенкоизма, ведомых В. Н. Сукачевым, появились статьи Завадского по проблеме перенаселения и борьбе за существование и структуру вида, о мичуринском наследии в биологии, о структуре биологии (Завадский, 1954а, б, в; 1956; 1957а, в; Zavadskij, 1957a). Его активная антилысенковская позиция на методологических семинарах академических биологических учреждений Ленинграда, которыми он руководил с конца 1940-х гг., также играла важную роль в борьбе против лысенкоизма, показывая биологам, что пришло время открыто отречься от навязанного сверху «советского творческого дарвинизма». В формировании у биологического сообщества 1950-х гг. правильного представления о современном дарвинизме огромную роль играла его статья о предмете и задачах эволюционной теории, переизданная во многих странах социалистического лагеря (Завадский, 1957б; Zavadskij, 1957b).

Все острее становились его высказывания против Лысенко. Выступая в мае 1954 г. на заседании Ученого совета факультета, посвященного вопросу об исправлении крупных ошибок, допущенных в биологии в связи с господством в ней «режима монополизма и аракчеевщины», Завадский открыто заявил: «Грубо нарушались принципы свободной борьбы мнений при обсуждении еще не решенных научных проблем <...> Они подменялись погромами, которые учиняла одна группа ученых всем инакомыслящим < ...> Т. Д. Лысенко провозгласил свои точки зрения единственно научными, а всех несогласных с его мнениями и высказываниями объявил лжеучеными. Поскольку <...> классификация провозглашалась лицами, имевшими узкогрупповую точку зрения, но занимавшими руководящие посты, — люди, объявлявшиеся лжеучеными, изгонялись из учреждений, хотя в действительности они и были крупными учеными» [18]. Он подчеркнул, что свободы дискуссий ни на августовской сессии ВАСХНИЛ (1948) и объединенной сессии АН СССР и АМН СССР (1950), ни на последующих Всесоюзных совещаниях и университетских конференциях «не было и быть не могло», так как «участники испытывали дрожь при мысли, что выскажут не те формулировки». Эта дрожь была обоснованной, так как могли последовать оргвыводы, увольнение и т. п. Подобные «меры» в ту пору были «естественным завершением дискуссий».

Директор БИН П. А. Баранов был инициатором превращения празднования в 1955 г. юбилея И. В. Мичурина в год торжества идей Н. И. Вавилова и его официальной реабилитации. Завадский был одним из первых биологов, кто открыто поддержал линию на отделение селекционера-практика И. В. Мичурина

[17] По образному выражению «антилысенковца с довоенным стажем» Д. В. Лебедева (Колчинский, 2008в) в развернувшейся борьбе с лысенкоизмом «в первых рядах шел в бой и Кирилл Михайлович» (Лебедев, 1997, с. 79).

[18] СПФ АРАН. Ф. 1113. Необработанная часть фонда; ЦГАИПД. Ф. 984. Оп. 10. Д. 21. Л. 37.

от созданной Лысенко и Презентом «мичуринской биологии» (Баранов, Лебедев, 1955). 27 октября 1955 г. им был сделан доклад на открытой научной сессии ЛГУ, посвященной столетию со дня рождения Мичурина. Этот доклад был прочитан в Ботаническом институте и вызвал оживленные прения (Завадский, 1956).

Подпись Завадского была седьмой в «Письме трехсот», подготовленном В. Я. Александровым, Д. В. Лебедевым и Ю. М. Оленовым, подписанном более чем 300 учеными разных специальностей, в том числе крупнейшими математиками, физиками и химиками (Александров, Лебедев, 1989; Захаров, Шумный, 2005; Жимулёв, Дубинина, 2005). Письмо было отправлено в 1955 г. в Президиум ЦК КПСС с требованием положить конец господству Лысенко в биологии[19]. Тем самым дискуссия стала выходить за пределы биологической проблематики, приобретая характер оппозиционного движения ученых, отстаивавших свободу научного творчества, свободу развития науки, в противовес партийно-правительственному аппарату, продолжавшему доверять рекомендациям Лысенко. После начала 1920-х гг. это был первый акт открытого массового неповиновения научного сообщества властям. Завадский без колебаний поставил свою подпись, считая это своим гражданским долгом и понимая, как она важна в этом обращении ученых к представителям высшей власти. Многие, узнав, что Завадский открыто поддерживает основные положения письма, присоединялись к его инициаторам. По оценке Лебедева, «подпись заведующего кафедрой дарвинизма Ленинградского университета Завадского несомненно помогла преодолеть сомнения некоторых ученых» (Лебедев, 1997, с. 80). В результате этого письма Лысенко освободили от обязанностей президента ВАСХНИЛ, но он остался личным советником Хрущева по сельскому хозяйству. Со снятием Хрущева в октябре 1964 г. с партийной поддержкой Лысенко было покончено, но критиковать его все еще опасались. Огромное количество людей, поддерживавших Лысенко, а часто и выдвинутых им во властные структуры, занимали ответственные посты в научных учреждениях, в партийных и государственных органах. Они всячески препятствовали разоблачению антинаучной сущности лысенкоизма, пытаясь представить сторонников СТЭ как агентов американского влияния.

Участвовал Завадский и в восстановлении генетики в ЛГУ. В бытность деканом он пригласил заведующим кафедрой генетики известного цитогенетика М. С. Навашина. Позднее он принял на кафедру дарвинизма безработную после сессии ВАСХНИЛ Р. Л. Берг. Осенью 1956 г. Завадский обратился в деканат с просьбой пригласить Н. В. Тимофеева-Ресовского для чтения студентам ботанического цикла, включая кафедру дарвинизма, специальных лекций по генетике (экспериментальное изучение мутационного процесса, генетических основ микроэволюции и исследования механизмов действия генов в онтогенезе) в объеме 46 часов, но были разрешены лишь отдельные лекции.

По инициативе Завадского вместе с эволюционистами из разных городов (З. И. Берманом, А. Л. Зеликманом, В. И. Полянским и С. С. Хохловым) в 1958 г. была подготовлена книга «Современные проблемы эволюционной теории».

[19] В Президиум ЦК КПСС: Письмо 1955 г. [О тяжелом положении в биологии, созданном деятельностью Т. Д. Лысенко и лысенковцев] // Правда. 1989. 13 янв.

Однако в конце 1958 г. по прямому указанию Хрущева была распущена редколлегия «Ботанического журнала», ставшая к тому времени центром организованной борьбы с лысенкоизмом. Учебник, подготовленный постоянными авторами журнала (К. М. Завадским и В. И. Полянским), был запрещен, и только позиция руководства ЛГУ и БИН оградила их от серьезных неприятностей. Книга смогла выйти под редакцией В. И и Ю. И. Полянских лишь в 1967 г., сыграв громадную роль в восстановлении дарвинизма в нашей стране, рассказывая о главных проблемах эволюции с позиций современной науки (Берман и др., 1967). Это было чрезвычайно важно, так как выпущенные еще до августовской сессии ВАСХНИЛ учебники А. А. Парамонова «Курс дарвинизма» (1945) и И. И. Шмальгаузена «Проблемы дарвинизма» (1946) были запрещены и изъяты из библиотек, став библиографической редкостью. Завадскому в этой книге принадлежат три главы по проблемам вида. Совместно с З. И. Берманом Завадский подвел итоги многолетней борьбы с лысенкоизмом (Завадский, Берман, 1966). Они убедительно показали, что представления лысенковцев были причудливой смесью положений разных антидарвиновских концепций эволюции с натурфилософскими представлениями, бытовавшими в биологии до начала XIX в.

В 1959 г. весь мир отмечал сто лет со дня публикации теории естественного отбора. Этот юбилей стал годом триумфа дарвинизма. Он был отмечен рядом международных конференций в разных странах, в которых участвовали практически все крупнейшие биологи-эволюционисты мира. Важнейшими из них была конференция в Чикаго, состоявшаяся 24–28 ноября (Smokovitis, 1999). В ней участвовало более 2500 ученых со всего мира, но отсутствовали главные советские протагонисты и архитекторы СТЭ, за исключением Г. Ф. Гаузе (см. гл. 15). Не было советских ученых и на представительном симпозиуме «Генетика и дарвинизм XX века», организованном М. Демерецом в Биологической лаборатории Колд Спринг Харбор около Нью-Йорка. Не приехали они и на собрание Немецкой академии естествоиспытателей «Леопольдина» в Халле в мае 1959 г., посвященное дарвиновскому юбилею, хотя среди 18 выдающихся эволюционистов и генетиков, награжденных бронзовой плакеткой Ч. Дарвина, было четверо биологов из СССР (Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. С. Четвериков и И. И. Шмальгаузен) (Kaasch et al., 2008). В октябре 1959 г. состоялось рабочее совещание в Йене, посвященное не только дарвиновскому юбилею, но и 150-летию со дня выхода в свет книги Ж.-Б. Ламарка «Философия зоологии», а также 60-летию публикации книги Э. Геккеля «Мировые загадки» (Reif, 2000). В ней участвовали преимущественно лысенкоисты — биологи, историки и философы из ФРГ, ГДР, Польши, Венгрии, Чехословакии и СССР.

В этих условиях актом гражданского мужества была демонстративная антилысенковская направленность юбилейных дарвиновских чтений, заседаний и конференций в Ленинграде в ноябре-декабре в академических учреждениях. В них активно участвовал Завадский, выступивший с публичными лекциями в разных аудиториях: в ЦИН, в Астрофизической лаборатории АН СССР, в Институте физиологии им. И. П. Павлова, во Всесоюзном ботаническом обществе и др.[20] Чрезмерная перегрузка привела к тяжелой болезни,

[20] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 76. Л. 8.

с которой Завадский мужественно боролся. Он продолжал читать лекции, руководить дипломными и диссертационными работами. Но все сложнее было вести научно-организационную работу. Ученый совет университета не смог найти Завадскому достойной замены и в 1964 г. объединил кафедры дарвинизма и геоботаники, а его назначил заведующим кабинетом дарвинизма и руководителем специализации по философским проблемам биологии. Будучи тяжело больным, Завадский закончил и опубликовал книгу «Учение о виде» (1961). За эту книгу 6 мая 1963 г. Ученый совет присудил Завадскому докторскую степень без защиты диссертации. Это решение было уникальным событием, так как было принято в отсутствие соискателя, который лежал с очередным тяжелейшим инфарктом.

В 1967 г. Завадский перешел в Ленинградское отделение Института истории естествознания и техники АН СССР (ЛО ИИЕТ), где создал сектор истории и теории эволюционного учения. Последнее десятилетие, проведенное Завадским в Академии наук, оказалось продуктивным в научном и научно-организационном отношении. Им опубликованы три книги (Завадский, 1968; 1973; Завадский, Колчинский, 1977), организовано несколько крупных конференций, под его редакцией вышло несколько книг и сборников. В январе 1975 г. ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

Последние пять лет научной деятельности Завадского шли на фоне непрекращающихся попыток реорганизации академических учреждений. Кирилл Михайлович постарался спасти свой коллектив и пошел на прямой конфликт с партийными органами. В его защиту выступили директора всех биологических институтов Ленинграда, академики и члены-корреспонденты АН СССР (Б. Е. Быховский, Е. М. Крепс, Е. М. Лавренко, А. С. Трошин, В. Н. Черниговский, А. А. Федоров и др.). Их обращения в вышестоящие организации возымели действие. Сектор было решено сохранить, передав в БИН, но Завадский продолжал поднимать вопрос о возвращении коллектива в ИИЕТ. 12 октября 1976 г. на заседании Президиума АН СССР было рекомендовано возвратить коллектив Завадского в ИИЕТ. Дирекция БИН не возражала против этого, но решение вопроса затягивалось. В конечном счете благодаря помощи Г. Ф. Гаузе удалось добиться возвращения сектора в ЛО ИИЕТ. Не вернулся только Кирилл Михайлович Завадский, который скончался 2 ноября 1977 г.

Через дискуссии и сомнения к эволюционному синтезу

Научно-исследовательскую деятельность Завадский начал в ЛГУ с 1933 г. по теме «Ламарк и ламаркизм» [21] и вскоре оказался в центре различных споров по проблемам биологии. В 1934–1935 гг. он был одним из организаторов дискуссий по проблемам фитоценологии, физиологии и экологии растений, проходивших в БИН. Материалы этих дискуссий были опубликованы в журнале «Советская ботаника»[22]. В них участвовали ведущие отечественные экологи,

[21] Там же. Д. 62. Л. 3.

[22] Сов. бот. 1934. № 3, 5; 1936. № 6.

ботаники и физиологи растений: Р. И. Аболин, И. Х. Блюменталь, А. П. Ильинский, Д. Н. Кашкаров, Б. А. Келлер, В. Л. Комаров, Е. П. Коровин, С. Д. Львов, В. Н. Любименко, Е. Н. Синская, С. Я. Соколов, И. Д. Стрельников, А. П. Шенников и др.

В своих выступлениях Завадский рассматривал исторические пути формирования экологии, указывал ее связи с фитофизиологией, подчеркивая их обоюдную роль в изучении проблемы адаптациогенеза (Завадский, 1934а). В ходе дискуссии о путях развития советской экологии отчетливо выявились отличия его позиций в вопросе об экологии вида от взглядов И. И. Презента и поддерживавших его механоламаркистов, призывавших свести задачи экологии к изучению условий существования и их проекции на организм. Завадским также были высказаны оригинальные идеи об эволюции экосистем, межвидовом отборе как причине эволюции фитоценозов (Завадский, 1934б).

Уже тогда Завадский был убежденным сторонником понимания становления адаптаций на базе естественного отбора. Изучение этого процесса, по его убеждению, должно было составить одну из главных задач эволюционной физиологии. Он предостерегал от упрощенных объяснений причин адаптации растений, выступал против смешения двух различных процессов — исторического возникновения адаптации и способности организма к индивидуальным изменениям в онтогенезе. Это было особенно важно, так как господствовавшие в те годы в ботанике механоламаркистские представления стали одной из причин первоначального восприятия лысенкоизма как некоего варианта ламаркизма. Исследование роли естественного отбора в возникновении и упрочении адаптаций, по мнению Завадского, должно было составить одну из главных задач физиологии животных и растений.

Выступление Завадского на дискуссии, посвященной приспособлению растений к свету, способствовало упрочению тенденции сближения физиологии растений с экологией и эволюционной теорией, включению данных о процессах жизнедеятельности растения в познание субстрата эволюции, ее движущих сил и закономерностей (Завадский, 1935, с. 27). Завадский попытался в общих чертах обозначить задачи эволюционной фитофизиологии и наметил подходы к изучению филогенеза функций растительного организма, определил сущность и методы исследований в сравнительной и эволюционной физиологии[23].

Работа по созданию музейной экспозиции оказалась для Завадского крайне полезной в плане изучения многообразия мира растений, познания их филогенетических связей и биологии развития. К середине 1930-х гг. фактически формируется программа будущих исследований Завадского в области эволюционной теории, нацеленная на широкий синтез знаний из разных отраслей биологии и сопредельных с ней дисциплин. Об этом свидетельствует его первая работа по проблемам эволюции, написанная совместно с талантливым молодым геоботаником К. К. Шапоренко, — рецензия на книгу

[23] В дальнейшем Завадский, хотя специально не занимался изучением функциональной активности растительного организма, материалы из этой области знания привлекал к обсуждению различных проблем эволюционной теории, выяснению механизмов эволюции. Реализацией идей, высказанных в начале творческого пути, стал и первый Всесоюзный симпозиум по эволюционной физиологии растений, организованный Завадским в декабре 1974 г.

Дж. Б. С. Холдейна «Факторы эволюции» (Завадский, Шапоренко, 1934). Когда большинство биологов-эволюционистов считали организм первичной и основной формой существования жизни, а эволюцию живого сводили к формированию адаптаций организмов к окружающей среде, авторы рецензии предвидели, что в канву создаваемого синтеза генетики и дарвинизма необходимо включить «данные биохимии, исторической геологии и геохимии» (там же, с. 159). В рецензии поднимался вопрос о взаимодействии генетической изменчивости и отбора, об особенностях действия борьбы за существование и естественного отбора на различных этапах органической эволюции, в отдельных таксонах на разных уровнях организации живого.

В 1934 г. Завадский по рекомендации Б. А. Келлера начал готовить диссертацию по теме «Методы изучения приспособлений у растений», выполнил ряд экспериментальных и теоретических исследований по морфологии и физиологии растений, однако вскоре убедился в их бесперспективности. В конце 1930-х гг. он подготовил большую рукопись о вкладе К. А. Тимирязева, в учении которого особенно ценил попытку повернуть интересы биологов к изучению онтогенетических основ эволюции (Завадский, 1940). Из-за начавшейся войны Завадский не успел защитить эту работу как диссертацию, а затем существенно изменились его научные интересы. Как и большинство других биологов — не генетиков, Завадский не сразу разобрался в том, что Лысенко, отталкиваясь от теории стадийного развития, перешел к атаке не только на генетику, но и на дарвинизм. До начала 1940-х гг., как и многие другие физиологи растений, он пытался найти в работах Лысенко что-то полезное и для теории естественного отбора. Как только Завадский убедился в том, что это невозможно и что отбор используется здесь лишь для маскировки механоламаркистской и телеологической сути построений Лысенко, его увлеченность идеями мичуринской биологии ушла в прошлое. Нарастало и неприятие нравов, царивших в школе Т. Д. Лысенко, внутренних склок, необходимости безусловного подчинения лидеру, превращения всех его высказываний в непререкаемую истину. Становилось понятным, что все победные заявления об успехах в селекции — не что иное, как элементарный обман.

Однако до открытого разрыва дело тогда не дошло. Еще многие биологи в СССР, включая физиологов растений, продолжали искать здравый смысл не только в яровизации, но и в переделке наследственности под влиянием внешней среды. Краеугольный камень всех построений Лысенко — постулат о наследовании приобретаемых признаков — продолжал существовать в предвоенной биологии как вполне научное положение, сторонниками которого в то время были многие крупные ученые в Германии, Франции, США и других странах. В те годы Завадский начал переосмысление реального вклада Мичурина в познание изменчивости, наследственности, отбора и видообразования (Завадский, 1948в), доказывая, что его научные взгляды и методы селекции существенно изменялись. В последние годы Мичурин все большее внимание уделял роли мутации, эволюции доминирования, отдаленной гибридизации и отбора в процессах видообразования. В качестве современных продолжателей идей Мичурина уже в 1948 г. Завадский называл не апологетов «мичуринской биологии» и «советского творческого дарвинизма», а генетиков А. Р. Жебрака,

М. С. Навашина, Б. Р. Рыбина, В. В. Сахарова и др. Из-за августовской сессии ВАСХНИЛ к этому вопросу Завадский вернулся в 1955 г., как уже выше отмечалось, в годовщину празднования столетия со дня рождения Мичурина.

В целом предвоенные годы сыграли важную роль в становлении Завадского как ученого. Работа в БИН оказалась для него крайне полезной для изучения разнообразия мира растений, раскрытия их филогенетических связей, познания биологии развития.

Экспериментальное изучение борьбы за существование

В предвоенные годы Завадский приобрел глубокие знания в области ботаники. Растительные объекты (кок-сагыз, марь белая, подорожник, морковь, лен, кукуруза и др.) в модельных и природных популяциях и показатели их жизнедеятельности (процесс роста и развития в зависимости от густоты посева, факторов среды почвенного питания, длины дня и др.) были использованы им в дальнейших работах по изучению популяционно-видовых отношений у растений, установлению роли перенаселения в эволюции. Это давало возможность подвергнуть экспериментальной проверке общие теоретические представления об эволюционной роли естественного отбора и борьбы за существование.

В 1944–1945 гг. в Киргизии Завадский начал сбор материала и эксперименты по возможности отбора на конкурентоспособность растений при сверхвысоких загущениях на делянках яровой пшеницы. Уже первые результаты показали, что, несмотря на огромную гибель и стерильность растений, немногие выжившие экземпляры прошли жесткую селекцию и оказались плодовитыми, то есть «победителями» в борьбе за существование в условиях сильно загущенных посевов (Завадский, 1948а, б). Завадский экспериментально опроверг лысенковские утверждения об отсутствии внутривидовой конкуренции, доказал ее ведущую роль в селективных процессах и определил вопрос о перенаселении как часть более широкой проблемы динамики численности популяции (Завадский, 1954в, 1957а). Он обратился к понятийно-терминологической стороне вопроса, к выяснению сущности самого явления перенаселения, установлению его критериев, предложил классификацию его форм. Были обнаружены три различных следствия перенаселения: избирательная элиминация и естественный отбор, адаптивное реагирование растений путем торможения ростовых процессов и общая элиминация растений и образование «кольцевых насаждений» (см. подр.: Галл, 1976). На основании опытов с кок-сагызом Завадский экспериментально доказал селективное значение перенаселения, обосновал положение о ведущей роли внутривидовой конкуренции в процессах естественного отбора. Кроме того, он установил важные для физиологов показатели оптимальной густоты насаждения, признаки угнетения, проанализировал характер адаптивных реакций растений на загущение, нейтрализующих его отрицательное действие.

Его экспериментальные исследования борьбы за существование и естественного отбора в условиях перенаселения в идейном отношении продолжили работы Сукачева конца 1920-х гг. Не случайно они вызвали особое недовольство

Лысенко, так как были выполнены на кок-сагызе, опыты с которым лысенковцы использовали как аргумент в споре с дарвинистами. Особенно Лысенко возмущало, что работа была выполнена на кафедре дарвинизма, которой заведовал Презент. Лысенко вызывал Завадского к себе в Москву, настаивал на изменении выводов диссертации, требовал от Презента приструнить «зарвавшегося» сотрудника. Став открытым идейным противником лысенковцев, Завадский и в дискуссиях о борьбе за существование в 1946–1948 гг. поддержал главных оппонентов Лысенко — Сукачева и Шмальгаузена. Его работы сыграли важную роль в опровержении взглядов лысенковцев на внутривидовую конкуренцию и движущие силы эволюции в дискуссиях 1950–1960-х гг.

Разработав критерии форм и степеней перенаселения, описав разнообразные типы реакций растений в условиях перенаселения и его различные эволюционные последствия, Завадский зарекомендовал себя как оригинальный теоретик.

Учение о виде и видообразовании

С 1952 г. Завадский начал публиковать крупные работы по проблемам вида и видообразования. Первое его выступление на эту тему было посвящено анализу воззрений В. Л. Комарова, который, стремясь разрушить концепцию «морфологического вида», отождествлял реально существующий вид со сформированной географической расой (Комаров, 1940). Однако в предложенном им морфо-географическом методе выделения видов фактически не был учтен физиологический критерий, а экологический критерий даже не упоминался. Таким образом, уже в своей первой статье по проблемам вида Завадский подверг критике широко распространенный тогда в советской ботанике морфо-географический метод и высказал намерение создать собственное учение о виде (Завадский, 1952).

В январе 1954 г. Завадский организовал в рамках философского семинара биолого-почвенного факультета большую дискуссию по проблемам вида и видообразования (Завадский, 1954а, б). Она привлекла внимание многих ученых резкой критикой утверждений Лысенко о скачкообразном возникновении новых видов, превращении пеночки в кукушку, пшеницы в рожь, ели в сосну, березы в ольху, граба в лещину. Дискуссия проходила в актовом зале университета. С центральным докладом выступил Н. В. Турбин, публикацией статьи которого в «Ботаническом журнале» началась открытая критика лысенкоизма в печати (Турбин, 1952). Во вступительном слове и в прениях Завадский показал научную несостоятельность воззрений Лысенко, их несоответствие дарвинизму, а также пагубность насильственного насаждения взглядов отдельных ученых в качестве абсолютной истины и административных способов воздействия на оппонентов.

Ожесточенная дискуссия с лысенковцами побудила Завадского начать экспериментальные исследования структуры популяций высших растений, которые внесли существенный вклад в разработку политипической концепции вида. Работы Завадского прямо продолжали исследования представительниц

вавиловской школы М. А. Розановой (1946) и Е. Н. Синской (1948). Он показал высокий эколого-физиологический полиморфизм популяций, влияние состава и структуры популяций на направление отбора, разработал оригинальную классификацию внутривидовых единиц (Завадский, 1957в; Завадский и др., 1962). Эколого-географическое изучение различных популяций мари белой показало возможность симпатрического видообразования в условиях жесткого давления дизруптивного отбора.

Интерес Завадского к проблеме вида объяснялся тем, что со времени Ч. Дарвина, назвавшего свой главный труд «Происхождение видов» (1859), она оставалась центральной в эволюционной теории. Этой проблеме были посвящены и книги Ф. Добржанского (Dobzhansky, 1937) и Э. Майра (Mayr, 1942), положившие начало СТЭ[24]. Кроме того, на протяжении всей истории познания живого проблемы вида и видообразования оставались одними из наиболее острых и спорных в биологии, что обусловлено и внутренне противоречивой природой вида, и сложными отношениями между теорией и практикой в систематике. Таксономический стандарт вида, к которому предъявляют требования простоты со стороны практиков-систематиков, всегда оказывается в противоречии с полиморфной структурой вида и его эволюционной пластичностью. Наконец, извращение лысенкоистами представления о виде и способах видообразования, позволяло рассматривать труд Завадского как часть борьбы с лысенкоизмом. В этих условиях практически в стороне от дискуссий остался учебник крупнейших западных зоологов-систематиков, посвященный, прежде всего, теоретическим вопросам и понятиям тогдашней систематики, ее истории и задачам (Майр и др., 1956).

Будучи тяжело больным, Завадский закончил и опубликовал книгу «Учение о виде» (1961). В ней были синтезированы данные многолетних собственных экспериментальных исследований по структуре вида и внутривидовым отношениям и большой литературный материал. Завадский предложил использовать специальный термин «эйдология» для обозначения общебиологической теории вида. Хотя неологизм не прижился, он выпукло показывал особый статус теории вида в биологии и ее значение для систематики. Завадский отказался от определения «вида» через перечисление существенных признаков. Выделение критериев и общих признаков вида завершилось выводом: вид — одна из форм организации жизни и основная единица эволюционного процесса; как результат эволюции он относительно устойчив, качественно определенен, целостен, приспособлен к данной среде, а как активный носитель эволюции имеет полиморфную структуру, неустойчив, обладает размытыми границами и эволюционной лабильностью.

Ни один из критериев вида (морфофизиологический, экологический, географический, генетический и др.) для Завадского не стал абсолютным, в том числе и скрещиваемость. Поэтому биологическая концепция вида, домини-

[24] Обе книги не получили должного отклика в русскоязычном пространстве. Книга Ф. Г. Добржанского, эмигранта-невозвращенца, вышла в США в год пика «Большого террора», и на нее не ссылались, возможно, опасаясь репрессий. Труд Э. Майра (Майр, 1947) был опубликован в СССР накануне августовской сессии ВАСХНИЛ и также не получил должного отклика в советском биологическом сообществе.

ровавшая в те годы в западной эволюционно-биологической литературе, по его мнению, была ограниченна. Ученым дана развернутая критика этой популярной в то время концепции. Оригинальными выглядели его представления об универсальности и неравноценности видовой формы организации жизни, и богатый материал из различных разделов систематики, экологии, геоботаники и т. д., собранный в подтверждение этих представлений.

Завадский дал стройную систему представлений о структуре вида, выделив у растений такие его симпатрические подразделения, как экоэлемент, морфобиологическая группа, изореагент. По его мнению, подобная классификация структурных единиц вида могла бы оказаться полезной и для зоологической микросистематики. Особо важный вклад он внес в исследования «внутривидовых отношений», составляющих, по его словам, «жизнь вида». Завадский разделил связи внутри вида на основные и производные, а также показал конкретные формы интеграции индивидов, вскрыл их противоречивый характер, опираясь на собственные экспериментальные работы по выяснению эволюционной роли перенаселения. Особое место занимало изучение видовых, или групповых, адаптаций (численность, оптимальная плотность, видовые корреляции и др.), характеризующих и отличающих вид как действительно особую форму организации жизни. В итоге был сделан вывод, что адаптивная эволюция внутривидовых отношений является одновременно главной причиной и видообразования, и прогрессивной эволюции живой природы в целом.

Завадский четко разделял понятия видообразования и формообразования, подчеркивая, что вид как целостная и дифференцированная племенная общность организмов, доказавшая свою способность к самостоятельному воспроизводству и эволюции и обладавшая географической и экологической определенностью, может формироваться путем исторического развития постепенно в процессе естественного отбора. При этом он допускал неравномерность темпов видообразования и разнообразие исходного материала. Для него подвид и полувид были ступенями географического видообразования, наряду с которым он допускал также экологическое образование, политопное, полифилетическое, симпатрическое и «внезапное образование» вида. Завадский стимулировал дискуссию по вопросу о симпатрическом видообразовании, которое тогда отрицалось многими систематиками-эволюционистами. Он показал неоправданность ограничения эволюции видов лишь аллопатрической моделью, построенной на обязательной территориальной (географической) изоляции и дивергенции. Кроме того, он поддерживал взгляды на филетическое видообразование как на реально существующий процесс.

В 1968 г. вышла монография «Вид и видообразование», которая долго была настольной книгой для всех, кто интересовался эволюцией (Скрипчинский, 1969; Шварц, 1969). Здесь Завадский более подробно и обстоятельно излагал свою общебиологическую концепцию вида, представил веские доказательства того, что вид — универсальная форма существования жизни, в том числе и для организмов с бесполым размножением. Завадский высказал оригинальные идеи о типах видов, о повышении их целостности в ходе эволюции, об основных этапах эволюции структур популяций, о роли внутривидовых отношений в эволюции. В этом издании Завадский попытался дать классификацию ти-

пов видообразования, отметив недостаточность материала для ее построения с учетом форм естественного отбора, то есть направлений адаптациогенеза. Наиболее приемлемой для него стала классификация, построенная на разных критериях и включавшая шесть типов видообразования: по хорологическому принципу (аллопатрическое и симпатрическое), по характеру исходных преобразований, времени изоляции дочерней популяции от материнской и темпам видообразования (неоформогенное и микроаккумулятивное), по способам объединения или дивергенции исходных форм (синтезогенез и сегрегациогенез). При этом он хорошо понимал, что одни и те же способы видообразования входят в разные типы формирования новых видов, поэтому выделенные типы не являются членами дихотомически выдержанной классификации. Завадский впервые предложил термин «синтезогенез» для обозначения важнейшего способа видообразования, осуществляемого путем объединения (трансдукция, гетерокариоз, симбиогенез, различные формы гибридизации) нескольких инициальных систем в одну. С учетом новых данных он подобрал новые факты и теоретические аргументы в пользу симпатрического видообразования, реальность которого в то время оспаривали многие крупные эволюционисты, и прежде всего Э. Майр, взгляды которого были очень популярны в СССР после публикации его книги «Зоологический вид и эволюция» (1968).

В качестве сопредседателя симпозиума по проблеме «Вида и видообразования» в рамках XII Международного ботанического конгресса, состоявшегося в июне 1975 г. в Ленинграде, Завадский выполнил большой объем научно-организационной и редакционной работы. Но в дни конгресса он оказался в реанимационной палате, и симпозиумом руководил другой сопредседатель симпозиума — австрийский ботаник А. Эрендорф. В этом симпозиуме участвовал и один из создателей СТЭ Дж. Стеббинс.

Проблема прогресса

Первое открытое столкновение Завадского как заведующего кафедрой дарвинизма ЛГУ с Т. Д. Лысенко произошло в связи с нападками последнего на учение А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции, объявленное «ненаучным», «идеалистическим» и «метафизическим». Завадский выступил на Ученом совете биолого-почвенного факультета с докладом в защиту Северцова, позднее опубликованным (Завадский, 1953). Статья положила начало серии публикаций по проблемам макроэволюции, внесших существенный вклад в учение Северцова–Шмальгаузена о главных направлениях эволюции (1958, 1970, 1971а, б и др.). Завадский предложил строить классификацию на базе комплекса критериев (морфологического, функционального, экологического и информационного). Исходя из этих критериев, он выделил характерные черты арогенеза (прогрессивной эволюции), например возрастание объема хранимой и перерабатываемой информации, повышение надежности и активности фенотипа, повышение выживаемости потомства, степень целесообразности организации индивида и надындивидуальных систем.

Завадский показал плодотворность идей Дж. Хаксли о неограниченном прогрессе как магистральной линии развития живого (Huxley, 1936, 1963).

В заключительных разделах «Учения о виде» Завадский впервые поставил вопрос об ароморфных видах и их роли в прогрессивной эволюции (1961, с. 233–290). В качестве важнейшего показателя ароморфности он называет увеличение продолжительности жизни до оптимальных величин и сокращение численности вида. О повышении степени целесообразности живого свидетельствует также возрастание целостности вида, увеличение его приспособляемости, то есть эволюционной пластичности, к среде. В связи с этим он предлагал выделить среди видов мегаароморфные, макроароморные и микроароморфные.

По мнению Завадского, прогрессивное развитие в рамках отдельных филогенезов является результатом эволюции живой природы в целом. Он был одним из первых, кто попытался использовать идеи В. И. Вернадского в изучении истории органического мира. Им была выдвинута идея об органической эволюции как сопряженном процессе, одновременно протекающем в рамках четырех основных форм организации живого (организм, вид, биоценоз, биосфера) (Завадский, 1966).

Позднее Завадский уточнил понятия «ароморфоз» и «арогенез», выделил такие особенности прогрессивной эволюции, как комплексность, возрастание целесообразности и независимости от окружающей среды, повышение активности фенотипа, сформулировал гипотезу об арогенной популяции, отметил черты сходства в эволюции органического мира и техники (Завадский, 1970, 1972а). Основываясь на положении о единстве механизмов микро- и макроэволюции, он предложил модель факторов эволюции в сторону арогенеза, исследовал вопрос о причинах смены направлений эволюции (Завадский, Жердев, 1971).

В декабре 1969 г. под руководством Завадского состоялся Всесоюзный симпозиум «Прогрессивное развитие в живой природе и технике», в котором участвовали почти все ведущие биологи-эволюционисты СССР (Проблемы..., 1969; Теоретические вопросы..., 1970). Подготовленная им к этому симпозиуму статья об общих закономерностях прогрессивного развития в живой природе и технике может быть поставлена на уровень тектологии А. А. Богданова по широте обобщений (Завадский, 1970). В последующие годы под его редакцией вышел ряд сборников, посвященных проблемам прогрессивной эволюции (Закономерности..., 1972; Организация..., 1972). Его последней прижизненной публикацией стала книга «Эволюция эволюции», написанная совместно с автором этого очерка и посвященная изучению особенностей движущих сил эволюции на различных этапах истории органического мира и в различных крупных таксонах (Завадский, Колчинский, 1977).

Эволюция эволюции

В этой книге путем историко-критического анализа доказывалась необходимость эволюционного подхода к самим факторам и законам органической эволюции. Побудительным стимулом для обращения к проблеме «эволюция эволюции» стало противоречие в современных эволюционных представлениях,

связанное с необходимостью совместить постулат о естественном отборе как главной движущей силе эволюции с данными о специфичности его действия в различных группах организмов и на разных этапах истории органического мира. Эта проблема впервые была сформулирована еще в 1936 г. английским генетиком А. Шеллом, который сделал попытку представить исторические преобразования аппарата наследственности как фактора эволюции (Shull, 1936). Вскоре в трудах генетиков и цитогенетиков (Ф. Добржанского, Н. П. Дубинина, Дж. Стеббинса, Р. Стертеванта, Н. И. Шапиро, М. М. Камшилова, Г. Мёллера и др.) были показаны различные способы эволюции генетических систем в целом, а также эволюция доминантности, мутабильности и т. д.

В дальнейшем некоторые авторы писали о необходимости изучать «эволюцию форм эволюции» (Парамонов, 1945, с. 360; Хохлов, 1946, с 72), «эволюцию закономерностей эволюции» — бионomогенез (Rensch, 1954). Выдвигали предложения разрабатывать не только общую, но и частные теории эволюции, применимые к таким крупным таксонам, как сине-зеленые водоросли или простейшие (В. Полянский, 1956; Ю. Полянский, 1971). Термином «эволюция эволюции» воспользовался Шмальгаузен, набрасывая в начале 1960-х гг. план исследования на эту тему, опубликованный только в 1974 г. Ученый существенно расширил представление об эволюции факторов эволюции, понимая под нею не только исторические перестройки генетических систем, но и эволюцию форм борьбы за существование, естественного отбора, механизмов онтогенеза и т. д. Наконец, в 1967 г. С. С. Шварц посвятил специальную статью основным тенденциям в эволюции главных факторов и причин эволюции, где отметил также специфические особенности эволюции в различных экосистемах, а также у животных, занимающих разные места в цепях питания.

Таким образом, еще в 1930–1960-х гг. задачу изучения эволюции самих факторов и причин эволюции формулировали несколько выдающихся отечественных и зарубежных исследователей. Но дальше отдельных высказываний и, в лучшем случае, конспектов будущих исследований дело не шло. Впервые в книге Завадского и Колчинского (1977) было дано общебиологическое, методологическое и историко-научное обоснование необходимости пересмотра положения о неизменности основных факторов и законов эволюции. Обращение к истории науки стало одним из способов сопоставления в теоретическом плане основных доктрин, существующих в биологии по этой проблеме (униформизм, неоуниформизм, неокатастрофизм и др.).

В результате анализа трудов Ч. Лайеля, Ж. Кювье и Ч. Дарвина был сформулирован вывод о неоуниформистском характере теории естественного отбора. Было показано, что за рамки классического униформизма выходят представления Дарвина об изменении борьбы за существования и естественного отбора в зависимости от условий среды и уровня организации эволюирующих форм, о неравномерности темпов эволюции, ее необратимости, об общем прогрессе и др. Доктрина униформизма развивалась только в рамках селекционизма, который, однако, был далек от филетического градуализма. В недарвиновских же концепциях эволюции вплоть до середины XX в. имел место полный отказ от униформизма (неокатастрофизм), или доктрина униформизма принималась в неизменном виде, как это произошло в автогенетических, теологических и механоламаркистских

концепциях. Нетрадиционный подход к дилемме униформизм–неоуниформизм привел к выделению нового направления в истории эволюционных идей — вариалегизма, или вариаформизма, признающего возможность изменяемости факторов и причин эволюции при наличии преемственности между ними. Типично вариаформистскими оказались концепции Ж.-Б. Ламарка и Г. Спенсера, пытавшихся, однако, решить проблему «эволюции эволюции» путем эклектического сочетания элементов различных концепций эволюции. Только с возникновением СТЭ возникли объективные предпосылки для систематического изучения «эволюции эволюции».

Историко-критический анализ проблемы «эволюции эволюции» стал основой рассмотрения ее современного состояния. Были выделены главные тенденции в эволюции генетических систем и других факторов эволюции, намечены контуры будущих частных теорий эволюции у простейших и высших растений, а также проанализированы и философские аспекты проблемы «эволюция эволюции»; выделены основные компоненты в детерминации органической эволюции (субстратные, кондициональные и каузальные факторы), разработана историческая типология каузальных основ эволюции, проведена классификация факторов эволюции на главные и второстепенные. Кроме того, были исследованы различные способы преобразований причин эволюции и сформулированы представления о самопреобразующей функции законов эволюции, заключающейся в изменении их роли в процессах эволюции, в расширении или сужении сферы действия, в преобразовании форм и направлений действия под влиянием изменений в детерминируемых ими процессах. Эти выводы сыграли важную роль в понимании сущности законов развития в отечественной философии, где доминировал постулат о неизменности законов природы, а также предвосхитили основные выводы концепции глобального эволюционизма. Впервые в отечественной литературе были проведены исследования логико-методологического статуса актуализма в эволюционно-биологических исследованиях и выделены несколько путей использования знаний о современных процессах для объяснения филогенеза.

Серия работ по проблеме «Эволюция эволюции» была типичной для Завадского попыткой использовать результаты историко-научного и философского анализа в теории и практике биологических исследований. Был сделан вывод, что теория эволюции, строящаяся как учение об универсальных факторах и причинах эволюции, должна быть дополнена частными теориями эволюции, в которых исследуют особенности механизмов эволюции отдельных крупных таксонов. Также необходимо развивать учение об исторических изменениях самих универсальных факторов и причин эволюции и о появлении новых факторов эволюции в процессах мегаарогенеза растений и животных.

История и философия эволюционной теории

В институтские годы у Завадского проявилось стойкое внимание к философии, к общим проблемам биологии, к дарвинизму. Он прошел через стадию длительного увлечения философией Гегеля, о чем впоследствии не раз вспоминал с

иронией, однако влияние Гегеля сильно чувствовалось в его зрелых трудах. Подобно многим другим советским биологам, получившим образование в 1920-е гг., Завадский разделил возросший интерес биологов к диалектическому материализму. Однако вскоре и философия, и история науки стали для него одним из способов методологически продуманной постановки и обсуждения актуальных проблем эволюционной теории. Наиболее ярко это проявилось в его работах о виде и прогрессивной эволюции.

Завадский обосновал новаторский подход к анализу истории изучения вида, которую он разделил на пять этапов: от Д. Рея до К. Линнея; от К. Линнея до Ч. Дарвина; от Дарвина до начала XX в.; первые 25–30 лет XX в.; последующее время (Завадский, 1961). Для каждого этапа выделены главные характерные черты и даны их лаконичные характеристики. Первый этап характеризуется афоризмом «вид без эволюции» (научный креационизм), второй — «эволюция без видов» (плоский эволюционизм), третий — «реальный вид в эволюции» (классический дарвинизм), четвертый и пятый — «вид — полиморфная и развивающаяся система» (СТЭ).

Впоследствии, на склоне лет занявшись историей науки, Завадский и здесь успел приобрести международный авторитет. Он основал оригинальное направление, связанное с историко-критическим анализом современных проблем эволюционной теории, с поиском путей их решения, с уточнением понятийного аппарата. Разрабатывая программу основанного им сектора, Завадский писал в 1967 г.: «...Для ускорения развития эволюционной теории весьма актуальным является исследование закономерностей и путей ее развития в XX веке и, особенно, в последние 30–50 лет» (неразобранная часть архива). Первоочередные задачи он видел в изучении: истории исследований отдельных факторов и законов эволюции (отбор, борьба за существование, изоляция); истории взаимоотношений эволюционной теории с экологией, генетикой, математикой, философией; вклада крупных биологов в эволюционную теорию; истории эволюционных идей в отдельных странах.

Он выделил главные этапы и закономерности в развитии эволюционной теории, дал анализ основных концепций эволюции в последарвиновский период. В двух томах «Истории биологии» им дана краткая, но исчерпывающая характеристика развития эволюционных идей и концепций до начала 1970-х гг. нашего столетия (Завадский, 1973, 1975; Завадский, Ермоленко, 1972). Впервые он выделил и проанализировал основные пути формирования СТЭ, наметив тем самым будущие направления исследований развития эволюционной теории в середине XX в. (Завадский, 1971а).

Рассматривая историю знания как необходимый инструмент для разработки методологических проблем эволюционной теории, Завадский дал определение понятия «эволюция», разграничил и определил понятия «эволюционная теория» и «эволюционная биология», предложил оригинальную классификацию эволюционных концепций. Классическая работа Завадского «Развитие эволюционной теории после Дарвина» (1973) стала одним из главных источников по истории эволюционизма с 1859 г. до первых шагов формирования СТЭ.

Учитывая трагическую историю эволюционной теории в СССР, Завадский придавал огромное значение объективному изучению вклада советских

биологов различных специальностей в формирование СТЭ. В феврале 1973 г. под его руководством состоялся симпозиум «Состояние эволюционной теории в СССР в 1922–1926 гг.», на котором Завадский выступил с программным докладом (1972б). В последующие годы он разработал проспект и структуру будущей монографии, сформировал стартовый состав авторского коллектива. Однако этот замысел был реализован уже после его смерти в коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.) (1983). В ее подготовке наряду с историками науки участвовали также известные эволюционисты: Д. К. Беляев, Г. Ф. Гаузе, Л. З. Кайданов, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, Б. М. Медников, Ю. И. Полянский и др., в том числе и непосредственные создатели СТЭ.

Будучи убежденным сторонником теории естественного отбора, Завадский считал, что синтез всего ценного в недарвиновских концепциях является важнейшим способом углубленного понимания эволюции. Он включился в борьбу за переиздание эволюционных трудов Л. С. Берга, которые в 1973 г. были вычеркнуты из издательского плана АН СССР (см. подробнее гл. 22). Вместе с П. М. Жуковским, Е. М. Лавренко и А. С. Мамзиным Завадский обратился к руководителю РИСО АН СССР А. Л. Яншину с письмом, в котором доказывалась необходимость издания работ Л. С. Берга, подвергшихся в 1920-е гг. идеологической критике, но не потерявших своей актуальности для решения важнейших эволюционных проблем. Это письмо, а также готовность Завадского вместе с А. Б. Георгиевским написать большую вступительную статью к планируемому изданию (Завадский, Георгиевский, 1977), решили судьбу книги Л. С. Берга, которая вышла в 1977 г. незадолго до смерти Завадского и не только привлекла внимание биологов, но и вызвала оживленные дискуссии на страницах многих журналов и книг. По инициативе Завадского Т. А. Лукина подготовила перевод некоторых работ крупнейшего представителя неокатастрофизма О. Шиндевольфа, но добиться их издания не удалось.

Идеи Завадского в области истории, философии и теории эволюционного учения нашли воплощение в монографиях его учеников об антропосоциогенезе, адаптации и преадаптации, апомиксисе, борьбе за существование, естественном отборе, вероятности и детерминации в эволюции, ее направленности, эволюции паразитных растений, симбиогенезе, эволюции биосферы, эволюционной физиологии растений и др., многие из которых вышли еще под его редакцией. Он был инициатором и ответственным редактором периодического сборника «История и теория эволюционного учения» (1973–1975, вып. 1–3). Его ученики успешно пропагандировали и развивали СТЭ во многих странах Восточной Европы и Азии.

Борьба за институционализацию эволюционной теории

Завадский прекрасно понимал, что институционализация эволюционной теории как специальной биологической дисциплины требует разработки ее программ, публикации учебных пособий и учебников, подготовки научных кадров, создания специальных исследовательских учреждений и журналов.

Он оказал большое влияние на воспитание и подготовку нескольких поколений биологов, на преподавание эволюционной теории в стране, которое более четверти века велось по разработанной им программе, переведенной на несколько языков и изданной в разных странах (Завадский, 1957б, 1965; Zavadskij, 1957b и др.). До 1968 г. он читал в ЛГУ курс дарвинизма и спецкурсы по основным разделам эволюционной теории, руководил специализацией «Философские проблемы биологии», был инициатором подготовки и обсуждения многих учебных пособий по эволюционной теории. В ведущих биологических журналах, в БСЭ, в Сельскохозяйственной и Философской энциклопедиях им были опубликованы статьи о биологии, о предмете и задачах дарвинизма и методике его преподавания, об основных понятиях эволюционной теории (вид, ароморфоз и др.).

Врожденная интеллигентность, доброжелательность и талант лектора привлекали к нему людей разных возрастов. Завадский щедро делился с ними своими знаниями, идеями, умением по-новому взглянуть на научные проблемы. До сих пор в институтах ВАСХНИЛ и АН СССР вспоминают с благодарностью его методологические семинары, способствовавшие теоретической подготовке широких кругов биологов. Важно отметить, что доклады на них шли по проблемам генетики и кибернетики, которые тогда в философской литературе еще клеймились как буржуазные науки, а делали эти доклады ведущие специалисты в области генетики, психологии, физиологи. Особо следует сказать о руководимом им ежемесячном городском семинаре по истории и теории эволюционных учений. В его рамках выступили практически все ведущие биологи-эволюционисты СССР. Для многих будущих ведущих ученых в разных отраслях эволюционной биологии и философии семинар стал местом первого выступления в столь авторитетной аудитории. Участие начинающих исследователей в обсуждении проблем эволюционной теории, предоставляемая им возможность общаться и дискутировать на равных с признанными учеными создавали исключительно благотворную обстановку для усвоения так называемого скрытого, по М. Полани, научного знания, которое невозможно приобрести чтением книг. Под его руководством было подготовлено и защищено около 40 диссертаций. В то же время подготовить диссертацию у Завадского было нелегким делом, так как он не выпускал соискателя на защиту, пока основные положения диссертации не будут апробированы в ведущих журналах, на крупных конференциях и симпозиумах.

Он создал уникальную школу Завадского, объединяющую специалистов в области эволюционной теории, истории эволюционных учений и философских проблем биологии. Эта школа приобрела международное значение: среди его воспитанников были ученые из Болгарии, Германии, Китая, Польши, Румынии, Чехии. Некоторые представители этой школы также занимались подготовкой научных кадров, публиковали учебники и учебные пособия по истории и теории эволюционной биологии, философским проблемам биологии. Например, книга «Эволюционное учение», написанная в 1977 г. учеником Завадского А. Г. Юсуфовым вместе с А. В. Яблоковым, выдержала несколько изданий и до сих пор является главным учебным пособием для университетов по этому предмету.

В последние десятилетия своей жизни Завадский добивался для эволюционной теории статуса основополагающей биологической дисциплины, проблемы которой разрабатывают в специализированных академических учреждениях. По его мнению, необходимо было «объединение имеющихся специалистов в творческие группы при институтах АН СССР и координация их работ. Работа таких групп должна включать экспериментальное, математическое, историко-биологическое и методологическое изучение следующих проблем. 1. История эволюционных идей в советской биологии 1920–1960-х гг. (критико-методологическое исследование). 2. Структура популяций, факторы и причины микроэволюционного процесса, видообразование и др. 3. Биоценотическое равновесие, регуляция численности в экосистемах и эволюция. 4. Системная организованность живого и эволюционный процесс. 5. Естественный отбор как главный фактор эволюции. 6. Закономерности эволюционного процесса (необратимость, неравномерность темпов, пути и т. д.). 7. Движущие силы и закономерности прогрессивной эволюции. 8. Проблема органической целесообразности. Границы действия эволюционных закономерностей и проблема смены этих закономерностей в процессе эволюции»[25]. Одну из таких групп Завадский предлагал создать в ЛО ИИЕТ АН СССР. Подготовленные им записки в директивные органы свидетельствуют о том, насколько глобально он подходил к постановке этой проблемы, ощущая себя ответственным не только за свою школу, но и за все состояние эволюционной теории в стране. И в целом биологическое сообщество СССР воспринимало его как неформального лидера в области эволюционной теории.

В начале 1970-х гг. Завадский разработал комплексную программу изучения особенностей эволюционного процесса в современных условиях. К сожалению, у властей предержащих не нашлось средств для ее осуществления. Между тем это позволило бы вовремя осознать опасность эволюционных преобразований, возникающих в органическом мире под влиянием вырубки лесов, распашки степей и лесостепей, загрязнения атмосферы и гидросферы, урбанизации громадных территорий, чрезмерной добычи хозяйственно ценных видов и т. д., разрушения привычных местообитаний животных и растений. Он предупреждал, что индустриальный меланизм, возникновение ядоустойчивых рас насекомых, приобретение бактериями и вирусами устойчивости к лекарственным препаратам, изменение численных соотношений видов в природных экосистемах — это лишь первые грозные симптомы эволюционных ответов живого на антропогенные воздействия. В конечном счете могут возникнуть организмы, угрожающие самому существованию человека. «Чума XXI века» — СПИД — стала подтверждением прозорливости ученого.

Не меньшее внимание Завадский уделял и институционализации различных отраслей эволюционной биологии. Он был инициатором и одним из организаторов первого в отечественной науке симпозиума «Эволюционная физиология растений», который прошел в Ленинграде в декабре 1974 г. Открывая симпозиум, Завадский ориентировал ученых на исследование филогенеза функций в связи с эволюцией их биохимической и анатомо-морфологической

[25] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 81. Л. 3–5.

организации, с последующим обращением к изучению причин и закономерностей эволюции адаптационных систем растения. В целом Завадский дал сильный стимул решению вопросов взаимодействия физиологии растений с эволюционной теорией, формированию этого направления в самостоятельную отрасль знания.

Понимая, сколь важно для институционализации эволюционной теории и специальное периодическое издание, Завадский стремился создать в нашей стране журнал «Эволюция». В 1972–1973 гг. им была разработана подробная его программа, которая была поддержана ведущими отечественными биологами-эволюционистами. Главным редактором планировался академик А. Л. Тахтаджян. Но необходимое решение требовалось пробивать в директивных органах, а у Завадского не было сил, и проект не удалось реализовать.

Восприятие вклада К. М. Завадского в эволюционный синтез

Приступая к экспериментальному изучению борьбы за существование, Завадский вступал в спор, который с середины 1920-х гг. шел в ботанике между сторонниками В. Н. Любименко с одной стороны и В. Н. Сукачева с другой (см. подр.: Галл, 1976). Если первые утверждали, что в условиях перенаселения борьба за существование ведет к взаимоугнетению, к нивелированию различий между организмами и даже к их массовой неизбирательной гибели, то вторые полагали, что внутривидовая конкуренция в гетерогенных популяциях ведет к естественному отбору, так как мелкие эколого-физиологические различия между биотипами достаточны для его эффективного действия. Кроме того, в опытах В. Б. Сочавы и других было доказано, что селективная ценность биотипов меняется в зависимости от плотности насаждения и сочетания биотипов, определяющих интенсивность борьбы за существование. По мнению же Т. Д. Лысенко, внутривидовой конкуренции нет и быть не может, а результаты экспериментов якобы опровергают дарвиновские представления об эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора.

Выводы и методика исследований В. Н. Любименко, отрицавших значение перенаселения как фактора отбора, вызвали критику со стороны Завадского, который вел свои исследования в русле программы экспериментального изучения борьбы за существование, намеченной В. Н. Сукачевым в 1941 г. Поставленные им эксперименты выживания растений в условиях больших загущений сразу привлекли внимание к творчеству Завадского со стороны главного архитектора СТЭ в СССР Шмальгаузена, а вскоре принесли ему известность как оригинальному и вдумчивому экспериментатору-эволюционисту. 24 января 1948 г. Сукачев писал Завадскому, что Шмальгаузен очень просит Завадского прибыть на конференцию МГУ по дарвинизму: «...все очень хотят выслушать ваш доклад» (Из архива..., 2010, с. 109). Не надеясь на почту, Сукачев для скорости послал письмо с оказией. Презент запретил Завадскому ехать в Москву, но результаты исследований последнего заняли одно из центральных мест в дискуссии, развернувшийся на конференции. В своем докладе Сукачев привел их как главный аргумент против

псевдодарвинизма (Ученый..., 1997, с. 100). Тезисы его доклада были опубликованы в материалах конференции (Завадский, 1948а).

В мае 1948 г. А. П. Шенников так охарактеризовал эту работу: «Это экспериментальное исследование по своей продуманности и обстоятельности, по массе анализируемого материала, по обоснованности выводов — представляет собой, несомненно, выдающееся явление в области экспериментальной фитоценологии и имеет крупное научное и практическое значение»[26]. 25 июня 1948 г. члены Ученого совета биологического факультета, возглавляемого деканом М. Е. Лобашовым, поддержали заключение конкурсной комиссии о том, что Завадский «с большим увлечением принялся за экспериментальные исследования и в короткое время добился и в этой области серьезных результатов»[27].

Книгой «Учение о виде» Завадский вошел в число бесспорных лидеров отечественной эволюционной биологии. В многочисленных рецензиях на эту монографию крупнейшие отечественные и зарубежные биологи отмечали оригинальность концепции и глубокий анализ поднимаемых проблем (Лавренко, 1963; Пузанов, 1963; Левина, 1964; Sakai, 1963). Одной из первых эту книгу еще в рукописи прочитала соратница Н. И. Вавилова, крупнейший специалист в области генэкологии и структуры вида Е. Н. Синская, отметившая в письме от 17 марта 1960 г., что «особенно отрадное впечатление производит в ней спокойный тон», а в научном отношении — разделы об общей концепции вида. Она сообщила: «Принимаю все Ваши десять критериев»[28]. Известный японский специалист по генетике и экологии культурных растений К. Сакаи особенно подчеркивал выдающийся вклад Завадского в разработку проблемы внутривидовых отношений у растений (Sakai, 1963). «Учение о виде» и его отдельные главы были переведены на китайский, немецкий, румынский и японский языки. Генетик и эволюционист, президент Сельскохозяйственной академии ГДР Г. Штуббе в письме от 25 февраля 1963 г. писал: «Труд имеет особое значение для моей эволюционно-генетической работы»[29]. В своих отзывах крупнейшие ботаники-эволюционисты Е. М. Лавренко, А. И. Толмачев, Е. Н. Синская и другие участники дискуссий при защите докторской диссертации оценили книгу как теоретическую вершину в разработке представлений о виде с эволюционной точки зрения.

Вместе с тем книга встретила и резкие возражения со стороны тех, кто отрицал реальность вида, принимая его лишь за таксономическую единицу. К их числу принадлежал видный одесский зоолог И. И. Пузанов (1963), который возражал против «объективистского» истолкования вида, признания его абсолютной дискретности и особого положения среди других таксономических единиц. По мнению Пузанова, книгу Завадского следовало бы посвятить общим проблемам таксономии, так как самому Пузанову ближе было «субъективистское» толкование вида. К сторонникам релятивизма и номинализма в трактовке видов Пузанов причислял не только Ж.-Б. Ламарка, но и Ч. Дарвина. В связи с этим он не мог принять без оговорок основную идею Завадского

[26] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 75. Л. 7.

[27] Там же.

[28] СПФ АРАН. Ф. 1113. Необработанная часть архива. Письма Е. Н. Синской к К. М. Завадскому.

[29] Там же. Письма Г. Штуббе к К. М. Завадскому.

о том, что «...биологический вид есть некоторая реальная сущность, принципиально отличная как от низших, так и от высших систематических единиц, а отнюдь не условное подразделение, выработанное биологами ради удобства» (там же, с. 155). Однако и Пузанов считал труд Завадского «ценным вкладом в литературу», посвященную «общим вопросам таксономии и эволюционного учения» (там же, с. 160).

«Учение о виде» быстро превратилось в библиографическую редкость, и инициатором ее переиздания выступил будущий академик С. С. Шварц. Узнав о планах издания переработанного варианта книги, Сукачев написал 27 июня 1965 г.: «От всего сердца радуюсь, что Вы подготовили 2-е издание Вашей прекрасной книги “Учение о виде”. Выпуск второго издания ее необходимо ускорить» (Из архива..., 2010, с. 110). Он активно помогал Завадскому, обращался за поддержкой к заместителю председателя Редакционно-издательского совета АН СССР академику А. Л. Яншину, министру Высшего и среднего образования В. П. Елютину и др. Свое уважение к заслугам Завадского в разработке вида и видообразования Майр, общепризнанный в то время лидер по этому вопросу, смог выразить лично при встрече в 1972 г. в Ленинграде.

Не все положения книги были, конечно, приняты Майром. Немало возражений вызвали у него сначала представления о симпатрическом видообразовании и идеи о резком ускорении темпов эволюции. В июне 1972 г. Майр посетил сектор Завадского. В беседе были затронуты многие вопросы истории и современного состояния эволюционной теории. Американский ученый отмечал вклад Завадского в разработку интересовавших его проблем и находил много общего в их понимании с российским коллегой. Майра настолько заинтересовала обстановка в коллективе, что он попросил у Завадского разрешения встретиться еще раз с его учениками. Встречу вел А. Б. Георгиевский. Позднее Майр написал Я. И. Старобогатову, который был куратором его пребывания в АН СССР, что восхищен и удивлен мужеством Завадского и Георгиевского, которые в условиях тоталитарного режима, где, как он считал, по-прежнему доминирует лысенкоизм, открыто защищают СТЭ, а молодые историки науки хорошо ориентируются в литературе по современным проблемам эволюционной теории, систематики, генетики, экологии и этологии. Мнение Майра всецело совпадало с оценкой его ученика М. Адамса, посетившего этот сектор в 1971 и 1977 гг. и признавшего, что Завадский возглавлял «превосходную (excellent) группу историков эволюционной биологии» (Adams, 1994, p. VIII).

На эволюционном семинаре Завадского делали доклады также зарубежные биологи-эволюционисты и историки науки: М. Адамс, Э. Майр, Э. Мендельсон (США), Д. Годанова, В. Новак (Чехословакия), Л. Кузницкий, Ч. Новицкий, А. Урбанек (Польша), М. Бондарик, И. И. Пятницкий (Румыния), Ф. Газелофф, Р. Лётер (Германия) и др. Это был центр эволюционных исследований мирового уровня. Установить контакты с Завадским стремились многие зарубежные биологи-эволюционисты и историки науки. Сам Завадский поддерживал переписку с крупнейшими зарубежными эволюционистами (Э. Майром, Ф. Добржанским, Е. Олсоном, Дж. Стеббинсом, Г. Штуббе и др.). 1 февраля 1974 г. в Польской Народной Республике открылся Первый советско-польский симпозиум по проблеме «Взаимосвязь организации и развития в биологии».

Его участники обратились с приветствием к К. М. Завадскому как одному «из самых видных теоретиков эволюционизма»[30].

Мировое признание получили и историко-научные труды К. М. Завадского (см.: Корольков, Мамзин, 1974; Яблоков, 1974). О книге «Развитие эволюционной теории после Ч. Дарвина» (1973) Шварц отозвался как о «нужной, ценной, злободневной» и «предельно честной» (Шварц, 1975. С. 470). Так же высоко оценили ее Добржанский и Майр. В письме от 1 февраля 1974 г. Майр выразил надежду «что эта книга может быть переведена на английский язык, так как для нас она представляет исключительный интерес» (Ученый..., 1997, с. 120). 24 марта 1974 г. Добржанский сообщил, что нашел книгу превосходной и с особым интересом прочитал разделы об истории эволюционизма в России, так как «многое просто никогда не знал» (там же, с. 116). В следующем письме от 3 июня 1974 г. он снова возвращается к этой теме: «...на 90 % наши идеи параллельны, а что касается остальных 10 %», то среди ученых невозможно найти двоих «идентичных близнецов» (там же, с. 117). Сохранившаяся переписка свидетельствует о предпринимавшихся Майром и Добржанским усилиях для перевода и издания книги за рубежом. Скоропостижная кончина Добржанского, а затем и Завадского помешали осуществлению этих планов.

Немало положительных рецензий и откликов вызвала книга «Эволюция эволюции» (Полянский, 1978; Карпинская, Цербаев, 1979; и др.), благодаря которой эта проблема вошла в обзорные книги и учебники по эволюционной теории. Ведущий российский протозоолог и биолог-эволюционист Ю. И. Полянский назвал эту книгу «значительным событием в научной биолого-эволюционной литературе» (1978, с. 312). Аналогичные оценки были сделаны зарубежными учеными. Так, немецкие биологи Р. Лётер и В. Петерс писали в журнале “Biologie in der Schule” (Löther, Peters, 1978, S. 355): «Идея “эволюции эволюции” получила наиболее полное и глубокое теоретическое и методологическое освещение в книге советских эволюционистов и историков науки Кирилла Михайловича Завадского и Эдуарда Израилевича Колчинского. Без преувеличения можно сказать, что здесь с наибольшей полнотой изложено и критически оценено все, что до сих пор было сказано в геологии и биологии в связи с проблемой “эволюция эволюции”». На работу ссылались и продолжают ссылаться не только биологи, историки науки, философы, но и представители других специальностей (геологи, физики и даже филологи). Книга была включена во все отечественные программы по эволюционной теории и послужила основой для написания специального раздела в учебнике А. В. Константинова «Основы эволюционной теории» (Минск, 1979).

Значимым событием в историко-биологической литературе конца XX в. стал выход в свет коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.)» (1983), задуманной К. М. Завадским, но реализованной спустя несколько лет после его смерти. Эта книга также встретила много положительных откликов и до сих пор часто цитируется в мировой литературе (Даревский, Назаров, 1988; Lebedev, Kaidanov, 1985; Peters, 1985).

[30] СПФ АРАН. Ф. 1113. Д. 83. Л. 1.

Современная оценка вклада К. М. Завадского в эволюционный синтез

Почти полвека во всех крупных отечественных публикациях и множестве статей, имеющих отношение к проблемам вида и видообразования, а также в ряде зарубежных изданий можно встретить не только упоминание, но и активное цитирование трудов Завадского. Общепризнано, что Завадский внес существенный вклад в развитие и распространение биологической концепции вида в СССР, в пропаганду новейших достижений теории вида в рамках СТЭ и в изучение ее истории. Он творчески разработал вопросы, связанные с определением понятия вида, его структуры, внутривидовых отношений, обоснованием типов видообразования. В середине 1970-х гг. Майр признал широкое распространение симпатрического видообразования, которое ранее отрицал и существование которого доказывал Завадский. Прав оказался Завадский и в критике абсолютизации биологической концепции вида.

В значительной степени благодаря его трудам сложились современные представления об основных уровнях организации жизни и главных этапах их эволюции. Особенно актуальной в наши дни оказалась поставленная им проблема эволюции надвидовых уровней организации живого, включая биосферу. Майр не раз отмечал огромное влияние К. М. Завадского на уточнение его собственных философских воззрений и в 1997 г. посвятил специальную работу Завадскому как «глубочайшему теоретику, мыслителю и педагогу» (Mayr, 1997; Майр, 2004). В только что вышедшем фундаментальном труде авторов из 20 стран «Восприятие Ч. Дарвина в Европе» книга «Эволюция эволюции» признана, наряду со сборником И. И. Шмальгаузена «Кибернетические вопросы биологии» (1968) и коллективной монографией «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983), наиболее значимым событием в области эволюционной теории в русскоязычном пространстве за последние 40 лет (The Reception..., 2009, p. LXVII).

Завадский внес существенный вклад в экспериментальное изучение движущих сил эволюции (борьбы за существование и естественного отбора) и структуры популяций растений, разработал оригинальную концепцию вида и видообразования, предложил продуманную классификацию основных уровней организации живого, исследовал критерии и закономерности прогресса, основные этапы и тенденции развития эволюционной теории от Ч. Дарвина до 1970-х гг., сформулировал программу эволюционной фитофизиологии. По составленным им программам более 20 лет шло преподавание эволюционной теории в университетах СССР. Другие замыслы и идеи получили воплощение и продолжение в работах его учеников. До сих пор Завадский остается цитируемым автором, его имя часто встречается в Интернете, а труды по-прежнему включены в списки обязательной литературы в российские программы по эволюционной теории и философским проблемам биологии. В 1980, 1987, 1997 и 2010 гг. состоялись специальные конференции, посвященные жизнедеятельности и научному наследию Завадского. В них наряду с его учениками и последователями принимали участие коллеги — видные биологи-эволюционисты и историки науки: Л. З. Кайданов, Е. М. Лавренко, Г. Левит, Е. И. Лукин, Б. М. Медников, Ю. И. Полянский,

Л. Н. Серавин, А. М. Уголев, У. Хоссфельд и др. (Ученый..., 1997). Все они отмечали его особую роль в утверждении СТЭ в русскоязычном пространстве и в странах бывшего социалистического лагеря.

Литература

Александров В. Я., Лебедев Д. В. Это было «Письмо трехсот»: Возвращаясь к напечатанному // Правда. 1989. 27 янв.

Баранов П. А., Лебедев Д. В. Забытые страницы из биографии И. В. Мичурина и Н. И. Вавилова // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 5. С. 752–757.

Берман З. И., Зеликман А. Л., Завадский К. М., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. Современные проблемы эволюционной теории / под ред. В. И. Полянского, Ю. И. Полянского. Л. : Наука, 1967. 489 с.

Взгляд из ректората на биологию в Ленинградском университете (Интервью с А. Д. Александровым) // Репрессированная наука. СПб. : Наука, 1994. Вып. 2. С. 169–175.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л. : Наука, 1976. 158 с.

Георгиевский А. Б. Завадский Кирилл Михайлович // Биологи. Биографический справочник. Киев : Наукова думка, 1984. С. 255.

Даревский И. С., Назаров В. И. Книга о развитии эволюционной теории в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 1. С. 124–127

Жимулёв И. Ф., Дубинина Л. Г. Новое о «Письме трехсот» — массовом протесте советских ученых против лысенковщины в 1955 г. // Информ. вестн. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 1. С. 13–33.

Завадский К. М. Дискуссия. Основные установки и пути развития советской экологии // Сов. бот. 1934а. № 3. С. 46–50.

Завадский К. М. Дискуссия. Что такое фитоценоз // Сов. бот. 1934б. № 5. С. 31–42.

Завадский К. М. К теории приспособления растений к свету. (Участие в дискуссии) // Сов. бот. 1935. № 6. С. 27–32.

Завадский К. М. Великий русский дарвинист (к 20-летию со дня смерти К. А. Тимирязева) // Вестн. защиты растений. 1940. № 4. С. 3–14

Завадский К. М. Влияние густоты насаждений на динамику численности и рост кок-сагыза // Конференция по проблемам дарвинизма в МГУ (3–8 февраля 1948 г.) : тез. докл. М., 1948а. С. 45–46.

Завадский К. М. Влияние густоты насаждений на динамику численности и рост кок-сагыза : тез. дис. .... канд. биол. наук. Л. : Тип. ЛГОЛУ, 1948б. 3 с.

Завадский К. М. И. В. Мичурин — замечательный преобразователь природы. [Стеногр. публичной лекции, прочитанной в 1948 г. в Ленинграде]. Л. : Изд-во об-ва по распростр. полит. и науч. знаний, 1948в. 35 с.

Завадский К. М. О внутриклеточном возникновении меристемных клеток и путях формирования побегов-новообразований у бегонии // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 1. С. 153–156.

Завадский К. М. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность и целостность вида // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1952. № 4. С. 3–25.

Завадский К. М. Об учении академика А. Н. Северцова. [Докл. на заседании Ученого совета биол. ф-та ЛГУ. Янв. 1953] // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1953. № 7. С. 3–23.

Завадский К. М. Некоторые вопросы теории вида и видообразования [Выступление на дискуссии по проблеме вида и видообразования на философском семинаре биолого-почвенного ф-та ЛГУ] // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1954а. № 10. Вып. 4. С. 3–15.

Завадский К. М. Проблема вида и видообразования. Дискуссия на философ. семинаре биол.-почв. ф-та ЛГУ. 1 засед. 14 янв. 1954 г. Заключительное слово // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1954б. № 10. Вып. 4. С. 89–92.

Завадский К. М. О причинах выпада растений в гнездовых посевах различной плотности в зависимости от размеров гнезд и условий минерального питания // Бот. журн. 1954в. Т. 39. № 4. С. 515–544.

Завадский К. М. Научное наследие И. В. Мичурина и некоторые задачи биологии // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 1. С. 3–22.

Завадский К. М. Переселение и его роль в эволюции (К дискуссии в «Ботаническом журнале») // Бот. журн. 1957а. Т. 42. № 3. С. 426–449.

Завадский К. М. Предмет и задачи современного дарвинизма // Бот. журн. 1957б. Т. 42. № 4. С. 583–595.

Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений [Докл. на научной сессии биол.-почв. ф-та 1957 г.] // Вестн. Ленинг. ун-та. Сер. биол. 1957в. № 21. Вып. 4. С. 18–44.

Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Сб. статей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 79–120;

Завадский К. М. Ароморфоз // Философская энциклопедия. М. : Сов. энциклопедия, 1960. Т. 1. С. 99.

Завадский К. М. Учение о виде. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 254 с.

Завадский К. М. Теория эволюции и ее преподавание // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 6. С. 731–743.

Завадский К. М. Основные формы организации живого и их подразделения // Философские проблемы современной биологии. М. ; Л. : Наука, 1966. С. 29–47.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.

Завадский К. М. К проблеме прогресса живых и технических систем // Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники (Материалы симпозиума). Л. : Наука, 1970. С. 3–28.

Завадский К. М. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму). Ч. II. М. : Наука, 1971а. С. 4–30.

Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза // Журн. общ. биол. 1971б. Т. XXXII. № 5. С. 515–529.

Завадский К. М. О причинах эволюции в сторону арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. Л. : ИИЕТ АН СССР, 1972а. С. 135–148.

Завадский К. М. Первые шаги эволюционной теории в СССР (1922–1926) // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Вып. 7. Часть 2. Л. : ЛО ИИЕТ РАН, 1972б. С. 3–7.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с.

Завадский К. М. Эволюционная теория // История биологии с древнейших времен до наших дней. Т. 2 : История биологии с начала XX века до наших дней. М. : Наука, 1975. С. 362–386.

Завадский К. М., Берман З. И. Об одной из форм антидарвинизма [По материалам изданий, выпущенных каф. дарвинизма МГУ] // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1966. № 9. Вып. 2. С. 5–22.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. С. 7–42.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б., Мозелов А.П. Энгельс и дарвинизм // Вопр. филос. 1970. № 11. С. 74–82.

Завадский К. М., Горобец А. М., Ходьков Л. Е., Хахина Л. Н. Некоторые результаты изучения популяций высших растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1962. № 19. С. 17–34.

Завадский К. М., Ермоленко М. Т. Эволюционная теория во второй половине XIX в. // История биологии с древнейших времен до наших дней. Т. 1 : История биологии с древнейших времен до начала XX века. М. : Наука, 1972. С. 492–509.

Завадский К. М., Жердев Р. В. Проблема специализации в эволюционной теории // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму). Ч. 1. М. : Наука, 1971. С. 55–68.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Завадский К. М., Шапоренко К. К. [Рец.] Haldane J. B. C. The Causes of Evolutuion. London. December. 1932. (Холден Д. Причины эволюции) // Сов. бот. 1934. № 2. С. 151–159.

Закономерности прогрессивной эволюции / отв. ред. К. М. Завадский. Л. : ИИЕТ АН СССР, 1972. 401 с.

Захаров И. К., Шумный В. К. К 50-летию «Письма трехсот» // Информ. вестн. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 1. С. 12–13.

Из архива К. М. Завадского // Ист.-биол. исслед. 2010. Т. 2. № 3. С. 95–115.

Карпинская Р. С., Цербаев Р. С. К. М. Завадский, Э. И. Колчинский. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 236 с. // Вопр. филос. 1979. № 1. С. 169–170.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-е — начале 30-х гг.). СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

Колчинский Э. И. Краткий очерк научной, педагогической и организационной деятельности // Кирилл Михайлович Завадский. Материалы к биобиблиографии историков науки и техники. Вып. 8. СПб. : Нестор-История, 2008а. С. 8–60.

Колчинский Э. И. Завадский Кирилл Михайлович // БРЭ. Т. 9. М. : Изд-во БРЭ, 2008б. С. 152.

Колчинский Э. И. «Великий антилысенковец» // Деятели русской науки XIX–XX веков. Вып. IV. СПб. : Нестор-История, 2008в. С. 717–747.

Колчинский Э. И. В центре биологических дискуссий: К столетию со дня рождения К. М. Завадского (1910–1977) // Ист.-биол. исслед. 2010а. Т. 2. № 3. С. 32–61.

Колчинский Э. И. Кирилл Михайлович Завадский: от истории науки через эксперимент к теории // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2010б. № 4. С. 68–99.

Колчинский Э. И. Завадский Кирилл Михайлович // Биология в Санкт-Петербурге. 1703–2008. Энциклопедический словарь. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 188–189.

Колчинский Э. И., Конашев М. Б. Как и почему «Правда» учила «Ботанический журнал» // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2003. № 4. С. 49–74.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии) М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.

Корольков А. А., Мамзин А. С. К. М. Завадский. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с. // Вопр. филос. 1974. № 11. С. 177–179.

Лавренко Е. М. К. М. Завадский. Учение о виде. Л. : Изд-во Ленигр. ун-та, 1961. 254 с. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1217–1223.

Лебедев Д. В. Второй раз мы встретились как сопереживатели // Ученый, учитель, гражданин. Памяти К. М. Завадского. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1997. С. 77–81.

Левина Р. Е. Проблема вида в биологической науке // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1964. Вып. 9. № 2. С. 131–134.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М. : Гос. изд. иностр. лит., 1947. 504 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Корни диалектического материализма // Природа. 2004. № 9. С. 73–76.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М. : Изд. иностр. лит., 1956. 362 с.

Организация и эволюция живого (философские, историко-научные и теоретические аспекты проблемы) / ред. В. С. Вишаренко, К. М. Завадский и А. С. Мамзин. Л. : Наука, 1972. 216 с.

Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М. : Сов. наука, 1945. 432 с.

Полянский В. И. О виде у низших водорослей. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. 74 с.

Полянский Ю. И. О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32. № 5. С. 541–548.

Полянский Ю. И. К. М. Завадский, Э. И. Колчинский. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 236 с. // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 2. С. 312–314.

Проблемы прогрессивного развития живой природы и техники / отв. ред. К. М. Завадский, Ю. С. Мелещенко. Л. : ЛО ИИЕТ РАН СССР, 1969. 150 с.

Провал лысенковщины в Ленинграде // Ленингр. ун-т. 1990. 14 и 21 дек.

Пузанов И. И. Книга по общим вопросам таксономии // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1963. № 3. Вып. 1 С. 155–160.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.) / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 613 с.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. 255 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1948. 527 с.

Скрипчинский В. В. [Рец.] К. М. Завадский. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. 1969. С. 154–157.

Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники (Материалы симпозиума) / отв. ред. К. М. Завадский и Ю. С. Мелещенко. Л. : Наука, 1970. 127 с.

Турбин Н. В. Дарвинизм и новое учение о виде // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 6. С. 798–818.

Ученый, учитель, гражданин. Памяти К. М. Завадского / отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1997. 131 с.

Хохлов С. С. Бесполосеменные растения // Уч. зап. Саратов. гос. ун-та, 1946. № 16. С. 3–74.

Хоссфельд Ю., Колчинский Э.И., Юнкер Т. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // Вопр. ист. естествозн. и тех. 2000. № 1. С. 69–95.

Шварц С. С. Современные проблемы эволюционной теории // Вопр. филос. 1967. № 10. С. 143–153.

Шварц С. С. К. М. Завадский. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с. // Журн. общ. биол. 1969. Т. XXX. № 6. С. 111–114.

Шварц С. С. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с. // Журн. общ. биол. 1975. Т. XXXVI. № 3. С. 470–472.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М. : Сов. наука, 1946. 528 с.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии / под общ. ред. [и с предисл.] Р. Л. Берг и А. А. Ляпунова. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1968. 224 с.

Шмальгаузен И. И. Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы // История и теория эволюционного учения. Вып. 2. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. С. 5–9.

Яблоков А. В. К. М. Завадский. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с. // Природа. 1974. № 7. С. 122–124.

Adams M. Preface // The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton (New Jersey) : Princeton Univ. Press. 1994. P. VII–X.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York : The Columbia Univ. Press, 1937. 321 p.

Exploring the Bordelands: Documents of Committee on Common Problems of Genetics, Paleontology and Systematics / ed. J. Caen // Trans. of the Amer. Philos. Soc. III Ser. 2004. Vol. 94. P. 2.

Genetics, Paleontology and Evolution / eds. G. Jepsen. E. Mayr & G. G. Simpson. Princeton (New Jersey) : Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.

Huxley J. Natural selection and evolutionary progress // Rep. Brit. Ass. 1936. Vol. 106. № 1. P. 81–100.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen & Urwin, 1963. 652 p.

Kaasch M., Kaasch J,. Hoßfeld U. «Für besondere Verdienste um Evolutionsforschung und Genetik». Die Darwin-Plakette der Leopoldina 1959 // Acta Historica Leopoldina. 2006. Bd. 46. S. 333–427.

Lebedev D. V., Kaidanov L. Z. The Development of the Theory of Evolution in the USSR (1917–1970) // The Quart. Rev. of Biol. 1985. Vol. 60. № 3. P. 345–346.

Löther R., Peters G. Die Evolution der Evolution // Biologie in der Schule. 1978. Bd. № 9. P. 353–358.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Prologue: Some Thoughts on the History of Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis: Perspectives one Unification of Biology / eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 1–48.

Mayr E. Roots of Dialectical Materialism // На переломе. Советская биология в 20–30-х гг. Вып. 1. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1997. С. 12–18.

Peters G. Der Beitrag der sowjetischen Wissenschaft zum Ausbau der modernen Evolutionstheorie // Urania. Schriftreihe für den Referenten. 1985. H. 10. 13 S.

Reif W. Deutschsprachige Evolution-Diskussion im Darwin-Jahr 1959 // Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. 2000. Bd. 4. S. 361–395.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : F. Enke, 1954. 432 S.

Sakai K. (яп. яз.) Учение о виде // Genetica Sinica. 1963. Vol. 12. № 3. P. 126–129.

Shull A. F. Evolution. New York ; London : McGraw-Hill Book Company, 1936. X + 312 p.

Smocovitis V. The 1959 Darwin Centennial Celebration in America // Osiris. 2nd Series. 1999. Vol. 14. Commemorative Practices in Science: Historical Perspectives on the Politics of Collective Memory. P. 274–323.

The Reception of Charles Darwin in Europe // eds. E.-M. Engels, Th. F. Glick. London : Continuum, 2009. 659 p.

Zavadskij K. M Übervölkerung und ihre Rolle in der Evolution // Sowjetwissenschaft — Naturwissenschaftliche Beiträge. Berlin. Hft 11. 1957a.

Zavadskij K. M. Gegenstand und Aufgaben des heutingen Darwinismus // Sowjetwissenschaft — Naturwissenschaftliche Beiträge. Berlin. Hft 10. 1957b.

Часть IV
НЕДАРВИНОВСКИЕ КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ

Глава 21
Д. Н. СОБОЛЕВ И СИНТЕТИЧЕСКИЙ НЕОКАТАСТРОФИЗМ

Э. И. Колчинский

Введение

Среди биологов-эволюционистов, пытавшихся найти выход из кризиса эволюционной теории путем синтеза идей предшественников и данных различных биологических наук, особое место принадлежит российскому палеонтологу и геологу Д. Н. Соболеву (1872–1949). Подобно его современникам Э. Дакке (1915; Dacqué, 1921, 1935), О. Шиндевольфу (Schindewolf, 1920, 1929, 1936), Л. С. Бергу (1922), А. А. Любищеву (1925), К. Бойрлену (Beurlen, 1933) и другим морфологам, палеонтологам и эмбриологам Соболева не устраивал намечаемый синтез генетики и теории естественного отбора, который, по его мнению, не был движущей силой эволюции, а мог только выполнять роль браковщика и квартирмейстера (т. е. элиминировать неприспособленных и распределять по экологическим нишам жизнеспособные виды). К построению своей оригинальной концепции эволюции — исторической биогенетики — он пришел в результате исследования фауны польского девона, систематики, морфологии и эволюции гониатитов и климений (Sobolev, 1914), отчасти губок (Sobolev, 1910).

Поставив задачу синтезировать эволюционные взгляды Ж.-Б. Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера с катастрофическими идеями Ж. Кювье и А. д'Орбиньи, Соболев историческую биогенетику формировал особым путем, объединяя фиксизм с эволюционизмом, сальтационизм с градуализмом, ламаркизм с селекционизмом и используя, в основном, данные палеонтологии и исторической геологии, дополненные некоторыми сведениями генетики, систематики, биогеографии. Поэтому во многих отношениях концепция Соболева сходна с номогенезом, типострофизмом, тейярдизмом, но ей была уготовлена иная судьба. Если Л. С. Берг, О. Шиндевольф и П. Тейяр де Шарден имели немало сторонников среди биологов-эволюционистов и философов биологии, а их основополагающие труды издавались на разных языках и становились не раз предметом специального, нередко вполне объективного анализа, то историческую биогенетику Соболева критиковали не только сторонники ортодоксального дарвинизма, но и его убежденные противники. Да и сам Соболев, встретив столь дружный отпор и неприятие сво-

их идей, с конца 1920-х гг. практически перестал печататься по проблемам теории эволюции, сосредоточив внимание на решении практических вопросов стратиграфии и геологии.

Научная карьера Соболева протекала в Польше и на Украине – в Варшаве и Харькове, крупных университетских городах, но удаленных от Санкт-Петербурга–Петрограда–Ленинграда и Москвы — центров эволюционно-биологических исследований Российской империи, а затем и СССР. Поэтому его научная биография является примером участия представителя провинциальной науки в создании эволюционного синтеза, что позволяет поставить вопрос о том, как влияло место работы ученого и его специализация на восприятие его идей научным сообществом.

Научные интересы Соболева охватывали широкий круг проблем: региональной геологии и геотектоники, геоморфологии, четвертичной геологии и новейшей геологической истории, палеонтологии и стратиграфии, общих вопросов геологической теории, полезных ископаемых, геохимии. Он опубликовал более 200 научных работ.

Жизненный путь

Дмитрий Николаевич Соболев родился 23 июля 1872 г. в с. Хрипели Костромской губернии. Его отец был священником и, следуя семейным традициям, отправил сына, учиться в духовную семинарию в г. Кострому. Однако сын не оправдал надежд отца и не пошел по его стопам. Во время пребывания в семинарии юный Дмитрий заинтересовался естественными науками и решил поступать в университет, хотя успевал по всем предметам церковного образования и успешно закончил семинарию в 1895 г. Не имея возможности, как семинарист, поступить в университет в Центральной России, Соболев поехал учиться в Варшаву, где в том же году был зачислен на естественное отделение физико-математического факультета Варшавского университета, который окончил в 1899 г. с золотой медалью и степенью кандидата природоведческих наук. Еще будучи студентом третьего курса, Соболев начал изучать фауну палеозойских отложений и тектонику Келецко-Сандомирского кряжа (Польша) (1900, 1909). Своими учителями он считал В. П. Амалицкого, Е. Е. Вагнера, Г. В. Вульфа, А. Е. Лагорио.

Особое влияние на него оказал один из ярчайших представителей отечественной эволюционной биологии, профессор геологии и палеонтологии Варшавского университета Владимир Прохорович Амалицкий, под руководством которого Соболев начал научную деятельность. Амалицкий всю свою жизнь посвятил изучению континентальных толщ пермской системы и доказал, что они содержат остатки папоротникообразных, пресноводных моллюсков и разнообразных позвоночных (Амалицкий, 1887, 1892). Как раз на время обучения Соболева в университете пришлось главное научное достижение Амалицкого, открывшего в 1896 г. в континентальных отложениях в долине Северной Двины захоронение крупных пресмыкающихся и земноводных, в том числе и пермского лабиринтодонта — двинозавра (Амалицкий, 1897, 1898). Раскопки

продолжались вплоть до начала Первой мировой войны[1]. Важно отметить, что наряду с интенсивной научно-исследовательской работой Амалицкий активно участвовал в научно-организационных делах. В 1908 г. он был избран директором Варшавского политехнического института, эвакуированного в 1915 г. в Нижний Новгород, и после преобразования института в Нижегородский университет стал его первым директором. При непосредственном участии Амалицкого были созданы и открыты Саратовский университет и Новочеркасский политехнический институт.

Подобное сочетание научно-исследовательской, преподавательской и научно-организационной деятельности позднее стало характерно и для Соболева, хотя вначале его карьера складывалась непросто. Первые 15 лет после окончания университета он работал лаборантом на кафедре минералогии у Лагорио, а затем на кафедре геологии и палеонтологии Варшавского политехнического института, которую с 1904 г. возглавлял Амалицкий. В годы первой буржуазно-демократической революции в России высшие учебные заведения Польши были закрыты из-за волнения студентов. Соболев большую часть 1905 и 1906 г. жил в Санкт-Петербурге и работал ассистентом на кафедре минералогии Политехнического института им. Петра Великого, которую возглавлял будущий академик, крупнейший петрограф Ф. Ю. Левинсон-Лессинг. Здесь Соболев совместно с Д. С. Белянкиным продолжал трудиться над тематикой, которой занялся еще в студенческие годы, вел палеонтологические исследования в музее Геологического комитета, созданном в 1882 г. при Горном департаменте и возглавлявшемся в то время академиком Ф. Н. Чернышевым. При его содействии Соболев работал над диссертацией «Средний девон Келецко-Сандомирского кряжа» (1909), которую защитил в Императорском Московском университете и получил ученую степень магистра минералогии и геогнозии. Его официальный оппонент академик А. П. Павлов, один их авторитетнейших отечественных палеонтологов дореволюционной России, высоко оценил работу. Диссертация Соболева сразу выдвинула его в число ведущих геологов России (Карякин и др., 1973, с. 4).

Во время палеонтологических и геологических исследований в Польше и Литве сложились характерные особенности научной деятельности ученого, сочетавшего исключительную точность и скрупулезность в наблюдениях, тщательность в подборе и обработке фактов с многогранностью интересов, склонностью к крупным теоретическим обобщениям и «целеустремленным поиском определяющих геологических закономерностей» (Лапкин, Ремизов, 1972, с. 129). Помимо детального изучения палеозойских отложений Келецко-Сандомирского кряжа, его стратиграфии и палеонтологии, Соболева интересовала

[1] Всего было найдено более 20 полных или почти полных скелетов, а также обширные скопления черепов и костей (Амалицкий, 1931; Северо-Двинские раскопки..., 1921–1927). Найденная фауна относилась к пермскому периоду, что позволило Амалицкому связать воедино накопившиеся разрозненные факты существования в позднепермское время контактов между Восточной Европой и Гондваной. Открытия Амалицкого дали новый толчок развитию российской палеонтологии позвоночных. Собранные им коллекции составляли «Северодвинскую галерею» в Палеозоологическом институте в Ленинграде (ныне Палеонтологический музей в Москве) — одну из богатейших и лучших в мире коллекций по древнейшим фаунам наземных позвоночных.

геология Польши, тектоника Среднепольских гор, геоморфология и четвертичная геология Польской и Средне-Литовской низменностей. В работах варшавского периода Соболев, по оценке академика А. П. Карпинского (1919), заявил о себе как о выдающемся палеонтологе и палеогеографе. В 1914 г. он участвовал в съезде геологов славянских стран в Праге.

В 1914 г. Дмитрий Михайлович подал в Императорский университет святого Владимира в Киеве диссертационную работу на тему «Наброски по филогении гониатитов» на соискание ученой степени доктора геологии. В ней, по существу, в сжатом виде содержались все основные положения его будущей исторической биогенетики (скачкообразный характер образования крупных таксонов, синхроность сходных стадий филогенеза в различных филогенетических стволах, обратимость эволюции, цикличность онтогенеза и филогенеза). Были и очевидные открытия. Соболев впервые описал ряд ископаемых таксонов, в том числе девонского гониатита *Eodevonaria zeuschneri* (по современной классификации *Chonetes zeuschneri*). Этот вид, исследованный Соболевым еще в 1909 г. и названный в честь польского ученого Л. Зейшнера (первого исследователя Келецко-Сандомирского кряжа), был описан как типовой для рода *Devonaria*. Кроме того, в работе приводились установленные Соболевым параллельные ряды у ископаемых головоногих отряда гониатитов (древнейшая группа аммонитов), которым он позднее дал имя изоморфных (Соболев, 1924а).

Тем не менее диссертацию провалили при защите. Формально поводом были обильные цитаты из античных авторов, особенно Лукреция Кара, которые показалась официальным рецензентам неуместными в научных сочинениях[2]. На самом деле консервативно настроенное научное сообщество Киевского университета, отвергая диссертацию Соболева, не могло примириться с «еретическим характером проводимых в ней идей, которые были довольно чужды взглядам, господствовавшим в русской палеонтологической и биологической литературе, и вообще у нас мало известны» (Соболев, 1924б, с. 1). Это важнейшие положения будущей его эволюционной концепции (скачкообразный характер образования крупных таксонов, синхронность сходных стадий филогенеза в различных филогенетических стволах, обратимость эволюции, явления предварения стадий, цикличности онтогенеза и филогенеза и т. д.). Наиболее резко против подобных нововведений выступали два ученика профессора К. Ф. Феофилактова, возглавлявшего без малого полвека университетскую кафедру минералогии и геогнозии: профессор П. Я. Армашевский[3],

[2] Так объяснял сам Соболев причины своего провала (Соболев, 1924б, с. 1). Ему даже предложили изъять наиболее курьезную цитату ради получения благоприятного отзыва. Этот упрек Соболев не воспринял всерьез и сохранил привычку обильно цитировать натурфилософские поэмы древних поэтов и мыслителей, что делало его работы подчас мало похожими на строгий, скучный, а порою и занудный стиль большинства трудов по палеонтологии и эволюционной теории. Красочным, образным языком, богатым метафорами и символами, Соболев старался точнее выразить свой целостный взгляд на процессы природы.

[3] Помимо своих, бесспорно, научных заслуг П. Я. Армашевский был популярен благодаря активному участию в общественной и политической жизни Киева, был директором Высших женских курсов, председателем комиссии Киевской городской думы по вопросам геологии и водоснабжения, вице-председателем Правления общества любителей древностей и искусств, председателем

состоявший в то время судьей профессорского дисциплинарного суда университета, и профессор В. И. Лучницкий[4]. Вполне возможно, и Лучицкий, и Армашевский просто не смогли оценить эволюционно-палеонтологическую сторону работы, построенной на традициях западноевропейских и североамериканских исследований, весьма далекую от их научных интересов и взглядов. Не исключено, что имело место и соперничество с геолого-палеонтологической школой Польши, труды представителя которой столь высоко оценили ведущие палеонтологи Санкт-Петербурга.

Неудачная защита не стала поводом для трагедии, а наоборот, послужила мощным стимулом к ускорению научной карьеры. В его поддержку выступил лидер российской геологии и палеонтологии Ф. Н. Чернышёв, возглавлявший в те годы все главные геологические учреждения и службы России (Геологический комитет, Горный институт в Санкт-Петербурге и Геологический и Минералогический музей Императорской академии наук). Ему, крупнейшему специалисту по палеонтологии верхнего палеозоя, создателю новой схемы стратиграфии девонских отложений, впервые монографически описавшему фауну всех отделов девона и сопоставившему ее с соответствующими ископаемыми фаунами беспозвоночных Западной Европы, Алтая и Северной Америки, как никому другому была понятна новизна и оригинальность представленной Соболевым диссертации (Чернышёв, 1884, 1902). Вместе с Н. И. Андрусовым, основоположником палеогеографического направления в стратиграфии, в отечественной морской геологии и автором классических филогенетических рядов моллюсков (Андрусов, 1988, 1891, 1897), Чернышёв рекомендовал Соболева к избранию профессором кафедры геологии Харьковского университета, опустевшей после смерти профессора Н. А. Богословского. И хотя в те годы было не принято избирать профессором человека, не имевшего ни докторской степени, ни опыта чтения лекций, Ученый совет Харьковского университета прислушался к рекомендациям двух крупнейших авторитетов в отечественной палеонтологии и геологии и проголосовал за Соболева. Происшедшая через три года Октябрьская революция, отменившая все титулы и ученые степени, надолго сняла вопрос о необходимости докторской степени для профессора. С 1918 г. Соболев был полноправным профессором и заведующим кафедрой. Его предшественниками на этом поприще были выдающиеся геологи Н. Д. Борисяк, И. Ф. Леваковский, А. В. Гуров.

Киевского отдела Российского общества покровительства животным, председателем секции минералогии при Киевском обществе любителей природы, председателем Общества естествоиспытателей в Киеве и т. п. Будучи убежденным монархистом и националистом, Армашевский вообще неприязненно относился ко всякого рода нововведениям. Ему, убежденному христианину, искавшему в трагические дни России утешение в Святом писании, кощунственным казалось соседство цитат из пророчеств Иезекииля, поэм Лукреция Кара «О природе вещей» и Э. Дарвина «Храм природы». Жизнь Армашевского завершилась трагически. Он был арестован 29 апреля 1919 г. и расстрелян ЧК после утонченных мучений и издевательств вместе с другими членами Всероссийского национального союза и Киевского клуба русских националистов.

[4] Лучицкий Владимир Иванович (1877–1949) принадлежал к числу ведущих геологов и петрографов России, возглавлял Геологический комитет Украины. В годы Гражданской войны был профессором Таврического университета в Симферополе, затем работал в Московской горной академии, с 1945 г. — вновь в Киевском университете, с 1947 г. — директор Института геологических наук АН УССР. В 1945 г. был избран академиком АН УССР.

Заложенные ими традиции успешно продолжил Соболев, непрерывно возглавлявший кафедру геологии в течение 35 лет. Переехав в Харьков, он некоторое время продолжал исследования, начатые в Польше, но после того как она была оккупирована немецкими войсками во время Первой мировой войны, а затем обрела независимость, непосредственно занялся изучением геологии Украины. Несмотря на бушующие вокруг социально-политические и экономические катаклизмы (Февральская и Октябрьская революции, Гражданская война, НЭП, коллективизация и индустриализация, репрессии, Великая Отечественная война), Соболев продолжал руководить вверенной ему кафедрой, справедливо полагая, что долг ученого — при любых условиях служить науке. В разгар Гражданской войны, в 1918 г., он начал читать курс лекций истории и теории эволюционного учения, пользовавшийся огромной популярностью среди студентов и ставший основой его будущей книги по исторической биогенетике (Соболев, 1924б)[5]. Эта книга вызвала критику со всех сторон. Ее отвергали как биологи старшего поколения, придерживавшиеся разных эволюционных воззрений, так и некоторые молодые биологи-марксисты, сразу узревшие в его трудах чуждое им мировоззрение.

Однако Соболеву удавалось сохранять олимпийское спокойствие в период самых неистовых идеологических атак и внушать уважение своими энциклопедическими знаниями самым ярым активистам «великого перелома» и «культурной революции» в конце 1920 — начале 1930-х гг. Когда развернулась борьба с религией, Соболев не раз ставил на место студентов — бывших комиссаров Гражданской войны, пришедших в университет через рабфаки. Даже им, готовым разрушить всю науку и культуру дореволюционной России, он умел внушить уважение и почтение. Своим же почитателям и большинству учеников Соболев спустя многие десятилетия казался образцом подлинного ученого, идеи которого намного опередили свое время[6]. Огромное влияние личности Соболева на становление своих научных взглядов и жизненных ценностей отмечали не только его непосредственные ученики (геологи и палеонтологи), но и биолог-эволюционист, зоолог и биогеограф Е. И. Лукин (см. гл. 17), ботаник, биолог-эволюционист и историк науки И. М. Поляков[7] и геоботаник

[5] О громадном интересе студентов к лекциям Соболева по эволюционной теории и его концепции исторической биогенетики подробно говорил во время интервью со мной в августе 1990 г. в Ленинграде, во время проведения советско-американской конференции, посвященной Ф. Г. Добржанскому, один из создателей СТЭ в СССР Е. И. Лукин. Видеозапись этого интервью хранится в моем архиве.

[6] Вот как вспоминал один из последних учеников Д. Н. Соболева Ю. И. Кац о том, какое впечатление тот производил на научное сообщество г. Харькова: «Это был человек уровня Менделеева и Вернадского, а по широте интеллекта ему соразмерен разве что Александр Леонидович Чижевский, младший его современник. Идеи Соболева, опередившие время на 100–150 лет, направлены на решение наиболее существенных задач человеческого мировоззрения: космологических, биотехнологических и экзистенциальных» (Кац, 2003).

[7] Поляков Илья Михайлович (1905–1971) после окончания Высшего института научного образования преподавал в Коммунистическом университете, затем был заведующим кафедрой в Харьковском университете, директором Института генетики и селекции АН УССР, избран действительным членом АН УССР. До 1948 г. боролся с Т. Д. Лысенко, занимался проблемами классификации адаптаций, мимикрии, направленности эволюции. Автор классических учебников: «Общая биология» (1935–1936), «Курс дарвинизма» (1941). После августовской сессии ВАСХНИЛ в течение не-

Е. М. Лавренко[8]. До конца 1920-х гг. Соболев продолжал печатать научные и научно-популярные труды по проблемам эволюции органического мира, тотальное же неприятие его концепции со стороны биологического сообщества побуждало все дальше уходить от проблем эволюции живого. Тем не менее от своих эволюционно-биологических воззрений он никогда не отказывался и, отвергая обвинения в идеализме и витализме, периодически продолжал возвращаться к ним (Соболев, 1948а)[9].

С 1922 г. Соболев одновременно возглавил созданную им научно-исследовательскую кафедру геологии[10], преобразованную в 1933 г. в Научно-исследовательский геологический институт Харьковского университета, директором которого он был до последних дней своей жизни. Кафедра геологии со временем разделилась на три кафедры: минералогии, геологии и палеонтологии. Он организовал выпуск регулярного сборника «Записки Научно-исследовательского геологического института при Харьковском государственном университете», первые три тома которых до 1934 г. вышли на украинском языке под названием «Наукові записки Харківського науково.-дослидна. Кафедра геологіі». В 1934–1935 гг. Соболев был деканом вновь созданного геолого-географического факультета Харьковского университета. В значительной степени благодаря ему Харьковский университет в те годы был одним из центров региональной и прикладной геологии Украины.

В середине 1920-х гг. Соболев обратился к вопросам геоморфологии и палеогеографии, связанным с ними вопросам стратиграфии и генезиса неогеновых

скольких лет официально поддерживал лысенкоизм, анализировал научное творчество Ч. Дарвина, Ж.-Б. Ламарка, И. И. Мечникова с целью поиска у них идей, подтверждающих лысенкоизм.

[8] Лавренко Евгений Михайлович (1900–1987), геоботаник, после окончания Высшего института народного образования работал в различных научных учреждениях и вузах Харькова, руководил геоботанической частью инвентаризационных исследований Украины, изучал ее растительность. В 1934 г. переехал в Ленинград и до конца дней работал в БИН АН СССР и преподавал в ЛГУ. В течение десятков лет возглавлял Всесоюзное ботаническое общество, был избран действительным членом АН СССР, активно участвовал в борьбе против лысенкоистов. В БИН Лавренко работал: в 1934–1938 гг. — старшим научным сотрудником, в 1938–1961 гг. — зав. отделом геоботаники, в 1963–1968 гг. — заведующим лабораторией общей и экспериментальной геоботаники, с 1968 г. — заведующим лабораторией географии и картографии растительности. Одновременно преподавал на кафедре геоботаники (1938–1941) и на кафедре ботанической географии (1946–1948) ЛГУ, руководил геоботаническими работами многочисленных экспедиций в различные регионы СССР, аридные и субаридные области Евразии и Африки (особенно Монголии). Член и председатель многих академий и международных советов, комиссий и комитетов. В 1963–1973 гг. — президент, с 1973 г. — почетный президент ВБО. Заместитель главного редактора «Ботанического журнала» (1946–1958), освобожден от должности по указанию Н. С. Хрущева за борьбу с лысенкоизмом, в 1966 г. после краха Лысенко возглавил журнал. Основные работы посвящены растительности аридных и субаридных территорий, в особенности природе, ботанической географии и истории степей. От Соболева Лавренко, по-видимому, усвоил целостный подход к эволюции органического мира и энергетическую трактовку эволюции растительности в рамках биосферных представлений, а также любовь к созданию новых понятий (например, фитогеосфера) (Лавренко, 1986).

[9] Верность Соболева своим воззрениям отмечали самые неистовые критики Соболева. Как писала А. Е. Юнгерман: «...его “теории” и “законы” подвергались критике путем организации специальных дискуссий, лекций, бесед в студенческой аудитории» (Юнгерман, 1955, с. 15). В этих дискуссиях Соболев отстаивал основные положения своей исторической биогенетики «до последних дней своей жизни» (там же, с. 8).

[10] В те годы Харьковский университет назывался Высшим институтом народного образования.

и четвертичных отложений: количество и возраст оледенений, формы рельефа, происхождение лёсса, механизмы гляциодислокаций и т. д. (Проходский, Гольфельд, 1973). В 1928 г. он публикует крупные работы о недрах Украины, ее природных ископаемых, происхождении железистых кварцитов и т. д. (Соболев, 1928а, б). Одним из первых в 1933 г. Соболев высказал предположение о возможной нефтеносности Днепропетровско-Донецкой впадины, а затем не раз возвращался к проблеме нефти на Украине. Его дальнейшие труды посвящены тектонике Восточно-Европейской платформы, тектонике и геоморфологии Белоруссии, Литвы, Крыма, Кавказа, Северной Европы. Особое внимание уделялось при этом Украине, ее недрам: Амадоцийскому (Большому Донецкому) бассейну, Харьковской, Сумской, Полтавской и другим областям, недровым прогнозам, нефтегазоносности и угленосности, запасам руды, соли, строительных материалов. Он руководил геологической съемкой в Киевском Полесье и в Харьковской области. В своих трудах он затрагивал проблемы палеогеографии и палеоклиматологии, литологии, минералогии, геохимии, геофизики, гидрогеологии, инженерной геологии и антропологии. В 1940 г. вместе с Н. И. Дмитриевым, Л. И. Карякиным, Я. М. Ковалем, И. Н. Лобановым, К. Н. Савичем-Заблоцким, О. В. Савчинской, А. С. Тараном Соболев подготовил и сдал в печать большой коллективный труд «Геология УССР и соседних территорий», но его выходу в свет в то время помешала война, и он был опубликован позднее (Соболев, 1948б). В рукописях остались и 8 томов другого фундаментального труда «Геологические районы УССР».

Соболев внес огромный вклад в разработку полной стратиграфической схемы докембрия Украины и сопоставление ее с докембрием Балтийского и Канадского щитов, параллельно с академиком Д. В. Наливкиным он пересмотрел стратиграфию Воронежского девона, уточнил стратиграфию палеогена, неогена и антропогена Украины, расчленил отложения девона Днепропетровско-Донецкой впадины, охарактеризовал тектонику и геоморфологию Украинского щита, Донецкого кряжа, Донбасса и прилегающих к ним районов. Он предложил оригинальную схему всей стратиграфии земной коры, с изменением обычно принимаемых границ между эрами. Им составлены первые обзоры ледниковой и приледниковых формаций Северной Европы, скульптурно-структурная карта Европы, обосновано тектоническое районирование Европейской части СССР и более детально Украины. Тектоническая схема Европы, составленная Соболевым, получила широкую известность благодаря трудам ведущих советских геологов А. Д. Архангельского (1932, с. 40–41), А. Н. Мазаровича (1938, с. 33, 36, 37, 122, 131) и Н. С. Шатского (1964, с. 251, 371) и в дальнейшем во многом подтвердилась. Его тектонические построения наиболее полно были восприняты и развиты ведущим немецким геологом С. Н. Бубновым (Bubnoff, 1926, с. 214, 231, 301), книги которого были переведены и изданы в СССР (Бубнов, 1935). В трудах В. В. Белоусова, Л. Б. Рухина и Н. С. Шатского получило развитие представление о «геологической формации», возрожденное Соболевым в 1914 г. (Sobolev, 1914; Соболев, 1926а) и блестяще использованное им при анализе ледниковых и послеледниковых формаций Средней и Северной Европы и классификации земных пород. В 1937 г. Соболев участвовал в работе XVII Международного конгресса в Москве, где выступил с двумя докладами. Он был членом ряда

научных обществ, включая МОИП, в течение ряда лет был заместителем председателя, а в 1926 г. — председателем Харьковского научного общества.

В 1934 г. по инициативе Президиума АН СССР Д. Н. Соболеву присудили ученую степень доктора геолого-минералогических наук без защиты диссертации, а в 1935 г. ему было присвоено звание Заслуженного деятеля науки Украинской ССР.

В годы войны Соболев не эвакуировался, остался вместе со своими учениками в оккупированном немецкими войсками Харькове и тем самым еще раз спас геологический музей, свою кафедру и институт от неминуемого разорения и разграбления. При этом он не запятнал себя сотрудничеством с оккупантами, отвергнув подобные предложения в довольно резкой форме, что и здесь «сошло ему с рук». После освобождения Харькова в 1943 г. ни Соболев, ни его ученики не были репрессированы, как большинство их коллег по университету, оставшихся в Харькове. Соболев сохранил за собой и кафедру, и институт, несмотря на уже преклонный возраст. Более того, его наградили орденом Трудового Красного Знамени (1943) и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» (1945).

Все эти годы Соболев продолжал читать курсы лекций по эволюции неорганического мира, общей и динамической геологии, палеонтологии и биостратиграфии, геотектонике, истории геологических знаний, геологии СССР и исторической геологии. Он подготовил и опубликовал несколько учебных пособий для студентов геологической специальности, десятки работ по стратиграфии докембрия, силуру, келецкому и русскому девону, фауне верхнего и среднего девона, в которых продолжал стремиться к построению периодической системы истории земной коры и истории органического мира, набросок которой появился впервые в 1915 г. Однако задуманная им фундаментальная работа, посвященная этой проблеме, — «Введение в историческую геологию» — осталась незавершенной (Захарченко, 1950, с. 10)[11].

Соболев создал большую школу палеонтологов и геологов (Л. И. Карякин, И. Ю. Лапкин, В. П. Макридин, Д. П. Назаренко, Г. И. Тесленко, А. С. Таран, И. Н. Ремизов, К. Н. Савич-Заблоцкий, А. Е. Юнгерман и др.), многие из которых внесли весомый вклад в развитие отечественной геологии и палеонтологии (Савич-Заблоцкий, Лапкин, 1948; Лапкин и др., 1975). Некорректное поведение некоторых их них во время событий в отечественной биологии после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г., возможно, ускорило кончину этого, казалось, несгибаемого интеллектуала. Незадолго до сессии Соболев напечатал краткую заметку, где в сжатой форме изложил оригинальные воззрения о единстве эндогенных процессов (тектогенеза, орогенеза, вулканизма, металлогении) с экзогенными, обусловленными деятельностью атмосферы, гидросферы и биосферы (Соболев, 1948а). Неожиданно для него с резкой их критикой выступила его ученица А. Е. Юнгерман. Вместе с В. П. Макридиным в журнале «Большевик Украины» она опубликовала статью «Об антидарвинистских заблуждениях профессора Соболева» (Кац, 2003). Вскоре после этого Соболев слег и через

[11] В списках опубликованных работ Д. Н. Соболева приводят 156 названий (Список..., 1950; Карякин и др. 1973, с. 17–24).

месяц, 16 марта 1949 г., скончался (Захарченко, 1950). Харьковский университет им. М. Горького в 1950 г. посвятил его памяти 10-й том «Записок геологического факультета», вышедший в 1950 г. В том же году созданный им НИИ геологии был расформирован, а основной штат перевели на геологический факультет, распределив по разным кафедрам.

С 1953 г. были организованы регулярные научные чтения, посвященные памяти Д. Н. Соболева, на которых ему воздавали должное как выдающемуся геологу и палеонтологу. Статьи о нем были включены во второе и третье издания Большой Советской энциклопедии[12] и в биографический справочник о наиболее выдающихся геологах и географах всех времен и народов[13]. К различным юбилейным датам выходили статьи о Соболеве как геологе, минералоге и палеонтологе (Савич-Заблоцкий и др., 1949; Захарченко, 1950; Яковлев, 1956; Карякин, 1972; Карякин и др., 1973).

Но во всех этих трудах эволюционно-биологические воззрения Соболева затрагивались вскользь, в лучшем случае, с указанием на их оригинальность и дискуссионность (Лапкин, Ремизов, 1972, с. 131). В худшем случае, они попрежнему подвергались ожесточенной критике в духе идеологических кампаний 1920–1940-х гг. (см., напр., Юнгерман, 1955). И вполне понятны сожаления академика АН СССР Е. М. Лавренко о том, что взгляды его дорогого учителя Д. Н. Соболева на фундаментальные проблемы истории органического мира не получили должного освещения. Только в последние десятилетия была предпринята попытка рассмотреть теоретическое наследие Соболева как палеонтолога и эволюциониста в широком социально-культурном и когнитивном контексте и оценить его значение для создания широкого синтеза знаний в области изучения факторов и закономерностей макро- и мегаэволюции жизни как глобальной целостной системы (Колчинский, 1995; Kolchinky, 2001).

От филогении гониатитов к исторической биогенетике

Предметом палеонтологических исследований Соболева была девонская фауна. Его магистерская диссертация базировалась на изучении ископаемых гониатитов. Работе по филогении этого отряда аммонитов Соболев предпослал в качестве эпиграфов высказывания К. Штейманна, К. Динера и Э. Дакке о том, что эволюционная теория нуждается не столько в новых обобщениях, сколько в систематическом исследовании ископаемых (Соболев, 1914). Отдавая столь явный приоритет палеонтологии, Соболев практически все свои взгляды формулировал на результатах изучения гониатитов, лишь впоследствии дополнил их фактами и обобщениями, добытыми в других отраслях эволюционной биологии.

В этой работе Соболева можно найти зачатки будущих положений исторической биогенетики и, прежде всего, ее центральной идеи о скачкообразном характере развития всего органического мира, где «периоды относительного

[12] БСЭ. 2-е изд. Т. 39. М.: Изд-во БСЭ, 1956. С. 468; БСЭ. 3-е изд. Т. 24. Кн. 1. М.: Изд-во БСЭ, 1976. С. 7.

[13] Молявко Г.И. и др. Геологи. Географы. Биографич. справочник. Киев: Наукова думка. 1985, с. 249.

покоя чередовались с периодами интенсивного развития, прогресс сменялся регрессом, одни группы дегенерировали и уходили со сцены, другие занимали их места и давали начало новым формам» (там же, с. 123). Одновременность резких преобразований в различных филогенетических линиях и является гарантом реальности стратиграфических границ.

Здесь же содержались высказывания об обратимости эволюции, явлениях переживания и предварения стадий, цикличности онтогенеза и филогенеза. Соболев сформулировал представления о трех типах филогенетических преобразований: комбинационные, идущие путем перекомбинирования у разных групп относительно устойчивых признаков (форма раковины, длина жилой камеры, характер струек роста, наличие или отсутствие лабильных утолщений); градационные, постепенные преобразования во времени (степень расчлененности лопастной линии); мутационные, скачкообразные преобразования (замена внешнего сифона внутренним).

Особо надо отметить оригинальные идеи Соболева о необходимости строить филогению не в виде древ, а как сложную сеть переплетенных связей, где таксоны связаны друг с другом не столько генетически, сколько благодаря неким общим признакам, представленным в различных комбинациях. Как видно, Соболев еще тогда ратовал за построение параметрической и комбинативной системы, предвосхищая по сути дела многие концепции современной систематики, включая ее нумерические и номотетические варианты. Неслучайно активный противник филогенетической и иерархической систематики А. А. Любищев (1923) одним из первых поддержал эти идеи Соболева. Но в отличие от своих единомышленников Соболев не ограничился лишь теоретическими рассуждениями о принципах систематики. Окончательная классификация гониатитов, построенная им, основывалась на оценке комбинаций одних признаков, а также стадий и градаций развития других (Соболев, 1927б). Но в ранней публикации большинство из этих идей были очерчены лишь вчерне и не объединены концептуальной схемой. Они высказывались попутно с построением филогении гониатитов и разработкой их номенклатуры[14].

На следующий год Соболев вернулся к изложению своих взглядов, пытаясь на этот раз синтезировать эволюционно-биологические воззрения с учением о геологических циклах. Он пытался доказать причинную связь периодов крупных преобразований отдельных филогенетических групп и всего органического мира в целом с ритмикой геологических процессов, проявлявшихся в строго закономерных сменах эпох общепланетарных процессов орогенеза, вулканизма, трансгрессии и регрессии, денудации, оледенения. Он всецело воспринял идеи неокатастрофизма в геологии. Каждый из шести геологических циклов (архейский, альгонский, каледонский, герцинский, киммерийский, альпийский) начинался интенсивным орогенезом и вулканизмом и завершался глобальными трансгрессиями. Каждый включал в себя и общепланетарные регрессии, денудации, оледенения и т. д. Периодичность эволюции органического мира,

[14] Идеи Соболева о построении таксономии на базе комбинирования морфологических признаков отрицали в теоретической палеонтологии, но активно использовали в практике палеонтологических исследований.

по мнению Соболева, соответствовала ритмике геологических процессов. Не останавливаясь специально на причинах этого совпадения, Соболев только подчеркивал, что ритмика является основным свойством всех развивающихся процессов, гарантирующих их от всякого рода случайностей.

В соответствии с высказанными еще Дж. Брокки, А. Гайеттом и Д. Розой идеями Соболев и в филогенезе отдельных групп считал возможным выделить стадии, подобные стадиям онтогенеза (стадия личинки, юности, зрелости и старости), и настаивал на резких переходах от одной стадии к другой. Вот почему эволюция не идет спокойно в одном направлении, а моменты быстрых и крупных преобразований придают «процессу изменения земного населения во времени ту прерывистость, на которую обратил внимание Кювье» (Соболев, 1915, с. 820). Эти моменты коренного преобразования фаун и флор Соболев вслед за И. Вальтером именовал анастрофами. Здесь впервые была четко сформулирована главная цель всех эволюционных исследований Соболева — синтез «эволюционного принципа Ламарка с революционным принципом Кювье» (там же, с. 820). Соболев предложил реформировать геохронологическую шкалу с целью привязать переломные моменты в развитии аммоноидей и позвоночных к эпохам горообразования, а эволюции растительности к промежуточным эпохам между диастрофами. С этой целью он ввел такие понятия, как «эопалеозой», «неопалеозой», «эодевон», «мезодевон», «неодевон» и т. д.

Систематическое оформление концепция Соболева получила в 1918 г., когда им был прочитан курс по эволюционной теории в Харьковском университете. На базе этих лекций были опубликованы главные труды Соболева по исторической биогенетике (1924б, 1926а, 1926б, 1927а, 1927б, 1928в, 1929, 1948а и др.). К тому времени в Петрограде вышла книга Л. С. Берга «Номогенез» (1922), сразу оказавшаяся в центре ожесточенных дискуссий (см. гл. 22). Признавая некоторое сходство своих воззрений с номогенезом Берга, Соболев счел необходимым указать и на существенные отличия, среди которых самыми важными были отрицание изначальной целесообразности живого и признание обратимости эволюции. На наш взгляд, эти положения частично выводили труды Соболева за рамки чисто телеологических концепций эволюции.

Важно отметить, что на сей раз свои выводы Соболев строил на обширных литературных изысканиях. В ходе развития идеи эволюции в биологии, по мнению Соболева, были предложены четыре основных принципа: 1) постоянства органических форм (К. Линней); 2) эволюции (Ж.-Б. Ламарк); 3) прерывистости (Ж. Кювье); 4) отбора (Ч. Дарвин, А. Уоллес). Отсюда были сформулированы три дилеммы, на которые должна дать ответ любая эволюционная концепция: 1) «устойчивость или изменчивость?»; 2) «эволюция или революция?»; 3) «случай или закон?» (Соболев, 1924б). Ведущую роль в их решении Соболев по-прежнему отводил палеонтологии. Он был уверен, что «теория должна была отступить перед историей, логика документов одержала победу, и учение о прерывистой смене флоры и фауны прочно укоренилось в палеонтологии» (1927а, с. 6). Соболев скептически относился к ламаркизму и дарвинизму, так как они, по его мнению, мало считались с «подлинными документами геологической истории организмов» (там же, с. 7). Ликвидировать пробелы в эволюционной биологии и была призвана предлагаемая им историческая биогенетика.

Основные законы биогенетики

В каждой филогенетической ветви Соболев выделял четырехфазные циклы, характеризуемые особыми законами. Он сформулировал четыре основных закона биогенеза, действующих на отдельных фазах биогенетического цикла и скачкообразно сменяющих друг друга при переходе от одной фазы к другой. Он назвал их «законом наследственности или сохранения видов». (1924б, с. 37), «законом эволюции или органического роста» (там же, с. 53), «законом обратимости эволюции» (там же, с. 97) и «законом прерывистости» (там же, с. 157).

Действие первого закона Соболев доказывал данными палеонтологии, свидетельствующими о том, что многие виды сохраняются практически неизменными на протяжении длительных отрезков геологического времени. Из этого в принципе верного наблюдения Соболев делал неоправданный вывод в духе учения о постоянстве видов и утверждал, что органическая форма «всегда проявляет стремление к сохранению и постоянству» (1924б, с. 39). Абсолютизируя объективно существующую устойчивость видов, Соболев тем самым одно из свойств живого возводил в ранг самостоятельно действующего закона, который определяет первую фазу биогенеза (стазибазис).

Второй закон — закон эволюции — рассматривался Соболевым как идентичный принципу градации Ламарка и различным ортогенетическим принципам неоламаркистов (Э. Копа, Т. Эймера, Ш. Депере и др.). Благодаря его действию прогрессивное развитие осуществлялось как «планомерное прохождение в определенном порядке определенных стадий» (там же, с. 53). Основу этого закона Соболев усматривал в специфике живых систем, которые вопреки второму закону термодинамики не рассеивают, а накапливают в себе энергию. В результате концентрации энергии растет устойчивость, целостность и эффективность организмов. Развивая эту мысль, он усматривал аналогии в действии данного закона с биогеохимическими принципами, сформулированными В.И. Вернадским в 1920-е гг. Весьма образно и предложенное Соболевым сравнение развивающегося организма с хорошо поставленным промышленным предприятием, где «не все получаемое тратится на покрытие издержек производства, остается излишек, идущий на расширение производства и на улучшение орудий труда» (1927а, с. 13).

Нужно отметить, что поиск аналогий между органической эволюцией и развитием промышленного производства был начат еще в прошлом веке Г. Спенсером (1870) и К. Нэгели (Nägeli, 1884). Но только сравнительно недавно стало ясно, что речь идет не о поверхностном сходстве, а о наличии неких законов, общих для любой развивающейся системы. Эволюция все чаще описывается как биотехнический процесс, а возрастание целесообразности оценивается увеличением упорядоченности (объем информации), повышением КПД системы, «энергетической доходностью», «степенью элевации», приближением биологических показателей к их физическим пределам и т. д. (Franz, 1951; Матвеев, 1960; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 279–280). Возрастание степени целесообразности проявляется в общей экономичности обмена веществ, уменьшении непроизводительных потерь при большей работоспособности

структур, более высокой их надежности, большей активности организма, нарастающей тенденции к автономизации онтогенеза, интенсификации и точности гомеостатических процессов (Шмальгаузен, 1968, с. 347–356; Завадский, 1970). А. М. Уголев (1985, 1987) разработал концепцию естественных технологий, в рамках которой анализировал особенности технологических процессов на разных уровнях организации жизни.

Энергетический подход к объяснению эволюции жизни, начатый еще в XIX в. А. Больцманом, Г. Гельмгольцем, С. А. Подолинским и подхваченный В. И. Вернадским, А. Лотка, В. Анри, привел к формированию убеждения, что повышение энергетической эффективности живых систем — одна из основных тенденций прогрессивной эволюции. Таким образом, убежденность Соболева в существовании особого закона, способствующего упорядочиванию изменений на второй фазе биогенеза (анабазис) и ведущего к возрастанию целостности и устойчивости живых систем, не было следствием его приверженности телеологии с ее поисками законов типа целестремительности, принципа омеги и т. п.

Третий закон, или закон обратимости, по Соболеву, позволяет развитию протекать в сторону упрощения организации и дает возможность замкнуть «цикл исторического развития и привести потомков к (предполагаемой) исходной форме, к форме предков» (1927а, с. 5). Существование закона Соболев попытался подкрепить палеонтологическим материалом. Он описал многочисленные случаи регресса в разных филогенетических стволах (редукция наружного скелета, уменьшение числа позвонков, зубов, исчезновение боковой линии, разворачивание раковины и т. д.). Вместе с тем Соболев признавал, что палеонтология не дает прямых доказательств в пользу регрессивной эволюции. Существование закона обратимости Соболев обосновывал исходя из общего положения о том, что регрессивное развитие приводит к деспециализации, а значит, и к возрастанию эволюционных возможностей. Благодаря обратимости «эволюционный процесс приобретает большую степень устойчивости, ибо загнанный специализацией в эволюционный тупик, организм умеет найти в некоторых случаях дорогу назад» (1924б, с. 130).

Любопытно, что примеры, которые Берг перед этим истолковывал как свидетельство филогенетического ускорения, Соболев использовал в качестве доказательства обратимости эволюции: человекообразные обезьяны якобы произошли от гоминид, примитивные млекопитающие — от специализированных рептилий, хвостатые амфибии — от бесхвостых, хрящевые ганоиды — от костистых и т. д. К явлениям обратимости Соболев относил и другие случаи так называемого предварения онтогенезом филогенеза, будь то пророческие типы Ж. Л. Агассиса (Agassiz, 1857) или же профетические фазы А. П. Павлова (Pavlov, 1901). Особенно убедительными для Соболева были выводы П. П. Сушкина (1915, 1923, 1927), который в палеонтологических работах по эволюции хордовых собрал данные в пользу возможности частичной обратимости в развитии органов, т. е. возврата к уже осуществленному состоянию. Однако следует напомнить, что в отличие от Соболева Сушкин признавал очень ограниченную возможность повторения анцестральных признаков и опирался при этом на биогенетический закон и понятие «гетерохронии», а не на специальный закон обратимости эволюции, действующий, по Соболеву, на третьей фазе биогенеза (катабазис).

Четвертый из выделенных законов — закон прерывистости — должен был подчеркивать первичность перерывов в переходах от предков к потомкам. «Границы стратиграфических подразделений всегда хорошо обозначены более или менее резкой сменой фаун. Исчезновение одних фаун и появление новых не происходит с медленной постепенностью, а всегда наступает более или менее быстро, как бы внезапно» (1927а, с. 31). Отсутствие переходных форм Соболев традиционно объяснял скачкообразным характером самих изменений. «Едва ли можно сомневаться, что при образовании филогенетически новых форм быстрые их превращения и более или менее крупные сальтации играли выдающуюся роль» (там же, с. 32). Вместе с тем Соболев отмечал, что палеонтология не может дать веских доказательств того, что отсутствие переходных форм является следствием только скачкообразного характера эволюции (см.: 1927а, с. 32). Несмотря на это признание, он продолжал настаивать на том, что главные шаги эволюции совершаются скачкообразно под действием закона прерывистости, функционирующего на заключительной фазе биогенеза (метабазисе).

Соболев прекрасно понимал, сколь важно убедить сторонников градуализма в реальности внезапных преобразований. С этой целью он обратился к тератологии, используя весь материал об уродствах и аномалиях, накопленный в биологии со времен Ф. С. Шпренгера (1590), П. Мопертюи (1748), А. Дюшена (1761), выявивших внезапные вариации у растений и на основании этого допускавших скачкообразное возникновение новых видов. Не забыл он и многочисленных сторонников сальтационизма среди биологов XIX века. Но основное внимание было уделено данным современной тератологии.

Соболев привел разнообразные случаи аномалий и уродств, вызванных гетеротаксией, гетеротопией, гетерохронией, полидактилией и т. д. Широко распространенной аномалией являются карликовость и гигантизм. Громадное число аномалий обусловлено мутациями и нарушениями эмбрионального развития, примером чего, по Соболеву, являются «заячья губа», «волчья пасть», «незарастание жаберных щелей», а также различные случаи атавизмов. Здесь Соболев приводил классический набор примеров атавизма у человека (развитие дополнительных пар млечных желез, хвост, волосяной покров всего тела, ихтиоз, двурасщепленный язык, двойная грудина, конические зубы, замена млечных желез простыми протоками и т. д.). К этим хорошо известным данным Соболев добавляет также факты различных аномалий развития у аммонитов, собранные О. Йекелем (Jaekel, 1902), М. Неймайром (1919), Г. А. Зальфельдом (Salfeld, 1922).

Понимая, что эволюционное значение могли иметь только изменения, имевшие адаптивное значение и наследственно закрепленные, Соболев для каждого случая врожденного уродства стремился подобрать примеры соответствующего видообразования. Так, смешение органов (гетеротаксия) могло сыграть роль в эволюции организации моллюсков, у которых асимметричность большинства форм (брюхоногих), возможно, связана со спиральным закручиванием органов первичных форм, отличавшихся двусторонней симметрией. Для иллюстрации эволюционной значимости гетеротаксии Соболев приводил происхождение бульдоговидной породы коров, у которых морда загнута вверх благодаря увеличению нижней челюсти при укорачивании верхней челюсти

и носовых костей. Примерами гетеротопии в видообразовании для него были рыбы, обладающие зубами не только на челюстях, но и на других костях, окружающих ротовую полость. В качестве полимеризации как фактора эволюции Соболев описывал существование в типе иглокожих родов с 9, 10, 11 и 13 лучами симметрии, тогда как большинство морских звезд в соответствии с их типом симметрии имеют пять лучей. Азиатская четырехрогая антилопа (*Tetracerdas quactricornus*) могла возникнуть в результате удвоения пары рогов, что в качестве аномалии нередко встречается у коров, овец, коз. Появляющийся у многих кур пятый палец сделался постоянным признаком у тех пород, где первый палец раздвоен, а нога пятипалая. Как свидетельство эволюционного значения слияния органов Соболев рассматривал образование непарного сложного глаза у дафнии и непарного органа обоняния круглоротых. И наконец, он не забыл и все случаи из селекционной практики, когда переразвитие или недоразвитие какого-либо органа вело к образованию новых пород (мошанские и анконские овцы, ангорские кошки и т. д.).

Как видно из приведенных примеров, в целом Соболеву не удалось найти каких-то новых доказательств того, что именно крупные внезапные изменения лежат в основе видообразования.

Диастрофы

Соболев выделял четыре эпохи коренных преобразований фауны на границах протерозоя и палеозоя, девона и карбона, перми и триаса, мезозоя и кайнозоя, когда вымирали ранее доминировавшие группы организмов, а их места занимали новые, которые оказались более конкурентоспособными в изменившихся условиях. По мнению Соболева, изменения очертаний суши и климата, естественный отбор и борьба за существование не могли быть причинами этих грандиозных преобразований всего органического мира (анастроф), а были лишь факторами вымирания отдельных групп. Естественный отбор был для него лишь могильщиком, очищающим арену жизни (1924б, с. 195). Новые группы не вытесняли своих предшественников, а занимали уже освободившиеся места в экономике природы. Процессы специализации, по мнению Соболева, также не могли играть сколь-нибудь заметную роль в процессах вымирания, так как благодаря закону обратимости та или иная группа могла выйти из тупика специализации и встать на путь новых прогрессивных изменений.

Главную причину анастроф Соболев усматривал в диастрофах, то есть в периодических усилениях процессов горообразования и вулканизма[15]. Хронологические совпадения давали возможность предполагать причинную связь между диастрофами и анастрофами. В общих чертах эта связь вполне естественна и понятна, так как диастрофы обусловливали коренную пертурбацию среды обитания, которая влияла на органический мир, «все части которого

[15] Идея о циклическом характере процессов орогенеза и вулканизма звучала весьма необычно в то время. По существу, Соболев знакомил отечественных читателей с новейшими теориями в области геологии и тектоники (Карякин и др., 1973, с. 15). В принципе в этих трудах Соболев стремился к глобальным, мировоззренческим построениям.

находятся между собой и с окружающей средой в состоянии подвижного равновесия» (1927б, с. 877). Нетривиальными были попытки Соболева подчеркнуть целостный характер преобразования биологических сообществ и среды их обитания, а также его вывод, что «существенное преобразование всей жизненной обстановки неминуемо влечет за собой более или менее коренную перечеканку населения» (1924б, с. 196).

Подробный анализ различных гипотез о причинах массовых вымираний организмов убедил Соболева, что наиболее приемлемым является предположение А. П. Павлова (1924) о газовой интоксикации животных в эпохи усиливающегося подводного вулканизма. Однако он не принял утверждение Павлова о том, что возрастающая в эпохи диастроф концентрация хлористого водорода становилась губительной для большинства обитателей Земли. В гипотезе Павлова, по мнению Соболева, оставались необъяснимыми как одновременность вымирания морских и наземных животных, так и факт несовпадения во времени преобразований флоры и фауны. Если вымирания животных совпадали с началом диастроф, то растения, напротив, как бы получали в этот период стимул к бурному формообразованию. Решение, согласно Соболеву, следовало искать не в повышении концентрации отравляющих веществ в атмосфере и гидросфере, а в переменах газового питания организмов, связанного с изменениями концентраций углекислого газа и кислорода.

Развивая гипотезу Павлова, Соболев причину вымирания животных усматривал в «газовом голоде», то есть в нехватке кислорода в результате обильного выделения углекислого газа при вулканизме (1927б, 1928в). Сценарий целостного преобразования флор и фаун разворачивался, по Соболеву, следующим образом. Происходящие во время диастроф изменения газового состава атмосферы и связанный с этим «газовый голод» делали животных чрезвычайно чувствительными к другим преобразованиям физико-географических условий. Наступал период массового вымирания животных, который продолжался до тех пор, пока растительность не начинала использовать благоприятную для фотосинтеза обстановку, вызванную повышением содержания углекислого газа в атмосфере и потеплением климата. Бурный рост растительности, в свою очередь, обусловливал повышение содержания кислорода в атмосфере и, следовательно, восстановление благоприятных для выживания животных условий существования. Вслед за этим наступало бурное образование новых групп животных, «так как автотрофное живое вещество в избытке доставляло им не только кислород, но и нужные органические соединения. Это могло способствовать анастрофическому развитию животного мира после каждого кризиса» (1928в, с. 72). В то же время расцвет фауны усиливал процессы химического выветривания. Выщелачиваемые карбонаты кальция и магния сносились в водоемы, где шли на образование скелетов. В конечном счете все это вело к снижению содержания углекислого газа в атмосфере, снижению температуры, к ухудшению условий для фотосинтеза и к кризису флоры.

Нетрудно заметить, что оригинальная гипотеза Соболева по существу предвосхищала многие современные идеи о том, что роль организмов в регуляции газового состава атмосферы практически обусловливает и активное воздействие живого вещества на собственную эволюцию и биосферу в целом.

Однако она также осталась незамеченной, и дальнейшая разработка этих идей связана с именами В. И. Вернадского, Л. Беркнера, М. И. Будыко, Л. Маршалла, Дж. Ловлока и др. (см. подр.: Колчинский, 1990).

Биогенетические и космические циклы

Выделяя в истории всего органического мира и отдельных филогенетических стволов четырехфазные циклы, Соболев каждый цикл начинал с фазы стабилизации (стазибазис). За нею следовали фазы: «постепенного развития» (анабазис), «обратного развития» (катабазис) и, наконец, «скачкообразного появления новых органических форм» (метабазис). Во время первой фазы морфофизиологические признаки видов стабилизируются и находятся в состоянии подвижного равновесия. В течение второй фазы происходит реализация потенций, заложенных в период сальтационного возникновения новых органических форм. В фазе обратного развития происходит ретроградация и дезинтеграция организмов. Четвертая же фаза представляет образование новых типов организации путем сальтационного изменения исходных форм. Совокупность и определенная последовательность фаз биогенеза составляет биогенетический цикл. «История органического мира слагается из малых и больших биогенетических циклов, и каждый полный и законченный цикл состоит из двух полуциклов эволюции, включающих фазу роста и фазу установления, и полуцикла революции, проходящей через фазу обратного развития (молодения) и фазу превращения, или переворота, знаменующего начало возрождения» (1924б, с. 173). Для каждой из этих фаз характерны не только определенные законы биогенеза, но и определенная скорость эволюции — умеренная на «эволюционных» полуциклах и бурная в «революционные».

Совпадение начала каждого цикла с эпохами интенсивных орогенетических процессов (каледонского, герцинского, киммерийского и альпийского) объясняется Соболевым господством ритмики во всех процессах природы. Такое совпадение, по его мнению, подтверждает гипотезу о детерминации процессов органической и неорганической природы какими-то законами космического масштаба, вызывающими смену законов биогенеза при переходе от одной фазы к другой (1915, 1924б, 1926а).

Однако при такой постановке вопроса оставалось непонятным расхождение в периодах коренных преобразований царства животных и царства растений. Ведь у последних были совершенно другие границы биогенетических циклов: протофитный — кембрий, силур; палеофитный — девон, карбон, нижняя пермь; мезофитный — верхняя пермь, триас, юра, нижний мел; ксерофитный — верхний мел, третичный и четвертичный периоды (Соболев, 1915, 1926а). В итоге Соболев вынужден был признать, что филогенез растений подчиняется законам ритмики, отличным от законов, детерминирующих коренные изменения в царстве животных. Все это не способствовало стройности его концепции, а ссылки на весьма гипотетические ритмы общевселенского масштаба не делали ее более убедительной.

Соболев признавал, что повышение уровня организации было основной тенденцией в развитии органического мира. «Как правило, новый цикл достигает

большей эволюционной высоты по сравнению с предыдущим... эволюционные волны поднимаются все выше, и общая объемлющая биогенетических циклов, проходящая по их вершинам, представляет собой восходящую кривую, которая изображает прогрессивную эволюцию органического мира, общую филэволюцию или анабазис» (1924б, с. 175). Стремясь объяснить этот факт, он признает «существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят изменения во времени» (там же). Таким образом, неожиданно ведущая роль в эволюции отводилась автогенетическим факторам. Странно звучало и отрицание творческой роли естественного отбора, так как оставалось непонятным, почему в периоды кризисов вымирают, как правило, узкоспециализированные виды. По существу такое отрицание строилось на неверном понимании борьбы за существование и естественного отбора как процессов прямой борьбы и элиминации.

Циклический неокатастрофизм Соболева базировался на идеях о коренных преобразованиях органического мира как целостной системы, находящейся в неразрывном единстве с абиотической средой. Тем самым Соболев был довольно близок к представлениям об эволюции как процессе, детерминируемом сложной констелляцией абиотических и биотических взаимодействий, хотя среди чередующихся законов биогенеза и не нашлось места для естественного отбора.

Основные положения исторической биогенетики (по Д. Н. Соболеву, с небольшими изменениями)

Закон биогенеза	Фаза биогенеза	Цикл биогенеза
Наследственность	Стазибазис	Эволюционный
Органический рост	Анабазис	
Обратимость	Катабазис	Революционный
Прерывистость	Метабазис	

Основу исторической биогенетики составляют представления циклического неокатастрофизма о периодических фронтальных сменах одних законов эволюции другими. Причины подобных замен усматривались в гипотетических общевселенских ритмах.

На склоне жизни Соболев вновь обратился к основным закономерностям «истории Земли и жизни» (Соболев, 1948а, с. 5), пытаясь связать воедино все виды эндогенных (тектогенез, вулканизм, диастрофы, металлогению) и экзогенных геологических процессов с эволюцией жизни. При этом он подчеркивал, что организмы отнюдь не пассивная сторона в этом взаимодействии. Напротив, исходя из биосферных представлений, Соболев называл жизнь активнейшем преобразователем атмосферы, гидросферы и земной коры, и ведущим фактором осадкообразования, и одним из регуляторов газового обмена с недрами Земли. Во «взаимодействии различных категорий и видов геологических и биогенных процессов» Соболев по-прежнему усматривал «...проявление в земной обстановке одного из основных законов мироздания и законов познания природы — закона о всеобщих связях мировых явлений» (там же, с. 10).

Восприятие вклада Д. Н. Соболева в «эволюционный синтез»

Первые работы Соболева были сдержанно встречены эволюционистами. Сам он объяснял это еретичностью своих взглядов по сравнению с воззрением, господствовавшим тогда среди русских палеонтологов и биологов-эволюционистов. Однако были и другие причины. Столь далеко идущие выводы, сделанные в результате изучения хотя и очень важной в стратиграфическом отношении, но все же довольно низкой по таксономическому рангу группы животных, казались преждевременными. Кроме того, уже в ранних публикациях Соболев проявил склонность использовать сложную терминологию, частично заимствованную у других авторов, в основном же разработанную самостоятельно. Введение новых, непривычных терминов по делу и без дела вызывало у многих читателей раздражение. Особенно если читатель вдруг обнаруживал, что все науки о живом называют не биологией, а бионтологией, филогению — биогенеалогией, эволюцию — биогенезом, эволюционное учение — исторической биогенетикой, эмбриологию — онтогенией и т. д. Нельзя сбрасывать со счета и социальные условия. Первая мировая война и последовавшая за ней братоубийственная бойня в России также не благоприятствовали интересу к книге Соболева о филогении гониатитов, вышедшей как раз накануне Первой мировой войны в Варшаве, вскоре оккупированной немецкой армией.

Тем не менее в 1920 г., обосновывая закон гомологических рядов наследственной изменчивости, Н. И. Вавилов (впоследствии ставший первым президентом ВАСХНИЛ, один из лидеров советской генетики и протагонистов эволюционного синтеза в СССР, см. гл. 5) оценил параллельные ряды у ископаемых головоногих гониатитов, установленные Д. Н. Соболевым, как одно из важнейших подтверждений в пользу своей концепции. В 1935 г. во втором расширенном издании работы о гомологических рядах Вавилов принял соболевское объяснение этих параллелизмов или изоморфизма изменчивости как проявление «изоморфии живого вещества». Важно отметить, что имя Соболева здесь Вавилов приводил в ряду таких бесспорных сторонников дарвинизма, как В. М. Шимкевич (периодическая система классификации пантопод), В. А. Догель (параллельные ряды инфузорий), П. В. Терентьев (параллельные ряды амфибий) и Ф. Г. Добржанский (параллельные ряды божьих коровок *Cyclocoelidae*), признавая тем самым совместимость установленного Соболевым изоморфизма с теорией естественного отбора.

Известный орнитолог, зоогеограф и палеонтолог академик П. П. Сушкин, установивший явления обратимости эволюции в филогении птиц, свои описания особенностей в цевке пингвинов подкреплял наблюдениями Д. Н. Соболева (1914) над возвратом признаков в филогении целого ряда верхнедевонских гониатитов. Будучи, однако, сторонником дарвинизма, он проинтерпретировал эти факты как опровержение автогенетических концепций эволюции. При признании обратимости эволюции, подчеркивал Соболев, «исчезает необходимость объяснять едва ли не большинство сходств параллельным развитием или конвергенцией» (Сушкин, 1915, с. 19).

Е. И. Лукин в конце 1960-х гг. обратился к анализу условий возникновения ароморфозов у животных. И хотя в опубликованных им тогда работах нет

прямых ссылок на труды Д. Н. Соболева, в публичных выступлениях и дискуссиях Лукин не скрывал, что пытается, исходя из учения А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена об ароморфозах, с позиций СТЭ и новых данных геологии переоценить гипотезу своего университетского учителя о связи крупных изменений в органическом мире с колоссальными пертурбациями земной коры, сопровождавшимися большими изменениями климатических и биоценотических условий[16]. По мнению Лукина, «в условиях, характерных для орогенетических фаз, наиболее выгодны именно широкие приспособления, а сложная экологическая обстановка, царящая во время этих пертурбаций, требует и усложнения организации эволюирующей группы животных, их нервной, двигательной, транспортной и других систем» (Лукин, 1972а, с. 220–221). В качестве примеров он приводит возникновение иглокожих в среднем кембрии, бесчелюстных в ордовике, земноводных в верхнем девоне, пресмыкающихся в верхнем карбоне, млекопитающих в верхнем триасе. Во всех случаях им предшествовало глобальное горообразование, что «свидетельствует о приуроченности целого ряда ароморфозов к фазам интенсивного орогенеза» (Лукин, 1972б, с. 134).

Несомненную связь крупных преобразований флоры и фауны с возникновением каледонских и герцинских кряжей, альпийского горообразования, когда появлялось множество новых экологических ниш, признавал и И. И. Шмальгаузен (1943). Но он также нигде не ссылался на труды Соболева, так как для него, как и для Лукина, формирование групп, адаптивных к новой обстановке, шло под контролем естественного отбора.

Сочувственно работы Соболева цитировал Л. С. Берг, опубликовавший свой труд о номогенезе в 1922 г., за два года до выхода в свет «Исторической биогенетики». В работах Соболева Берг ценил, прежде всего, установленное им в филогении девонских гониатитов «предварение признаков»» и параллельные ряды в их филогенезе. (Берг, 1977, с. 137, 222, 234, 235). Через три года в статье «Закономерности в образовании органических форм», опубликованной в основанных Н. И. Вавиловым «Трудах по прикладной ботанике и селекции» (1925), Берг ряд наблюдений Соболева трактовал в прямо противоположном смысле. Для него было неприемлемым отождествление филогенетического (предварение признаков) и онтогенетического (более ранняя закладка в онтогенезе прогрессивных органов) ускорений, которые Соболев рассматривал как одно из следствий биогенетического закона, означающего «только то, что сходные живые системы при сходных условиях проходят сходные стадии развития» (Соболев, 1914, с. 104). Берг, напротив, был убежден, что «законы развития органического мира производят сходные результаты даже при наличии различных условий» (Берг, 1977, с. 324). Неприемлем для него был и соболевский закон обратимости эволюции, так как регрессивная эволюция, по его мнению, «явление редкое», и в любом случае не универсальное, так как «в общем ход эволюции необратим» (там же, с. 330). Поэтому он отвергал концепцию

[16] Об этом Е. И. Лукин говорил в декабре 1969 г. на конференции, посвященной прогрессивной эволюции, а также на конференциях в Кяярику в 1978–1984 гг. Все мои попытки, а также попытки К. М. Завадского и К. Л. Паавера посеять в нем сомнения в целесообразности реанимации идей Д. Н. Соболева заканчивались безрезультатно. Теперь я вижу, что в наших спорах ближе к истине был именно Е. И. Лукин.

Соболева о цикличности мегаэволюции как противоречащую закону Долло о необратимости эволюции, подкрепляемому многими палеонтологами.

Активно идеи Соболева в те годы поддержал А. А. Любищев (1923, 1925), используя их для обоснования собственных взглядов. Обильно цитируя критику Соболева в адрес Ч. Дарвина и сочувственно излагая выделенные Соболевым законы, Любищев вместе с тем отмечал, что Соболев, как и Л. С. Берг, «недостаточно проводят различие между строгой закономерностью самого процесса и ограниченностью многообразия, известной предопределенностью конечных или наиболее устойчивых этапов, собственно преформацией» (цит. по: Любищев, 1982, с. 137). В глазах автора концепции филогенетического преформизма такая непоследовательность выглядела явным недостатком. Призывая сблизить мировоззрение современной биологии с марксизмом, Любищев считал необходимым вместо предложенных Соболевым законов «формулировать единый закон диалектического развития организмов» (там же, с. 145). В 1957 г. он вновь похвалил Соболева вместе с Л. С. Бергом и А. А. Заварзиным, за то, что они двигались в правильном направлении в познании закономерностей эволюции, но отметил наличие у них всех ряда ошибок, не конкретизируя свои упреки (там же, с. 250).

Если книга Л. С. Берга была встречена резко отрицательно со стороны большинства дарвинистов, особенно старшего поколения (Иванцов, 1923; Козо-Полянский, 1923; Никольский, 1923; Шимкевич; 1923; Талиев; 1926, Теория..., 1928), то Соболев практически был обойден молчанием. Из них, вероятно, только харьковский коллега Соболева, заведующий научно-исследовательской кафедрой зоологии в Высшем институте народного образования А. М. Никольский (крупнейший специалист в области систематики, экологии и географии позвоночных животных) посвятил статью критическому разносу книги «Историческая биогенетика». Непреклонный защитник учения Ч. Дарвина, враг мистицизма и витализма в биологии, Никольский в работе 1928 г. оценил взгляды Соболева как разновидность номогенеза, критиковал его за абсолютизацию автогенетических факторов эволюции[17]. Вместе с тем он не принимал и точку зрения Соболева об обратимости эволюции, отрицание им объективного характера целесообразности, преувеличение роли случайности в эволюции и т. д. Никольский считал: «Учение Соболева, столь протестующее против участия в эволюции случая, в гораздо большей мере, чем учение Дарвина, построено на допущении огромной роли случая в биогенетике» (там же, с. 84). Особенное возражение у Никольского вызывало утверждение Соболева о ведущем значении в эволюции скачкообразных преобразований.

Идеологические мотивы в критике Соболева встречались и в дальнейшем, хотя не столь часто, как это произошло с книгой Берга (1922), близкой ей во многих положениях (см. гл. 22). Его основной труд «Начала исторической биогенетики» (Соболев, 1924б) вышел немного позже ее, но опередил программную статью Любищева (1925) по филогенетическому преформизму. Все три автора были подвергнуты массированной критике, в том числе и за то, что философские основы предложенных концепций не укладывались в рамки

[17] До этого А. М. Никольский (1923) резко критиковал взгляды Л.С. Берга в статье, опубликованной в изданиях Харьковского университета.

диалектического материализма. Идеологический характер критики обусловил их забвение на долгие годы. Вместе с номогенезом Берга и филогенетическим преформизмом Любищева историческая биогенетика стала первой естественнонаучной концепцией, осужденной у нас в стране больше по политико-идеологическим, чем по научным соображениям. Чаще всего ее вспоминали только для того, чтобы лишний раз призвать к «разоблачению идеалистической концепции», как это сделал Б. П. Токин (директор Биологического научно-исследовательского института им. К. А. Тимирязева при Коммунистической академии и председатель президиума Общества биологов-марксистов), выступая с установочным докладом 14 марта 1931 г. на конференции, посвященной борьбе за диалектико-материалистическую методологию в биологии (Против механистического материализма..., 1931, с. 9).

Вместе с тем, в отличие от Берга, труды которого не раз становились объектом специальной идеологической порки в трудах биологов-марксистов (см., напр.: И. И. Агол, 1927, с. 38–42), имя Соболева или вообще не упоминалось, или называлось в ряду других, через запятую. Мне не удалось найти критических замечаний в адрес Д. Н. Соболева в трудах ведущих диалектизаторов биологии (И. И. Агола, Н. П. Дубинина, М. М. Завадовского, А. С. Серебровского, В. Н. Слепкова и др.) и в годы «культурной революции» в 1929–1931 гг., во время которой ставилась задача разоблачения и изгнания из советской биологии всех концепций и теорий, чуждых марксизму (Колчинский, 1999).

Не упоминалось его имя и на юбилейных мероприятиях в 1932 г., посвященных 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина (Учение..., 1932), где обязательными были филиппики в адрес авторов всех антидарвиновских концепций, прежде всего номогенеза Берга. Н. И. Вавилов посвятил две страницы своей статьи его критике, хотя ранее его труды, как и труды Соболева, считал подтверждением установленного им закона гомологических рядов наследственной изменчивости (Вавилов, 1932, с. 67–68). Ничего не сказал плохого о Соболеве даже главный диалектизатор биологии в Ленинграде, будущая правая рука Т. Д. Лысенко И. И. Презент, от которого, как правило, попадало практически всем более или менее известным биологам за «антимарксизм», «скрытый идеализм», «витализм», «механицизм» и т. д. Более того, Презент привел одну из научно-популярных работ Соболева в указателе литературы к тезису 13, в котором говорилось о недостатках работ самого Ч. Дарвина в познании закономерностей эволюции (Презент, 1932, с. 27). Видимо, критика Соболевым взглядов Дарвина на роль случайности в эволюции казалась Презенту убедительной. Обошли молчанием его труды и главные создатели эволюционного синтеза в СССР в 1930–1940-е гг. Н. П. Дубинин, Е. И. Лукин, А. А. Парамонов, И. И. Шмальгаузен и др. Не цитировали его труды и зарубежные архитекторы эволюционного синтеза, так как, насколько мне известно, ни одна из его эволюционно-биологических работ не печаталась за рубежом.

Причин столь сдержанного отношения к взглядам Соболева в разгар культурной революции и в годы создания эволюционного синтеза несколько. Его научная карьера, связанная с Польшей и Украиной, протекала вдали от общепризнанных центров эволюционно-биологических исследований первых десятилетий XX в. Главные труды по эволюционной биологии вышли малыми

тиражами на Украине, в первые годы после Гражданской войны и, скорее всего, были малодоступны даже биологам-специалистам[18]. Он не был вовлечен в идущие тогда в Москве, Ленинграде и Киеве дискуссии между сторонниками разных концепций биологии, претендовавших стать научной опорой диалектического материализма, как это делал А. А. Любищев, и не постулировал изначальную целесообразность живого и автогенез, как это делал Л. С. Берг. Не был он и конкурентом ни для кого из биологов, претендовавших на лидерство в советской биологии, а следовательно, ни у кого из них не вызывал резкого неприятия[19].

В этом отношении он также не был интересен и главным диалектизаторам биологии, сконцентрировавшим весь пафос своих филиппик первоначально против Л. С. Берга, В. И. Вернадского, А. Г. Гурвича, И. П. Павлова, С. С. Четверикова, а затем и против Н. И. Вавилова, М. М. Завадовского, Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского, В. В. Станчинского, И. И. Шмальгаузена и др. В борьбе механоламаркистов, а затем и лысенкоистов с современным дарвинизмом Соболев с его постулированными законами биогенеза казался некоторым, например И. И. Презенту, скорее союзником, чем противником. Не могли они обвинить Соболева, занятого решением прикладных задач геологии и поиском полезных ископаемых, в отрыве от практики. Весьма диалектическими казались им его рассуждения о революциях в органическом мире.

Что касается создателей СТЭ в СССР, то для них Соболев был общепризнанным специалистом в области палеонтологии аммонитов, играющих важную роль в стратиграфии палеозоя, в тектонике, геоморфологии и прикладной геологии [20]. Основной фактический материал, на котором строилась его концепция, был почерпнут из этих отраслей знания, и их критический анализ был невозможен для архитекторов эволюционного синтеза, работавших в области популяционной генетики, экологии, биогеографии, теории вида, эволюционной морфологии и эмбриологии. Установленные им факты и созданные на их базе обобщения вошли в эволюционный синтез под другими названиями (например, обратимость эволюции рассматривали как деспециализацию, неотению, педоморфоз и т. д). Для многих была непонятна страсть Соболева вводить все новые и новые термины для уже давно устоявшихся в биологии понятий.

---

[18] Видимо, не случайно идеи Соболева мы встречаем только у тех протагонистов СТЭ в русском языковом пространстве (у Е. И. Лукина и И. И. Шмальгаузена), кто в 1920-е гг. жил и работал на Украине, где выходили труды Соболева, которые не только были им более доступны, но широко обсуждались в научном сообществе Украины, особенно в Харькове, бывшем тогда ее столицей. Отсутствие же прямых ссылок на работы Соболева в трудах Е. И. Лукина и И. И. Шмальгаузена вполне объяснимо нежеланием последних быть обвиненными в приверженности концепциям, подвергшимся идеологическому осуждению, и тем самым создать дополнительные сложности для продвижения своих взглядов, сходство которых с идеями Соболева очевидно.

[19] В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что только А. М. Никольский, работавший в одном учреждении с Соболевым и, возможно, испытавший дискомфорт от популярности среди студентов идеи исторической биогенетики, выступил с развернутой критикой основного труда Соболева в области эволюционной теории.

[20] Его труды часто печатались в академических изданиях, причем представлял их сам президент РАН, общепризнанный патриарх отечественной геологии А. П. Карпинский (Соболев, 1925).

Вавилов, видимо, был единственным среди создателей современного эволюционного синтеза в СССР, кто не только ценил труды Соболева, но и открыто использовал их при обосновании своих концепций. Среди биологов, готовящих синтез дарвинизма и генетики, в СССР, пожалуй, только Ю. А. Филипченко отметил значение его книги в познании факторов и закономерностей эволюции. В 1927 г. свой краткий обзор трудов Соболева в книге «Эволюционная идея в биологии» Филипченко подытожил следующим образом: «Такова новая теория эволюции Соболева, которую нельзя не признать чрезвычайно интересной по содержанию и заключающей много важных и оригинальных соображений независимо от того — согласны мы или не согласны с ее основными положениями» (цит. по: Филипченко, 1977, с. 210). Особенно высоко Филипченко ценил учение Соболева об обратимости эволюции.

Из ведущих сторонников СТЭ в СССР только К. М. Завадский постарался объективно оценить концепцию Соболева, отметив, что в отличие от Ж.-Б. Ламарка и К. Негели, Соболев не отрывал «прогресс от приспособления так явно» (Завадский, 1973, с. 363). Однако и для него оказался неприемлем вывод Соболева о том, «что оппозиция большинства палеонтологов дарвинизму не случайна, так как факты палеонтологии свидетельствуют в пользу ортогенеза, номогенеза, ламаркизма и катастрофизма» (там же, с. 361).

В отличие от биологов, палеонтологи, конечно, не могли обойти молчанием воззрения Соболева. Большинство из них ограничивались замечаниями об оригинальности его воззрений, не вдаваясь в детальный их разбор (Лапкин, Ремизов, 1972, с. 151). Примером идеологизированной критики в советской палеонтологии стали высказывания Л. Ш. Давиташвили, который уверял, что «любой естествоиспытатель, свободный от реакционных взглядов, столь сильных в наше время в науке капиталистических стран, откажется принять» концепцию Соболева (1940, с. 121). При этом и он признавал, что теория Соболева очень тщательно разработана в деталях, что, видимо, означает в данном контексте надежную эмпирическую базу. Соболев, по утверждению Давиташвили, «более, чем какой-либо другой представитель русской палеонтологии, писал по основным вопросам истории органического мира» (там же, с. 217). С позиций советского творческого дарвинизма критиковала Соболева его ученица А. Е. Юнгерман, характеризуя его биологические и палеонтологические труды как идеалистические, метафизические, андидарвиновские и т. д. (1955). Как ни странно это звучит, но основная цель статьи, по-видимому, состояла, в том, чтобы защитить от репрессий учеников Соболева и, в ответ на критику его школы в журнале «Большевик Украины» (1951, № 11), показать, что его воззрения на эволюцию «никем из ученых Харьковского университета не разделялись и с этой точки зрения он всегда был в одиночестве» (там же, с. 15).

В то же время в краткой юбилейной статье крупнейший советский палеоэколог Н. Н. Яковлев отметил, что предложенная Соболевым номенклатура гониатитов, «если и не может быть принята полностью, то, во всяком случае, наметила интересные филогенетические отношения и облегчает работу по подысканию новых родовых названий» (1956, с. 370). Основная мысль Соболева о причинной связи геологических преобразований с этапностью развития органического мира всегда имела немало сторонников в СССР и вошла даже

в учебные пособия по геологии и палеонтологии. Так, Страхов отмечал совпадение периодов коренных преобразований в органическом мире с периодами складчатости, хотя и вынужден был признать, что «конкретный механизм, здесь действующий, мы представляем себе пока лишь в очень туманных очертаниях» (Страхов, 1948, с. 73). Обсуждая зависимость макроэволюции растений от геологических процессов, А. Н. Криштофович также пришел к выводу, что редкие изменения растительного покрова и организации самих растений связаны с периодами орогенеза» (1957, с. 438). Влияние тектонических процессов автор усматривает в том, что «изменение организации и состава растительного мира обычно следует за фазами тех или других геологических процессов первостепенной важности (орогенез, оледенение, ксеротермизация), которые как сами по себе вызывают изменения растительных форм, так и освобождают площади для мигрантов, приспособленных к вновь наступившим условиям» (1957, с. 437). Подобно Соболеву, Криштофович уверял, что учение Кювье о внезапных изменениях в органическом мире под влиянием каких-то мощных абиотических факторов хорошо согласуется с современными данными палеоботаники.

Высказанная Соболевым в 1915 г. идея о чередовании фаз орогенеза и эпейрогенеза в истории Земли нашла немало сторонников среди немецких и особенно советских геологов (С. Н. Бубнов, Б. Л. Личков, М. М. Тетяев, М. А. Усов, Г. Штилле). Оригинальная гипотеза о совпадении периодов грандиозных преобразований флоры и фауны с изменениями структуры Земли и климата, приуроченными к определенным фазам геологического цикла, продолжала разрабатываться в 1930-е гг. Б. Л. Личковым (1931, 1945, 1965), карьера которого также начиналась на Украине. Отметив, что «каждый раз революция в органическом мире всеземного масштаба происходила в эпоху образования складок земной коры или орогенеза» (1945, с. 169), автор утверждал, что последние наступают в результате перемен в режиме вращения Земли под влиянием закономерностей вселенского характера. Вызываемые орогенными процессами резкие изменения рельефа коры, климата, режима денудации, почвенного покрова определяют волнообразные преобразования растительности и живого мира, причем «каждая волна соответствует по своей величине геологическому циклу и укладывается в промежуток между двумя соседними тектоническими диастрофами» (1965, с. 91). Личков выделяет шесть геологических циклов, или волн, жизни, каждый из которых «разделяется на три фазы: ледниковую, умеренную и ксеротермическую» (там же, с. 91). Время ледниковой фазы, отличающейся «максимально контрастным рельефом и максимальной денудацией» (1945, с. 179), было временем расцвета органического мира и на суше, и на море. В умеренной фазе рельеф начинал сглаживаться, снижалась интенсивность денудации, что вело к «ослаблению волны творчества» (1965, с. 97) и к стабилизации состава флоры и фауны. А ксеротермическая засушливая фаза, характеризующаяся резким сокращением питательных веществ, являлась фазой «вымирания животного мира и сокращением растительности» (1945, с. 179).

Переиздание трудов Берга и Любищева в 1970–1980-е гг. пробудило интерес к их эволюционным взглядам. Появилось много работ как с критикой, так и с поддержкой авторов этих концепций. Но по-прежнему в тени оставался Соболев. На его исследования нет ссылок и в трудах сторонников ведущей роли

абиотических изменений в эволюции жизни, которые исчисляются сотнями. Даже в трудах, посвященных столетию со дня его рождения и написанных с большой любовью и уважением учениками Соболева (Лапкин, Ремизов, 1972; Карякин и др., 1973), его работам в области палеонтологии и эволюционной теории уделено немного места по сравнению с трудами по геологии, стратиграфии и тектонике. Л. И. Карякин с соавторами (1973, с. 14), например, признают, что собранный Соболевым материал по гониатитам и клименям имеет огромное значение для познания филогении этих групп ископаемых, а выдвинутая им гипотеза абиотических причин вымирания организмов весьма интересна. В то же время они признавали справедливой и обоснованной разносную критику Давиташвили.

В 1977 г. мы с К. М. Завадским рассмотрели значение трудов Д. Н. Соболева для решения проблемы «эволюция эволюции» (Завадский, Колчинский, 1977). Четверть века спустя я постарался проанализировать концепцию исторической биогенетики с точки зрения синтеза идей неокатастрофизма и селекционизма (Колчинский, 2002, с. 302–316) и пришел к выводу, что оригинальная гипотеза о связи циклов орогенеза с мегаэволюцией и об активном воздействии живого вещества на собственную эволюцию и на эволюцию атмосферы и климата не осталась незамеченной, хотя трактовка Соболевым механизма взаимодействий этих процессов не была принята сторонниками дарвинизма. Его порой критиковали за отрицание объективной целесообразности, преувеличение роли случая в эволюции, абсолютизацию скачкообразного характера основных преобразований, непризнание творческой роли естественного отбора и т. д. При этом указывалось и на близость его концепции номогенезу, катастрофизму, и на ее несоответствие диалектическому материализму. Идеологический характер критики Соболева способствовал замалчиванию его идей в период господства творческого дарвинизма и во времена последующего доминирования в отечественной биологии градуализма. Тем не менее некоторые из идей Соболева, без указания первоисточника, в преобразованном виде вошли в СТЭ через труды Н. И. Вавилова, Е. И. Лукина, И. И. Шмальгаузена и др.

Современная оценка вклада Д. Н. Соболева в эволюционный синтез

Научное творчество Д. Н. Соболева в целом, конечно, находилось вне магистральной линии развития эволюционного синтеза, или, как теперь принято говорить в маргинальной литературе, вне «мейнстрима». В то же время оно характерно для отраслей биологии, которые в те годы еще в основном находились в оппозиции к теории естественного отбора. Соболев фактически впервые предложил концепцию синтетического неокатастрофизма, где были соединены представление о существовании циклов в истории всего органического мира и отдельных филогенетических стволов с гипотезами о вмешательстве в процесс эволюции мощных абиотических факторов. Эти гипотезы по-прежнему популярны в наши дни.

Представления Соболева, прежде всего, могут рассматриваться как попытка исторически подойти к самим законам органической эволюции. Но нужно

учитывать, что фактически здесь речь идет не о появлении качественно новых факторов (законов) или об исчезновении старого фактора в ходе эволюции, а лишь о периодической смене одних неизменных законов эволюции другими. К тому же законами эволюции признавались отдельные результаты органической эволюции и даже просто ее феномены (обратимость эволюции, направленность, прогресс, крупные мутации и т. д.).

В целом эта гипотеза представляет исторический интерес. Вместе с тем следует подчеркнуть, что попытки энергетически трактовать процессы прогрессивного развития, сбор доказательств в пользу скачкообразного видообразования и обратимости эволюции, к сожалению, не получили в свое время объективной оценки в литературе. Между тем они лежат в русле важнейших задач современной эволюционной теории. Новаторскими были и идеи о целостном характере развития органического мира и окружающей среды.

При оценке работ Соболева необходимо учитывать тот факт, что его идеи о периодических заменах законов эволюции и о существовании многофазных циклов в истории жизни оказали влияние на многих палеонтологов. Фактически историческая биогенетика подводила итог развитию эктогенетического и автогенетического неокатастрофизма в период кризиса эволюционной теории. И если часть биологов выход из этого кризиса видела в синтезе популяционной генетики с учением о естественном отборе, что, в конечном счете, и привело к созданию СТЭ, то Соболев заложил основу другого синтеза в эволюционной биологии. «Историческая биогенетика» стала базисной книгой для ряда более поздних концепций циклического катастрофизма, особенно тех, которые строились путем синтеза автогенетических и эктогенетических факторов. На новый уровень этот синтез был выведен четверть века спустя в трудах выдающегося немецкого палеонтолога О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950, 1954, 1963), которого критиковали все создатели СТЭ, а число его сторонников было невелико, особенно в англо-американском языковом пространстве.

Новейшие открытия в молекулярной биологии и биологии развития заставили вновь вернуться к, казалось бы, уже решенным вопросам о возможности внезапного формообразования и его роли в макроэволюции. Публикации по этой проблеме сейчас исчисляются тысячами. Достаточно вспомнить лишь ожесточенные дискуссии вокруг концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Элдриджа (Gould, 1977; Gould, Eldredge, 1977) на страницах ведущих палеонтологических и общебиологических журналов и на многих международных конференциях (см. Колчинский, 2002, с. 430–465). Недавно роль этой концепции для современной эволюционной палеонтологии была подробно рассмотрена в ряде статей коллективной монографии «Палеобиологическая революция. Очерки роста современной палеонтологии», вышедшей под редакцией Д. Сепкоского и М. Рьюза (Boucot, 2009; Hallam, 2009; Princehouse, 2009; Ruse, 2009). Не менее популярными стали и «гипотезы о глобальных перестройках биосферы под влиянием неких общепланетарных факторов космического порядка (взрыв астероидов, столкновения с кометами, вспышки сверхновых звезд и т. д.) или земного (трансгрессии, вулканизм, орогенез) происхождения (там же, с. 401–429). Однако в отличие от подобных размышлений об ударных факторах гипотеза Соболева скорее походит

на модели экологических кризисов, разработанных в трудах В. В. Жерихина (1978, 1987), В. А. Красилова (1977, 1986) и А. П. Расницына (1988).

В последние десятилетия все чаще вспоминают имя Соболева, который, несмотря на все ошибки в фактической аргументации, одним из первых осознал необходимость с позиций эволюционизма включить идеи Ж. Кювье в эволюционную теорию, затронув тем самым вопросы макро- и мегаэволюции, остро дискутируемые в наши дни.

Исследование сложной констелляции научных и социально-психологических факторов появления столь необычного феномена в российской биологии 1920-х гг., как историческая биогенетика Соболева, способствует пониманию многообразия попыток синтеза биологических знаний, предпринимавшихся биологами в 1920–1930-е гг. в поисках выхода из кризиса эволюционной теории. Заполняется еще одно «белое пятно» в истории эволюционной биологии, ибо такие пятна возникали не только в результате репрессий ученых со стороны властей предержащих, но и из-за отторжения научным сообществом тех или иных концепций, рациональные моменты которых еще не были ясны современникам, а их авторы воспринимались как еретики в науке. И лишь десятилетия спустя вновь подтверждались слова Гёте из поэмы «Фауст» о том, что «чистая душа в своем исканье смутном сознаньем истины полна!».

В целом предложенный Соболевым эволюционный синтез далеко выходил за рамки биологии. Связывая воедино процессы тектогенеза, орогенеза, вулканизма и металлогении с преобразованиями на поверхности Земли, возникавшими под влиянием климата, гидросферы и биосферы, он, по существу, развивал концепцию глобальной эволюции Земли, связанную с космическими ритмами. В его трудах оригинальная эволюционная концепция базировалась на данных, почерпнутых в различных биологических и геологических науках, в том числе палеонтологии, морфологии, палеогеографии, палеоклиматологии, стратиграфии, гляциологии, литологии, минералогии, геохимии, геофизики, гидрогеологии, инженерной геологии, антропологии и др.

Литература

Агол И. И. Диалектический метод и эволюционная теория. М. : Госиздат, 1927. 149 с.

Амалицкий В. П. Отложения пермской системы Окско-Волжского бассейна. СПб. : Тип. Е. Евдокимова, 1887. 209 с.

Амалицкий В. П. Материалы к познанию фауны Пермской системы России (Мергелисто-песчаные породы Окско-Волжского бассейна) : дис. ... д-ра минералогии и геогнозии. Варшава : Варшав. учеб. округ; СПб., 1892. 150 с.

Амалицкий В. П. О геологическом развитии организмов и земного рельефа: речь к тожественному акту в Варшавском университете. Варшава : Варшав. учеб. округ, 1896.

Амалицкий В. П. О новых палеонтологических находках в пермских мергелисто-песчаных породах Сухоны и Малой Северной Двины // Тр. Варшав. о-ва естествоисп. Варшава, 1897. Т. 8.

Амалицкий В. П. О новых позвоночных и растениях, найденных в глоссоптериевом типе пермских отложений Сухоны и Малой Северной Двины // Тр. Варшав. о-ва естествоисп. Варшава, 1898. Т. 10.

Амалицкий В. П. Дневник наблюдений по Малой Северной Двине (с краткой биографией автора) Л. : Изд-во АН СССР, 1931. 57 с.

Андрусов Н. И. Очерк истории развития Каспийского моря и его обитателей // Изв. Рус. геогр. о-ва. 1888. Т. 24. Вып. 1–2. С. 91–114.

Андрусов Н. И. О характере и происхождении сарматской фауны // Горн. журн. 1891. Т. 1. № 2. С. 241–280.

Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. Отд. геол. и минерал. СПб. : Тип. М. Меркушева, 1897. IV + 686 с.

Архангельский А. Д. Геологическое строение СССР. Европейская и Средне-Азиатская части. Л.; М. : Георазведиздат, 1932. 425 с.

Берг Л. С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922. VIII + 306 с.

Берг. Л. С. Закономерности в образовании органических форм // Тр. по прикл. бот. и селекц. 1925. Т. 14. Вып. 5. С. 19–68.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. 387 с.

Бубнов С. Н. Геология Европы. М.; Л. : ОНТИ, 1935. 739 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов : Губполиграфотдел, 1920. 16 с.

Вавилов Н. И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм (к пятидесятилетию со дня смерти Дарвина). М. : Парт. изд-во, 1932. С. 62–72.

Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции / ред. Н. И. Вавилов. М. : Ленсельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 17–74.

Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. 364 с.

Дакке Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение // Новые идеи в биологии. М., 1915. Вып. 8. С. 40–72.

Жерихин В. В. Развитие и смена мелового и кайнозойского фаунистических комплексов: Трахейные и хелицеровые. М. : Наука, 1978. 198 с.

Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюционных процессов // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3–12.

Заварзин А. А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1923. Т. 2. Вып. 4. С. 135–140.

Завадский К. М. К проблеме прогресса живых и технических систем // Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники. Л. : Наука, 1970. С. 3–28.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 323 с.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Захарченко Г. М. Дмитрий Николаевич Соболев // Учен. зап. Харьков. ун-та. 1950. Т. XXXI. С. 8–10. (Зап. геол. ф-та. Т. 10).

Иванцов Н. В. Факторы эволюции. М. ; Пг. : Госиздат, 1923. 79 с.

Карпинский А.П. Очерки геологического прошлого Европейской России. 2-е изд. М. ; Пг. : Природа, 1919. VI + 148 с.

Карякин Л. И. К 100-летию со дня рождения Дмитрия Николаевича Соболева, 1872–1949 (геолог) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1972. Т. 47. Вып. 6. С. 125–128.

Карякин Л. И., Лапкин И. Ю., Макридин В. П., Зиновьев М. С., Ремизов И. М. Життя і наукова діяльність Д. М. Соболева (до сторічяя з дня народжія) // Вестн. Харьків. ун-ту. № 101. Философия. 1973. Вып. 9. С. 3–25.

Кац Ю. Занимательная этнофрения. URL: // http://www.geocities.com/katz_us_il/mif/kitz..2003.

Козо-Полянский Б. М. Последнее слово антидарвинизма. Изложение и критический разбор теории номогенеза, нового учения об эволюции органического мира. Краснодар : Буревестник, 1923. VIII + 129 с.

Колчинский Э. И. Эволюция биосферы. Л. : Наука, 1990. 237 с.

Колчинский Э. И. Д. Н. Соболев – автор первой концепции синтетического неокатастрофизма // Вопр. ист. естествозн. и тех. 1995. № 3. С. 35–42.

Колчинский Э.И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-е — начале 30-х гг.). СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? (историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М. : Наука, 1977. 256 с.

Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток : Биол.-почв. ин-т, ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л. : Гостоптехиздат, 1957. 650 с.

Лавренко Е. М. Биосфера в понимании В. И. Вернадского и растительный покров Земли // В. И. Вернадский и современность. М. : Наука, 1986. С. 147–154.

Лапкин И. Ю., Глушенко Н. В., Иванов В. К. и др. Стратиграфия верхнего палеозоя и нижнего мезозоя Днепровско-Донецкой впадины. М. : Недра, 1975. 181 с.

Лапкин И. Ю., Ремизов И. Н. Дмитрий Николаевич Соболев. К 100-летию со дня рождения // Изв. АН СССР. Сер. геол.1972. № 8. С. 129–132.

Личков Б. Л. Движение материков и климаты прошлого Земли. Л. : Изд-во АН СССР, 1931. 133 с.

Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6. № 3. С. 157–182.

Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л. : Изд-во ЛГУ, 1965. 119 с.

Лукин Е. И. Ароморфозы и условия эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1972а. С. 217–224.

Лукин Е. И. Проблема типов животного мира и теория ароморфозов // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1972б. С. 124–143.

Любищев А. А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те, 1923. Т. 2. Вып. 4. С. 99–100.

Любищев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1925. Т. 4. Вып. 4. С. 137–153.

Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов : сб. ст. М. : Наука, 1982. 258 с.

Мазарович А. Н. Основы геологии СССР. М. ; Л. : ГОНТИ, 1938. 544 с.

Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменение онтогенеза в эволюции // Архив анат., гистол. и эмбриол. 1960. Т. 28. № 3. С. 3–15.

Неймайр М. Корни животного царства. Введение в науку о происхождении животных. М.: Изд. М. и С. Собашниковых, 1919. 299 с.

Никольский А. М. Номогенез Л.С. Берга // Учен. зап. Наркомпроса Укр. ССР. Харьков, 1923. С. 229–256.

Никольский А. М. Разновидность номогенеза // Теория номогенеза. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма : сб. критич. ст. / под ред. Б. М. Козо-Полянского. М. : Мос. гос. Тимирязев. НИИ, 1928. С. 68–84.

Павлов А. П. О некоторых еще малоизученных факторах вымирания животных // Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг. : Госиздат, 1924. С. 89–130.

Презент И. И. Теория Дарвина в свете диалектического материализма. Л. : Ленмедиздат, 1932. 32 с.

Против механистического материализма и меньшевиствующего идеализма в биологии. М.; Л. : Огиз- Госмедиздат, 1931. 104 с.

Проходский С. И., Гольдфельд И. А. Структурно-геоморфологические идеи Д. И. Соболева // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1973. № 4. С. 119–125.

Расницын А. П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М. : Наука, 1988. С. 191–207.

Савич-Заблоцкий К. Н., Лапкин И. Ю. Материалы к геологии донецкой перми. Харьков : тип. ХСХИ, 1948. 104 с.

Савич-Заблоцкий К. Н., Логвиненко Н. В., Ремизов И. Н. Памяти профессора Д. Н. Соболева // Минералогический сборник. Львов : Изд. Львов. геол. о-ва, 1949. № 3. С. 241–244.

Северо-Двинские раскопки профессора В. П. Амалицкого. Пг./Л. : Изд-во АН, 1921–1927. Вып. 1–5.

Соболев Д. Н. Фауна древнейших среднедевонских отложений Царства Польского // Протоколы заседаний и трудов о-ва естествоиспытателей при Варшав. ун-те. Отд. биол. 1900. С. 1–8.

Соболев Д. Н. Средний девон Келецко-Сандимирского кряжа // Материалы для геологии России. СПб., 1909. Т. 24. С. 41–53.

Соболев Д. Н. Наброски по филогении гониатов // Изв. Варшавск. политех. ин-та. 1914. Вып. 1. С. 1–194.

Соболев Д. Н. Геологические периоды // Природа. 1915. Июнь. С. 809–832.

Соболев Д. Н. Конспект фауны и стратиграфии верхнего неодевона Келецко-Сандомирского кряжа // Зап. Российск. минерал. об-ва. 1924а. Сер. 2. Ч. 52. С. 35–60.

Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины, 1924б. 203 с.

Соболев Д. Н. Проблема стратификации русского девона // Изв. РАН. Сер. А. 1925. С. 177–200.

Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. I. Геологические циклы. Киев: Книгоспілки, 1926а. 58 с.

Соболев Д. М. Еволюція і революція в історії органічного світу // Червоний шлях. 1926б.

Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. II. Эволюция и революция в истории органического мира. Киев: Книгоспілки, 1927а. 37 с.

Соболев Д. Н. Опыт построения ретикулярной градативно-комбинативной системы гониатитов // Наук. зап. по біології. Харьков, 1927б. С. 171–200.

Соболев Д. Н. Недра Украины // Естественные производительные силы УССР. Материалы к построению пятилетнего и генерального плана. Вып. 5. Харьков, 1928а. С. 27–86.

Соболев Д. Н. На путях к решению вопроса о происхождении железистых кварцитов Украинской и Центрально-Русской плиты (Обзор) // Тр. Харків. т-ва дослід. природи. 1928б. Т. 51. С. 105–157 (Наук. дослід. кафедра геології. Вып. 1).

Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. 3. О причинах вымирания организмов. Киев: Книгоспілки, 1928в. 74 с.

Соболев Д. Н. Эволюция как органический рост // Природа. 1929. № 5. С. 438–454.

Соболев Д. Н. Основные закономерности истории земли и жизни // Уч. зап. Харьков. гос. ун-та им. М. Горького 1948а Т. 26. С. 11–25. (Зап. НИИ геол., т. 9).

Соболев Д. Н. Геология УССР и соседних территорий // Уч. зап. Харьков. гос. ун-та им. М. Горького 1948б. Т. 26. С. 5–10. (Зап. НИИ геологии. Т. 9).

Спенсер Г. Основания биологии. Т. 1. СПб. : Изд. Н. И. Поляков, 1870. 370 с.

Список научных работ проф. Д.Н. Соболева. Опубликованные работы // Учен. зап. Харьков. ун-та. 1950. Т. XXXI. С. 11–14 (Зап. геол. ф-та, т. 10.).

Страхов Н. М. Основы исторической геологии. Ч. 1. М. : Госгеолиздат, 1948. 255 с.

Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции // Новые идеи в биологии. Пг., 1915. Вып. 8. С. 1–39.

Сушкин П. П. К морфологии черепа стегоцефала // Тр. I Всерос. съезда зоол., анатом., гистол. Пг., 1923. С. 130–138.

Сушкин П. П. Новые данные о древнейших наземных позвоночных и условиях их нахождения // Ежегодник Рос. палеонтол. о-ва. 1927. Т. 6. С. 99–103.

Талиев В. И. Организм, среда, приспособление. М.; Л. : Госиздат, 1926. 160 с.

Теория номогенеза. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Сборник критических статей / под ред. Б. М. Козо-Полянского. М. : Мос. Гос. Тимирязев. НИИ, 1928. 159 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 407 с.

Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л. : Наука, 1985. 544 с.

Уголев А. М. Естественные технологии биологических систем. Л. : Наука, 1987. 317 с.

Учение Дарвина и марксизм-ленинизм (к пятидесятилетию со дня смерти Дарвина). М. : Парт. изд-во, 1932. 135 с.

Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. 3-е изд. М. : Наука, 1977. 227 с.

Чернышёв Ф. Н. Материалы к изучению девонских отложений России // Тр. Геол. ком-та. 1884. Т. 1. № 3. СПб. : Тип. АН, 1884. 86 с.

Чернышёв Ф. Н. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тиммана. СПб. : Тип. М. Стасюлевича, 1902. Вып. 1. 749 + 3 с.; Вып. 2. 126 с. + 63 л. ил.

Шатский Н. С. Избр. тр. Т. 2. М. : Изд-во АН СССР, 1964. 720 с.

Шимкевич В. М. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма // Экскурсионное дело. 1923. № 4–6. С. 288–300.

Шмальгаузен И. И. Темп эволюции и факторы, его определяющие // Журн. общ. биол. 1943. Т. 4. № 5. С. 253–285.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М. : Наука, 1968. 451 с.

Юнгерман А. Е. Критические замечания к палеонтологическим работам Д. Н. Соболева // Зап. геол. Харьков. ун-та. 1955. Т. 11 (57). С. 7–16.

Яковлев Н. Н. Пять лет со дня смерти Д. Н. Соболева // Ежегодн. Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1956. Т. XV. С. 369–370.

Agassiz L. Contributions to the Natural History of the United States of America. Boston : Little, Braun & C°, 1857. Vol. LX + 452 p.

Beurlen K. Das Gesetz der Uberwiderkeit des Todes in der Biologie. Breslau : O. Borgmeyer, 1933. 114 S.

Boucot A. Punctuated Equilibrium versus Community Evolution // The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski & M. Ruse. Chicago ; London : The Univ. Chicago Press, 2009. P. 433–458.

Bubnoff S. N. Geologie von Europa. Bd. 1. Einführung. Osteuropa, Baltischer Schild. Berlin : Borntraeger, 1926. 322 S.

Dacqué E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin : G. Börnträger, 1921. VIII + 777 S.

Dacqué E. Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin : G. Börnträger, 1935. VIII + 486 S.

Gould S. J. The return of hopeful monsters // Natur. Hist. 1977. Vol. 86. P. 22–30.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.

Franz V. Zum jetzigen Stand der Theorie vom biotechnischen Fortschritt in der Pflanzen- und Tiergeschichte // Biol. General. 1951. Bd. 19. № 3. S. 368–385.

Hallam A. The Problem of Punctuational Speciation and Trends in the Fossil Record // The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski & M. Ruse. Chicago ; London : The Univ. Chicago Press, 2009. P. 423–432.

Jaekel O. Über verschieden Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena : Fischer, 1902. 60 S.

Kolchinsky E. I. D. N.Sobolev — Begrunder der ersten Konzeption des Synthetischen Neokatastrophismus // Darwinismus und / als Ideologie / Hrsg. U. Hossfeld & R. Brömer (Vorhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd 6). Berlin : VWB, 2001. S. 168–178.

Nägeli C. V. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Mit einem Anhang: 1. Die Schranken der naturwissenschaftlichen Erkenntniss; 2. Kräfte und Gestaltungen im molecularen Gebiet. München ; Leipzig : R. Oldenbourg, 1884. XI + 822 S.

Pavlov A. P. Le Crétacé inferieur de la Russia et sa faune // Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 1901. T. 16 (21). Liv. 3. P. 1–87.

Princehouse P. Punctuated Equilibria and Speciation: What Does It Mean to Be a Darwinian? // The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski & M. Ruse. Chicago; London: The Univ. Chicago Press, 2009. P. 149–175.

Ruse M. Punctuations and Paradigms: Has Paleobiology been through a paradigm shift? // The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology / ed. by D. Sepkoski & M. Ruse. Chicago; London: The Univ. Chicago Press, 2009. P. 518–527.

Salfeld H. Formänderung und Vererbung bei fossilen Evertebraten // Paläontologische Zs. 1922. Bd. 4. H. 1. S. 107–112.

Schindewolf O. H. Über die Siphonalbildung der Ammonoidea // Sitzber. Gesellsch. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 32–42.

Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisephincton // Neues Jb. Miner. 1925. Bd 52. S. 309–343.

Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie // Abhandl. der preuss. geol. Landesanst. Bd. 115. Berlin, 1929. 102 S.

Schindewolf O.H. Paläontologie, Entwicklunglehre und Genetik; Kritik und Synthese. Berlin : G. Börnträger. 1936. 108 S.

Schindewolf O. H. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart : E. Sweiizerbart, 1950. 505 S.

Schindewolf O. H. Über die möglichen Ursachen als großen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // Neues Jb. f. Geologie und Palaontologie. 1954. H. 10. S. 457–464.

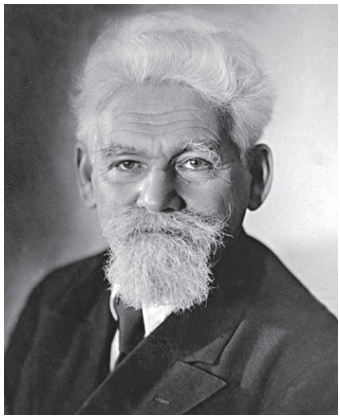
Schindewolf O. H. Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell. 1963. Bd. 114. T. 2. S. 430–455.

Sobolev D.N. Über den Fund von oberdevonischen Schwammen in Polen // Monatsberichte der Deutschen geologischen Gesellschaft, 1910. Bd. 62. № 1. S. 91–92.

Sobolev D. N. Über Clymenien und Goniatiten // Paläontologische Zts. 1914**.** Bd. 1. S. 348–376.

Глава 22
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ Л. С. БЕРГА

А. Б. Георгиевский



Своими трудами Л. С. Берг (1876–1950) известен прежде всего в сообществе ихтиологов и географов, но наибольшую популярность среди научной общественности ему принесла эволюционная концепция номогенеза, которая до сих пор вызывает далеко не однозначную реакцию и сохранит такую полифонию отношений к ней, видимо, еще долгое время. Критическое острие его концепции было направлено против селекционизма, в противовес которому Берг представил свое видение эволюционного синтеза.

Своеобразие подхода Берга заключалось в объединении под одним идейным куполом — принципом номогенеза («эволюции на основе закономерностей») — основных положений разных эволюционных концепций, что и давало право автору квалифицировать свою концепцию как открыто антидарвинистскую. Данный феномен не случаен, так как творчество Берга в области эволюционных исследований демонстрирует новизну научного поиска, широкую эрудицию, способность к оригинальным обобщениям, уважение к оппонентам — качества, высоко ценимые научным сообществом.

По замыслу составителей настоящего издания, для полноты картины о создателях эволюционного синтеза в него следовало включить не только сторонников селекционизма, но и представителей альтернативных направлений. Сравнительный анализ их творчества позволяет вскрыть особенности противоречивого характера развития эволюционной мысли в XX столетии. Насколько своеобразным был синтез Берга, каковы его концептуальные истоки и какое значение он имеет для развития эволюционных исследований — эти и другие вопросы рассматриваются в настоящей статье в общем контексте формирования синтетической теории эволюции

Биографический очерк

Лев Семенович Берг родился 2 (14) марта 1876 г. в семье нотариуса Симона Григорьевича Берга в г. Бендеры Бессарабской губернии. В автобиографической записке Берг (1955) отмечал, что в то время г. Бендеры с населением около 50 тысяч жителей представлял собой обычный провинциальный

уездный город Российской империи с неухоженными улицами и отсутствием учебных заведений, за исключением женской прогимназии. В семье Симона Берга было три дочери и один сын. Об отце Лев Семенович вспоминал с большой теплотой, называл его одним из самых замечательных людей и считал себя счастливым, если хотя бы в чем-то был похожим на него. Отец отличался трудолюбием, сдержанностью, добрым характером, увлеченностью чтением литературы — чертами, в полной мере унаследованными сыном в его жизни и творческой деятельности.

В 1885 г. Льва Берга зачислили в приготовительный класс классической гимназии в г. Кишиневе, в которой доминировало преподавание классических дисциплин и особенно «ныне мертвых» языков (древнегреческого, латинского, церковно-славянского), муштра и надзирательство. Постоянный контроль за «инакомыслящими» не обошел и Берга-гимназиста, у которого были обнаружены запретные книги «История древних и средних веков», журнал «Неделя», другая не учебная литература, и отцу послали предписание для увещевания сына.

Вместе с тем среди учителей кишиневской гимназии выделялся своей эрудицией и преподавательским талантом лингвист Е. Ф. Будде, позднее профессор Казанского университета и член-корреспондент Петербургской академии наук. В гимназии Берг освоил немецкий и французский языки, которые в дальнейшем пригодились для знакомства с мировой литературой, а также греческий и латинский для чтения текстов в оригинале и работе по вопросам систематики. Уже в период обучения в гимназии у него проявился интерес к познанию животных и растений при посещении зоологического, сельскохозяйственного и кустарникового музеев Бессарабского губернского земства, экскурсиях в окрестности Бендер, наблюдениях за жизнью рыбаков на берегах Днестра.

В 1894–1898 гг. Берг — студент естественного отделения физико-математического факультета Московского университета. В то время дорога в столичные университеты лицам еврейской национальности была закрыта. Исключение составляли «инородные» абитуриенты, закончившие классическую гимназию с золотой медалью, что и открыло юному Бергу дверь в университет второй столицы Российской империи. Первоначальный интерес Берга к химии уже в скором времени сменился увлечением биологическими дисциплинами, и, видимо, не без влияния преподавателей, составлявших цвет отечественной биологической науки (Д. Н. Анучин, В. И. Вернадский, С. А. Зернов, М. А. Мензбир, А. П. Павлов, П. П. Сушкин, К. А. Тимирязев). Так, о Сушкине Берг отзывался как о самом выдающемся из современных зоологов, восхищался работами Тимирязева по физиологии растений, а также его знаменитой книгой «Ч. Дарвин и его учение». Много времени уделяется систематике высших растений, собиранию гербариев, орнитологии, кристаллографии, минералогии и геологии.

Широкий диапазон научных интересов дополнялся экспедиционной деятельностью. На последнем курсе Берг направляется Московским обществом акклиматизации в рыбоводные исследования на Урал, а затем в Западную Сибирь, Казахстан и Среднюю Азию. Научным итогом этих путешествий были

опубликованные в 1898 г. заметки об искусственном разведении севрюги, ихтиофауне азиатских регионов России, соленых озерах Омского уезда. Работа о соленых озерах написана совместно с коллегами по экспедиции В. С. Елпатьевским и П. Г. Игнатьевым.

Приобретенная известность талантливого исследователя и золотая медаль после окончания университета, казалось бы, открывали беспрепятственные возможности для последующей научной карьеры. По традиции перспективные выпускники продолжали деятельность в стенах родных университетов, проходили стажировку в заграничных лабораториях и научных станциях, получали доцентские и профессорские звания, академиков и авторитет маститых ученых. Однако ни основательный «послужной» список, ни рекомендации крупнейших ученых не смогли пробить препоны для продвижения Берга по академической лестнице. Причиной тому оказалась вся та же «несовместимость» научной карьеры с национальной принадлежностью.

Берг не остановился перед произволом шовинистической политики в области науки и просвещения, царившей в Российской империи. Научную деятельность он продолжил в отдаленных ее окраинах — в разных регионах Средней Азии. Неукротимая энергия и стремление к научным поискам придавали молодому Бергу силы противостоять невзгодам и трудностям провинциального бытия.

С 1899 по 1903 г. по заданию департамента земледелия он работал на должности смотрителя рыбных промыслов на Аральском море, но далеко не ограничивался выполнением официальных обязанностей. На протяжении этих лет он исследовал гидрологию и географические особенности Арала, его ихтиофауну и историю образования, по результатам работы делал доклады в научных сообществах Петербурга. Итоги биологических и географических исследований публикуются в двух монографических изданиях (Берг, 1905, 1908). За исследования по Аральскому морю Русским географическим обществом Бергу присуждается золотая медаль П. П. Семенова-Тян-Шанского. Академия наук отметила монографию «Аральское море» премией имени известного русского геолога Г. П. Гельмерсена. Монография была представлена в качестве диссертации на соискание степени магистра географии, блестяще защищенной на физико-математическом факультете Московского университета. По предложению Д. Н. Анучина, В. И. Вернадского, А. П. Павлова и других известных ученых, диссертанту была присуждена степень доктора наук. В эти же годы Берг предпринимал экспедиции на озера Балхаш и Иссык-Куль, изучал своеобразие фауны, климатических условий, морфологии берегов, истории данных водоемов, публиковал отчеты о проделанной работе.

С 1904 г. начался новый период в биографии Берга, связанный с переездом в Петербург, творческая деятельность в котором продолжалась до конца дней. С 1905 по 1913 г. он руководит отделом рыб, амфибий и рептилий Зоологического музея Императорской Академии наук. Не прерывается и активная экспедиционная деятельность на Аральском и Баренцевом морях, ледниках Туркестанского хребта, на Кавказе и в Закавказье, в Черниговской губернии. По материалам экспедиций опубликован ряд работ об усыхании внутренних водоемов Азии, планетарном изменении климата, разделении азиатской части

России на ландшафтные зоны, образовании лёссовых отложений, сезонных расах у рыб. Вопросам географии и ихтиологии уделялось внимание и в заграничных поездках. В Швейцарии исследовались особенности горного оледенения, в Норвегии — миграции морских рыб.

В 1915 г. Русское географическое общество отмечает заслуги Берга высшей наградой — Большой золотой (Константиновской) медалью, Московское общество естествоиспытателей избирает его почетным членом.

В то время обычным явлением было совмещение одним ученым должностей преподавателя и руководителя учебными подразделениями в разных вузах и даже в разных городах. С 1913 г. Берг читал курсы лекций по ихтиологии и гидрологии в Московском сельскохозяйственном институте и по географии в Петроградском университете. Д. Н. Анучин приглашает его на работу в Московский университет с надеждой заменить себя на должности заведующего кафедрой географии. В ответ Берг высказывает искреннее пожелание своему учителю продолжать быть лидером «русской географии» и к тому же ссылается на полученное им приглашение работать в Петроградском университете.

В 1918 г. в Петрограде был организован Географический институт, в котором совмещались учебные и научные функции; в 1925 г. он вошел в состав Ленинградского университета на правах первого в нашей стране географического факультета с тремя отделениями: общей географии, экономической географии и этнографии. На протяжении многих лет Берг заведовал кафедрой физической географии в ЛГУ. Он разработал и опубликовал курс лекций «Учения о ландшафте», который неоднократно переиздавался с дополнениями новейшим материалом. Наряду с адаптированной к студенческой аудитории книгой «Природа СССР» этот курс до сих пор остается в списке востребованной учебной литературы.

Деятельность в области географического образования совмещается с участием в создании Гидрологического института в Ленинграде (1919), в котором Берг руководил озерным отделом и был редактором «Известий Гидрологического института». Одновременно он продолжал работу в Зоологическом институте АН СССР. Усиление внимания руководящих органов страны к практическому использованию научных исследований не обходит и деятельность Берга. В 1922–1934 гг. он заведует отделом прикладной ихтиологии в Государственном институте опытной агрономии (с 1930 г. Институт рыбного хозяйства), где на основе собранных ранее и новых данных экспедиционных исследований разрабатывает правила рыболовства в бассейне Аральского моря. В первой половине 1920-х гг. Берг публикует труды по теории эволюции, основное содержание которых составляет концепция номогенеза.

В 1934 г. Берг оставляет работу в прикладной ихтиологии и возвращается в Зоологический институт, в котором на протяжении оставшейся жизни руководит лабораторией ихтиологии. О причинах возвращения к академической науке можно предполагать, учитывая два обстоятельства. По своему призванию Берг был не кабинетный камеральщик, а исследователь, общавшийся с природой и разрабатывавший рекомендации практического использования научных результатов. И все же влечение к научным исследованиям составляло цель его жизни, которую он воплощал в реальность при любых возможностях.

Не следует забывать и то, что начало 1930-х гг. было непростым временем в становлении хозяйственной жизни в стране, где практические рекомендации ученых находились под особо пристальным вниманием. Особенно это относилось к сельскому хозяйству, подъем которого был нацелен на удовлетворение потребностей голодающего населения в кратчайшие сроки и с наименьшими затратами. Эффективность сельскохозяйственного производства, напрямую связанная с урожайностью зерновых и овощных культур, продуктивностью рыбных и охотничьих промыслов, успехами в интродукции животных и растений, во многом зависела от «капризов» природы, которые с точностью предугадать было невозможно, и любые просчеты с прогнозами могли стоить жизни для тех, кто сам попадал в «невод» репрессивной политики.

Научный авторитет Берга в области географических и ихтиологических исследований подтверждается признанием заслуг на уровне официальных научных организаций и приглашений на международные форумы. В 1928 г. он избирается членом-корреспондентом, в 1946 — действительным членом АН СССР, удостоен звания заслуженного деятеля науки РСФСР, в 1940 г. избирается президентом Географического общества и остается на этом посту до конца своей жизни. За фундаментальный труд «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран», опубликованный в четырех изданиях, ему присуждена Сталинская премия I степени. В 1926 г. ученый участвовал в работе Тихоокеанского конгресса (Япония), а в следующем году — Лимнологического конгресса (Италия). Азиатское общество Индии наградило его золотой медалью за исследования животных видов Азии. Многие научные организации в нашей стране и за рубежом избирали Берга своим почетным членом.

Жизненный путь Берга завершился 24 декабря 1950 г.

Особенности научного мышления Л. С. Берга

Научные открытия делают отдельные ученые или организованные группы исследователей, и диктуются они в своем генезисе комплексом факторов когнитивного и социального характера, в том числе особенностями индивидуального и коллективного мышления. В образно-поэтической форме этот феномен удачно выразил популярный бард Б. Окуджава в словах «каждый пишет, как он дышит». К своеобразию и индивидуальной уникальности творчества Берга данный афоризм приложим в полной мере.

Природное дарование, любознательность в поисках нового и необычного, цепкая память, натуралистический интерес, склонность к обобщениям, эмоциональное восприятие вновь увиденного были присущи будущему ученому с детства. Владение несколькими языками (немецким, французским, греческим, латинским) еще в гимназические годы, как отмечалось, способствовало в будущем обогащению знаний на мировом уровне.

Уже в первых печатных работах Льва Берга проявилось разностороннее внимание к объектам научного поиска. В них отражены результаты собственных исследований биологии размножения шелковичных червей, искусственного разведения щуки и севрюги, описания ихтиофауны среднеазиатских регионов России.

Еще в период пребывания в университете он становится известным в сообществе отечественных ихтиологов. В то же время начинает усиливаться интерес Берга к географии, которая составит другую главную область научной деятельности.

В дальнейшем диапазон увлечений самой разнообразной тематикой становится необычайно разносторонним. В одной из биографических работ (Правдин, Чепурнов, 1956, с. 3) приведено весьма внушительное их перечисление: географ, зоолог, ихтиолог, климатолог, почвовед, геолог, палеонтолог, археолог, зоогеограф, лимнолог, ботаник, краевед, этнограф, историк, филолог, тонкий критик, педагог, специалист в других науках, включая топонимию, гляциологию, философию, картографию, большой знаток художественной литературы. О широте научных и многих других интересов Берга свидетельствуют многочисленные статьи и заметки, к примеру: «Названия рыб и этнические взаимоотношения славян» (1948), «Синтез иодоформа актиномицетом» (1951), «Пушкин и география» (1937), «О необходимости бережного отношения к русскому научному языку» (1947), «Первая поборница женской свободы в Казахстане» (1946). В приведенном перечне научных интересов Берга нет упоминания о том, что он был еще и биологом-эволюционистом, широко использовавшим метод историзма в своих конкретных исследованиях (сравнительная морфология и экология рыб, ландшафтоведение, палеоихтиология).

Какие же мотивы определяли такую активную и необычайно разностороннюю научную и литературную деятельность? Несомненно, творческий потенциал был заложен от природы, но вместе с ним трудолюбие и стремление к достижению цели приводили к должным результатам. Ведущими стимулами к научным пристрастиям были такие личностные факторы, как стремление к поиску универсальных причинных связей в природе, системное и историческое мышление, приверженность к известному правилу в поисках истины «подвергай все сомнению». Все эти личностные качества, сработавшие вместе, во многом способствовали созданию концепции номогенеза, на которое было затрачено немало таланта, эрудиции и упорства.

Характеристика Берга как ученого с очень широким кругозором дополняется воспоминаниями о связанных с ней личностных качествах. В наиболее полном биографическом очерке (Мурзаев, 1976) описание научной деятельности Берга начинается со «штрихов к портрету», в числе которых выделяются *энциклопедичность* и *систематизация* знаний, *широкий* подход к освещению всех вопросов и четкие *выводы* по теме исследования, поиски *причинной* обусловленности явлений и процессов, постоянное внимание к *историческому* методу, простая и доступная для понимания форма изложения своих трудов, указание на неразрывность теории и практики и следование ему на деле, публичное общение с аудиторией, повседневное занятие научной работой.

Для создания концепции номогенеза Берг мобилизовал обширную эрудицию в биологических науках, географии, этнографии, археологии, лингвистике. Богатый багаж знаний в единстве со способностями к обобщениям явились источником для размышлений над основополагающими идеями данной концепции. При этом сам он подчеркивал сугубо позитивистскую методологию своих исследований и опору на исключительно индуктивный метод. «В настоящей работе («Номогенезе». — *А. Г.*) не предлагается никаких гипотез: факты

говорят сами за себя ... в этой книге автор всегда стремился стоять на почве строгой науки, не отклоняясь в сторону метафизических гипотез» (Берг, 1977, с. 96). Объемная коллекция таких фактов, собранных в доказательство концепции номогенеза, подтверждает осуществленный Бергом эволюционный синтез в широком понимании, то есть как синтез междисциплинарный, состоящий в обобщении данных разных наук в ключе единого принципа «эволюции на основе закономерностей».

Нацеленность на обнаружение *закономерностей* в самых разных природных явлениях — другая характерная черта научной деятельности Берга. К примеру, закономерными комплексами объектов живой и неорганической природы являются ландшафты, их изучение составляет основу географии (Берг, 1958, с. 112). «Целью географического исследования является отыскание связей и законностей, какие существуют между распространением отдельных, интересующих географа, вещей ...» (там же, с. 116). Эта особенность мышления Берга прямым образом выводила на создание теоретической конструкции под названием «номогенез».

Еще одна черта, уже скорее личностного плана, проявившаяся в выдвижении новой концепции в качестве антипода всем направлениям эволюционизма, заключалась в активной роли оппонента во многих областях науки. Берг возражал П. А. Кропоткину и Э. Хантингтону по поводу усыхания пустынь и других ландшафтов, ссылаясь на динамику водного баланса в доледниковый и послеледниковый периоды. Критически обсуждал он проблему сходства и своеобразия фауны Старого и Нового Света, решение которой связывали с гипотезой А. Вегенера о раздвижении материков. Берг полемизировал со сторонниками гипотез о морском происхождении животных Байкала, приводя доказательства эндемичности его состава как результата эволюции в условиях длительной изоляции. В большей части научных споров он убеждал в своей правоте ссылками на непререкаемый фактический материал, значительно реже прибегал к логике теоретических рассуждений. Апофеозом дискуссионного мастерства Берга в этой же манере явилось его выступление против всех эволюционных доктрин, прежде всего дарвинизма, но не с «голой и зряшной критикой», а с использованием многих элементов из них для построения концепции номогенеза в духе нового эволюционного синтеза.

В заключение очень краткого рассказа о личностных качествах Берга-ученого отметим его научную скромность по поводу собственных эволюционных идей. В предисловии к книге «Номогенез» об этом сказано отчетливо и просто: «Многие из развиваемых мною соображений были уже высказаны другими авторами. Но вопросы приоритета меня здесь меньше всего интересуют, и если даже окажется, что все мои доводы были уже высказаны другими, то я наперед отказываюсь от всяких притязаний на “приоритет”» (1977, с. 95). Подтверждением такого мнения об авторских правах на концепцию номогенеза является и то, что после ее публикации Берг никогда не возвращался к ней ни с дальнейшими доказательствами своей правоты, ни с раскаянием по поводу оглушительной критики.

Упоминание о личностных характеристиках автора «Номогенеза» было уместно, поскольку в этом сочинении отразились многие черты Берга, с одной

стороны, как серьезного ученого, собравшего массу фактов в доказательство номогенеза, с другой — интересующегося проблемами в общем-то в непрофессиональной для него сфере науки.

Биологические исследования с элементами номогенетических идей

Профессиональные интересы Берга равным образом укладывались в области биологии и географии, и трудно сказать, каким из них он отдавал предпочтение. О своем распорядке дня в беседе со студентами он отвечал: «...днем я работаю в Зоологическом институте Академии наук СССР, где занимаюсь рыбами, а вечера у себя дома посвящаю географии» (цит. по: Мурзаев, 1976, с. 12).

В творчестве Берга-биолога отчетливо выделяются четыре основных направления: ихтиология, биогеография, палеонтология, теория эволюции, в разработку каждого из которых он внес значительный по содержанию вклад, имеющий историческое и актуальное значение. Обширная эрудиция в этих областях биологии была источником для приведения в систему фактического материала под лозунгом «наука — есть систематизированное знание» (Берг, 1922в, с. 11). С философской точки зрения подобная установка была открыто позитивистской и послужила призывом для построения систематики без привлечения филогенетического принципа и даже вопреки ему. Так позитивистское мышление, сводящее «содержание и смысл» науки к систематизированной классификации объектов, мирно уживалось с умозрительной концепцией номогенеза, в которой делалась попытка вскрыть глубокие взаимосвязи причин и закономерностей в природе.

Труды Берга по ихтиологии охватывают обширный круг вопросов: систематику и анатомию рыб, биологию размножения, экологию и географическое распространение, палеонтологию, эволюционные аспекты этих направлений, прикладное значение исследований. Среди них капитальные издания по региональной ихтиофауне, включающие сведения о таксономии и систематике рыб, особенностям экологии и географии ареалов, природным закономерностям их формирования.

В исследованиях биогеографии рыб выделяются три взаимосвязанных явления: миграционные процессы, сезонные расы и жизненные формы, приводимые в доказательство непреложности законов номогенеза. Изучение проходных рыб (лососевые, осетровые, миноги) привело к открытию озимых и яровых рас, что было использовано другими авторами при характеристике структуры вида и способов экологического видообразования (Завадский, 1968, Шмальгаузен, 1968).

Разносторонние интересы в области биогеографии позволили выдвинуть концепции, объясняющие закономерности в распределении водной фауны по широтному и меридиональному направлениям, которые были названы биполярным (Берг, 1920) и амфибореальным (Берг, 1934) распространением. В первом случае речь идет о сходной по видовому составу и экологии фауне в северных и южных акваториях и отсутствии ее в промежуточных областях, во втором — о наличии таковой в восточных и западных регионах нашей страны и отсутствии на просторах Сибири.

Естественное объяснение прерывистости ареалов Берг нашел в эволюционном прошлом викарных (пространственно замещающих) видов, связанным с глобальными климатическими изменениями. После смены ледникового времени интерстициальным периодом с потеплением климата на ранее сплошном ареале водных организмов холодостойкие формы сохранились в ближе расположенных к северу и югу биотопах (отсюда термин «биполярное распространение»). Вполне природное истолкование феноменов биполярности и амфибореальности не стало у Берга препятствием для использования их затем в качестве иллюстрации каких-то имманентных (номогенетических) закономерностей в пространственном расселении животных.

Берг обратил также внимание на закономерности географической (клинальной, по Дж. Хаксли) изменчивости организмов по мере продвижения ареалов с севера на юг: увеличение числа видов и внутривидовых форм у рыб, уменьшение количества лучей в плавниках, усиление яркости окраски (правило Глогера). Клинальный характер изменчивости с давних пор служил фактическим аргументом и у дарвинистов, и у механоламаркистов, с равным правом указывающих на роль внешней среды в адаптациогенезе, и до сих пор этот вопрос остается дискуссионным в силу многих исключений из правила. Возможно, по этой причине Берг не слишком приближал к доказательствам номогенеза закономерности клинальной изменчивости.

Много внимания уделял Берг эволюционной интерпретации данных палеонтологии, в частности ископаемым рыбам и их соотношению с филогенией других позвоночных, в том числе и для обоснования концепции номогенеза. Так, он ссылался на описанные А. П. Павловым явления своеобразного «опережения» онтогенией предков филогении потомков одной и той же группы организмов. Изучая эволюцию внутренней скульптуры раковины у нижнемеловых аммонитов, Павлов сделал вывод, что *Kepplerites* не повторяют признаки предков, согласно принципу рекапитуляции, а как бы «предсказывают» признаки потомков *Cosmoceras,* и назвал данное явление «филогенетическим ускорением».

Вслед за Г. Осборном, истолковавшим подобные наблюдения в качестве доказательства внутренней запрограммированности эволюции органов с их полезностью в будущем, идея филогенетического ускорения обсуждается Д. Н. Соболевым (1914) с привлечением дополнительного материала и под названием «закона предварения признаков» становится одним из краеугольных камней концепции номогенеза Берга. «Предварение признаков, — по его словам, — представляет собой, пожалуй, самое яркое и фундаментальное доказательство того, что эволюция протекает на основе внутренних причин, не имеющих ничего общего с естественным отбором» (1922б, с. 110).

В доказательство номогенетического характера параллельного развития и полифилии приводятся материалы по исследованиям происхождения наземных позвоночных. К примеру, параллельная эволюция двоякодышащих и амфибий более чем наглядно показывает причинную обусловленность ее внутренними, заложенными в организмах силами. «Одного приведенного примера параллелизма достаточно, чтобы обнаружить полную несостоятельность теории отбора случайных изменений» (1977, с. 192) — таков радикальный вывод на одном только факте в контраверзу дарвинизму и в пользу концепции номогенеза.

Таким образом, данные из различных областей зоологии, ботаники, биогеографии, палеонтологии трактовались в новом свете с целью привлечь внимание к необходимости пересмотра устаревших учений и возможности сделать это принципиально новыми подходами, в том числе на основе широкого междисциплинарного синтеза.

Творчество Берга в области эволюционных исследований приходится на первую половину 1920-х гг., когда формирование эволюционного синтеза в современном его понимании еще только начиналось. В этот короткий период он издал все свои труды по концепции номогенеза: две книги (1922а, б) две брошюры (1922в, г), содержание первой из которых в сокращенном варианте было опубликовано раньше (1921). Кроме того, в печати появилась серия статей (1919, 1922д; 1924а, б; 1925а, б), в которых обсуждались вопросы, имеющие отношение к обоснованию концепции. Последнее выступление Берга как своеобразный эпилог к идеям номогенеза прозвучал на III Всероссийском съезде зоологов, анатомов и гистологов в 1927 г. (Берг, 1928). Впоследствии, как упоминалось, он никогда не возвращался к ним, вообще мало интересовался вопросами в области теории эволюции, сосредоточив свою основную деятельность в ихтиологии и географии. Во вступительной статье ко второму тому академического издания сочинений Ч. Дарвина (Берг, 1936) он предупреждал читателя, и, видимо, не только его, что эволюционных вопросов он не касается, а комментирует исключительно зоологические труды великого натуралиста.

Эволюционный синтез в трудах Л. С. Берга

Предпринятый Бергом эволюционный синтез явился беспрецедентной по охвату теоретических положений и фактического материала попыткой представить новое учение в противовес всем ранее выдвинутым. Однако квалифицированная критика большинства из них не увенчалась желаемым результатом и широким признанием его собственной концепции эволюции. Парадоксальным было, с одной стороны, резко негативное отношение к предшествующим «теориям» эволюции, с другой — включение в состав своего учения многих положений из них. Сущность эволюционного синтеза Берга состояла в эклектической смеси этих положений с попыткой модернизировать их и приспособить, как казалось автору, к принципиально новой эволюционной схеме, призванной объяснить множество явлений, не укладывающихся в ранее принятые догмы.

Эволюционные взгляды Берга в разных аспектах упоминались и излагались на страницах публикаций его противников и сторонников, соответственно с их критикой и признанием заключенных в них глубоких мыслей. Достаточно подробно содержание концепции номогенеза и ее место среди эволюционных учений рассмотрены в статье Завадского и Георгиевского (1977), поэтому здесь прокомментируем основные положения в контексте темы настоящей работы.

Нельзя сказать, чтобы в истории биологии и до выступления Берга не предпринимались попытки создания эволюционных синтезов. Уже первая концепция эволюции Ж.-Б. Ламарка имела в своем остове относительно систематизированную композицию представлений о причинных факторах исторического

развития живой природы. Стержнем ее был принцип последовательной по морфофизиологическому усложнению градации форм, причинно обусловленной внутренне заложенной в организмах тенденцией к прогрессу. Факты отклонения от нее в явлениях регрессивной эволюции, а также необходимость объяснения конкретных факторов в возникновении адаптивных признаков организации заставляли Ламарка конструировать дополнительные пристройки к главному зданию в виде законов прямого приспособления у низших животных и психогенного формообразования у высших с наследованием приобретенных такими способами признаков. Подобного рода эволюционный синтез для того времени был значительным достижением, хотя и строился на ошибочном основании. Дарвин предложил принципиально другой вариант синтеза, который составил в последующее время фундамент синтетической теории эволюции. Историческим фрагментом ее было объединение ранними генетиками мутационной концепции с принципом отбора.

Все предыдущие попытки создания эволюционного синтеза, за исключением концепции Ламарка, разных направлений неоламаркизма, ламаркодарвинизма и мутационизма, Бергом были отвергнуты, и он предложил более расширенную схему, построенную на системе постулатов, взятых, как уже отмечалось, из разных доктрин.

Одной из центральных в биологии и философии издавна считалась проблема органической целесообразности (адаптивной организации), объяснение которой пытались отыскать в телеологических построениях, пока не появилась дарвиновская концепция. Берг посчитал ненаучными любые претензии на решение этой проблемы и взамен предложил принцип изначальной целесообразности, как ни странно, раскритикованный им самим при анализе телеологических учений. В системе его взглядов идея об изначальной целесообразности принималась как постулат, со ссылкой на то, что имманентно присущая организмам способность к целесообразным реакциям заключена «в стереохимических свойствах белков протоплазмы» (1977, с. 309). Это свидетельствовало не только о недостаточной осведомленности в функциональной структуре белков, но и о попытке решить сложнейшую проблему росчерком пера.

К моменту написания «Номогенеза» была известна стереохимическая структура белковых молекул (Иванов, Шамин, 1982), с которой связаны конформационные, то есть зависимые от пространственного расположения в ней атомов и радикалов, химические и биологические свойства. Однако эти проявления имеют место на уровне биохимических процессов, и сводить все эволюционные преобразования к этому уровню означало собой крайнюю форму редукционизма. В конце 1930-х — начале 1940-х гг. вырисовывались основные положения молекулярной биологии, несколько позднее открывается тайна генетического кода и биосинтеза белков на основе комплементарных связей между нуклеотидами и аминокислотами. Разрабатывается теория самоорганизации живых систем на макромолекулярном уровне, в которой существенное значение отводится исходным предпосылкам в структуре белковых молекул для их эволюции (Жданов, 1981; Эйген, 1973). В итоге становится очевидным, что эволюционные изменения на самом нижнем этаже организации живого определяются изменениями нуклеопротеидных комплексов и других биоорганических соединений,

участвующих в обмене веществ. Однако эти изменения не обусловлены прямым адаптивным воздействием среды, а проходят через «горнило» отбора, осуществляемого на организменном и популяционном уровнях.

Другим исходным положением концепции номогенеза явилось утверждение, что эволюция есть «развертывание уже существующих задатков». Здесь на филогенез распространялась высказанная еще за два столетия преформистами идея о запрограммированности онтогенеза. В аргументации этого постулата Берг ссылался на утверждение В. Бэтсона о «распаковке» генов, которые действительно проявляются в фенотипе при соединении рецессивных аллелей в гомозиготе. От данного постулата был один шаг до экстраполяции на филогенез генетически закодированного онтогенеза, о чем уже не раз говорили и до Берга.

Заимствованным тезисом было и утверждение о видообразовании путем резких скачков — макромутаций. Раскритиковав мутационизм Г. де Фриза, Берг тем не менее принял его экспериментальные доводы в пользу якобы реального видообразования через макромутации и прямой отбор. Еще более ему импонировали «мутации Ваагена» или массовые преобразования целых популяций под влиянием изменений ландшафта. Ландшафтоведение было одним из приоритетных направлений в биоценологических исследованиях Берга, в которых взаимосвязь биотического и всех других средовых компонентов у автора «Номогенеза» не могла быть обойдена без комментариев в духе идей старого и нового механоламаркизма.

Еще одним постулатом концепции номогенеза было убеждение в полифилетическом происхождении таксонов, акцент на доминирующую роль параллелизмов и конвергенций в противоположность одному из основных положений дарвинизма о генеральном в эволюции дивергентном развитии. Этот постулат можно расценить в качестве «филогенетической находки», так как в предшествующий период о полифилии и других названных направлениях эволюции в столь категоричной форме вроде бы никто не высказывался. Положение о том, что многообразие форм уже исходно первично и что большинство из современных групп организмов имеют совершенно независимые от всех других филумов исторические корни в археозое, что даже самые очевидные степени сходства не объясняются генеалогическим родством, не было доказано Бергом. Полученные в последующее время более углубленные данные о параллельной и конвергентной эволюции, чем те, которыми располагал классический дарвинизм, а также расчленение ряда крупных таксонов по их полифилетическому происхождению, считавшихся монофилетическими, ни в коей мере не могут служить подтверждением постулатов о полифилии и параллелизмах как всеобщих и первичных законах эволюции.

Перечисленные и другие постулаты концепции номогенеза, почти все заимствованные из предшествующих учений, достаточно известны, и нет необходимости в дальнейшем их рассмотрении. Возникает вопрос, какими мотивами руководствовался автор, столь неожиданно представивший концепцию, вызвавшую столь живую дискуссию.

В какой-то степени это связано с тем, что адаптивные морфофизиологические или поведенческие модификации представлялись таинственным феноменом, заключенным где-то внутри организма. Разве не загадочными вы-

глядят реакция хамелеона почти мгновенно изменять окраску соответственно изменению цветового фона среды, гусеницы — принимать позу в форме сухого сучка, массовая миграция бабочки-монарха для размножения на очень локальной территории из Канады в Мексику. Принять селекционистское объяснение означало признать случайное и, следовательно, опять-таки чудесное, например, в мимикрии совпадение подражателя и модели. Размышляя над подобными фактами, Берг избрал более простой вариант — принцип изначальной целесообразности, в котором телеология мирно уживалась с механоламаркизмом.

Не менее загадочными выглядели факты определенной направленности (параллелизмов), и особенно эволюции, к некоторому общему финалу (конвергенции) у генеалогически разных групп. Эти факты Берг обсуждал с особенным вниманием, и ему импонировала идея о внутренней силе, заложенной в таинственном законе «автономического ортогенеза», хотя он не задумывался над причинным объяснением этого закона. Извлекая «законы» из трудов предшественников, Берг при их истолковании не всегда придерживался разграничения между понятиями закона и закономерности. В большинстве случаев под законом он понимал «последовательность или связь явлений, состоящую в том, что при повторении одних и тех же обстоятельств наблюдаются те же самые явления», и это дает возможность предсказывать ход событий (1977, с. 171). Закон трактуется им в виде цепи последовательных, вытекающих одно из другого и повторяющихся явлений при наличии соответствующих условий. Отождествление закона с закономерностью было принято в философской литературе, и отсюда вытекает вольное обращение с этими понятиями по всему тексту «Номогенеза». Термин «закон» приближается все-таки к обозначению причинных факторов процессов функционирования и развития, а термин «закономерность» относится к характеристике результатов, последствий их действия. В концепции номогенеза не было необходимости говорить о причинных законах, они просто подменялись ни к чему не обязывающими постулатами (законы автономического ортогенеза, изначальной целесообразности, филогенетического ускорения) и в таком виде подавались в качестве имманентно присущих живому закономерностей. Впрочем, словесная казуистика мало что дает для содержательного анализа.

В книге об универсальной картине мира в специальной главе «Филогенетические закономерности» Б. Ренш (Rensch, 1977, S. 117) перечисляет авторов XIX в., использовавших слово «закон» для выдвижения многих понятий, вошедших в историю эволюционных исследований. Его употребил Ж.-Б. Ламарк для обозначения «законов» упражнения-неупражнения органов и наследования признаков, внутренне заложенной тенденции к прогрессу. Ч. Дарвин писал о законе коррелятивной изменчивости, о соответствии плана строения и генеалогического родства. Э. Геккель сконструировал серию законов, в том числе основной биогенетический закон. М. Вагнер говорил о законе миграции организмов, Э. Коп — о законе неспециализированных предков. По словам Ренша, все эти и выдвинутые позднее «законы», например в работах Берга (Berg, 1926), реально действуют, но не в абсолютной форме, подобно физическим и химическим законам, а в небольших исключениях в зависимости от обстоятельств. Какие исключения и обстоятельства имеются в виду, не поясняется.

В новейшее время в эволюционных исследованиях, заключает Ренш, все эти названия со словом «закон» пытаются избегать, более уместно говорить о «регулярностях» (Regelhaftigkeit).

Восприятие номогенеза: история с продолжением

С каких бы позиций ни оценивать творчество Берга в решении эволюционных проблем, указывая на ошибки и позитивные моменты, оно остается событием не только в истории науки. В 1950–1970-е гг. наблюдается оживление интереса к идеям номогенеза, вначале за рубежом и следом в нашей стране, в связи с общим подъемом эволюционных исследований. На этот период приходится интенсивная разработка основных положений СТЭ, сформулированных в предыдущее десятилетие, соответственно усиливается и оппозиция, в которой заметное, хотя и не ведущее место, занимают попытки реанимировать номогенез в свете новейших данных из разных областей знания и даже всплеск активности в разработке его идей, приведших к появлению неономогенетических трактовок эволюции. Термин «неономогенез» предложен (Завадский, Ермоленко, 1966) для обозначения довольно многочисленных выступлений после Берга, объединяемых твердыми убеждениями об эволюции как внутренне запрограммированном процессе, попытками реставрировать сугубо структурный (номотетический) принцип систематики с привлечением новых данных биологических наук и вовлечением сюда дисциплин небиологического профиля (биофизики, кибернетики, теории систем, лингвистики). Среди его сторонников можно выделить группы соратников Берга, его последователей и т. д.

В то же время к лагерю соратников Берга относится немногочисленная группа его единомышленников, выступивших почти одновременно с публикациями, в которых развивались идеи, по существу повторявшие положения его концепции, близкие к ней или просто поддержавшие новое начинание в области эволюционной мысли. Фактическая аргументация черпалась из одних и тех же источников. При этом не было полного копирования идей Берга, против некоторых его постулатов выдвигались обоснованные возражения. Из отечественных авторов в число соратников входили на правах лидера зоолог А. А. Любищев, палеонтолог Д. Н. Соболев, с философской позиции концепцию номогенеза положительно принимали В. Рожицын и В. Сарабьянов.

Любищев зарекомендовал себя, можно сказать, патриархом в борьбе за идеи номогенеза, продолжавшейся на протяжении почти полстолетия с вынужденным перерывом в период господства лженауки. Разносторонней его деятельности посвящен солидный список публикаций сторонников из числа специалистов разных областей науки и техники, историков, авторов литературно-художественных повествований. Публикуется сборник статей (Любищев, 1982) наиболее приверженных его почитателей, в предисловии к которому отмечено, что авторы «проявляли посильную заботу» о том, чтобы сделать текст максимально интересным и доступным массовому читателю. В этом издании приведена литература о главном персонаже в количестве 66 работ.

По проблемам теории эволюции Любищев выступил впервые почти одновременно с Бергом в двух статьях (Любищев, 1925а, б), опубликованных в «Известиях» Биологического института при университете в г. Перми — прародине всей его последующей «нестоличной» жизни. Первая из них, в которой рассматривается кризис эволюционизма в прицеле критики существующих концепций, многократно цитировалась в литературе и достаточно известна, поэтому ниже отметим основные положения, близкие к идеям Берга. Вторая статья в зеркале этих идей квалифицированно изложена и прокомментирована М. Д. Голубовским (1982). Кроме критического анализа достижений генетики, эта публикация Любищева привлекает внимание рассуждениями о системе, симметрии, потенциальной форме, составившими впоследствии идейную основу номотетического учения об имманентном, изначально приданном органическому миру структурном оформлении, то есть без участия генеалогических связей и филогенетических процессов развития.

В отличие от Берга, который вскоре после опубликования идей номогенеза завершил размышления о них, Любищев некоторое время после издания упомянутых статей выносил свои мысли на суд научной общественности в печати и публичных выступлениях. Подготовленные еще в крымский период жизни (1918–1921) основополагающие работы по биометрии и общей биологии, в которых содержались идеи номогенеза (Любищев, 1923а, б; 1925б), докладывались на I Всесоюзном съезде зоологов, анатомов и гистологов (Ленинград, 1922 г.). Острую дискуссию вызвала последняя из указанных работ — «О природе наследственных факторов», особенно в выступлениях Ю. А.Филипченко и Н. К. Кольцова. На III Всесоюзном зоологическом съезде (Ленинград, 1927 г.) сделан доклад, уже специально посвященный концепции номогенеза (Любищев, 1928). Наконец, на IV съезде зоологов (Киев, 1930 г.), по предложению И. И. Шмальгаузена, представлено сообщение на тему о логических основаниях современных направлений в биологии, в котором идеи номогенеза докладывались в качестве доминирующих.

По поводу своих публичных выступлений Любищев отмечал: «Мой доклад носил общий характер и был дальнейшим развитием доклада на III Съезде. Номогенез, конечно, не является отрицанием морганизма, но ограничивает его, и поэтому на IV Съезде тогдашние защитники морганизма были в числе моих противников» (цит. по: Равдель, 1982, с. 26). Выступление против основ классической генетики (морганизма) в то время воспринималось нонсенсом для серьезного ученого. Среди несогласных были Б. М. и М. М. Завадовские, М. Л. Левин, С. Г. Левит, М. М. Местергази, И. М. Поляков, А. С. Серебровский и И. И. Презент. Уже тогда, писал Любищев, против него сформировалась оппозиция и из зоологов, «не объединенных какой-либо общей идеей». На неэтичность обращения оппонентов концепции номогенеза «за помощью» к классикам марксизма указал в 1936 г. Д. Н. Соболев, то есть уже в небезопасное тогда время начала идеологических чисток.

В последний период жизни в Ульяновске Любищев (1965, 1968, 1972, 1975б) занимался в основном решением главной задачи — созданием естественной системы организмов на фундаменте номотетического принципа. Не забывал он о других идеях номогенеза, уже преимущественно в популяриза-

ции их в многотиражных журналах (Любищев, 1973а, б, в) и выступлениях перед широкой аудиторией.

По воспоминаниям Е. А. Равдель (дочери Любищева), он ежегодно посещал Москву и Ленинград, где устанавливал новые творческие контакты, особенно с учеными молодого поколения, большей частью с математиками и физиками, представителями других точных наук и биологами разных специальностей, не отягощенными, по его мнению, устаревшими догмами, несущими передовые взгляды на новые идеи, свободу слова и печати, социальное положение ученых. Заинтересованность Любищева в общении с молодой аудиторией понятна, если принять во внимание неприятие концепции номогенеза в предшествующий период, продиктованное в первую очередь «консерватизмом мышления» старшего поколения дарвинистов.

Именно такой контингент присутствовал в основном на биоматематическом семинаре при факультете прикладной математики Ленинградского университета, на семинаре в Институте цитологии АН СССР, на котором в переполненной аудитории удалось побывать автору данной статьи. Вспоминаю, как не без гордости главный докладчик сообщал, что он, пожалуй, единственный в нашей стране официально зарегистрированный «идеалист» в теоретической биологии.

Перейдем далее к рассмотрению собственно эволюционного синтеза в понимании Любищева.

Прежде всего, следует, отмечал он, изъять из употребления именования отдельных теорий по авторам (дарвинизм, ламаркизм и т. п.) ввиду многозначности таких названий, уместных разве лишь для классификации философских и теологических учений. Замечание, конечно, справедливо в целом, за исключением расплывчатости слова «многозначность» по отношению к дарвинизму, в котором отчетливо представлена информация о взаимосвязи причин и закономерностей эволюционного процесса. Замена в обозначении современного дарвинизма на «СТЭ» удовлетворяет требованию Любищева к точности названий научных направлений.

Серьезным недостатком существующих эволюционно-теоретических конструкций является отсутствие в них стройной логической структуры с выделенными основополагающими постулатами. Данное замечание, продолжает Любищев, в полной мере относится к СТЭ, создатели которой не потрудились сформулировать надлежащие конструкты, и он проделывает за них такую работу, как и Берг, в тезисно-антитезисной форме (Любищев, 1975а). В отношении факторов эволюции наиболее актуально выдвинутое Бергом противопоставление «номогенез–тихогенез», трактуемое в двух разных аспектах: номогенез как учение об органическом формообразовании и номогенез как учение о направленности эволюционных путей (ортогенез в широком смысле слова) (Любищев, 1982, с. 197). Создать подлинную синтетическую схему эволюционизма — дело непростое, поэтому приходится для начала прибегать к подобному монтажу идейных противопоставлений.

Подлинный эволюционный синтез Любищев находит в комбинировании учений, опыты по которому уже предпринимались и в прошлом. Он придал им новую редакцию: эктогенез в комбинации с тихогенезом образуют селектогенез; эктогенез и механогенез дают вкупе физиогенез; в других синтезах рожда-

ется кинетогенез, батмогенез, ортоселекция. В заключение он уверяет: «Номогенез может комбинироваться с авто- и эктогенезом, механо- и психогенезом, мero- и гологенезом, тело- и ателогенезом» (Любищев, 1982, с. 198). Как видим, нарисован многоликий и терминологически нагроможденный «портрет» неономогенеза, в котором, наряду с известными названиями (автогенез, телеогенез, финализм, механо- и психоламаркизм) добавлены таинственные в своем словесном обозначении неологизмы «мерогенез» и «гологенез». По существу эта схема представляет собой копию с композиции Берга с наполнением ее терминологическими изобретениями и подсвечиванием новыми словесно-художественными красками.

Для Любищева, как и для Берга, характерна широта научных интересов: от увлечения коллекционированием земляных блошек до математической формализации биологических процессов, исследований прикладного значения энтомологии, занятий историей науки, популяризации научных знаний. Заманчиво провести креативную связь между большой эрудицией и конструированием номогенетических идей, призванных отразить наиболее общие законы структуры биологических систем и отыскать такие же законы и закономерности в процессах развития. Взаимосвязь эта напрашивается при обращении к историческим примерам обоснования общенаучных концепций огромным фактическим материалом из разных областей знания. В какой-то мере широкая эрудиция натолкнула Дарвина на размышления о факторах исторического развития организмов и создание научной теории эволюции.

Группа последователей номогенеза по составу научных специалистов и разнообразию трактовок идей Берга и Любищева начала формироваться за рубежом, постепенно включая в себя все новых интерпретаторов и комментаторов, в том числе и в нашей стране.

Английский биолог Ф. Дж. Вуд согласен с мнением Берга, что эволюция есть «целенаправленный процесс, основанный на способности живого непосредственно создавать новые наследуемые структурные адаптации (Wood, 1953, p. 155). Внутренне заложенная в организмах способность протоплазмы к адекватному реагированию на изменения среды создает физиологические адаптации и определяет направленность эволюции, повторяет вслед за Бергом К. Кенон Грэхем (Graham, 1959, p. 16).

В более зрелое время последователями неономогенеза выдвигались предложения о синтезе селекционизма и концепции Берга. С. В. Мейен (Мейен, 1975, 1979; Meyen, 1973) убежден, что прошло время противопоставления этих направлений, что идейный компромисс между ними следует искать во взаимодополнениях: концепция номогенеза показывает все значение статики в эволюции (структурный аспект), а селекционизм делает акцент на ее динамике (филогенетический аспект), и пора объединить номотетический и исторический подходы. «Как мне представляется, — писал он, — это противопоставление номогенеза и селектогенеза (т. е. СТЭ) связано, по крайней мере частично, с путаницей понятий, так как в обеих доктринах динамические и структурные законы и феномены недостаточно разделены» (Meyen, 1973, p. 254).

С номотетической точки зрения (в редакции Любищева) законы структуры действуют независимо от законов функционирования и развития, то есть

как бы сами по себе. В концепции номогенеза Берга они вроде бы взаимосвязаны в историческом аспекте, хотя и здесь этот тезис представлен весьма расплывчато. Правильность сегментации и жилкования листа рассматривается Мейеном как убедительное доказательство разобщенности структурных и функциональных законов.

Биолог по специальности, Мейен не мог обойти вниманием факт приспособленности и приспособляемости организмов к среде и все же утверждал, что глубокое проникновение в сущность биологических явлений невозможно без признания неких высших универсальных принципов морфологии. «Но все эти исторические, функциональные и адаптивные потребности не могут быть объединены в форму вне специфических структурных законов живых существ. Чтобы открыть эти законы, мы должны изучить физическую структуру органических форм, их математическое описание, свойства биологического пространства (т. е. симметрию живых тел) и законы структурных преобразований, каждое из которых на основе универсальных принципов отвечает за полиморфизм и изоморфизм в мире как целом», — отмечал он (Meyen, 1973).

Утверждение Мейена о том, что рациональным зерном в номогенезе был акцент на законы статики, зафиксированные в структурных формах жизни, не соответствует действительности. Берг пытался объяснить причинные зависимости и закономерности в эволюции ссылками на их изначальную природу, а структурно-функциональными отношениями он просто не интересовался. Если под общими универсальными законами морфологии подразумеваются автономные начала, господствующие над процессами адаптивной эволюции, такое утверждение противоречит принципу единства формы и функции и не может быть принято по существу. Тем не менее путь к «новому» синтезу — объединению рациональных моментов в концепции номогенеза с селекционизмом наглухо не закрыт, когда речь идет о внутренних структурных ограничениях адаптивной эволюции, — это вопрос реального научного содержания, и потому заслуживает углубленного исследования.

Традиционная критика селекционизма за признание случайной по отношению к адаптации индивидуальной изменчивости — центральный отправной пункт для постулата, облекаемого в форму модного физического понятия «антислучайность», фиксирующего гармонию в природе в противовес утверждениям о беспорядочной изменчивости, при которой «если бы случай и создал что-либо хорошее, другой случай тут же бы это и разрушил» (Vandel, 1958, p. 126). Отрицание статистической концепции механизма эволюции на основе вероятностных процессов мутагенеза и отбора логически приводит к поискам альтернативного варианта, — и он усматривается в учении о номогенезе.

По мнению Голубовского, «вместо чисто исторического подхода к многообразию форм возник номотетический подход, основанный на знании точных законов наследственности» (Голубовский, 1982, с. 58). В итоге неологизм «номотетический» противопоставлен историческому пониманию органической «формы» как результата эволюционного развития. В этой конфронтации наибольшая острота критики направлена в адрес селекционизма, «страдающего» игнорированием номотетического подхода и построенного якобы на чисто умозрительных догмах. «Генетика привела к ограничению или отрицанию многих

явных или неявных постулатов дарвиновской теории эволюции, что во многом объясняет причину конфликта между сторонниками селектогенеза и авторами эволюционно-генетических концепций начала нашего века» (там же, с. 59).

На наш взгляд, термин «номогенез» является изобретением уже исторического прошлого для выделения особой концепции эволюции. Употреблять его для обозначения общих универсальных законов морфологии, законов наследования, гомологической изменчивости, как это делают современные последователи Берга, видимо, не стоит из-за возникновения путаницы понятий разного содержания.

Часть ученых заняли в целом нейтральную позицию относительно номогенеза Берга. Например, Н. И. Вавилов, по-видимому, внутренне поддерживал Берга как ищущего истину ученого, однако в целом занял критическую позицию и особенно возражал против использования закона гомологических рядов для доказательств реальности процессов номогенеза, уверяя, что этот закон не опровергает, а «по существу... подтверждает дарвинизм» (Вавилов, 1932, с. 67). В. Н. Беклемишев и другие близкие коллеги Любищева в печати не дискутировали с ним и, возможно, в душе были солидарны. Большинство же биологов, если и интересовались детищем Берга, не могли не заметить в нем «многое от витализма» (Вавилов, 1932, с. 67) и в условиях советской действительности старались держаться подальше от крамольных доктрин (подр. см: Колчинский, 1999, с. 85–89).

Книга Берга «Номогенез» трижды издается на английском языке — в Лондоне (Berg, 1926, 1969) и Нью-Йорке (1971). Парадоксальным признается факт, что, несмотря на столь широкое оповещение об идеях номогенеза за рубежом, во многих сводках, в том числе среди сторонников синтетической теории эволюции (Mayr, 1942; Simpson, 1944; Dobzhansky, 1970), не обнаруживаются даже упоминания о труде Берга (Голубовский, 2000, с. 44). В глазах его последователей данный факт представляется действительно парадоксальным, если учитывать отношение сторонников СТЭ к концепциям открыто ненаучного содержания, и такое забвение еще раз подтверждает в целом лишь историческое значение учения о номогенезе.

Предисловие к американскому изданию «Номогенеза» написано Ф. Г. Добржанским. Отношение к эволюционным взглядам Берга у него было довольно сдержанным, что видно из его корреспонденции с коллегами в СССР. В письме Ю. А. Филипченко (от 19 июня 1928 г.), наряду с описанием разных обстоятельств в научном сообществе Страны Советов, имеется неожиданная для всего текста вставка: «Чрезвычайную наивность пишете Вы про то, что я могу быть кандидатом в Академию (наук. — *А. Г.*)... Скажу по этому поводу, что, хотя, вероятно, все учреждения выставляли кандидатов в Академию наук, но ни в одном случае имя Вашего покорного слуги не упоминалось. По разу назывались Берг (ГИОА) (Государственный институт опытной агрохимии. — *А. Г.*), Ухтомский (наш университет), Дерюгин (Гидрологический институт), но все это не серьезные кандидаты, “дикие имена”» (У истоков академической генетики..., 2002, с. 316). Следом Филипченко из числа биологов называет «серьезные имена» — М. А. Мензбира, Н. П. Книповича, Н. И. Вавилова и Д. Н. Прянишникова. Они получили академические звания, в 1946 г. действительным членом АН СССР был избран и Берг.

Из приведенного фрагмента письма Филипченко совершенно очевидна его оценка шансов известных ученых. Вполне возможно, оно было продиктовано в адрес Берга общим негативным восприятием концепции номогенеза, хотя в ней пропагандировались идеи автогенеза, активно разделяемые автором письма. Всего через несколько месяцев после цитированного письма Добржанскому Филипченко уже в ином тоне сообщает ему, что в списки кандидатов на выступление в общих собраниях московских зоотехников включены «такие персонажи, как известный Вам П. В. Серебровский из Зоологического музея (недавно отличившийся совершенно нецензурным выступлением против Л. С. Берга)» (там же, с. 343). В обширной корреспонденции Добржанского коллегам из отечества (Н. И. Вернадскому, Н. И. Вавилову, Ю. И. Филипченко) имя Берга не упоминается, что свидетельствует, по крайней мере, о нейтральном в целом отношении к автору «Номогенеза».

Ряд исследователей наряду с негативной в целом оценкой концепции номогенеза отмечали ее позитивные моменты. При этом мотивы констатации позитивного были разные, в том числе и личностного характера, но все мнения здесь отражали научное содержание выводов Берга.

Умеренную позицию, продиктованную уважением к творчески мыслящим ученым, занимал И. И. Шмальгаузен, что видно на выделении им определенных достижений и в эволюционных исследованиях Берга. Выше упоминалось о значении экологической изоляции в формировании сезонных рас у рыб, на которую, по его словам, одним из первых обратил внимание Берг. При рассмотрении поддерживающей (нормализирующей) формы отбора и роли отбора в географическом распределении организмов Шмальгаузен (1968, с. 9) отметил его соучастие в выделении этой формы селектогенеза и значительный вклад в решение второго вопроса.

В работах авторов дарвинистской ориентации позитивно отмечались другие положения концепции номогенеза. Направленность процессов филогенеза, пишет А. С. Северцов (1990, с. 137), и раньше, и позднее были поводом для построения автогенетических учений (Берг, 1922а, б; Любищев, 1982; Корочкин, 1985). Тем не менее эти учения и дискуссии вокруг них «послужили мощным стимулом для изучения реальных причин направленности филогенеза и закономерностей этого процесса» (там же).

В историко-эволюционном ключе напоминает о появлении концепции номогенеза Р. Л. Берг (1968, с. 414) как о варианте ответа на «парадокс», с которым сталкивались эволюционисты прошлого. Парадокс заключался в том, что мутационная изменчивость в одних случаях является адаптивной по комплексу признаков, например, гармонично удлиняет все четыре конечности или одинаковым образом влияет на преобразования обоих крыльев у птицы, а в других — многие мутации затрагивают независимые друг от друга признаки (покровительственная окраска и размеры тела). Одни эволюционисты вообще уходили от объяснения этих феноменов, другие уклонялись от правильного пути в сторону признания изначальной целесообразности, прямого приспособления, наследования приобретенных признаков. Среди вторых оказался Берг, но критиковать его за это было бы исторически неоправданным занятием.

В несколько ином контексте оценивал рассуждения Берга о принципе изначальной целесообразности и его реальном воплощении в ламарковском законе упражнения и неупражнения органов Л. Я. Бляхер (1971, с. 32–33). По его словам, на примере скоординированного развития огромных рогов, толстых костей черепа, мощных мышц шеи у ископаемого торфяного оленя Берг «поставил вопрос о причинах подобных явлений корреляции», но решал его в психоламаркистском духе: раздражение заставляет организм реагировать целесообразно, а потому естественный отбор здесь излишен, так как «сразу получается то, что нужно» (Берг, 1922б, с. 8). И здесь Берг, продолжает Бляхер, допускает апологетическую ошибку, ничего общего не имеющую с подлинным историческим значением эволюционного учения Ламарка, но он вместе с тем ставит вопрос о роли коррелятивной изменчивости в эволюции.

В завершение описания дифференцированной картины отношений к концепции номогенеза следовало бы упомянуть о позиции деятелей от науки, представленных лагерем презентистов-лысенкоистов. Положение их было наиболее сложным: с одной стороны, в этой концепции выпирали наружу сплошь идеализм и метафизика, и потому она представлялась вредной в идейном и идеологическом плане, с другой — нельзя было закрывать глаза на приверженность ее автора к идеям механоламаркизма и сальтационизма и открытое противостояние истинному селекционизму, проводимое в этом лагере под флагом «советского творческого дарвинизма». Нецензурные выступления П. В. Серебровского и ему подобные выпады в адрес Берга были эпизодическими даже во время «крестового похода» против науки в послевоенный период, и о них предпочитали громко не говорить. Избрание Берга академиком АН СССР — еще одно формальное свидетельство не слишком уж враждебного к нему отношения со стороны официальных органов и научных организаций.

В последние годы в связи с общим спадом теоретических эволюционных исследований в нашей стране поутихли выступления неономогенетиков. Возврат к ранее выдвинутым, но не признанным вначале концепциям закономерен, если к этому призывают вновь открытые факты или новые теоретические построения. Такая инверсия произошла с учением Ламарка, реставрированным и реконструированным в разных направлениях неоламаркизма, с представлением Дарвина об эволюционной роли мелких и крупных наследственных вариаций в недавно отшумевших дискуссиях градуалистов и пунктуалистов. В доказательство правоты своих позиций неоламаркистами и сальтационистами не были представлены достаточно убедительные фактические данные. Невозможно предсказать будущую активизацию мнений вокруг идей номогенеза и убежденность в том, что они «живут и развиваются», но начатое Бергом движение вряд ли полностью уйдет в историю науки.

Эволюционный синтез Берга не представлял собой какую-то особую монистическую концепцию эволюции, подобно финализму и телеогенезу, механо- и психоламаркизму или мутационизму, отличавшимся более или менее очерченными границами своего идейного основания, относительно выраженным концептуальным ограничением предмета, отраженным в самих названиях: в финализме — запрограммированность движущих сил и закономерностей эволюционного процесса, в телеогенезе — имманентно заложенная его целена-

правленность, в механоламаркизме — прямое наследование адаптивных модификаций, в психоламаркизме — психогенный фактор морфогенеза, в мутационизме — сальтационная наследственная изменчивость как ведущий фактор видообразования.

Концепция номогенеза, вопреки заявке на очередное ниспровержение дарвинизма и намерению автора заменить его подлинно научной системой знаний, на деле оказалась лишь талантливо оформленной композицией большинства из предыдущих доктрин с их разделением по отдельным факторам эволюции и переплетением в ее закономерностях. Популярности придало ей и необычное по звучанию новое слово «номогенез», притягивающее таинственностью в высказываниях об эволюционных потенциях белковых молекул или о повсеместной конвергенции и параллелизмах физиологических процессов в царствах животных и растений. Термин «номогенез» оказался ключевым для производства родственных слов: номотетический, неономогенез, псевдономогенез.

Кроме предшественников, в создании новых теоретических построений почти всегда находились соавторы или претенденты на это право, единомышленники и последователи, независимо друг от друга или в коллективном творчестве выдвигавшие подобные же идеи, развивавшие их в собственных исследованиях и утверждавшие их в пропаганде и популяризации. Вся эта гамма интересов к научным новациям и их реализация во всей полноте и разнообразии отразилась в новой истории номогенетических идей. При этом не всегда и не по всем пунктам принималась исходная идейная платформа: отношение к принципу изначальной целесообразности, эволюционным потенциям белков, прямому наследованию адаптивных модификаций. Очищение первоначальной конструкции номогенеза от ненужных добавлений объяснимо творческим характером научных поисков по аналогии с тем, как освобождается здание от строительных лесов, но само при этом сохраняется, — иначе зачем оно строилось.

Критическая позиция соратников и последователей концепции Берга против селекционизма напомнила название рассказа А. И. Солженицына «Бодался теленок с дубом». Такой литературно-художественный образ о бесполезности занятия будет в буквальном сравнении несправедливым, но и не должнен вызывать амбиции. Для развития научного познания в аллегориях заключается ценность, так как в противостоянии суждений отражается поиск истины (проблемы, по словам Гете). В исследованиях по номогенезу содержится много заслуживающего внимания для более углубленного познания феномена органической эволюции.

Большинство интересующихся концепцией номогенеза привыкли воспринимать ее в зеркале непререкаемой критики, которая обрушилась буквально шквалом сразу же после опубликования одновременно двух работ — «Теории эволюции» (Берг, 1922а) и «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей» (Берг, 1922б). Иной реакции ожидать было трудно, если учитывать, насколько сильными оставались в отечестве традиции триумфального восприятия и защиты дарвинизма. Появление концепций типа номогенеза, в открытой и резкой форме, с привлечением обширного фактического материала, направленных против дарвинизма, принималось как прямой вызов «на дуэль»

с применением старых и новых видов оружия. Критическую реакцию на выступление Берга нельзя назвать дискуссией в обычном понимании, так как сам он в публичные споры не вступал, ограничился защитой свой концепции статьей в 1925 г. и никогда к ней уже не возвращался.

Профессиональную часть критиков Берга в 1920-х гг. составляли известные ученые-дарвинисты с большим стажем, среди которых преобладали зоологи (В. М. Шимкевич, Н. А. Иванцов, А. М. Никольский), но были и ботаники (Б. М. Козо-Полянский, В. И. Талиев). Многие из них были знакомы с Бергом, и поэтому его столь неожиданное выступление против дарвинизма могло восприниматься особенно болезненно. Показали свою готовность к идеологическим «разносам» философы-марксисты (А. М. Деборин, И. И. Агол, Б. М. Завадовский).

Концепцию Берга Шимкевич (1923) назвал «новой фазой в развитии российского антидарвинизма», однако такая характеристика скорее имела популяризаторское звучание, была нацелена на привлечение оперативного внимания к защите дарвинизма от очередного похода против него. Новым в выступлении Берга можно считать попытку систематизировать антитезы дарвинизму и выдвинуть концепцию с кратким и легко запоминающимся названием — «номогенез». Изобретение подобных впечатляющих терминов, как показывает история науки, во многом способствовало первоначально благожелательному и даже триумфальному восприятию новых учений. К примеру, сюда можно отнести теории флюидов, мирового эфира, жизненной силы, живого вещества. Все эти модные на время понятия оказывались псевдонаучными, как только они попадали в зону серьезной проверки на прочность.

Сейчас уже нет надобности в исторических разборах критических выступлений против концепции номогенеза. В литературе они освещены достаточно подробно (Завадский, 1973; Завадский, Георгиевский, 1977; Назаров, 1984; Колчинский, 1999). Что касается возврата к односторонней критике выступления Берга на современном уровне, такое занятие следует отнести к пустой трате сил, так как ничего принципиально нового не будет добыто ни в общей, ни в частных оценках. Общая несостоятельность концепции номогенеза для дарвинистов была очевидной, защита же ее считается совершенно излишней для последователей Берга. Таинственную силу приобретает уверенность и вера в правоту своих позиций у тех и других, и переубедить дарвиниста стать номогенетиком или наоборот почти равносильно ожиданию добровольной трансформации православного верующего в исламиста, а уж тем более невероятно представить обратное.

Общий список работ Берга, насчитывающий более 900 названий, опубликован в серии «Материалы к библиографии ученых СССР» (Распопова, 1952), систематический список напечатан в сборнике «Памяти академика Л. С. Берга» (1955). Обширное по тематике и количеству трудов наследие предоставляло широкую возможность для его отражения в научно-биографической литературе.

Разностороннему описанию жизни и научного творчества Берга посвящены монографические исследования (Правдин, Чепурнов, 1956; Крупенников, 1976; Мурзаев, 1976, 1983) и более 70 публикаций в разных научных

и популярных изданиях, причем не только к юбилейным датам, но и о повседневной творческой деятельности (см.: Мурзаев, 1976). В них отмечается энциклопедизм ученого, который выражался не только в широте научных интересов, но и в глубине проникновения в сущность проблем (Крупенников, 1976, с. 5). В историко-научных новеллах Берга «оживают величественные фигуры географов-путешественников» (там же). Отмечается также, что его труды по ландшафтоведению, ихтиологии, географическим открытиям переводятся на английский, немецкий, французский, венгерский и китайский языки. И все же писать книгу о Берге, замечает И. А. Крупенников (там же, с. 7), — дело трудное: научное наследство его чрезвычайно объемисто, многогранно и еще недостаточно оценено в литературе.

Большинство публикаций о Берге отражают его деятельность в области главных интересов ученого — ихтиологии и географии, часть посвящена историко-научным исследованиям, а также биографическим описаниям и воспоминаниям. Собственно же эволюционные взгляды до середины 1970-х гг. вообще не упоминались, оставались за пределами специального и серьезного научного анализа. В нашей стране иного отношения к ним и не могло быть в связи с известными обстоятельствами. За рубежом имя Берга упоминалось в работах авторов с номогенетической ориентацией мышления и почти полностью замалчивалось создателями СТЭ.

Исключением из сказанного являются три известные мне отечественные публикации, специально посвященные рассмотрению эволюционных взглядов Берга, причем не исключительно с критическим их разбором, а с выделением позитивных моментов. Публикации различаются по содержанию и характеру оценок, но их объединяет общая цель — показать как можно более объективно программу эволюционных исследований, которую выдвинул и пытался реализовать автор концепции номогенеза.

Хронологически первой из них является специально выделенный раздел в книге Э. М. Мурзаева (1976, с. 130–141), в котором кратко и содержательно излагается сущность этой концепции с иллюстрацией разнообразным фактическим материалом из работ Берга. Автор отмечает, что Берг не был абсолютным опровергателем дарвинизма по принципу «отрицай всё и вся», а выявлял в нем и положительные моменты, не признавать которые означало бы игнорировать очевидные факты. В брошюре «Борьба за существование и взаимная помощь» (Берг, 1922) отмечалось, что оба эти феномена есть реальность, и оспаривать их не приходится, но первый из них нельзя признать «фактором прогресса и эволюции», второй же таковым является, что наглядно показал еще П. А. Кропоткин. Мурзаев считает, что в утверждении принципа полифилии Берг был не одинок и имел по этому вопросу единомышленника в лице В. И. Вернадского, который обнаружил противоречие между данными палеонтологии и доктриной монофилии. Сложная структура первичной биосферы также свидетельствует о полифилии уже на заре жизни.

В книге Мурзаева кратко упоминается о критике концепции номогенеза в 1920–1930-е гг. без каких-либо собственных комментариев и о том, что нет необходимости останавливаться на содержании дискуссии, так как она достаточно подробно описана в книге К. М. Завадского (1973) и статье К. М. Завадского

и А. Б. Георгиевского (1977). В этих работах, пишет Мурзаев далее, отмечается несостоятельность возражений Берга против дарвинизма, ошибочность положений о причинах эволюции, основанных на автогенезе и телеологии, абсолютизации значения внутренних факторов в формообразовании. Вместе с тем в указанной статье, по словам Мурзаева (1976, с. 139), авторы «останавливаются на большом вкладе Льва Семеновича в кардинальные теоретические вопросы биологии». Далее задается вопрос: в чем суть этого вклада? Ответ на него дается ссылками из этой статьи, о чем будет сказано ниже. Автор очерка — ученик и один из друзей Берга, поэтому его отношение к оценке эволюционных взглядов своего учителя выделяется добропорядочностью и стремлением к допустимой в таких случаях субъективности оценок.

Работа Завадского и Георгиевского представляет собой вступительную статью к переизданным сочинениям Берга под названием «Труды по теории эволюции», что даже в конце 1970-х гг. оказывалось делом непростым. Поэтому уместным будет привести несколько строк из личных воспоминаний автора настоящей статьи как непосредственного участника этого события.

Публикация трудов Берга по эволюционным проблемам планировалась к 100-летию со дня рождения выдающегося отечественного ученого, что вполне понятно, если учитывать многосторонность его научных интересов. Инициатива переиздания исходила не от официальных органов, как это положено «по штату», а от частного лица — внука Берга Дмитрия Дмитриевича Квасова. Эту миссию он принял на себя не только из уважения к своему знаменитому деду, но, как признался в личной беседе, и в знак благодарности к нему за теплую отеческую заботу. Такое заинтересованное отношение к переизданию эволюционных сочинений Берга, и не только в родственном круге, было далеко не идентичным для официальных организаций. Редакция Ленинградского отделения академического издательства «Наука» заняла осторожную позицию, зафиксированную в предисловии к опубликованной потом книге (Берг, 1977) во избежание реальных осложнений при общении с органами «опеки». Негативно отреагировало на это предложение и руководство ИИЕТ АН СССР и Биолого-химическая секция АН СССР. Потребовалось письмо Ю. И. Полянского, К. М. Завадского и П. М. Жуковского, А. С. Мамзина, чтобы компромисс был найден при условии, что вступительную статью к книге, с обязательным и обстоятельным критическим анализом, подготовит авторитетный биолог-эволюционист К. М. Завадский.

Совершенно случайно мне пришлось присутствовать при беседе Завадского с Квасовым, который обратился к нему с личной просьбой написать такую статью. Завадский не сразу принял предложение, а по каким мотивам он так прореагировал, мне трудно судить. Однако после настойчивых уговоров неожиданно ответил, что подготовит статью, если рядом сидящий его ученик присоединится к выполнению заказа. Так я оказался примкнувшим к нему в роли соавтора. Материалы статьи неоднократно цитировались в работах, так или иначе связанных с отношением к концепции номогенеза и, как правило, разделялись исследователями дарвинистской ориентации.

Статья Э. Н. Мирзояна (2006) «Теория номогенеза Л. С. Берга как опыт эволюционного синтеза», что видно уже из названия, непосредственно корре-

спондируется с темой настоящей работы, однако при анализе «опыта» Берга в ней иначе расставлены акценты, предлагается другое видение предмета исследования. Поэтому остановимся на ней несколько подробнее.

В аннотации отмечается, что теория номогенеза является воплощением «оригинального эволюционного синтеза», основанного на фактических данных и теоретических обобщениях из комплекса многих наук (географии, экологии, климатологии, почвоведения, палеонтологии, биогеографии, систематики, генетики, теории эволюции, биохимии и биофизики). Теоретические построения ее автора вписываются «в ту линию развития эволюционной мысли в естествознании, которая вела от теории видообразования Ч. Дарвина к построению теории организации и эволюции живой природы» (Мирзоян, 2006, с. 170). Приведенное заявление по поводу консолидации идей номогенеза с дарвиновской теорией видообразования и, как следствие этого, создание теории организации живых систем требует основательной аргументации.

Далее, со ссылкой на статью Завадского и Георгиевского (1977), утверждается, что эволюционные сочинения Берга с момента их публикации воспринимаются в нашей стране как телеологические и сальтационистские, следовательно, как «недарвиновские». Ошибочное понимание Бергом сущности развития, а в скрытой форме и вообще отрицание эволюции, как пишут об этом авторы статьи, по мнению Мирзояна, представляют его, с одной стороны, вроде бы и эволюционистом, а с другой — противником исторического принципа в общепринятом понимании. В указанном противоречии, продолжает он, следует серьезно разобраться историкам и теоретикам эволюционного воззрения на природу, и представляет свое толкование данного факта.

Вопрос о том, признавал ли Берг реальность эволюции или был скрытым антиэволюционистом, казалось бы, странный при характеристике ученого-биолога XX в. На самом деле, его выяснение имеет принципиальное значение для понимания всей схемы номогенеза и ее интерпретаций последующими разработчиками. В предисловии к книге «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей» (далее кратко — «Номогенез») автор отмечает, что к излагаемым в ней выводам он пришел «в результате своих работ по систематике и географическому распространению рыб» (Берг, 1977, с. 95). Как видим, источник концепции номогенеза указан в конкретной и не слишком широкой области фактического материала. Но дело в том, что здесь и далее во многих местах текста понятия систематики и географического распространения, других факторов эволюции, а также ее следствий представлены в отрыве друг от друга и в конфронтации дарвинистскому положению о монофилии и дивергенции как основах естественной систематики.

Именно это разделение систематики и филогенетики особенно акцентируется у последователей Берга в утверждениях о суверенности формы и эволюции, номотетического (структурного) и функционального (филогенетического) подходов. Как же теперь оценивать «эволюционизм» Берга, его последователей и комментаторов? В классическом понимании эволюционистов, и не только сторонников дарвинизма, форма и функция аксиоматически воспринимаются в единстве и взаимосвязи, а поскольку Берг противопоставил свою концепцию всем другим эволюционным учениям, ответ на вопрос напрашивается с достаточной очевидностью.

Некоторые другие выводы из статьи Мирзояна также настраивают на полемическое их прочтение, но для темы нашей работы существенно понимание ее автором собственно эволюционного синтеза Берга. По всему тексту проводится мысль, что этот синтез был представлен в предельно широком обобщении, а именно — в объединении эволюционного принципа с биоценологией и учением о биосфере, и в таком междисциплинарном союзе закладывались основы более общей науки — эволюционной экологии. «В действительности, — заключает Мирзоян, — методологической основой эволюционного синтеза, предпринятого Бергом, явилось в первую очередь представление о фундаментальных свойствах живой материи и законах ее организации и жизнедеятельности» (Мирзоян, 2006, с. 182). К такой интерпретации нет принципиальных возражений, так как она исходит из действительно объемной и разнообразной деятельности Берга по объединению наук о живой и неорганической природе. В данном случае следует вполне согласиться с мнением, что работы В. И. Вернадского и Л. С. Берга во многом предвосхитили и предопределили современные биоценологические исследования (Яблоков, 1967).

Что же касается эволюционного синтеза в более узком значении, в котором бы отразилось объяснение взаимосвязи факторов эволюции и вместе с ними ее закономерностей, эта сторона творчества Берга в статье Мирзояна по существу не обсуждается, а она как раз и составляет ядро «оригинальной теории номогенеза» как одной из попыток эволюционного синтезирования. Критики этой теории, отмечает Мирзоян, опирались на одну единственную стратегию, которую в 1920–1930-е гг. воплощал дарвинизм, а в 1960–1970-е гг. СТЭ, и в этом отношении «путь, избранный Бергом, представлялся бесперспективным». Добавим, что альтернативная концепции номогенеза стратегия, воплощенная в классическом дарвинизме и СТЭ, опиралась на эволюционный синтез в его объективном содержании и поэтому оказалась исторически перспективной в противоположность всем другим учениям.

Научное значение номогенеза

Положительные моменты номогенеза связаны прежде всего с постановкой фундаментальных проблем, но не их решением. Главным из этих моментов была концентрация внимания на проблеме значения внутренних факторов эволюции, которая включает в себя ряд частных вопросов. К их числу, в первую очередь, относятся вопросы о направленности, ограничениях и потенциях развития отдельных филогенетических групп в эволюции как в целостном процессе. В конкретной форме эти вопросы рассматриваются Бергом в понятиях полифилии, конвергенции, параллелизмов, объединяемых общим принципом внутренне запрограммированного развития — автономического ортогенеза.

Взаимосвязанные вопросы о направленности и ограничениях эволюции должны изучаться на основе нескольких исходных пунктов. Одним из них является исследование влияний предшествующих состояний эволюирующей группы на ее последующее развитие как на организменном, так и на популяционном уровнях. Здесь же встает не менее существенный вопрос о потенциальном

многообразии путей эволюции и реализации их в нескольких или даже одном направлении, определяемом системой ограничений и запретов, имеющихся во внутренней организации живых существ и во внешней среде (биогеоценозе).

Значение внутренних факторов эволюции не должно сводиться к ее направленности, так как данная филогенетическая закономерность есть результат взаимодействия их с условиями среды. Понятие направленности эволюции уже давно служило основой концепций ортогенеза, финализма, номогенеза (Сутт, 1977; Назаров, 1984; Северцов, 1990), авторы которых опирались на, казалось бы, безупречную базу, но не дали удовлетворительного истолкования фактов. Последовательные ряды в эволюции моллюсков или родословная семейства лошадиных, действительно, свидетельствовали о направленности процессов филогенеза и считались парадными примерами строгого ортогенеза. При детальном изучении было показано, что эволюция тех же лошадиных не определялась какой-то внутренней тенденцией, а характеризовалась многократным ветвлением древа (дивергенцией), параллелизмами, крайней специализацией и вымиранием многих линий.

В то же время остается немало белых пятен в поисках промежуточных звеньев, поэтому неполноту палеонтологической летописи предлагается изображать на филогенетических схемах пунктирными, а не сплошными линиями. Дальнейшие исследования в кладистическом направлении (на основе принципа дивергенции) заполнят эти разрывы и отразятся на замене пунктирных линий сплошными. К продолжению работы в этом научном направлении призывают концепции типа номогенеза, и в этом заключается их положительное историческое значение.

Для понимания направленности необходимо учитывать эволюционное прошлое каждой филогенетической группы, что тесно связано с выяснением природы и механизмов ограничений и запретов эволюции (Завадский, Сутт, 1973). На организменном уровне Берг усматривал их в «стереохимических свойствах белков», как бы предугадывая макромолекулярную исходную основу направленности эволюции, обусловленную внутренними факторами. В последующее время выяснилось, что данное предположение не было уж столь беспочвенным.

В синтезе белков аминокислоты связываются строго последовательно в пептидные цепи, согласно генетической программе, заложенной в нуклеиновых кислотах. Нарушения в этой программе приводят к мутациям, большинство которых оказываются «запрещенными», то есть летальными, исключенными из эволюции. Много материала, имеющего интерес к решению вопроса об ограничениях эволюционного значения мутационной изменчивости, приводится в концепции так называемой «нейтральной эволюции (Оно, 1973). К запретам на уровне генома относятся ограничения изменчивости генами-модификаторами мутабильности — специфическими и неспецифическими генами-супрессорами, подавляющими в первом случае один структурный ген, во втором — несколько таких генов. На снижение частоты мутаций оказывают влияние и процессы репарации (восстановления) генетических повреждений самой клеткой. К существенным генетическим запретам в процессах онтогенеза относится зарегулированность генных корреляций (плейотропия, полигения) и система генов-

регуляторов. Сюда же относятся механизмы ограничения рекомбинационной изменчивости в результате изменения количества гетерохроматина в хромосомах, действия генов — запирателей кроссинговера, возникновения гетерозигот по инверсиям (Меттлер, Грегг, 1972). Генетическими запретами можно объяснить и проявление определенных тенденций в эволюции, например отсутствие у представителей семейства грызунов или лошадиных предрасположенности к образованию рогов (Mayr, 1965). Существенны ограничения, обусловленные целостностью процессов онтогенеза, связанных с морфогенетическими и эргонтическими корреляциями. Теория стабилизирующего отбора дает представление о том, каким образом автономизация онтогенеза (замена внешних факторов развития организма внутренними) ограничивает возможности филогенетических изменений (Шмальгаузен, 1968).

Значительные ограничения на эволюционные потенции накладывают особенности организации надорганизменных систем (популяций), а также их связи и отношения в биогеоценозе. Структура популяции зарегулирована исторически сложившимися системами скрещиваний, консерватизмом морфофизиологических и поведенческих адаптаций, различными механизмами изоляции, специализацией питания. В целом предстоит еще серьезная работа по изучению ограничений эволюции, программированности их на разных уровнях организации жизни, эволюционного значения соотношений модификационной и мутационной изменчивости, свободе маневрирования эволюционным потенциалом на уровне организма и популяции, взаимосвязи факторов микроэволюции и макроэволюции.

Реализованное направление эволюции есть равнодействующая между потенциально широким, но все же ограниченным диапазоном изменчивости, обусловленным консервативной организацией коррелятивных систем фенотипа, и действием естественного отбора в конкретных условиях среды. Направленность эволюции определяется не прямым влиянием внешней среды, а разрешением противоречивых взаимодействий между особями внутри популяции, между популяциями, а также с абиотическими условиями. Многие, если не большинство дарвинистов классического периода, упрощали решение этого вопроса до сведения ведущей роли в эволюции к внешней среде. Для дальнейшего развития эволюционной теории надо было в заостренной форме обратить внимание на необходимость исследования внутренних факторов, что и сделал Берг. Оставляя в стороне надуманный для их толкования принцип автономического ортогенеза, сама по себе глубокая мысль об эволюционном значении внутренних факторов включается в фонд научных идей и требует дальнейшей разработки.

В проблему внутренних факторов, определяющих направленность эволюции, входят многие другие принципиальные вопросы, в первую очередь о соотношении монофилии и полифилии, дивергенции и конвергенции, широко обсуждаемые Бергом. Здесь также обнаруживается рациональное содержание его высказываний, подтверждаемое в ходе последующего развития филогенетических исследований, прежде всего при анализе палеонтологического и сравнительно-морфологического материала.

Разумеется, не может приниматься принцип универсальной полифилии, образно сравниваемой Бергом с «ржаным полем», в противоположность

дарвинистским принципам монофилии и дивергенции. На фактах было показано, что монофилетическое и дивергентное развитие являются доминирующими характеристиками всего эволюционного процесса. Уже по логике рассуждений понятно, что если бы конвергенция исходно полифилетических таксонов была весьма распространенным явлением, то в геологической истории наблюдалось бы не увеличение многообразия органических форм, а его последовательное уменьшение.

Вместе с тем, как показывают новые данные, ограниченная полифилия имела не ординарное место в макроэволюции. Установлено, что выход на сушу удалось сделать не одной форме предков наземных четвероногих, а четырем-пяти, около 30 видов высших териодонтов достигли уровня организации, весьма близкого к млекопитающим (Татаринов, 1987). Использование методов молекулярной биологии вносит существенные коррективы в представления о строго полифилетическом происхождении и менее крупных таксонов. Летучих мышей считали самостоятельной полифилетической группой, но оказалось, что разные ее семейства родственны крыланам, что «все 4 или 5 сценариев полифилии летучих мышей не могут быть достоверны, но возможно, что все они не верны» (Pettigrew, 1999, p. 3; цит. по: Попов, 2003, с. 162). Вероятность полифилии увеличивается при одновременном вселении на разные территории относительно родственных групп, то есть в условиях отсутствия конкуренции между ними. Ярким примером является сосуществование Reptilia и Parareptilia. Более глубокий анализ соотношения монофилии и полифилии приводит к выводу, что «это проблема не теории филогенеза, а теории систематики» (Северцов, 1990, с. 183), поскольку доказательства истинно полифилетического происхождения таксонов упираются в определение их границ и связи с другими таксонами.

На многих примерах Шмальгаузен (1969) показал, что далеко не во всех случаях можно провести строгое разграничение между явлениями конвергентной и параллельной эволюции, так как нет возможности установить на основе критерия родства четкую аналогию или гомологию органов. Конвергентное развитие затрагивает эктосоматические органы и не распространяется сколько-нибудь существенно на преобразования всей организации: несмотря на внешнее сходство, акула остается типичной рыбой, ихтиозавр — рептилией, дельфин — млекопитающим. Поэтому считать конвергенцию одним из основных законов эволюции, как это делал Берг, совершенно безосновательно, но и оставлять без внимания рациональное содержание идеи о конвергенциях и параллелизмах при истолковании спорных фактов также недальновидно.

Развитие селекционистской теории эволюции сопровождалось дискуссиями и выступлениями оппонентов, резко обострявших постановку еще не решенных вопросов. Среди таких биологов — оппонентов дарвинизму видное место занимает Берг. Предпринятое им выступление против дарвинизма привлекло внимание к таким спорным вопросам и в ряде случаев явилось прямым стимулом для их более глубокого научного исследования. Многие собранные Бергом факты, в особенности относящиеся к макроэволюции, имеющие научную ценность сами по себе, еще ждут своих исследователей, и, несомненно, их изучение приведет к новым интересным теоретическим открытиям.

Эпилог

Первая половина 1920-х гг., на которые приходится период интенсивного творчества Берга в области эволюционных исследований, отмечается небывалым подъемом публикаций в жанре научной фантастики. Вслед за Ж. Верном и Г. Уэллсом в эту деятельность активно включаются отечественные писатели А. Толстой («Аэлита»), А. Беляев («Человек-амфибия», «Голова профессора Доуэля»), В. Обручев («Плутония», «Земля Санникова»). Разумеется, прямого отношения к этой сфере литературного творчества эволюционное учение Берга не имело, но с точки зрения научной истины оно наводит на некоторые размышления. Многие из теоретических его положений были сконструированы далекими от реальности, хотя и подкреплялись данными из разных областей естествознания и тем самым выделялись «приземленностью» к вполне конкретным научным поискам, но в целом все-таки находились в области умозрительных построений, граничащих с научной фантастикой.

Кому не известна биографическая серия «Жизнь замечательных людей» (ЖЗЛ), предпринятая еще в дореволюционный период известным издателем Ф. Ф. Павленковым и организованная в широком масштабе М. Горьким для популяризации знаний в советской стране! В галерее «замечательных людей» с полным правом может занять почетное место выдающийся ученый Лев Семенович Берг, известный специалистам своими трудами в разных областях биологии, географии, этнографии, истории науки. Вместе с тем у широкой научной общественности его имя ассоциируется в основном с авторством в создании эволюционной концепции, направленной против дарвинизма, официально признаваемого за одну из естественнонаучных опор философии диалектического материализма. Инакомыслие здесь было серьезной причиной для того, чтобы не попасть в зону внимания публикаторов научно-биографических серий и даже в конце 1970-х гг. быть объектом настороженного отношения.

Представим себе, что Берг оказался бы не противником дарвинизма, а его защитником и продолжателем. Обладая обширной эрудицией, способностью к глубоким теоретическим обобщениям, умением грамотно и корректно вести полемику, без сомнения, он занял бы историческое место рядом с М. А. Мензбиром, но вряд ли в популярности и славе поднялся до уровня мэтра отечественного дарвинизма К. А. Тимирязева. С созданием концепции номогенеза он полностью отошел от исследований в области теории эволюции, эпизодически возвращался к ним в конкретных зоологических и географических работах. Возможно, в такой самоотставке проявилась еще одна оригинальная сторона личности выдающегося ученого, в молчании на разгромную критику сохранившего убежденность в правоте своих взглядов. Историки и эволюционисты еще не раз вернутся к научному наследию Берга и оценят его новым взглядом в соответствии с требованиями другой эпохи.

Литература

Александр Александрович Любищев (1890–1972). Л. : Наука, 1982. 143 с.
Берг Л. С. Рыбы Туркестана // Изв. Тур. отд. Рус. геогр. о-ва. 1905. Т. 4. 16 + 261 с.

Берг Л. С. Аральское море: Опыт физико-географической монографии // Изв. Тур. отд. Рус. геогр. о-ва. 1908. Т. 5. Вып. 9. 24 + 580 с.

Берг Л. С. Изменчивость явлений и законы природы // Природа. 1919. № 7–9. С. 291–302.

Берг Л. С. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Изв. АН СССР. 1920. Т. 14. № 1–18. С. 273–302.

Берг Л. С. Наука, ее содержание и классификация // Изв. Геогр. ин-та. 1921. Вып. 2. С. 1–65.

Берг Л. С. Теории эволюции. Пг. : Академия, 1922а. 120 с.

Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг. : Госиздат, 1922б. 306 с.

Берг Л. С. Наука, ее содержание, смысл и классификация. Пг. : Время, 1922в. 139 с.

Берг Л. С. Борьба за существование и взаимная помощь. Пг. : Время, 1922г. 35 с.

Берг Л. С. Из истории эволюционных идей // Науч. изв. 1922д. Сб. 4. С. 50–74.

Берг Л. С. Географическое распространение организмов и учение об эволюции // Происхождение животных и растений. М. : Госиздат, 1924а. С. 183–213.

Берг Л. С. Физиологические параллели между животными и растениями // Природа. 1924б. № 1–6. С. 110–111.

Берг Л. С. Закономерности в образовании органических форм // Тр. прикл. бот. и сел. 1925а. Т. 14. Вып. 5. С. 19–68.

Берг Л. С. Параллелизм физиологических процессов в растительной и животной клетке // Природа. 1925б. № 1–3. С. 129.

Берг Л. С. Закономерности в образовании форм у миног // Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов (Ленинград, 14–20 декабря 1927 г.). Л., 1928. С. 59–61.

Берг Л. С. Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии // Изв. Гос. геогр. о-ва. 1934. Т. 66. Вып. 1. С. 69–78.

Берг Л. С. Чарлз Дарвин как зоолог // Ч. Дарвин. Сочинения. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. Т. 2. С. 9–36.

Берг Л. С. Пушкин и география // География в школе. 1937. № 2. С. 17–21.

Берг Л. С. Первая поборница женской свободы в Казахстане // Вестн. АН Каз. ССР. 1946. № 10. С. 55–58.

Берг Л. С. О необходимости бережного отношения к русскому научному языку // Вестн. Ленингр. ун-та. 1947. № 3. С. 103–112.

Берг Л. С. Названия рыб и этнические взаимоотношения славян // Сов. этногр. 1948. № 2. С. 62–73

Берг Л. С. Синтез иодоформа актиномицетом // Природа. 1951. № 3. С. 58.

Берг Л. С. Автобиографическая записка // Памяти академика Л. С. Берга : сб. раб. по геогр. и биол. / отв. ред. Э. М. Мурзаев. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. С. 7–17.

Берг Л. С. Физическая география // Берг. Л. С. Избранные труды : В 5 т. М. : Изд-во АН СССР, 1958. Т. 2. 426 с.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. 388 с.

Берг Р. Л. Место теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена в современных эволюционных воззрениях // Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М. : Наука, 1968. С. 411–417.

Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М. : Наука, 1971. 275 с.

Вавилов Н. И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М. : Ком. акад., 1932. С. 62–72

Голубовский М. Д. Критические исследования в области генетики // Александр Александрович Любищев. Л. : Наука, 1982. С. 52–65.

Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб. : Борей-Арт, 2000. 262 с.

Жданов Ю. А. Материалистическая диалектика и проблема химической эволюции // Мат-лы III Всесоюз. совещ. по филос. вопр. совр. естествозн. М. : Наука, 1981. Вып. 1. С. 97–124.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 424 с.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Л. С. Берг. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. С. 7–42.

Завадский К. М., Ермоленко М. Т. К критике неономогенеза // Философские проблемы современной биологии. Л. : Наука, 1966. С. 227–233.

Завадский К. М., Сутт Т. Я. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса // История и теория эволюционного учения. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1973. Вып. 1. С. 42–47.

Иванов В. Т., Шамин А. Н. Путь к синтезу белка. Л. : Химия, 1982. 176 с.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии. СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

Корочкин Л. И. К вопросу о направленности молекулярных и формообразовательных событий в онто- и филогенезе // Молекулярная генетика и биофизика. Киев : Вища школа, 1985. С. 82–95.

Крупенников И. А. Л. С. Берг (1876–1950): Страницы жизни и творчества. Кишинев : Штиинца, 1976. 126 с.

Любищев А. А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1923а. Т. 1. Вып. №. 1. С. 99–110.

Любищев А. А. О критерии изменчивости организмов // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1923б. Т. 1. Вып. 7–8. С. 121–128.

Любищев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол НИИ при Перм. ун-те. 1925а. Т. 4. Вып. 4. С. 137–153.

Любищев А. А. О природе наследственных факторов // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1925б. Т. 4. (Прил.). 142 с.

Любищев А. А. Понятие номогенеза // Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов (Ленинград, 14–20 дек. 1927 г.) Л., 1928. С. 42–43.

Любищев А. А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция : тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965. С. 45–57.

Любищев А. А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1968. Т. 1. С. 7–29.

Любищев А. А. К логике систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1972. Т. 2. С. 45–68.

Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1973а. Т. 3. С. 31–56.

Любищев А. А. Понятие номогенеза // Природа. 1973б. № 10. С. 42–44.

Любищев А. А. Морозные узоры на стеклах (наблюдения и размышления биолога) // Знание — сила. 1973в. № 7. С. 23–26.

Любищев А. А. К классификации эволюционных теорий // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1975а. Т. 4. С. 206–220.

Любищев А. А. О некоторых постулатах общей систематики // Зап. науч. семинаров ЛОМИ АН СССР. 1975б. Т. 49. С. 159–175.

Любищев А. А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М. : Наука, 1982. 278 с.

Мейен С. В. Проблемы направленности эволюции // Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. М. : ВИНИТИ, 1975. Вып. 7. С. 66–117.

Мейен С. В. Может ли быть победитель в дискуссии о номогенезе // Природа. 1979. № 10. С. 114–116.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М. : Мир, 1972. 187 с.

Мирзоян Э. Н. Теория номогенеза Л. С. Берга как опыт эволюционного синтеза // Этюды по истории теоретической биологии. М. : Наука, 2006. С. 170–183.

Мурзаев Э. М. Жизнь есть деяние: К 100-летию со дня рождения акад. Л. С. Берга. М. : Мысль, 1976. 102 с.

Мурзаев Э. М. Лев Семенович Берг (1876–1950). М. : Наука, 1983. 177 с.

Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М. : Наука, 1984. 284 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. : Мир, 1973. 227 с.

Памяти академика Л. С. Берга : сборник работ по географии и биологии / отв. ред. Э. М. Мурзаев. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. 563 с.

Попов И. Загадка теории эволюции — происхождение рукокрылых // В тени дарвинизма. СПб. : Fineday press, 2003. С. 156–173.

Правдин И. Ф., Чепурнов В. С. Лев Семенович Берг. Кишинев : Гос. изд-во Молдавии, 1956. 106 с.

Равдель Е. А. Биографический очерк // Александр Александрович Любищев. Л. : Наука, 1982. С. 9–52.

Распопова В. М. Лев Семенович Берг // Материалы к библиографии ученых СССР. Сер. геогр. наук. М. : 1952. Вып. 2. 145 с.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М. : Изд-во МГУ, 1990. 272 с.

Соболев Д. Н. Наброски по филогении гониатов // Изв. Варшав. политехн. ин-та. 1914. Вып. 1. С. 1–194.

Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин : Валгус, 1977. 139 с.

Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М. : Наука, 1987. 250 с.

У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге / отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб. : Наука, 2002. 558 с.

Шимкевич В. М. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма // Экскурсион. дело. 1923. № 4–6. С. 288–300.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. 2-е изд. М. : Наука, 1968. 452 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л. : Наука, 1969. 494 с.

Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологически макромолекул. М. : Мир, 1973. 216 с.

Яблоков А. В. Рецензия-обзор на книгу «Развитие биологии в СССР». М. : Наука, 1967 // Журн. общ. биол. 1967. Т. XXVIII. № 5. С. 627–631.

Berg L. S. Nomogenesis or evolution determined by law. London : Constable, 1926. XVIII + 477 p.

Berg L. S. Nomogenesis or evolution determined by law / transl. from Russian by J. N. Rostovtsov ; foreword by Th. Dobzhansky ; introd. by D'Arcy Wentworth Thompson. Cambridge : MIT Press, 1969. XXIV + 477 p. (3rd ed. — New York, 1971)

Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York ; London : Columbia Univ. Press, 1970. XVIII + 505 p.

Goldschmidt R. Ecotype, ecospecies and macroevolution // Experientia. 1948. Vol. 4. P. 465–472.

Graham C. H. Lamarck and modern genetics. Manchester : Manchester Univ. Press, 1959. XII + 152 p.

Mayr E. Systematics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Selektion und die gerichtete Evolution // Naturwiss. 1965. Bd. 52. H. 8. S.

Meyen S. V. Plant morphology in its nomogenetical aspects // The Bot. Rev. 1973. Vol. 39. № 3. P. 205–260.

Pettigrew J. Summary of studies on primate phylogeny and 'flying primate' hypothesis / eds. P. A. Racey & S. M. Swift // Symp. Zool. Soc. London. 1999. Vol. 67. P. 3–26.

Rensch B. Das universale Weltbild. Evolution und Naturphilosophie. Frankfurt a. M. : Fischer Taschenbuch Verlag, 1977. 319 S.

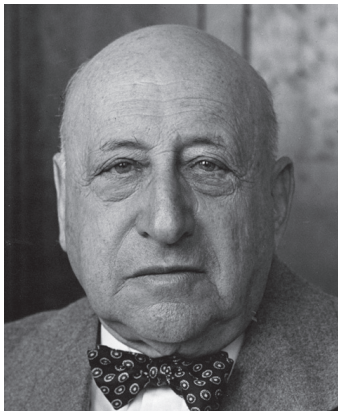
Simpson G. G. Tempo and mode evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. XVII + 237 p.

Vandel A. L'homme et l'évolution. Paris : Gallimard, 1958. 317 p.

Wood J. F. Trends of life. London : Arnold, 1953. 191 p.

Глава 23
РИХАРД ГОЛЬДШМИДТ – ГЕНЕТИК И ЭВОЛЮЦИОНИСТ XX ВЕКА

М. Д. Голубовский



В 1980 г. вышла книга, посвященая трудам и деятельности Рихарда Гольдшмидта (1878–1958) и написанная коллективом авторов. Она имеет характерный подзаголовок «Противоречивый генетик и творческий биолог» (Richard..., 1980). Это название удачно отражает необычную роль Гольдшмидта в эволюционной теории XX в. — анализировать противоречия и будоражить мысль. Сам Гольдшмидт указывал, что в своих научных принципах следует Дарвину, приводя высказывание последнего: «Я твердо придерживался позиции держать мой разум свободным и быть готовым отказаться от любимой гипотезы, как бы она мне ни нравилась, если только появятся факты ей противоречащие, и я не отказываюсь выдвигать новую гипотезу по любой проблеме» (Goldschmdt, 1951).

Эмигрировав из Германии в США, Гольдшмидт в 1940 г. выпустил там свою известную книгу «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940; 2-е изд. — 1982), где нарочито резко противопоставил свои взгляды о путях и механизмах эволюции доминировавшим в то время неодарвиновским концептам. Столь же резко он оппонировал казавшемуся незыблемым морганов скому корпускулярному представлению о мутациях как изменениях отдельных генных локусов. Именно эти взгляды лежали в основе синтетической теории эволюции, становившейся популярной в те годы. Такое свободное искание истины требовало мужества.

Но вот прошло более четверти века, и авторы сводки, которая знаменует собой союз эволюционной генетики и теории развития (Evolution–Development, или evo-devo), посвящают свою книгу предтече этого союза Р. Гольдшмидту (Рэфф, Кофмен, 1986). Действительно, с исследованиями Гольдшмидта, наряду с работами Дж. Хаксли (Галл, 2001, 2005), связана идея, что гены контролируют скорость, время и место развития того или иного признака или системы органов в ходе онтогенеза. Гольдшмидт развил концепцию о хромосоме как сложной целостной морфофункциональной структуре. Он ввел представление об особого рода системных наследственных изменениях, затрагивающих всю программу развития и не сводимых к изменениям отдельных локусов. Он выдвинул идею, что эволюцию следует рассматривать как результат наследственных изменений,

контролирующих онтогенез, который происходит по программе, специфичной для каждого вида. И наконец, Гольдшмидт акцентировал внимание на процессах макроэволюции, их несводимости к процессам на уровне генетики популяций, или микроэволюции (Dietrich, 2000a,b; 2003).

На русский язык переведены три книги Гольдшмидта (1913, 1923, 1935).

Жизненная канва и вехи творчества

Рихард Гольдшмидт родился 12 апреля 1878 г. во Франкфурте-на-Майне в Германии и умер в Беркли, США, 24 апреля 1958 г. Семья Гольдшмидта принадлежала к относительно состоятельному буржуазному сословию с этнокультурными еврейскими традициями. У Гольдшмидта рано проявилась тяга к знаниям, языкам и серьезному чтению. Он окончил классическую гимназию со свободным знанием латинского, греческого, французского, английского и итальянского языков. По настоянию родителей Гольдшмидт поступил в Гейдельбергский университет для обучения медицине. В то время там преподавали такие известные биологи, как О. Бючли, К. Гегенбаур. Однако спустя два года Гольдшмидт уехал в Мюнхен, где обучался зоологии под руководством знаменитого биолога Р. Гертвига (1850–1937) и с 1903 г. стал его ассистентом. Р. Гертвиг исследовал процессы деления и оплодотворения и первый установил, что процесс оплодотворения у морского ежа состоит из слияния ядер яйцеклетки и спермия.

В Мюнхене Гольдшмидт проработал до начала 1914 г. Его основные исследования в это время посвящены детальному изучению сравнительной эмбриологии, но главным образом гистологии нервной системе аскариды. Он установил, что система аскариды состоит из фиксированного числа клеток (162 у самцов и 160 у самок) и кропотливо описал топографию сочленения всех этих клеток в ходе развития. Докторская диссертация Гольдшмидта в 1905 г. посвящена оогенезу у плоских червей трематод. В возрасте 29 лет Гольдшмидт основал журнал «Archiv für Zellforschung», который стал одним из самых авторитетных в области цитологии.

Начиная с 1910 г. интерес Гольдшмидта сместился к генетике, прежде всего под влиянием вышедшей в 1909 г. знаменитой книги В. Иогансена «Элементы точного учения об изменчивости и наследственности». Там впервые были введены понятия «ген», «генотип», «фенотип». На его поворот в сторону генетики повлияли также работы Гуго де Фриза по мутациям у энотеры. Уже в 1911 г. Гольдшмидт публикует учебник по генетике, основанный на курсе его лекций в университете. В 1913 г. этот учебник под названием «Основы учения о наследственности» выходит в Петербурге. Книга Гольдшмидта вобрала все накопленные в первое десятилетие XX в. данные об изучении наследственности и изменчивости у растений и животных. Учебник выдержал пять изданий и оставался самой всеобъемлющей сводкой по генетике вплоть до середины 1930-х гг. С 1910 г. Гольдшмидт начал собственные исследования по определению пола у непарного шелкопряда *Lymantria dispar*. Эти исследования проводились четверь века, вплоть до 1934 г.

В 1911 г. в Берлине было основано знаменитое Общество кайзера Вильгельма и в его рамках Институт экспериментальной биологии в Берлин-Далеме, который возглавил блистательный исследователь Т. Бовери. С удивительной проницательностью он пригласил в свой институт Э. Корренса, Г. Шпемана, М. Гартмана, О. Варбурга и Гольдшмидта, двое из них (Шпеман и Варбург) стали затем нобелевскими лауреатами. Гольдшмидт начинает работать в Берлин-Далеме с января 1914 г. и сосредоточивается на проблеме детерминации пола и генетических основ географической изменчивости у непарного шелкопряда *Lymantria dispar*.

Стимулом к выбору объекта послужила счастливая случайность — открытие швейцарским энтомологом М. Штандфусом массового возникновения интерсексов при скрещивании японской и европейской рас бабочки. Гольдшмидт регулярно выезжал в Японию для сбора материала, чтения там лекций и организации генетических исследований.

В 1914 г., когда Гольдшмидт был в Японии, там его застала война и началась одиссея странствий, длившаяся более 5 лет и описанная подробно в автобиографии (Goldschmidt, 1960). Благодаря своему авторитету он получил временную позицию в Йельском университете, проводил исследования в Гарвардском университете и на морской станции Вудс Холл в штате Массачусетс (Goldschmidt, 1960). Там Гольдшмидт общался с такими известными генетиками, как У. Э. Касл, У. Вилер, Е. Ист. Он вел долгие беседы и с аспирантом С. Райтом — будущим классиком эволюционной биологии и генетики. Эти беседы, как отмечает биограф Райта, оказали на С. Райта стимулирующее действие и повлияли на выбор диссертационной работы в русле физиологической генетики, адептом которой уже в то время был Гольдшмидт (Provine, 1986, p. 92). Когда Америка вступила в войну в коалиции против Германии, Гольдшмидта в 1918 г. интернировали и содержали в специальном лагере в штате Джорджия. За него вступились многие американские генетики во главе с Т. Морганом.

По возвращении в Берлин Гольдшмидт возобновил изучение механизма определения пола и организовал обширные эколого-генетические исследования непарного шелкопряда, в которых эволюционный подход гармонично сочетался с биологий развития. В 1921 г. Гольдшмит опубликовал сводку по генетике пола, которую вскоре перевели на русский язык (Гольдшмидт, 1923), и серию статей с обоснованием принципов действия генов в развитии. Он устанавливает тесный контакт с японскими генетиками, два года преподает курс генетики в Имперском колледже Токио и налаживает исследования по географической изменчивости и генетике *L. dispar*. Гольдшмидт приходит к альтернативному взгляду на природу генов, о чем делает доклад на VI Международном генетическом конгрессе в Итаке, в 1932 г.

Приход к власти нацистов вынудил Гольдшмидта как еврея эмигрировать в США. Получить там место для эмигранта, даже с таким мировым именем, но со столь вызывающими научными взглядами, было непросто. Лишь через год после прибытия он получает должность профессора на кафедре зоологии в Университете Беркли и работает там до своей кончины в 1958 г. В Беркли он начинает серию исследований по мутационному процессу и генетике гомеозисных мутаций у дрозофилы. В 1938 г. выходит сводка Гольдшмидта по физи-

ологической генетике и в 1940 г. — знаменитая «еретическая» работа — «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1938, 1940). В 1951 г. на известном симпозиуме в Колд Спринг Харборе он делает доклад о теории гена и новом понимании связи «ген–хромосома». Там же выступает Барбара Мак-Клинток с проблемным докладом о мобильных элементах. Наконец, в 1956 г. выходит итоговая книга по теоретической генетике, а через два года — ее второе издание (Goldschmidt, 1958).

Интерсексы у бабочек, действие генов в развитии и экологическая генетика

Успех в решении выбраных задач в биологии, и в генетике в частности, сильно зависит от правильного выбора объекта. Как любил говорить известный цитоэколог В. Я. Александров, «для исследователя важно отыскать болтливые объекты, плохо хранящие тайны».

Грегор Мендель, желая установить в эксперименте сложившиеся в его мозгу принципы наследования признаков в потомстве гибридов, сознательно выбрал горох, как растение со строгим самоопылением. Далее он два года селектировал, «чистил» материал, отбирая линии, отличающиеся устойчивыми парами альтернативных признаков. Вдобавок Менделю случайно повезло, что у гороха, как выяснилось только спустя полвека, оказались очень большие хромосомы и большие карты сцепления. Благодаря этому наугад выбранные семь пар признаков (вернее, контролирующие их гены) вели себя при скрещиваниях как несцепленные и независимо наследуемые (Голубовский, 2000).

Гуго де Фриз преследовал совсем иные задачи: установить пути и способы возникновения наследственной изменчивости, ее размах и формы у близких видов. С этой целью для своих многолетних опытов, начавшихся еще в 1890-е гг., он выбрал энотеру — растение, занесенное в Европу из Америки и быстро распространившееся как повсеместная садовая культура и сорняк. Де Фризу с выбором энотеры тоже в определенном смысле повезло. У ряда видов энотеры хромосомы оказались сцеплены в транслокационные комплексы, которые передаются как целое и склонны к повышенной хромосомной и генной нестабильности. Благодаря этому у энотеры помимо точковых мутаций впервые были обнаружены и хромосомные и геномные мутации — анеуплоиды (трисомики), и мутанты-полиплоиды. Кроме того, были найдены и редкие рекомбинанты между комплексами и образования новых комлексов, имитирующие пути видообразования.

Необычайно удачным оказался и выбор Т. Морганом дрозофилы для разработки хромосомной теории наследственности: легкость разведения в лаборатории, быстрота размножения, малое число хромосом, что позволило сразу обнаружить феномен сцепления признаков, четкий хромосомный механизм определения пола, отсутствие кроссинговера у самцов и, наконец, политенные хромосомы, исследование которых, начиная с 1933 г., дало мощный импульс цитогенетике.

Гольдшмидту так же повезло, когда он по совету опытного швейцарского энтомолога М. Штандфуса выбрал бабочек непарного шелкопряда *Lymantria*

dispar для изучения принципов детерминации пола и генетики развития. У этого вида резко выраженный половой диморфизм по окраске и размерам — самки имеют белую окраску крыльев с темными полосами и они в два раза крупнее самцов, имеющих коричневого цвета крылья. Штандфус проводил обширные исследования по географической изменчивости у бабочек и анализировал изменение их фенотипа под влиянием разных температур в ходе развития. Он заметил, что в скрещиваниях европейской и японской рас (в отличие от многих других межрасовых скрещиваний) в первом поколении возникают атипичные по окраске, со смещенной половой дифференцировкой самки и нормальные самцы. Данный парадокс и привлек внимание Гольдшмита как «невероятный случай везения» (Stern, 1980). Его осенило, что разные японские расы могут отличаться по степени индукции аномального пол-зависимого эффекта и анализ этого парадокса может выяснить пути действия генов. Так и оказалось.

Практически одновременно в группе Т. Моргана был обнаружен феномен гермафродитизма, когда у одной особи сосуществуют мозаично и женские, и мужские сектора признаков. Наблюдая за изменениями фенотипа гибридных самок с самого начала развития, Гольдшмидт установил, что изменения касаются всего фенотипа, и ввел новый термин «интерсексуальность». Частоты и степень возникновения интерсексов отличались у гибридов между разными расами.

В ходе скрещиваний Гольдшмидт установил, что в отношении факторов пола самки бабочек гетерогаметичны, а самцы гомогаметичны. Он предположил существование двух факторов — мужского M в половой хромосоме и женского фактора F в аутосомах, так что генотип самцов FMM а генотип самок — FM. Разные географические расы отличались по силе действия этих факторов. Пол определялся их относительным балансом, так что если $1M < F$, то происходит сдвиг в сторону самок, но поскольку $2M > F$, то развитие идет в сторону самцов. В зависимости от относительной силы F и M факторов, у гибридов в потомстве скрещиваний разных географических рас возникает слабая, промежуточная или сильная интерсексуальность, вплоть до полной реверсии пола. Эта концепция баланса пол-определяющих факторов была очень близка к предложенной одновременно К. Бриджесом в лаборатории Моргана балансовой теории пола.

Вместе с тем оригинальной и важной стороной работ Гольдшмидта было гармоничное сочетание анализа географической изменчивости с анализом характера действия генов детерминации пола у разных рас. Гольдшмидт выделил линии с разными по силе пол-определяющими факторами и в контролируемых скрещиваниях получал гибриды с предсказанной долей интерсексуальности. Другой важный вывод из его работ состоял в том, что смещение признаков половой дифференцировки происходит не постепенно, а в определенные критические периоды развития гибридов (“time law”, или «временной принцип»). Факторы половой дифференцировки начинают активироваться в определенное время в той или иной определенной ткани. В итоге ученый пришел к важному новому выводу, что гены отличаются по силе, времени и месту их действия в ходе развития. Одновременно к сходному выводу пришел Дж. Хаксли, анализируя наследование окраски бокоплава и выдвинув концепцию

аллометрии, которая исходит из положения, что гены контролируют скорости роста и развития разных структур одного организма (Галл, 2001, 2005; Голубовский, Галл, 2003) (см. гл. 9).

Р. Рэфф и Т. Кофмен (1986, с. 31) указывают, что вплоть до начала 1980-х гг. между генетикой и эмбриологией существовал определенный разрыв. Генетика не могла внятно указать, каким образом неизменный комплекс генов может вызвать направленный онтогенез и дифференциацию тканей и органов. Скепсис эмбриологов был вызван тремя основными обстоятельствами. Во-первых, менделевская генетика интересовалась главным образом процессом наследственной передачи признаков и организацией самого наследственного материала, нежели ходом онтогенеза. Во-вторых, ранние генетики представляли ген как некую неизменную частицу, передаваемую через гаметы, и это составляло перекос в сторону преформизма, тогда как эмбриологи имели дело с эпигенезом или новообразованиями. В-третьих, менделевское направление молчаливо допускало, что все клетки получают одинаковые копии генов, и тогда оставалось непонятно, за счет чего же происходит ограничение морфогенетических потенций.

Попытка Вейсмана разрешить эту трудность путем гипотезы о неравномерном распределении тканевых детерминантов была справедливо оставлена. Эту главную мучительную трудность прекрасно осознавал Т. Морган, который до своих занятий генетикой уже был крупным эмбриологом и зоологом: «Если все гены действуют все время и если признаки особи определяются генами, то почему же не все клетки тела совершенно одинаковы?» (Морган, 1936, с. 218). Морган наметил следующие возможные сценарии выхода из парадокса: а) начальные стадии развития являются следствием одинакового действия всех генов в различных областях яйца; б) различные группы генов вступают в действие одна после другой, вызывая изменения в протоплазме, которые взаимодействуют с новым комплексом генов и в) характер действия всех генов меняется в зависимости от протоплазмы.

Вычленение такого рода имплицитных постулатов есть одна из непременных задач истории науки, ибо необходимо реконструировать прошлое знание во всех его контекстах. Иными словами, прочувствовать, вжиться в систему множества неявных, «молчаливо допускаемых» представлений в прошедшем периоде науки. Здесь возникает такого рода психологическая трудность: решив задачу-головоломку, как бы снова встать перед ней в тупик.

Концепция физиологической генетики Гольдшмидта (Goldschmidt, 1938), которая возникла из проведенных им в 1920–1930-е гг. опытов по анализу генетики определения пола, была первой экспериментально обоснованной попыткой связать генетику и физиологию развития в одно целое. В этой смелой попытке эмбриолог и эмбриогенетик П. Г. Светлов (1978) выделяет вывод Гольдшмидта о трех фазах химической дифференциации ооплазмы в период времени между созреванием яйцеклетки и началом дробления. Первая фаза — начало синапсиса хромосом, когда часть генов выходит из ядра и производит в цитоплазме ферментативные реакции, приводящие к возникновению формо- или органообразующих молекул. Эти молекулы распределяются по разным частям ооплазмы. Динамика количественного выхода из ядра ферментов и динамика

локализации молекул-организаторов различна у разных рас и разных видов. Вторая фаза хемодифференциации начинается после оплодотворения в зиготе и третья фаза наступает в период гаструляции.

Эти положения Гольдшмидта вполне соответствуют нынешним представлениям. В оплодотворенных яйцеклетках выделяют три информационные системы: 1) ДНК ядерного генома; 2) распределенные по отдельным участкам цитоплазмы информационные макромолекулы и 3) цитоскелет, регулирующий местоположение локальных молекулярных событий в цитоплазме (Рэфф, Кофмен, 1986).

Светлов также обратил внимание на гипотезу Гольдшмидта о постепенном включении генов в действие. Гены способны долгое время находиться в инертном состоянии и активируются лишь в тот момент, когда возникает субстрат, на который они могут оказать химическое воздействие. Но самый важный пункт концепции Гольдшмита состоит, по мнению Светлова (1978, с. 208), в тезисе: «Скорости реакций, происходящих вследствие действия генов, различны и соотношение их закономерно; поэтому развитие представляет собой систему координированных скоростей реакций».

Уже в 1920 г. Гольдшмидт, обсуждая закономерности преобразования форм в эволюции, проанализированные в известной книге А. Томпсона «Рост и форма» (Thompson, 1917), обратил внимание на то, что множество морфологических различий может путем простых математических законов быть связано с изменением относительного роста. В том же 1920 г. Гольдшмидт делает пророческое предположение, которое вошло в его книгу 1940 г.: «Добавим к этому, что высоко специализированный дифференциальный рост может быть инициирован образованием специфических гормонов (детерминирующих веществ) в определенное время; можно вообразить множество эволюционных процессов, которые обусловлены небольшими количественными изменениями базисных генов, приводящими к сдвигам упорядоченных во времени координаций» (Goldschmidt, 1982, p. 311).

Эта идея была экспериментально подтверждена затем в работах и самого Гольдшмидта. И недаром Дж. Хаксли называет «прекрасным обсуждением» то, как Гольдшмидт связывал генетику развития с эволюцией (Huxley, 1944, p. 513). Представители школы Моргана недооценивали эволюционную важность изменений генов, контролирующих рост и морфологическое строение, а также важность координации их действия в пространстве и времени.

Раздел IV своей книги Гольдшмидт назвал «Мутации, влияющие на раннее развитие» (Goldschmidt, 1982, p. 309). Он указал, что уже в 1920-е гг. пришел к пониманию, что гены, которые контролируют развитие, действуют путем изменения относительных скоростей интегрированного процесса дифференциации. Обнаружив разные по силе действия пол-определяющие и другие факторы, он связал этот факт с количеством активного генетического материала. Это привело его также к идее, что определенные мутации способны количественно влиять на ранний эмбриональный процесс путем изменения его скорости относительно других этапов дифференциации. Если такая мутация выживает, она влечет за собой эволюционно важное одноступенчатое значительное отклонение в ходе развития.

Проводя многолетние систематические исследования в течение двух десятилетий, Гольдшмидт как зоолог-эволюционист детально исследовал характер генетических различий у георафических рас бабочек по комплексу других жизненно важных признаков: морфологических отличий, длительности личиночного развития, длины диапаузы, скорости роста и их зависимости от разных температур. В этом смысле Гольдшмидт, несомненно, является одним из пионеров экологической генетики. Он обнаружил, что большинство найденных различий между географическими расами бабочек имеют адаптивный характер. Здесь выводы Гольдшмидта совпадают с другими аналогичными исследованиями, и в особенности с работами шведского ботаника Турессона, начатыми в начале 20-х гг., по изучению эколого-географической изменчивости и характера ее наследственной детерминации у горных и равнинных рас растений.

Гены и хромосомы: противополагание Гольдшмидта и сообщества генетиков

Эпистемолог П. Фейерабенд как норму в науке выдвинул принцип плюралистичности и пролиферации гипотез. Несовместимость гипотез вовсе не является их слабостью, ибо благодаря контрастам и альтернативным допущениям появляются новые стимулы для поиска более целостных концептов. В генетике есть представление о норме реакции генотипа, образуемой вариативным множеством генов в разных условиях развития. Норма в процессе познания образуется «всем множеством частично пересекающихся, фактуально адекватных, но взаимно несовместимых теорий» (Фейерабенд, 1986).

В этом смысле полезно проанализировать казавшиеся долгие годы совершенно маргинальными взгляды Гольдшмидта на природу наследственных факторов и характер эволюционного процесса. Вот их динамика.

1. До начала 1930-х гг. — общее согласие с моргановской концепцией о генах как дискретных локусах хромосомы и о точковых мутациях как внутригенных изменениях, ведущих к множественному аллелизму;

2. С начала 1930-х гг. — количественный подход к структуре и функции генов,

Наследуемые морфофункциональные изменения могут зависеть от наследуемых вариаций активности одного и того же генного фактора, не затрагивая его структуры. Гены в этом смысле подобны ферментам или гормонам, активность которых зависит от их количества, причем они в то же время обладают способностью автокатализа. Варианты (аллели) одних и те же генов отличаются и по силе своего действия, и по времени/месту активности на разных стадиях онтогенеза.

Этот пионерский вывод Гольдшмидта оказался оправданным. Действительно, множество наследственных изменений, происходящих в районе определенного локуса, не касаются изменений самого структурного гена, а происходят за его пределами, в сложно организованной регуляторной части. Кроме того, в ходе развития возможны разные способы динамического или эпигенетического регулирования генной активности, которые заведомо не затрагивают его структуру на уровне оснований ДНК (Корочкин, 1999; Голубовский, 2000).

3. В конце 1930-х гг., под влиянием работ Г. Мёллера и А. А. Прокофьевой-Бельговской по эффекту положения у дрозофилы, а потом и на основе собственных исследований, Гольдшмидт принимает альтернативную модель хромосомы. Не как нити с нанизанными по длине генными локусами, а скорее как музыкальной струны, которая обладает целостостностью и дискретностью. «Если я трону струну скрипки в определенной точке, которая отстоит на дюйм от основания струны, то она издаст тон С. Но это вовсе не значит, что струна имеет какое-то $+^{C}$ тело в той точке, где она была прижата» Это высказывание взято из статьи Гольдшмита 1946 г., где он, используя изящную метафору, проясняет возможную альтернативу концепции дискретных генов в пользу представления о хромосомном континууме (Carlson, 1966, с. 26).

Таким образом, начиная с 1920-х гг., Гольдшмидт отождествлял гены с ферментами или катализаторами, а разные скорости реакций и разные количества органообразующих веществ связывал с разным количеством генов-ферментов в ооплазме яйцеклетки и затем в разных тканях и органах-мишенях. Именно это смелое предположение о варьировании количества гено-ферментов привело его к конфликту с хромосомной теорией наследственности. В 1932 г. Гольдшмидт прочитал лекцию на эту тему в США на Морской биологической станции в Вудс-Холле. Но его выводы были встречены настороженно и скептически.

Морган называл рассуждения Гольдшмидта в этой части скорее химерическими, нежели химическими (Светлов, 1978, с. 210). Ведь вывод Гольдшмидта действительно подрывал одно из основных положений хромосомной теории о равном представительстве всех генов в клетках, их жесткой связи с локусами хромосом, строгой конвариантной редупликации и невозможности их свободного количественного варьирования. По сходным причинам более 25 лет не принималась всерьез гипотеза Б. Мак-Клинток о мобильных генах, которые могут свободно передвигаться от локуса к локусу и варьировать в числе у разных индивидов и линий (см.: Голубовский, 2000). Такого рода оппозиционность притягивала друг к другу Мак-Клинток и Гольдшмидта (Keller, 1983, с. 154–157).

Антиномия Морган–Гольдшмидт была разрешена, как это обычно бывает в истории, на новом витке развития генетики в 1940–1960-е гг. В данном контексте следует назвать: 1) концепцию Д. Бидла и Э. Татума «один ген — один фермент»; 2) открытие нуклеиновой природы генов хромосом и кодового информационного принципа в действии гена в цепи ДНК–РНК–белок; число генов в разных тканях и органах, как правило, остается постоянным, но легко варьирует количество их информационных РНК-копий, интенсивность транскрипции иРНК и интенсивность синтеза полипептида с определенного транскрипта; 3) концепция генной регуляции Ф. Жакоба и Ж. Моно, открытие особых генов-регуляторов, которые могут включать и выключать блоки генов в разные периоды онтогенеза в зависимости от потребностей клетки; были открыты циркулирующие через цитоплазму ДНК-связывающиеся белки, способные по мере развития позитивно или негативно регулировать степень транскрипции одного или серии генов. Легко видеть, что эти открытия подтвердили смелую гипотезу Гольдшмидта о том, как гены регулируют онтогенез.

В середине 1930-х гг. Г. Мёллер совместно с А. А. Прокофьевой-Бельговской выполнили серию цитогенетических исследований на политенных хромосомах

дрозофилы, показавших, что многие мутации связаны с разрывами и перестройками хромосом вблизи определенного локуса. При этом иногда перемещение гетерохроматиновых или инертных районов хромосом в область расположения определенных локусов вызывает инактивацию одного или сразу нескольких соседних генов. Это одно из проявлений феномена «эффекта положения», установленного ранее и другими авторами. Узнав об этих работах Г. Мёллера, с которым его связывали дружеские отношения, Гольдшмит пишет ему письмо. Оно хорошо демонстрирует его темперамент и научный стиль:

«Только что я прочел вашу замечательную статью. Но я был слегка разочарован, что вы столь осторожничаете с концепцией гена. На самом дела я ожидал (зная вашу парижскую статью, но не зная еще статьи с Прокофьевой), что вы первым прыгнете через ограду и безоговорочно отвергнете концепцию гена. Конечно, я знаю, что темпераменты людей различны и что я менее осторожен, чем следует. Но во время перехода от одной точки зрения к другой — а сейчас как раз наступил период отбросить теорию гена, которая находится в конвульсиях, — я предпочитаю, чтобы мой ум был на один шаг впереди опытов (так обычно действуют физики, но биологи считают это преступлением)» (Dietrich, 2000b).

Конечно, большинство генетиков, и Мёллер в их числе, были правы в их нежелании отвергнуть концепцию гена, постигая в то же время шаг за шагом более высокие уровни организации хромосом. Понятно также, почему многих генетиков США, где родилась классическая хромосомная теория наследственности, так раздражало громогласное заявлениие Гольдшмидта-эмигранта, что «концепция гена мертва».

Теперь очевидно, что активация и инактивация генов, временно-тканевая регуляция их действия основаны именно на упорядоченных изменениях более высоких уровней организации генетического материала, нежели голая нить ДНК (Корочкин, 1999). Современные данные указывают на реальность и важность структурных и функциональных свойств хромосомы как целого. Нуклеопротеидная нить хромосомы (хроматин) имеет сложную иерархическую организацию. Установлены четыре уровня упаковки нити ДНК с белками в нуклеопротеидные структуры, которые в световом микроскопе видны как «хромосомы». Характер упаковки, степени спирализации нуклеопротеидного комплекса регулируется определенной системой. Имеются специальные локусы хромосом, не входящие в ранг генов, которые служат местами посадки ДНК-связывающих белков. Такая связь локально изменяет укладку хромосомной нити и влияет на транскрипционную активность генов на расстоянии сотен и тысяч нуклеотидных пар. Локусы-энхансеры усиливают активность соседних генов, локусы-сайленсеры их ослабляют.

Хромосомы высших организмов подразделены на структурно-функциональные участки или домены, которые в виде петель размером 100–200 тыс. н. п. прикреплены своими концами к ядерному скелету (матриксу). Обнаружены десятки ДНК-связывающих белков, которые образуют сложные комплексы и, присоединяясь к специальным участкам хромосом, регулируют степень спирализации и деспирализации данного домена и тем самым степень транскрипционной активности окрестных генов. Не вдаваясь в детали, отметим, что у дрозофилы

обнаружены две группы ДНК-связывающих белков: а) белки, которые присоединяются к блокам прицентромерного (конститутивного) гетерохроматина, составленного в основном из сателлитной ДНК и б) белки, которые, присоединяясь к особым сайтам, расположенным в районе генных локусов, вызывают локальную компактизацию-декомпактизацию и тем самым влияют на дифференциальную активность этих генов в ходе онтогенеза (см. Корочкин, 1999).

Достаточно какому-либо гену в случае хромосомной перестройки оказаться рядом с гетерохроматином или сайтом, к которому присоединяется белок-репрессор, и активность этого гена понижается. Таков молекулярный контур феномена «эффекта положения» генов, которому Гольдшмидт придавал столь важное значение в своей концепции хромосомы как целого. Перестройки хромосом, по его представлениям, — самый главный кандидат системных мутаций.

Очень важен для понимания действия генов тот факт, что изменение последовательностей, удаленных от кодирующей части гена на сотни и тысячи оснований, способны вызвать мутации гена. В цис-положении последовательности типа энхансеров (или усилителей) регулируют активность близлежащих генов. Подтверждается одно из основных положений в концепции Гольдшмидта, что хромосома — это не просто мозаика генов, она имеет целостные свойства, «хромосомные поля», от которых зависит активность генов в онтогенезе (Goldschmidt, 1958).

В этом смысле особенно показательна организация двух комплексов генов, контролирующих осевые структуры тела дрозофилы — комплекса *Bithorax, BX-C* и *Antennapedia, Antp-C*. Изменения в структуре этих комплексов приводят к так называемым гомеозисным мутациям, в результате которых на месте одного типичного органа возникает совсем другой. Каждый комплекс имеет громадную протяженность в несколько сот тысяч пар нуклеотидов, где основное место занимают регуляторные участки, либо интроны. А единицы транскрипции или собственно структурные белок-образующие гены занимают менее 5 % длины и представляют собой как бы острова в океане.

К концу 1995 г. была получена полная нуклеотидная последовательность генного комплекса *BX-C*. Он имеет протяженность в 338 234 п. н., куда входят лишь 5 единиц транскрипции (генов). Из них только три гена — *Ubx, abdA* и *abdB* — кодируют белки группы «гомеобокса» (они обнаружены у всех беспозвоночных и позвоночных животных и даже у растений). Два других гена — *bxd* и *iab4* — образуют лишь мРНК, с которой, однако, не считывается белок. Помимо интронов, вся остальная область комплекса занята регуляторными участками — коммутаторами, которые при взаимодействии с тканеспецифичными факторами транскрипции отвечают за подавление или активацию определенного гомеозисного гена в данном сегменте в данное время.

Оказалось, что большинство «классических генов», локализованных в данном комплексе и выделенных на основании мутаций, например *bx, abx* или *pbx*, вовсе не являются структурными генами, а соответствуют цис-регуляторным сайтам. Кроме того, они могут быть участками, специфичными для действия трансрегуляторных белков, кодируемых удаленными генами. Одни из трансрегуляторных генов имеют явное сродство с ДНК, другие же не связываются с рецепторными участками ДНК, но, видимо, участвуют на кооперативных на-

чалах в регуляции транскрипции или структуры блока хроматина, где локализован весь комплекс. И вновь следует подчеркнуть, что современные молекулярные данные подтверждают «еретическую» идею Гольдшмидта о том, что мутации, локализуемые генетическими методами, часто соответствуют не дискретным морганов ским генам, а сложным «генетическим единицам», которые определяют ход развития (Goldshmidt, 1958; Dietrich, 2000).

Другой важной особенностью генетического материала эукариот по сравнению с микроорганизмами является их нередкая организация в мультигенные семейства. Различают три основных типа мультигенных семейств. Первый составляют тандемно повторенные гены. Так, еще в 1920-е гг. у дрозофилы была открыта рецессивная мутация «подстриженные тонкие щетинки», или *bobbed*. Она была интересна тем, что соответствующий ген был локализован не только в X-хромосоме, но и в ее «генетически пустом» аналоге Y-хромосоме. При этом разные *bobbed* мутации параллельно с уменьшением размера щетинок резко снижали жизнеспособность, вплоть до летальности некоторых аллелей.

Молекулярно-генетический анализ показал, что обычный менделевский ген *bobbed* на самом деле представляет из себя блок из около 200 тандемно организованных пар генов, контролирующих структуру двух типов рибосомной РНК — 28S и 18S. А то, что на уровне фенотипа описывалось как морганов ские точковые мутации, представляет собой внутрилокусные делеции, и чем больше делеция, тем сильнее она влияет на жизнеспособность. Уменьшение размера щетинок-макрохет и их утончение есть лишь плейотропный эффект уменьшения пула рибосом из-за дефицита рибосомной РНК. Предчувствие В. Иогансена об «уничтожающей относительности» выражений типа «ген признака» вполне оправдалось.

Второй, наиболее распространенный, тип представляют собой мультигенные семейства, организованные в скопления, или кластеры, разделенные промежутками. К таковым относятся семейства глобиновых генов человека. В хромосоме 11 в районе протяженностью в 60 тыс. п. н. расположено 7 несколько отличающихся друг от друга копий бета-глобиновых генов (пять из них функционально активны, но на разных стадиях онтогенеза). В хромосоме 16 есть другое семейство из пяти соседствующих альфа-глобиновых генов. Активный гемоглобин представляет собой белок-димер, образованный сочетанием разных альфа- и бета-цепочек. Предполагается, что эти семейства имеют один предковый ген, копии которого двумя гнездами расселились по двум хромосомам. Наконец, третий тип мультигенных семейств — это гены, гомологичные копии которых не образуют скоплений, а разбросаны по хромосомам.

Организация активных генов в семейства имеет важный функциональный смысл. Некоторые генные продукты необходимы в больших количествах в короткое время. Например, процессы дробления идут очень быстро и для этого необходимо большое число РНК и белков, участвующих в синтезе белка, а также белков типа гистонов, организующих упаковку ДНК в нуклеопротеидные комплексы или хроматин. Организация генов в семейства с близкими, но не идентичными генами, активными в разных тканях или в разное время, может обеспечить наилучшие возможности для переключения их активности в онтогенезе. С точки зрения эволюции генные семейства ука-

зывают на ведущую роль принципа дупликации генов и их последующей дивергенции для нормального онтогенеза многоклеточных организмов (Рэфф, Кофмен, 1986).

Хромосома, как и предсказывал Гольдшмидт, оказалась организована в более сложные функциональные блоки, чем просто генные локусы или единицы транскрипции с обслуживающими ее последовательностями, с которыми еще вплоть до 1990-х гг. ассоциировалось понятие «ген». По аналогии с доменами белков выделяют дискретные, сверхспирализованные участки хромосом, отграниченные от других доменов сайтами ДНК, чувствительными к эндонуклеазам (King, Stansfield, 1997). Функционально активные домены, где нить ДНК деспирализована и гены транскрипционно активны, включают в свой состав особые сегменты ДНК — *инсуляторы,* которые делают данный домен недоступным действию посторонних энхансеров.

Для концепции гена как некоей линейно неразрывной функциональной единицы возникает новая трудность. Она состоит в том, что функциональные домены могут собираться из пространственно разобщенных участков хроматина, которые, «выпетливаясь», ассоциируются в пространственно сложные посадочные места для связывания белков, либо активирующих, либо репрессирующих транскрипцию. Точно так же, как активные центры в белках собираются из аминокислот, удаленных друг от друга в полипетидной цепи. Какая граница дискретности-континуума хромосомной нити будет в таком случае соответствовать моргановскому гену? Но этот вопрос, вопреки Гольдшмиту, вовсе не означает, что «ген мертв» и следует отказаться от такого понятия. Испытание временем обычно выдерживают отосительно размытые, семантически мягкие (выражение Р. Г. Баранцева) понятия, которые в момент своего возникновения не стремятся сразу к точности, рискуя утратить правильность и полноту описания. Среди генетиков нет согласия по поводу природы генов: являются ли они реальностью или абстракцией, — отмечал Морган в своей нобелевской лекции в 1934 г. Идея специально сохранить этот дуализм была высказана еще А. А. Любищевым в 1925 г.: «Общее всего ген, по-моему, можно определить как абстрактное понятие, которым мы пользуемся для приложения законов Менделя... и как та реальность, которая соответствует этому абстрактному понятию в половых клетках. Лучше в определение гена слова “признак” не вводить, так как это легко ведет к недоразумениям» (Любищев 1925; Голубовский, 2000, 2004). Такого рода двойственность или размытость понятий являются не слабостью, а силой, поскольку отражают глубинные, трудно выявляемые аспекты реальности (Rheinberger, 2000).

Макромутации, системные мутации и макроэволюция

Впервые разграничение микро- и макроэволюции ввел Ю. А. Филипченко (1929): «Эволюция особенностей низших систематических единиц — одно, а эволюция родовых признаков — совсем другое. Первая может считаться в настоящее время более или менее разрешенной и для ее объяснения процессы подбора, мутаций и рекомбинаций имеют очень большое значение. О второй

мы пока ничего не знаем...» (Филипченко, 1977). Здесь автор следует критике в адрес дарвиновских представлений, сделанной еще в XIX в. немецким ботаником А. Вигандом и американским палеонтологом Э. Копом. Обсуждая тезис Виганда, что понятие рода определяется не числом относящихся к нему видов, а характером его особенностей, Ю. А. Филипченко пишет: «Принцип расхождения признаков, при помощи которого Ч. Дарвин думал объяснить происхождение не только разновидностей и видов, но и всех высших систематических единиц, отличающихся друг от друга глубокими морфологическими или анатомическими различиями, безусловно, представляет слабейшую часть его теории. Это столь же парадоксально, как и предположение, будто кузнечик путем бесчисленного ряда прыжков может подняться до облаков».

Филипченко исходил из глубинного философского или метафизического принципа, что эволюция мира живых организмов, как всякой системы, происходит по общим канонам, «управляющим развитием всякого целого, каково бы оно ни было». Целое развивается автогенетически, за счет внутренних причин. Развитие любого целого, «будет ли такой системой зародыш, весь мир организмов, Земля как небесное тело, вся солнечная система» (Филипченко, 1977, с. 182), определяют три рода факторов: 1) самостоятельные, заключенные в самой системе (как, например, развитие яйцеклетки), 2) зависимые частично от системы, частично от среды и 3) внешние причины, лежащие вне системы. Подобное подразделение сделано впервые немецким эмбриологом Вильгельмом Ру (1850–1924). В идее автогенеза нет ничего мистического. Напротив, как говорил Ю. А. Филипченко, «кому же придет в голову искать основные причины развития хотя бы солнечной системы вне ее самой, хотя и при этом были, вероятно, известные индиферентные причины, так сказать, второго порядка, лежащие извне» (там же).

Холистический системный подход привел Филипченко к убеждению о специфичности факторов и механизмов макроэволюции. Общие, родовые признаки закладываются в онтогенезе раньше видовых, они меньше подвержены изменчивости, и их генетический контроль должен быть иным, отличным от менделирующих генов. На основе собственных исследований по генетике количественных признаков и структуре колоса у пшениц Филипченко полагал, что «родовые» признаки определяются не дискретными генами, а «плазмоном» — «*общей структурой белков протоплазмы, взятых в целом*». Плазмон не разложим на отдельные элементы.

Таким образом, особенности макроэволюции, по Филипченко, включают: а) особый материальный субстрат — либо упорядоченная организация яйцеклетки, либо особого рода гены дифференцировки, отличающиеся по характеру действия от обычных менделевских; б) особые недарвиновские механизмы эволюции признаков высших систематических категорий. Оба эти положения в определенной степени нашли подтверждение в современной генетике (Александров, 1982).

Дальнейшее развитие идей Филипченко было сделано Гольдшмидтом в его известной книге «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940). Для объяснения прогрессивной эволюции Гольдшмидт ввел представление о системных мутациях и макромутациях. Первые он связывал с хромосомны-

ми перестройками вроде тех, что вызывают эффект положения. Он выдвинул упомянутое выше положение, что хромосома — это целостная упорядоченная система, нарушения ее «полей» приводят к резким изменениям эмбрионального развития.

Системная мутация, по Гольдшмидту, представляет собой один или несколько мутационных актов, которые переводят работу генетической системы с одного режима на другой, влияя сразу в целом на многие стороны онтогенеза и создавая новую видовую или родовую форму. «Эволюция означает переход одной достаточно стабильной органической системы в другую, но также стабильную систему... Зародышевая плазма держит под контролем тип данного вида, регулируя процесс развития индивида... в соответствии с некой постоянной программой... Эволюция, следовательно, означает создание измененного процесса развития, регулируемого измененной плазмой». Таким образом, Гольдшмидт уже в 1940 г. брал за основу понятия «система», «программа», которые вошли в обиход генетиков лишь спустя 25 лет после работ Жакоба и Моно.

Интеллектуальный климат тех лет не способствовал теоретизированию в этом направлении. Известный эволюционист и ботаник А. Л. Тахтаджян (1998), разрабатывавший принципы тектологии или «общей теории систем», привел интересную подробность: теоретик биологии Л. фон Берталанфи в 1937 г. в Чикагском университете начал читать лекции с идеями общей теории систем, но «тогда такого рода теоретизирование пользовалось плохой репутацией и он не рискнул поэтому опубликовать рукопись».

Корочкин (1999) детально аргументирует, что «*стройная концепция макроэволюции*» Гольдшмидта вполне созвучна современному пониманию связи онтогенетики с теорией эволюции. Эта концепция включает следующие постулаты:

1. Макроэволюция не может быть понята на основе гипотезы о накоплении случайных точковых мутаций. Она сопровождается реорганизацией хромосом и генома.

2. Перестройки хромосом способны сами по себе вызывать значительный фенотипический эффект.

3. Этот эффект вызван реорганизацией систем межтканевых взаимодействий в процессе онтогенеза и способен вызвать появление форм, резко отклоняющихся от видовой нормы, так называемых «перспективных монстров». Они могут быть преадаптированы к определенной нише и, попав либо выбрав ее, способны дать начало новым видам и родам.

4. Системная реорганизация онтогенеза реализуется через эффекты генов-модификаторов, либо на основе макромутаций, резко меняющих в случае животных ключевые этапы онторегуляции, эндокринно-гормональный статус (гомеозисные мутации, акромегалия, гигантизм, карликовость, безволосость и т. д).

Метафоры иногда сильно способствуют пониманию, принятию и популяризации идей. В случае Гольдшмидта все было наоборот. «Очень жаль однако, что красочный и емкий термин “перспективные монстры” породил резко отрицательное отношение к основному тезису Гольдшмидта о том, что мутациям, оказывающим влияние на развитие, принадлежит центральное

место в эволюции», — отмечают в своей сводке «Эмбрионы, гены, эволюция» американские эмбриогенетики Рэфф и Кофмен (1986).

Обсуждая целостный и элементаристский подход к анализу развития, П. Г. Светлов постулирует одно специфическое свойство живых организмов: каждая часть обладает своими дискретными признаками и в то же время является элементом целого, подчиняется «биологическим полям» более высокого уровня и другим требованиям целого. Для эмбрионального развития характерно появление относительно автономных участков, не выпадающих из системы целого организма и не мешающих друг другу. «*О таких полях ничего не знают ни математика, ни физика*» (Светлов, 1978).

Вплоть до начала 1930-х гг. Гольдшмидт полагал, что эволюция происходит главным образом путем накопления микромутаций и что кроме этого возможны мутации, которые влияют на раннее эмбриональное развитие и вызывают большие эволюционные изменения. Как пишет Гольдшмидт, «эта моя точка зрения была принята другими исследователями и усилена в работах Холдейна (Haldane, 1932), Хаксли (Huxley, 1932) и в особенности де Бира (Beer de, 1930), который детально разработал проблему» (Goldschmidt, 1982, p. 311).

Однако уже в 1932–1933 гг., обдумывая результаты своих исследований по географической изменчивости шелкопряда, Гольдшмидт сделал столь свойственный его стилю концептуальный прыжок и резко разграничил явления микро- и макроэволюции, связав последнюю с действием особых «системных мутаций», меняющих ход эмбрионального развития.

Сама по себе идея особой эволюционной важности изменений начальных этапов эмбриогенеза, отмечал Гольдшмидт, вовсе не новая, она высказывалась многими зоологами и палеонтологами (Ф. Мюллер, А. Кёлликер, Э. Коп, В. Гарстанг) и в наибольшей степени была разработана А. Н. Северцовым в книге «Морфологические закономерности эволюции», переведенной на немецкий язык в 1931 г. (см. гл. 2). Гольдшмидт фактически был единственным зарубежным эволюционистом, кто многократно цитировал и хорошо знал работы А. Н. Северцова. Новым является то, что впервые в его работах, а также в исследованиях Дж. Хаксли эта идея была выражена на языке физиологической генетики и связана с конкретным изучением действия мутаций раннего эмбрионального развития, в то время как Северцов пользовался лишь языком эмбриологии.

В главе «Эволюция и потенциалы развития» Гольдшмидт почти афористически объясняет, почему для истолкования макроэволюции необходимы прежде всего изменения, затрагивающие онтогенез: «...эволюция означает переход из одной стабильной системы в другую стабильную систему развития. Генетическая основа этого изменения — лишь одна сторона проблемы... Какова бы ни была наша концепция зародышевой плазмы, мозаика генов или организация хромосом, специфичность зародышевой плазмы состоит в ее способности порождать систему реакций, онтогенез индивида, согласно определенному порядку, который повторяет себя подобно автомату. Эволюция, таким образом, означает образование определенного процесса развития, контролируемого изменениями зародышевой плазмы, и образование новой структуры зародышевой плазмы» (Goldschmidt, 1982, p. 251).

Гольдшмидт рассматривает три группы фактов и наблюдений, которые показывают особую эволюционную важность изменений относительного роста и скоростей развития: факты и обобщения, собранные в книге Томпсона «Рост и форма» (Thompson, 1917), гомеозисные мутации, феномен рудиментации и, наконец, макромутации, которые Гольдшмидт назвал вызывающей скандальной метафорой “hopeful monsters” — «перспективные монстры». Собранные Томпсоном примеры преобразования форм живых организмов за счет преобразований скоростей и интенсивности роста в системе декартовых координат в значительной степени повлияли на взгляды и Гольдшмидта, и Хаксли.

Идеи и примеры Томпсона вошли также составной частью в разработанную Хаксли теорию аллометрического роста (см.: Goldschmidt, 1982, p. 317–323). Гольдшмидт в своей книге придает большее эволюционное значение концепции аллометрического роста и обсуждает ее более детально, нежели автор этой концепции Дж. Хаксли в своей тогда же вышедшей книге (Huxley, 1944; Галл, 2001, 2005).

Наклон кривой аллометрического роста какого-либо органа может либо меняться в онтогенезе, либо различаться у разных видов. Регуляция размера зачатка, из которого развивается орган, может существенно изменить характер аллометрического соотношения. В свою очередь, размер зачатка может зависеть от скорости клеточного деления и от мутаций генов, контролирующих эту скорость. Так легко перебрасывается мост между эволюционной важностью аллометрии и важностью изменений генов, регулирующих скорости роста и развития. На множестве примеров Гольдшмидт показывает, что программа развития есть нечто целостное, она не сводится к взаимодействиям генов или генному балансу. Сюда он относил и явление регенерации, «внутреннее свойство и тенденцию эмбриональных клеток активно передвигаться и объединяться с другими клетками для образования новой ткани» (Goldschmidt, 1982, p. 294).

Взгляды же тех, кто посягал на миф, отрицались или встречались с «агрессивным агностицизмом», как писал последователь де Фриза, крупный ботаник-эволюционист Дж. Виллис (Willis, 1940). Таковой была долгие годы судьба эволюционной концепции Гольдшмидта. Зоолог-эволюционист Н. Н. Воронцов (1999, с. 503–517) приводит многие данные классической и молекулярной систематики, которые в разных вариантах получают истолкование с позиции гольдшмидтовских макромутаций. Удивительный пример, найденный автором, — фиксация макромутаций, вызывающих онкогенный эффект у многих грызунов. У африканского хомяка *Mystromus,* азиатских роющих грызунов цокоров и других грызунов (африканских землекопов рода *Cryptomus*) автор нашел в желудке ворсинчатый эпителий, полностью копирующий злокачественные новообразования при папилломатозе (там же, с. 508). Типично гольдшмидтовская макромутация безволосости фиксировалась как видовой признак у ряда видов из разных семейств млекопитающих (Воронцов, 1988).

В многолетних работах В. Н. Стегния по кариосистематике, географической и экологической изменчивости в группе близких видов малярийных ко-

маров получены серьезные факты в пользу реальности системных мутаций. Стегний (1993, 2006) обнаружил, что хромосомы в ядрах генеративных клеток (яйцеклетка и питающие клетки) расположены упорядоченно, они прикреплены к ядерной мембране в особых точках, образуя ядерную архитектонику. Характер расположения мембранно-хромосомных связей строго видоспецифичен. При полиморфизме по некоторым инверсиям в пределах вида точки прикрепления хромосом к мембране ядра не меняют видового рисунка. Так что по одной особи можно определишь ее видовой статус. Мутационный переход с одной архитектоники на другую и может рассматриваться как гольдшмидтовская системная мутация (Стегний, 1993, 2006).

В контексте идей макроэволюции взглядов важен нетрадиционный вывод Стегния о роли инверсионного полиморфизма в видообразовании. В середине 1930-х гг. Добржанский, работая в лаборатории Моргана вместе с А. Стертевантом, обнаружил, что две морфологически сходные расы дрозофил вида *D. pseudoobscura,* взятые из географически удаленных популяций, не скрещиваются между собой и отличаются несколькими инверсиями. Впервые проведенное в 1934 г. исследование политенных хромосом давало возможность детального слежения за структурой хромосом. Это был первый случай, который указывал, что изменение порядка генов может иметь само по себе сильный генетический эффект, вплоть до видообразования. Любопытно, что именно Добржанский в начале 1930-х гг. убедил Гольдшмидта в важности эффекта положения, часто возникающего при инверсиях (Dietrich, 2000). Когда выяснилось, что инверсии достаточно часто встречаются в популяциях дрозофил, Добржанский был зачарован возможностью, изучая полиморфизм по инверсиям, следить за изменением генофонда популяций и тем самым за самим процессом эволюции.

В начале 1936 г. он писал своему другу генетику М. Демерецу: «Стертевант и я обезумели от изучения географии инверсий у *pseudoobscura* и работаем целыми днями... Вопрос настолько интересен, что мы оба, Стертевант и я, в состоянии постоянного возбуждения, равного которому мы не испытывали уже очень давно» (Kohler, 1994). Вскоре были показаны определенные сезонные и географические различия по частоте инверсий в природных популяциях. Затем Добржанский и его коллеги, используя метод экспериментальных ящичных популяций, получили доказательства, что некоторые инверсии действительно связаны с адаптивными признаками. Добржанский полагал, что подобного рода адаптивный полиморфизм по инверсиям в случае географической изоляции способен привести к видообразованию. Отсюда берет начало концепция хромосомного видообразования у животных.

Однако по данным Стегния виды с адаптивным инверсионным полиморфизмом не имеют потенций в видообразовании. И у дрозофил, и у малярийных комаров филогенетически исходные виды, как правило, мономорфны, а более молодые виды отличаются инверсионным полиморфизмом. Позиция «от полиморфизма к видообразованию», по мнению Стегния, базируется на суеверном отношении к ошибочному дарвиновскому принципу «разновидность суть возникающие виды» (Стегний, 1993).

Стиль Гольдшмидта и институциональные аспекты неприятия его идей

Концепция Гольдшмидта, изложенная им в вышедшей в 1940 г. в США книге «Материальные основы эволюции», не только не обсуждалась всерьез, но агрессивно отвергалась. Спустя 40 лет его время пришло, книга была переиздана в издательстве Йельского университета, где Гольдшмидт впервые в 1939 г. читал свои лекции и где его рассматривали как «обструкциониста». Палеонтолог-эволюционист Стифен Гоулд приводит характерное свидетельство одного из американских профессоров биологии. «В университетских аудиториях имя Гольдшмидта звучало как род биологической шутки, и мы, будучи студентами, смеялись и покорно ухмылялись, чтобы показать, что мы невиновны в такого рода невежестве и ереси». Другой профессор вспоминал, что он в 1960-е гг. просто выбросил книжку Гольдшмидта, не читая, и не смог ее найти затем даже в библиотеке. В этой связи Гоулд вспоминает роман Оруэлла «1984», где сходная фамилия врага народа «Гольдштейн» была объектом «двухминуток ненависти» (Gould, 1982).

Обсуждая вопрос, почему эволюционные взгляды Гольдшмидта не были восприняты современниками, Воронцов (1999, с. 509) приводит два соображения: а) его гипотеза звучала слишком фантастично для своего времени и б) критика взглядов синтетической теории эволюции, столь бурно развивавшейся в США, со стороны эмигранта, зоолога немецкой школы, отторгалась по неявным социопсихологическим причинам.

Однако в определенной идейной изоляции находился не только Гольдшмидт. В таком же положении оказалась в начале 1950-х гг. будущий лауреат Нобелевской премии Б. МакКлинток, выдвинувшая концепцию подвижных контролирующих элементов, способных при встраивании в разные локусы регулировать их активность и вызывать перестройки хромосом. Поскольку материальный субстрат мобильных элементов был неизвестен, а их способность к прыжкам оставалась необъяснимой и мистической, то общий скепсис по отношению к ее идеям сохранялся около 25 лет, несмотря на внешнее почитание. Взгляды Б. МакКлинток и Р. Гольдшмидта в определенной степени пересекались. Она «восхищалась его критической способностью и сохраняла сходный скептицизм по отношению к взглядам ее коллег, особенно в области эволюции» (Keller, 1983).

Гольдшмидта в работе Б. МакКлинток привлекло главным образом не открытие мобильных элементов, а то, что мутационные переходы могут быть вызваны не изменением внутри самого гена, а интеграцией в район его расположения другого элемента хромосомы. Транспозиция — один из видов перестройки. В 1951 г. на симпозиуме «Теория гена» в Колд Спринг Харборе первым докладчиком был Гольдшмидт, вторым — Л. Стадлер (он отстаивал взгляды, что радиационные мутации генов есть результат микроделеций) и третьей Б. МакКлинток.

Все три неортодоксальных генетика в той или иной степени оппонировали принятым взглядам и указывали на слабые места хромосомной теории наследственности. Однако эта критика в значительной степени была оставлена без внимания или показалась несущественной в наступившей через два года эпохе

молекулярной биологии. В этот период интерес генетиков переместился к расшифровке генетического кода и характеру действия гена на молекулярном уровне.

Агрессивность по отношению к взглядам Гольдшмидта в немалой степени усиливалась и его собственым стилем высказываний, порой безапелляционным отвержением принятых взглядов. Он нарочито резко противопоставлял свои взгляды о путях и механизмах макроэволюции неодарвиновским концептам. «Я определенно разворошил осиное гнездо. Неодарвинисты реагировали яростно. В эти годы я считался не только сумасшедшим, но почти криминальным» (Goldschmidt, 1960, p. 324). Конечно, когда гнездо ос разворошено, не стоит обижаться на их ответные укусы.

Вместе с тем основная причина долгого неприятия идей Гольдшмидта, по всей видимости, институциональная, свойственная институту науки как таковому. Она состоит в имманентном эпистемологическом феномене процесса научного познания, который условно можно назвать «соблазн неполноты знания». Неполный концепт, дающий разрешение одной из проблем или части проблемы, постепенно принимается большинством и пропагандируется социально активными авторитетами и затем приобретает статус полного знания, догмы. На институциональном уровне этот статус охраняется как миф. Вариативные концепты, нарушающие целостность мифа, подвергаются остракизму. Этот процесс происходит инвариантно в разное время и в разных социумах (Голубовский, 2000, 2003).

В пользу данного вывода свидетельствует сопоставление судьбы двух недарвиновских концепций макроэволюции, выдвинутых двумя крупными зоологами и современниками, — макроэволюции Гольдшмидта и номогенеза Л. С. Берга. Сходство судьбы двух концепций в книгах, одна из которых была опубликована в стране с режимом идеократии, тотального доминирования партии (Советская Россия), а другая — в стране, постоянно акцентирующей приверженность демократическим принципам, позволяет выделить некоторые инвариантные черты в процессе научного познания. Это сопоставление дает возможность проследить взаимодействие чисто эпистемологического или познавательного аспекта науки с ее особенностями как социального института (Голубовский, 2003).

Отметим такой важный историко-научный парадокс: оба биолога, концепции которых были отвергнуты, по своему научному рангу, конкретным достижениям, диапазону знаний входили в высшую когорту ученых того времени. Более того, как отмечает Воронцов (1999, с. 502), «бесспорно, что современное Л. С. [Бергу] общественное мнение в своей критике номогенеза было по научному уровню ниже Берга, и понадобилось более полувека для того, чтобы идеи о существовании определенной направленности эволюции приобрели немало сторонников».

Представляется перспективным при анализе данной парадоксальной ситуации использовать идеи двух эпистемологов: концепцию личностного знания М. Полани и развитые П. Фейерабендом глубокие аналогии между наукой и мифом (1986). Продуктивность такого подхода была продемонстрирована мной ранее и при анализе сходных судеб двух открытий генетики — законов Менделя и мобильных генов Б. Мак-Клинток (Голубовский, 2000).

Вместе с тем всегда есть крупные ученые, которые рассматривают альтернативные идеи как источник проверки надежности и доминирующей парадигмы, и своих взглядов. Очень помогает и чувство юмора. В одном из своих последних публичных выступлений в январе 1940 г. на заседании Отделения биологических наук АН СССР Н. И. Вавилов указывал на работу его сотрудника Н. И. Нуждина по эффекту положения и выводы из нее, близкие к концепции Р. Гольдшмидта. Н. И. сочувственно цитировал мнение Дж. Холдейна, что «мистер Р. Гольдшмидт напоминает мне Вельзевула, который, будучи королем чертей, отказывается от чертей и говорит, что он никакого отношения к царству чертей не имеет, будучи отцом оных» (Вавиловское наследие..., 1989, с. 329).

Заключение

Гольдшмидт оказал сильное стимулирующее влияние на концептуальный ландшафт эволюционной биологии и генетики XX в. Об этом прекрасно сказал его ученик, известный генетик Курт Штерн. Он заметил, что судьба работ отдельного исследователя в развитии науки весьма варьирует. Есть уникальные личности, чьи отдельные достижения подобны долголетним башням в историческом ландшафте науки. Есть личности, чьи интересные работы и взгляды остаются незамеченными при их жизни, и, кто знает, возможно, навсегда. Есть те, которые идут во главе их современников, указывая пути новых открытий и достижений и предупреждая о бесплодных пустынях. И есть ученые, которые возводят строительные леса, подмостки, по которым восходят другие и вносят свой вклад в конструкцию. В один прекрасный день подмостки убирают, а конструкция остается. «Гольдшмидт оказывал влияние на многое: он был и строителем, который сам внес весьма заметный вклад в некоторые устойчивые и постоянные элементы конструкции, и в то же время наставником, и критиком, и дизайнером контуров будущего» (Stern, 1980, p. 88).

Литература

Александров Д. А. Юрий Александрович Филипченко как генетик-эволюционист // Эволюционная генетика. Л. : Изд-во ЛГУ, 1982. С. 3–21.

Вавиловское наследие в современной биологии / отв. ред. В. К. Шумный. М. : Наука, 1989. С. 329.

Воронцов Н. Н., Макромутация и эволюция: фиксация гольдшмидтовских макромутаций как видовых и родовых признаков. Мутации безволосости у млекопитающих // Генетика. 1988. Т. 24. № 6. С. 1081–1088.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс, 1999. 639 с.

Галл Я. М. Джулиан Хаксли: творческий образ и эволюционная биология // Инф. Вест. ВОГиС. 2001. № 17. С. 15–21.

Галл Я. М. Джулиан Сорелл Хаксли. 1877–1975. М. : Наука, 2005. 293 с.

Гольдшмидт Р. Основы учения о наследственности / пер. с нем. П. Ю. Шмидта. СПб. : А. Ф. Девриена, 1913. VI + 428 с.

Гольдшмидт Р. Механизм и физиология определения пола / пер. П. Г. Живаго ; ред. Н. К. Кольцов. М. ; Пг. : Госиздат, 1923. 296 с.

Гольдшмидт Р. Генетика и физиология развития // Природа. 1933. № 5/6. С. 124–133.

Гольдшмидт Р. Введение в науку о жизни (аскарида) / пер. с нем. С. Л. Соболя. 3-е изд. М. : Биомедгиз, 1935. 333 с.

Голубовский М. Д. Век генетики. Эволюция идей и понятий. СПб. : Борей Арт, 2000. 262 с.

Голубовский М. Д. Сходные судьбы двух недарвиновских концепций эволюции Л. С. Берга и Р. Гольдшмидта // Инф. Вестн. ВОГИС. 2003. № 23. С. 18–22.

Голубовский М. Д., Галл Я. М. Гольдшмидт и Хаксли: концептуальные и экспериментальные параллели // Инф. Вест. ВОГиС. 2003. № 23. С. 11–18.

Голубовский М. Д. Становление генетики и парламент идей в критике Любищева // XIX Любищевские чтения. Ульяновск : Изд-во Ульян. пед. ин-та, 2004. С. 177–212.

Корочкин Л. И. Введение в генетику развития. М. : Наука, 1999. 253 с.

Любищев А. А. О природе наследственных факторов (критическое исследование) // Изв. Биол. НИИ Перм. ун-та, 1925. Вып 4. С. 1–125 (2-е изд. — XIX Любищевские чтения. Ульяновск, 2004).

Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М. : Биомедгиз, 1936. 250 с.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. М. : Мир, 1986. 402 с.

Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л. : Наука, 1978. Т. 1. 279 с.

Соколова К. Б. Развитие феногенетики в первой половине XX века. М. : Наука, 1998. 160 с.

Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск : Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. 110 с.

Стегний В. Н. Эволюционное значение архитектоники хромосом как формы эпигенетического контроля онто- и филогенеза эукариот // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1215–1224.

Тахтаджян А. Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. 1998. СПб. : Наука, 117 с.

Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. М. : Прогресс, 1986. 542 с.

Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М. : Наука, 1977. 227 с.

Beer de G. Embryology and evolution. Oxford : Oxford Univ. Press, 1930. 116 p.

Carson A. The gene: a critical history. Philadelphia ; London : W. B. Saunders & C°, 1966. XII + 301.

Dietrich M. From Hopeful Monsters to Homeotic Effect: Richard Goldschmidt's Iintegration of Development, Evolution and Genetics // Amer. Zool. 2000a. Vol. 40. № 3. P. 28–37.

Dietrich M. From Gene to Genetic Hierarchy: Richard Goldschmidt and the problem of the gene // The concept of the gene in development and evolution: Historical and epistemological perspectives. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2000b. P. 91–114.

Dietrich M. R. Goldschmidt: hopeful monster and other heresies // Nature Reviews Genetics. 2003. Vol. 4. № 1. P. 68–74.

Goldschmidt R. Physiological genetics. New York : Mcgraw-Hill, 1938. 375 p.

Goldschmidt R. The material basis of Evolution. New York ; London : Yale Univ. Press, 1940, 436 p. (2nd ed. — 1982).

Goldschmidt R. The theory of gene. Chromosomes and genes // Cold. Spr. Harb. Symp. Quantit Biol. 1951. Vol. 16. P. 1–11.

Goldschmidt R. Theoretical Genetics. Berkeley et all : Univ. of Calif. Press, 1958. X + 563 p.

Goldschmidt R. In and out of the Ivory Tower: The autobiography of Richard. B. Goldschmidt. Seattle : Univ. Washington Press, 1960. XIII + 352 p.

Gould S. J. The return of hopeful monsters // Nat. Hist. 1977. Vol. 86. P. 467–468

Gould S. J. The uses of heresy: an introduction to Richard Goldschmidt's «The material basis of evolution» // Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1982. P. XIII–XLIII.

Haldane J. B. S. The Causes of Evolution. London, New York : Longmans, Green and Co, 1932. 234 p.

Huxley J. S. Problems of Relative Growth. London : Methuen & Co. Ltd., 1932. 276 p.

Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis. London : George Allen & Unwin, 1944. 645 p.

Keller E. F. A feeling for the organism: the life and work of Barbara McClintock. San Francisco : W. H. Freeman, 1983. XIX + 235 p.

King R., Stainfield W. A Dictionary of Genetics. Fifth Edition. Oxford : Oxford Univ. Press, 1997. 452 p.

Kohler R. E. Lords of the fly. Drosophila genetics and experimental life. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1994. XV + 321 p.

Provine W. Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago; London : Univ. of Chicago Press, 1986. 545 p.

Rheinberger H. J. Gene concepts: Fragments from the perspective of molecular biology // The concept of the gene in development and evolution. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2000. P. 219–239.

Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist: a critical review of his contributions / ed. L. Piternick ; introduction by K. von Frisch. Basel ; Boston ; Stuttgart : Birkhäuser, 1980. 153 p.

Stern C. Richard Benedict Goldschmidt (1878–1958): a biographical memoir // Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist: a critical review of his contributions / ed. L. Piternick ; Boston ; Stuttgart : Birkhäuser, 1980. P. 69–99.

Thompson D'Arcy W. On growth and form. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1917. 793 p.

Willis J. The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1940. 207 p.

Глава 24
ТЕЙЯР ДЕ ШАРДЕН И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

М. Б. Конашев

Краткая канва жизненного пути

Пьер Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin; 01.05.1881–10.04.1955) — французский ученый-палеонтолог, теолог и философ, один из немногих эволюционных мыслителей XX в., чьи идеи и чья эволюционная концепция вызывали и до сих пор вызывают ожесточенные дебаты и прямо противоположные оценки. Тейяр де Шарден родился в аристократической семье в местечке Сарсена, близ г. Клермон-Ферран. В 1898 г. под влиянием родителей он вступил в иезуитский орден, после первоначального обучения во Франции в Коллеже Нотр-Дам-де-Монгре и иезуитской семинарии на о. Джерси его принимают в иезуитскую школу в Каире, где преподавали не только теологию, но и естественнонаучные предметы, в основном физику и химию. За время обучения в Каире Тейяр приобрел свой первый обширный опыт полевых исследований, усиливший его интерес к геологии, и даже опубликовал первую научную работу — монографию по эоценовым отложениям в Египте, но профессиональным палеонтологом стал позднее. После обучения в иезуитской школе в Каире с 1905 по 1908 г. его направляют в другую иезуитскую школу, в Хастингсе, Англия, где с 1908 по 1912 г. он помимо теологии изучает также палеонтологию позвоночных.

Став священником и членом иезуитского ордена, Тейяр де Шарден возвратился в 1912 г. в Париж, где продолжил изучение геологии и палеонтологии вместе с Марселином Буле в Музее естественной истории. Эти исследования, прерванные Первой мировой войной, в которой он участвовал в качестве санитара-носильщика, завершились защитой диссертации в Сорбонне в 1922 г. по млекопитающим нижнего эоцена во Франции. Еще до защиты диссертации Тейяра пригласили в Католический институт в Париже, где он преподавал геологию с 1920 по 1923 г. В конце 1923 г. он совершил свое первое путешествие в Китай в составе палеонтологической миссии вместе с Эмилем Лисантом. К тому времени, когда Тейяр вернулся в Париж, его привычка трактовать некоторые теологические вопросы, в частности такой важный вопрос, как первородный грех, в свете эволюционной теории вызвала многочисленные нарекания в католических кругах, в результате чего ему было запрещено преподавать в Католическом

институте. Поэтому в апреле 1926 г. он отправился снова в Китай, фактически в ссылку, и уже три года спустя, в 1929 г. стал научным советником Китайского геологического общества. По его собственным словам, прогресс геологии в Китае во многом был обязан ему. К концу десятилетия Тейяр прервал отношения с Лисантом и французскими исследовательскими институтами, установив взамен самые тесные связи с институтами китайско-американскими.

Следующий этап в научной и жизненной карьере Тейяра был связан преимущественно с геологическими исследованиями, поскольку он пытался синтезировать континентальную геологию Азии. В 1929 г. он приступил к серии экспедиций, включая центральноазиатскую экспедицию Роя Шапмана Эндрюса летом 1930 г. и экспедицию Жана Круазье 1931–1932 гг. Последнюю Тейяр оценивал как псевдонаучное предприятие, но оно позволило ему завершить его теоретический синтез тектоник северного Китая и плейстоценовой геологии Центральной Азии.

К 1934 г. Тейяр стал действующим директором Геологической экспертизы и активным участником Исследовательской лаборатории кайнозоя в Пекине. Он пытался связать геологические структуры северного Китая с южными, следуя линиям тектонического надлома. Осуществление этого исследовательского проекта привело его вместе с Гельмутом де Терра в Индию. Главная исследовательская задача состояла в том, чтобы провести сравнение геологии данного субконтинента с геологией Китая. С 1931 по 1938 г. Тейяр опубликовал серию работ, в совокупности представлявших его синтез геологии и палеонтологии Азии. После 1938 г. полевые исследования Тейяра почти завершились, если не считать двух краткосрочных поездок в Африку.

Во время японской оккупации Китая Тейяр написал несколько важных монографий по палеонтологии человека и останкам млекопитающих в Китае, а также свои главные философские произведения, включая первую главу «Феномена человека» (в 1938 г.).

После окончания Второй мировой войны Тейяр вернулся в Париж, где потратил немало напрасных усилий, пытаясь опубликовать «Феномен человека». В 1947 г. ему было приказано отказаться от написания философских текстов. В 1949 г. он не получил разрешения занять освободившуюся вакансию Брейля по палеонтологии в Колледж де Франс. Результатом этого постоянно и быстро нараставшего конфликта стала его вторая «ссылка» с 1951 по 1955 г., на сей раз в Нью-Йорк, где он получил исследовательскую должность в Фонде антропологических исследований Веннера–Грена. Там же, в Нью-Йорке, 10 апреля 1955 г. Тейяр де Шарден тихо и незаметно ушел из жизни. В последний путь его провожало всего несколько человек (Birx, 1991, p. 190). (Более полную биографию Тейяр де Шардена см.: Arnould, 2005; Cuénot, 1958, 1986; Daleux, 1994; Rahme, 1984).

Формирование ученого как эволюционного биолога

С 1908 по 1912 г. были критическим периодом в формировании Тейяра как мыслителя. В Хастингсе (Англия) он познакомился с эволюционной философией А. Бергсона, чья книга «Творческая эволюция» (Bergson, 1907;

Бергсон, 1914; 2001), как считается, явилась наиболее важным источником взгляда Тейяра на мир как на становящийся, развивающийся (Barthélemy-Madaule, 1963). Однако тейяровское понятие конвергирующего космоса прямо противоположно бергсоновскому. К 1916 г. в работе «Космический взгляд» (Teilhard de Chardin, 1916) главные контуры тейяровской концепции, включавшей принципиальную для нее идею космической и направленной эволюционной силы, были уже сформулированы. В Париже, до отъезда в Китай, Тейяр дальше развил свои философские идеи в содружестве с бергсонианским философом Эдуардом Ле Роем и русским геологом В. И. Вернадским (Мочалов, 1970, с. 136–138), который познакомился в Париже не только с Тейяр де Шарденом, но и с самим А. Бергсоном (Мочалов, 1982, с. 247). О своих встречах с Вернадским и их значении для формирования его концепции эволюции Тейяр де Шарден практически не оставил собственных документальных свидетельств, если не считать следующего краткого упоминания в одном из писем 1954 г.: «Вернадский был в свое время в Париже — там я его часто видел» (Мочалов, 1982, с. 247). Тем не менее, это влияние достаточно легко прослеживается и отмечалось целым рядом отечественных и зарубежных авторов. Прежде всего, указывают на тот факт, что Ле Рой и Тейяр посещали в 1922–1923 гг. в Сорбонне лекции Вернадского по геохимии, на которых он излагал свою концепцию биосферы. Именно под влиянием идей Вернадского Тейяр в собственных лекциях 1925–1926 гг. по эволюции самостоятельно развил концепцию ноосферы, представив ее как высшую стадию эволюционного развития Земли. В течение первых месяцев пребывания в Китае Тейяр изложил свои первоначальные эволюционные идеи в книге «Божественная среда» (Teilhard de Chardin, 1957; Тейяр де Шарден, 2003), в которой тема человека как кульминации всего эволюционного процесса впервые возникает в его научном творчестве со всей отчетливостью. Следующие несколько лет нахождения в Китае, проведенные в тесном творческом сотрудничестве с Лисантом, по оценке всех без исключения биографов, оказались самыми продуктивными для Тейяра.

Там Тейяр де Шарден продолжил свои исследования млекопитающих четвертичного и третичного периодов, приняв участие в 1928 г. вместе с Буле, Лисантом и А. Брейлем в изучении эпохи палеолита в Китае. Непосредственным вкладом Тейяра в этом исследовании было изучение геологии, а его специализацией являлась фауна млекопитающих, которая, как он установил, была весьма сходной с фауной млекопитающих европейского плейстоцена.

Открытия, сделанные Тейяром в Чжоукоудянь (Chou-k'ou-tien), оказались по смыслу направлены против его первоначальных представлений. В 1929 г. Пей Вен Чангом был обнаружен человеческий череп, принадлежавший существу, названному синантропом. Тейяр, являясь геологом и координатором исследований экспедиционной команды, смог определить возраст находки (неожиданно небольшой), которая, как потом было доказано, имела тесное отношение к питекантропу с Явы.

Два последних путешествия в Южную Африку понадобились Тейяру, чтобы прояснить для себя ситуацию с австралопитеком (*Australopithecus*). Африканские экспедиции помогли Тейяру завершить его теоретический синтез

процесса гоминизации, согласно которому антропогенезис был охарактеризован Тейяром как биполярный процесс, включавший два центра: один азиатский и второй, основной, африканский, эволюционный путь из которого и привел прямо к *Homo sapiens*. В то же время Тейяр продолжал связывать происхождение человека с общим геологическим развитием, изучению которого посвятил столько лет. В одной из своих последних палеонтологических работ он еще раз подчеркнул свое понимание человека как первостепенного, ключевого фокуса всего, в том числе современного эволюционного развития.

Вклад в эволюционный синтез

Может показаться неправомерной сама постановка вопроса о некоем вкладе Тейяр де Шардена в формирование современной эволюционной теории, особенно в ее первоначальную стадию, получившую название эволюционного синтеза, в результате которого собственно и появилась синтетическая теория эволюции (СТЭ). Ведь и раньше, и в настоящее время его не только не относили к числу дарвинистов, но, напротив, зачисляли в разряд как раз недарвиновских эволюционистов, специально подчеркивая, что «понимание движущих сил биологической эволюции в концепции Тейяра противостоит дарвинизму» (Назаров, 1984, с. 208). Для такого зачисления как будто были и есть все основания. Во Франции в начале XX в. кризис эволюционной теории принял форму не «кризиса дарвинизма», а «кризиса неоламаркизма», поскольку неоламаркизм был и оставался здесь доминирующим направлением эволюционных исследований. По той же причине кризис эволюционной теории оказался во Франции более глубоким и более продолжительным, чем в других странах. Обусловлено это было тем, что поскольку доминировавший неоламаркизм опирался на определенный набор «главных доказательств» эволюции, в число которых входили в первую очередь палеонтологические и морфологические, то постановка под сомнение достаточности и надежности этих доказательств, в отличие от ситуации с «кризисом дарвинизма», автоматически подрывала самые основы эволюционного учения, представлявшегося уже давно доказанным. Прежде всего, помимо первоначально антидарвиновских, как и в других странах, трактовок генетических открытий, большую негативную роль во Франции сыграла наметившаяся тенденция к снижению оценки доказательной ценности данных палеонтологии и их объективности. Генетики, в частности, указывали на то, что классические палеонтологические ряды форм, в том числе семейства лошадиных, якобы свидетельствующие об ортогенетическом характере эволюции, составлялись сторонниками концепции ортогенеза с явным намерением получить их непрерывную серию, что затем истолковывалось ими соответствующим образом (Guyénot, 1929). Но эти же ряды могли быть использованы и как свидетельства прерывистости филогенетического процесса и, тем самым, подтверждения сальтационизма. Ведь даже самые полные палеонтологические серии всегда представляют собой не прямой, а ступенчатый ряд форм, ничего не говорящий об их непосредственном родстве. А поскольку большинство палеонтологических находок относится к уже широко

распространенным видам, то к филогенетическому родству, устанавливаемому палеонтологами, следует относиться весьма скептически.

Эта критика была поддержана и некоторыми палеонтологами, в том числе Тейяром де Шарденом, который назвал наблюдаемую в природе смесь непрерывных и прерывистых рядов форм «парадоксом трансформизма» (Teihard de Chardin, 1925, p. 53–80). Объяснив невозможность обнаружения переходных форм теми же причинами, что и Э. Гийено, Тейяр заключал: «Период образования зоологических видов относительно короткий. Ввиду того, что этот период сжат и мутации затрагивают, без сомнения, в начальный момент формирования каждого нового вида относительно незначительное число представителей старого вида, абсолютное количество индивидуумов действительно “переходного” типа по необходимости ограничено... Вот в чем причина того парадоксального вида, в котором предстает перед нашим взором жизнь: она имеет вид пышного дерева, ветви которого, расходящиеся во все стороны и находящиеся в полном росте, кажутся подвешенными на невидимом или воображаемом стволе» (Teihard de Chardin, 1925, p. 71–72). Однако критика Тейяра, в отличие от критики ряда его коллег, по сути, помогала разрешению затянувшегося кризиса, ибо, как и в случае с мутациями, чистыми линиями и другими возражениями против самого наличия и эффективности дарвиновского механизма эволюции, обращала внимание на некоторые существенные объективные особенности эволюционного процесса и подсказывала поиск его действительных, сложных, а не упрощенных ради кажущейся стройности теории, механизмов. В то же время Тейяр, разумеется, не был прямым и безусловным сторонником дарвиновской эволюционной теории, хотя и признавал определенную роль в эволюции естественного отбора, специально подчеркивая, что он «далек от мысли отрицать важную и даже существенную» роль естественного отбора (Тейяр де Шарден, 1965, с. 148). Более того, Тейяр, казалось бы, вслед за Дарвином, прямо признавал «жестокость слепого всеобщего истребления» как «прямого следствия размножения» и биологическую «эффективность борьбы за существование», соглашаясь с тем, что «выживание наиболее приспособленного, естественный отбор — это не пустые слова» (Тейяр де Шарден, 1965, с. 112, 110). Но, по мнению Тейяра, дарвиновские факторы эволюции ответственны лишь за разнообразие и специализацию жизненных форм, но не способны объяснить эволюционный прогресс, столь важный для его собственной концепции, главную, так сказать генеральную линию всей эволюции — неуклонный подъем органической жизни по восходящей. Этот эволюционный прогресс и не может быть осуществлен посредством такого абсолютно стихийного и слепого механизма сортировки «случайностей» (по терминологии Тейяра), как естественный отбор. Для него нужен совсем иной механизм, приводимый в действие неким сознательным агентом. Поэтому Тейяр утверждал, что «жизнь развивается путем игры шансов, но шансов узнанных и схваченных, то есть психически отобранных шансов» (Тейяр де Шарден, 1965, с. 149).

Другая важная особенность весьма своеобразной интерпретации роли естественного отбора Тейяром, отчасти роднящая его с П. А. Кропоткиным и, несомненно, связанная с его личным пониманием христианского гуманизма, состоит в придании коллективу и коллективному большего значения в бытии

этого мира вообще и, следовательно, и в ходе эволюции, в особенности прогрессивной, чем индивиду и индивидуальному. Тейяр был убежден в том, что во всеобщей и непрестанной битве за жизнь, в ее, казалось бы, непредсказуемом исходе главная роль принадлежит вовсе не индивиду. Согласно Тейяру, гораздо «более глубоким фактором борьбы за существование является битва шансов, а не ряд одиночных боев. Размножаясь в бесчисленности, жизнь делает себя неуязвимой для наносимых ей ударов. Она увеличивает свои шансы выжить. И одновременно она умножает свои шансы на продвижение вперед» (Тейяр де Шарден, 1965, с. 110). Это принципиальное положение эволюционной концепции Тейяра с очевидностью обнаруживает популяционный характер его эволюционно-биологического мышления в целом. Более того, рассматривая детально своего рода элементарные «шаги» эволюции, возникновение ее направленности, Тейяр приходит к замечательному с точки зрения эволюционного синтеза выводу о том, что в борьбе за существование неизменно действует «важнейшая техника пробного нащупывания — неотразимое оружие всякого расширяющегося множества. В пробном нащупывании весьма любопытно сочетаются слепая фантазия больших чисел и определенная целенаправленность» (Тейяр де Шарден, 1965, с. 126). Данное заключение Тейяра, безусловно, четко выражает ту действительно дарвиновскую творческую роль естественного отбора, которая заключается в обеспечении приспособления к изменяющимся эволюционным условиям существования, в создании адаптации и самой способности адаптироваться в ответ на изменения, возникающие согласно той коварной особенности эволюции, которую Ф. Г. Добржанский и Н. В. Тимофеев-Ресовский называли «оппортунистичностью» эволюционного процесса (Dobzhansky, 1951; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Оно позволило позднее охарактеризовать это теоретическое положение Тейяра как разрешающее поразительным образом очевидное противоречие между ненаправленностью, случайностью действия отбора и направленным, «телеономичным» результатом этого действия: «Тейяр изобрел удивительно адекватную формулу: эволюция идет ощупью, но тем не менее превращается в ортогенез. Термин “ощупью” прекрасно, хотя и метафизически описывает ход эволюции с помощью отбора» (Dobzhansky, Boesiger, 1968, с. 159, 160).

При этом, однако, для Тейяра естественный отбор и борьба за существование второстепенны, они все равно бессильны без «питающего их внутреннего» фактора, психического (Тейяр де Шарден, 1965, с. 148). Поэтому, по мнению Тейяра, в органическом мире, претерпевающем эволюцию, «стоило бы выделить и различно трактовать две главные зоны: а) с одной стороны, зону (ламаркистскую) очень больших комплексов (особенно человек), где ощутимо доминирует антислучай, б) с другой стороны, зону (дарвинистскую) малых комплексов (низшие живые существа), где этот же самый антислучай может быть схвачен под покровом случая лишь путем умозаключения или догадки, то есть косвенно» (Тейяр де Шарден, 1965, с. 149).

Исходя, в первую очередь, из определения Тейяром роли естественного отбора, борьбы за существование и других дарвиновских факторов эволюции, а также из обращения Тейяра к предзаданности и «психичности» эволюционного процесса, Тейяра де Шардена однозначно причисляют к ортогенетикам

и финалистам (Бабосов, 1970, с. 262; Гараджа, 1979, с. 97; Назаров, 1984, с. 211–213, 217; Пасика, 1967, с. 121). В то же время некоторые из авторов отмечают, что в период кризиса эволюционной теории во Франции в начале XX в. Тейяр де Шарден оказался среди тех эволюционистов, которые отвергли нападки на эволюционную теорию (Назаров, 1974, с. 244; Пасика, 1972, с. 134), дав исчерпывающий ответ (Teilhard de Chardin, 1925) на критику эволюционной теории сравнительного анатома Л. Виальтона, основывавшуюся на данных морфологии (Vialleton, 1924).

Как было неоднократно показано, эволюционная концепция Тейяра не является собственно или сугубо научной теорией, но скорее представляет собой широкий философский взгляд на мир и его развитие, основанный на определенных темах и выводах, вытекающих из эволюционного синтеза, но выраженный одновременно в мистической и подчас поэтической форме с помощью соответствующих терминов. Тейяр усматривал в историческом развитии космоса закон «сложности сознания» — понятие, напоминающее взгляды Геккеля на психическое единство органического мира, но только расширенное до космического масштаба, включающего органический мир. Согласно этому закону Тейяра каждая успешная стадия эволюционного процесса отмечена, во-первых, увеличением степени сложности организации и, во-вторых, соответствующим, корреспондирующим увеличением степени сознания. Эволюция, таким образом, развивается в направлении сначала от неорганического к органическому, затем от менее сложных к более сложно организованным формам жизни через процесс гоминизации и, превосходя его, переходит в фазу «планетизации», в результате чего все представители *H. sapiens* должны достигнуть коллективно ультрачеловеческой конвергенции, рассматриваемой символически как финальная «точка Омега».

В качестве рациональной основы своего антропоцентрического универсума Тейяр взял принцип неопределенности В. Гейзенберга, чтобы продемонстрировать, что человек есть центр всех существующих и всех вообще возможных перспектив природного мира. Кроме того, он использовал второй закон термодинамики для объяснения усложнения универсума со временем. Энергия, вместо того чтобы теряться через энтропию, трансформируется, по Тейяру, в то, что он назвал «радиальной энергией», понятие, которое в первом издании на русском языке основного труда Тейяра было ошибочно переведено как особая физическая энергия, тогда как «радиальная энергия» есть некий метафизический конструкт, ответственный за эволюционные силы, производящие увеличивающуюся культурную сложность.

С точки зрения классического понимания истории эволюционного синтеза и современной теории эволюции как его результата, концепция Тейяра может быть интерпретирована как типично неоламаркистский ортогенез. Ведь эволюция в этой концепции представляет собой неуклонный процесс прироста и увеличения изменений, имеющих общую тенденцию, направленную к божественно вдохновленному человечеству. Тем более что, как указывал Ф. Г. Добржанский, понятие ортогенеза у Тейяра было эксцентрическим, но его телеологические следствия были значительно усилены религиозными фанатиками и даже доведены до степени, деформирующей и искажающей тейяровскую концепцию

эволюционного процесса (Dobzhansky, 1968b, 1971). Таким образом, Тейяр действительно был финалистом в философском смысле, но необходимо учитывать, что его финализм был применим к эволюционному процессу только ретроспективно, как своеобразный комментарий к космически разворачивавшемуся эволюционному прошлому (Назаров, 1984, с. 212). Действительное понимание эволюции Тейяром в противоположность тому, что обычно постулируется или предполагается, гораздо более соответствовало ее сугубо научной, чем какой-либо иной трактовке, и к концу его жизни оно стало гораздо ближе к дарвиновскому эволюционному синтезу, чем к какому бы то ни было финализму (Dobzhansky, 1968a). Как уже было отмечено выше, Тейяр рассматривал эволюцию как процесс, происходящий через серию целенаправленных шагов ощупью (les tâtonnements), которые не только представляются случайными, но и на самом деле случайны, но лишь до тех пор, пока цель не достигнута. Тот, по выражению Тейяра, направленный случай (hasard dirigé), что управляет эволюционным процессом, не нуждается в понимании в телеологическом смысле, но, напротив, может быть понят — в точности с дарвиновской парадигмой, — как процесс адаптивного ответа на изменения среды.

Какого-либо непосредственного вклада в эволюционный синтез, в частности в области эволюционной палеонтологии, сравнимого, скажем, с вкладом такого американского палеонтолога, как Дж. Г. Симпсон, Тейяр де Шарден, конечно же, не внес. Хотя его косвенный вклад в этот синтез, в том числе через работы Симпсона (Simpson, 1944, 1949, 1953; Симпсон, 1948), несомненен. В то же время концепция Тейяра де Шардена не только, безусловно, повлияла на дальнейшее развитие этого синтеза, особенно в области понимания эволюции человека, в первую очередь у Добржанского (Dobzhansky, 1962) и ряда других эволюционистов (Cela-Conde, Ayala, 2007), но и в значительной степени помогла восприятию этого синтеза и его утверждению в широких кругах биологов, а также в культуре в целом в качестве одной из центральных, наиболее значимых научных концепций XX в. Тейяр де Шарден, как когда-то писали, сам того не подозревая, помог превращению теории эволюции в одну из главных универсальных, общекультурных идей и общечеловеческих (по крайней мере, в рамках так называемой западной цивилизации) ценностей. Особенно важную роль его концепция сыграла в изменении отношения многих верующих к эволюционной теории, так сказать, в «обращении» их в «эволюционную веру». Нет никаких сомнений также, что во многом именно благодаря ему, в традиционно ламаркистской Франции, современная эволюционная теория, наконец (примерно с середины 1970-х гг.), получила признание и приобрела безусловный авторитет и популярность. В результате к концу XX в. во Франции выросло новое поколение исследователей, целиком работающих в рамках парадигмы эволюционного синтеза, а современная эволюционная теория заняла доминирующее и весьма почетное место в культурно-информационном пространстве, в том числе в энциклопедиях, научной, научно-популярной и образовательной литературе (Becquemont, 1992; Blanc, 1990; Buican, 1989, 1994; Costagliola, 1995; De Darwin, 1983; Dennett, 2000; Evolution, 1960; Gayon, 1992; Pour Darwin, 1997; Thuillier, 1981; Tort, 1997).

При этом собственно эволюционная концепция Тейяра де Шардена, как и «феномен» Тейяра де Шардена, давно уже получили спокойную и взвешенную

оценку (Arnould, 1996, 2005; Cuénot, 1958, 1972, 1986; Daleux, 1994, 1999; Fages, 1985; Piveteau, 1964; Rideau, 1965). Другое дело, что в религиозной сфере эта же концепция живет своей, отдельной и почти не зависимой от ее научной ипостаси, жизнью. О вкладе Тейяра де Шардена в религиозную мысль и значении этого вклада для «перезагрузки» христианства, во всяком случае, в его католической версии, написано намного больше, чем о его научных достижениях (см. напр.: Duggan, 1968; Nicolas, 1973, Philippe de la Trinite, 1970; Smulders, 1963; Tanner, 1967; Teilhard reassessed, 1970; Towers, 1969). Существует специальный центр исследований Тейяра де Шардена, который в основном занят «разработкой» эволюционного наследия этого ученого в интересах католической церкви (Fondation, 1964). Поэтому можно сказать, что в настоящее время осуществленный Тейяром де Шарденом синтез науки, философии, поэзии и теологии, не выдержав испытания временем, распался обратно на исходные его составляющие, одна из которых, наука, по сути, потеряла свою актуальность и отошла на второй план. Теология и религиозная философия, напротив, расцвели и занимают в тейярдоведении господствующее положение по сравнению с атеистической, секулярной и «ноосферной» интерпретацией или версией концепции Тейяра, которая так и осталась в тейярдоведении «бедной золушкой». Доказательством тому является, в частности, то состояние, в котором находится современное вернадсковедение в России, превращение концепции биосферы и ноосферы самого Вернадского в своего рода неонатурфилософское учение, с одной стороны, и использование церковью в России, как и во Франции, имени и концепции Тейяра де Шардена для укрепления религии и самой церкви, с другой (Струговщиков, 2004).

Восприятие вклада в эволюционный синтез

После публикации первой книги Тейяра де Шардена «Феномен человека» на английском языке (Teilhard de Chardin, 1959) эволюционная концепция Тейяра де Шардена оказалась в центре всеобщего внимания и быстро стала предметом анализа очень широкого круга авторов от ученых, включая, прежде всего, эволюционных биологов, до философов и теологов различной ориентации. Увлечение эволюционной концепцией Тейяра не являлось лишь неким конъюнктурным явлением и данью моде, а было своеобразной новой, неожиданной и необычной стадией популяризации эволюционной идеи, эволюционного подхода и эволюционной теории. Благодаря этому целые новые социальные слои и различные «сектора» общества, до этого безразлично или враждебно настроенные к дарвинизму, были привлечены на сторону эволюционизма, причем не только в биологии. «Триумфальное шествие» тейярдизма началось с публикации его главного труда «Феномен человека» в 1955 г., достигло максимума около 1967 и к 1970 затронуло в той или иной степени практически все культуры Запада, в особенности католического. Сам термин «тейярдизм» был введен Клодом Кено во втором, дополненном издании его биографии Тейяра де Шардена (Cuénot, 1962). Это «триумфальное шествие» сопровождалось многочисленными и безуспешными попытками

противодействия со стороны официальной католической церкви. В 1957 г. ватиканские власти отдали распоряжение об изъятии книг Тейяра из библиотек семинарий и других католических учреждений и запрете их продажи в католических книжных магазинах, то есть подвергли творчество Тейяра беспрецедентной для XX в. церковной цензуре. Эти меры были лишь прелюдией к *monitum* (*лат.* 'предостережение'), указу ватиканской канцелярии во главе с кардиналом Оттавиани от 30 июня 1962 г., настоятельно предостерегавшему верующих от недопустимых ошибок и двусмысленностей в философских и теологических писаниях Тейяра и направленному на то, чтобы оградить католическую молодежь от воздействия тейяровской мысли (Старостин, 1987, с. 10–12). В то же самое время, однако, иезуитский орден тем самым фактически ослабил свою прежнюю крайне негативную позицию и породил новых ведущих защитников Тейяра, принадлежавших уже и к самой церкви. Иезуитское предостережение было отмечено всплеском протейяровской литературной деятельности, прежде всего, конечно, во Франции, а также в Испании и (с наиболее сильно выраженной оппозицией) в Италии, следствием которого стало выведение из-под сомнения научной и культурной, духовной значимости концепции Тейяра и эволюционной теории в целом в узко интеллектуальном и широких культурно-образовательных кругах католического общества во всем мире.

Парадоксально, но вторым по масштабу и глубине влияния, хотя и совершено иным по характеру, оказалось влияние концепции Тейяра на эволюционистов и философов-марксистов в странах Западной и Восточной Европы, в первую очередь в той же Франции, но особенно в Советском Союзе. Многие параллели, черты сходства и точки соприкосновения между концепцией Тейяра и марксистской философией и идеологией были установлены одновременно различными исследователями (Бабосов, 1970; Голота, 1967; Пасика, 1972; Плужанский, 1969). Главным было совпадение в основном векторе социальной эволюции — будущее развитие ноосферы должно произойти на основе объединения человечества в единое (коммунистическое или христианское) целое. Причем хотя мощное экономическое и технологическое развитие, безусловно, необходимо для становления этого единства, и немарксистские, и марксистские толкователи и последователи Тейяра настаивали на том, что «духовный» (он же «идеологический») фактор, в особенности вера (или убеждение) в высшую ценность эволюционного развития и прогресс человечества, на стадии восхождения к этому единому человечеству сыграет решающую роль. В то же время в большинстве отечественных и зарубежных работ того времени собственно эволюционно-биологические воззрения Тейяра исследуются совершенно недостаточно, в то время как они составляют все-таки естественнонаучную основу его философской концепции человека (Ермоленко, 1979). Кроме того, сам синтез науки и религии, эволюционной теории и католической версии христианской теологии рассматривался тогда в основном с точки зрения совместимости или несовместимости с традиционным набором официальных и практически неизменных идеологических установок. Поэтому собственно проблема соотношения эволюционной теории и религиозного мировоззрения исследователя, оказавшись в лучшем случае на втором плане, заслуживает обстоятельного рассмотрения заново.

Особый интерес представляет отношение американских эволюционистов к эволюционному синтезу Тейяра де Шардена. В первую очередь потому, что американские эволюционисты наряду с российскими (советскими) внесли особенно важный вклад в создание современной эволюционной теории, хотя ее международный характер и значение работ биологов из других стран, в том числе Англии, Германии, Франции, несомненен. Разумеется, при рассмотрении истории эволюционного синтеза следует учитывать и определенные особенности эволюционных исследований во Франции и отношений американских и французских эволюционистов в сфере эволюционной биологии, которые существовали ранее и существуют до сих пор.

Тейяр де Шарден и его эволюционная концепция (Teilhard de Chardin, 1955; Тейяр де Шарден, 1965, 1987) были предметом огромного числа исследований. Однако хотя тейярдоведение получило достаточно сильное развитие в нескольких странах (США, Англия, Франция, Германия, Бразилия), большинство работ все же опубликовано на английском языке, а львиная доля диссертаций выполнена в американских и канадских университетах. При этом разброс мнений и оценок идей Тейяра де Шардена, как позитивных, так и негативных, крайне велик (Конашев, 2001, 2010, с. 29–30). Хотя на протяжении более чем четырех десятилетий после смерти Тейяра де Шардена его работы активно обсуждались, а порой критиковались, в настоящее время наблюдается вновь рост исследований, посвященных его научному и культурному наследию (см. подр.: Arnould, 2005, p. 3–5). Целесообразно поэтому начать краткое рассмотрение столь широкого спектра именно с критических точек зрения.

В целом наиболее обстоятельную отрицательную оценку эволюционная концепция Тейяра де Шардена получила, наверное, у Дж. Г. Симпсона и П. Медевера. Симпсон, будучи сам палеонтологом, считал Тейяра де Шардена выдающимся специалистом в палеонтологии, и в то же время не менее выдающимся теологом, в котором уникальным образом соединились черты ученого-эволюциониста и религиозного мистика (Simpson, 1964). Другими словами, Симпсон увидел значение и уникальность не столько в самой эволюционной концепции Тейяра, сколько в его личности. Медевер дал более резкую оценку идеям Тейяра, определив его эволюционную концепцию как фактически антинаучную, субъективную теологическую фантастику (Medawar, 1961).

С другой стороны, весьма благоприятные отзывы концепция Тейяра получила у Дж. Хаксли и Ф. Г. Добржанского. Оба написали не только несколько весьма положительных рецензий на выходившие на английском книги Тейяра, но и ряд специальных статей, целиком или частично посвященных его эволюционной концепции (Huxley, 1954, 1964; Dobzhansky, 1968a, 1968b, 1971). Оба эволюциониста предложили и свои собственные интерпретации мировоззренческих и философских аспектов современной эволюционной теории (Dobzhansky, 1969, 1975; Dobzhansky, Ayala, 1977; Huxley, 1923, 1941, 1954, 1964), явно вдохновленные примером Тейяра. Добржанский не рассматривал эволюционную концепцию Тейяра как научную теорию или теологическую доктрину. Для него она была интересной попыткой синтеза эволюционной теории и религиозных представлений, причем попыткой, выходящей за границы и науки, и собственно религии (теологии). Именно в этом Добржанский усматривал ее основную ценность.

По определению Добржанского, эволюционная концепция Тейяра не была ни чисто научной, ни исключительно ненаучной. Это нечто большее, чем просто теория, это такой синтез науки и религии, или, по крайней мере, такое некоторое единое целое, в котором результаты и данные науки определенным образом соединены, сплавлены с религиозными и философскими идеями. По мнению Добржанского, именно этот особый, специфический характер концепции Тейяра и являлся главной причиной непониманий и недопониманий самого замысла автора и его конкретного воплощения. В результате то, что на самом деле может и должно рассматриваться как достоинство концепции Тейяра, воспринималось почти всеми критиками ее как недостаток.

В своем объяснении Добржанский был, возможно, не оригинален. Но при этом он обращал внимание на то, что упускалось другими: несовершенство синтеза, предложенного Тейяром, неизбежно и представляет собой своего рода издержки того, что Тейяр попытался превзойти те границы, которые ставила ему наука, ее возможности в то время, в котором он жил и проводил свои исследования. И такую попытку, по Добржанскому, следует всячески приветствовать, поддерживать и развивать. Он специально подчеркивал, что эволюционная концепция Тейяра не законченная, не закрытая теория. Наоборот, она лишь начало некоего исследовательского процесса, приглашение к нему, первый пробный шаг, рабочая версия, которую следует уточнять и совершенствовать (Dobzhansky, 1968a, 1968b; 1970, 1971).

Что же в этой концепции, по Добржанскому, нуждалось в исправлении, уточнении и улучшении? Как раз ее научная часть. Добржанский не раз сожалел, что Тейяр не был по-настоящему знаком с современной эволюционной теорией, что он не имел возможности представить свои идеи на обсуждение, вовремя опубликовать, а значит, и доработать, отшлифовать свой синтез. Эта оценка Добржанского в основных своих чертах не менялась и, особенно в сравнении с отношением других американских эволюционистов, была уникальна. Добржанский был, наверное, единственным из них, кто в каждой своей крупной специальной работе по эволюционной теории упоминал Тейяра. Очень часто он заканчивал свои эволюционные работы (как монографии, так и статьи) косвенной или прямой цитатой из Тейяра.

Наконец, факт, подтверждающий, несомненно, то значение, которое Добржанский придавал эволюционной концепции Тейяра и необходимости ее поддержки и развития. В своей социально-политической активности Добржанский ограничивался почти всецело только научной общественной жизнью, то есть участием в сугубо профессиональных организациях и событиях, таких, например, как заседания Американской ассоциации содействия развития науки (Association for the Advancement of Science), Американского генетического общества (American Genetic Association), Американского философского общества (American Philosophical Society), Международные генетические конгрессы, конференции по популяционной генетике, другие специализированные научные симпозиумы и семинары, а также занимался научно-популяризаторской деятельностью — в виде просветительских лекций и научно-популярных книг и статей для широкого читателя. Однако в случае Тейяра Добржанский сделал определенное исключение: он принял самое непосредственное участие в орга-

низации американской ассоциации Тейяра де Шардена и был ее президентом. Никто из его коллег и друзей, включая Л. Данна, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, И. Лернера, Б. Уоллеса и даже Ф. Айялу, впоследствии много писавшего о совместимости эволюционной теории и религии (см. напр.: Ayala, 2006, 2007; Science and religion, 2000) и даже о Тейяре де Шардене (Ayala, 1968, 1972), не последовал его примеру.

Никто из них не пробовал и предложить свою концепцию, выходившую за рамки сугубо научной теории. Добржанский все же рискнул это сделать, хотя и испытывал большие сомнения и опасения. Больше всего, наверное, он боялся того, что его обвинят в непрофессионализме, что он проиграет «на чужом поле», то есть оказавшись в области философии и «беллетристики», будет не понят ни коллегами биологами, ни философами и теологами, осмеян «широкой» публикой, в первую очередь вездесущими журналистами. Отчасти его опасения оправдались, но лишь отчасти, и, раз рискнув, он уже не оставил спекулятивной сферы и последняя из его работ в ней, совместная с Эрнстом Безигером, была опубликована уже посмертно благодаря усилиям ученика Добржанского, Брюса Уоллеса (Dobzhansky, Boesiger, 1983).

Если Добржанский вслед за Тейяром искренне и активно выступал за синтез эволюционной теории и религии, в надежде, что такой синтез пойдет на благо науке, религии и человеку, то другие основные создатели синтетической теории эволюции, в первую очередь Дж. Хаксли и американский палеонтолог Дж. Г. Симпсон, были против каких бы то ни было попыток «слияния» или соединения эволюционной теории с религией. Но при такой разнице в отношении к синтезу Тейяра этот синтез оказался близок к собственным представлениям не только Добржанского, но и Хаксли, который во вступлении к английскому изданию книги «Феномен человека» (Huxley, 1954, p. 11–28) отмечал значительное количество совпадений между своими взглядами на эволюционные проблемы и взглядами автора.

Что же в таком случае одинаково привлекало Хаксли и Добржанского в концепции Тейяра де Шардена?

Ответом может служить запись Добржанского в его дневнике 15 августа 1958 г.: «Читал книгу Teilhard de Charden “Le Phenomen Humain”. Он сказал многое, что я тоже хочу сказать. Прежде всего, то, что эволюция мира, жизни, и человека есть единый процесс миротворения» (APSL). Добржанский увидел в концепции Тейяра попытку вновь «поднять» человека, вернуть ему ценность и смысл жизни, свое место и предназначение в мире. Вот почему он неоднократно цитировал знаменитое высказывание последнего о том, что человек больше, чем центр мира, он — стрела, устремленная в будущее, ось всей эволюции. В концепции Тейяра де Шардена человек в ходе эволюции, и, прежде всего, благодаря прогрессу науки, постепенно становился духовным, смысловым центром мироздания.

Именно эта грандиозная, впечатляющая, внушающая надежду и оптимизм картина и породила массу почитателей и последователей Тейяра во многих странах вплоть до идолопоклонников, огромное море литературы, несколько периодических изданий, обществ и ассоциаций, наконец, само понятие «тейярдизм».

Но хотя оба ученых и верующих человека, Добржанский и Тейяр де Шарден, выступали за сотрудничество, союз науки и религии, соотношения сторон в этом союзе они определяли по-разному.

Добржанский, православный верующий, регулярно посещавший церковь и молившийся, в 1970-х гг. начинавший и кончавший практически каждую запись в своем дневнике словами благодарности Господу, тем не менее, в своей концепции отдавал предпочтение науке. По Добржанскому, именно наука, а не религия, играла и играет главную роль в культурной эволюции человека: «Наука радикально изменила идеи человека о мире, в котором он живет. Что, возможно, наиболее важно, наука изменила представление человека о самом себе» (Dobzhansky, 1975, p. 189).

Более того, в некоторых своих научно-популярных работах Добржанский выступал как критик религии, противопоставляя религиозной концепции человека концепцию эволюционную, дающую человеку реальную, а не иллюзорную, надежду и реальные средства превращения человеческой мечты в действительность. В частности, он определял библейские тексты как плод художественной деятельности: «Поэтическое воспроизведение выхода человека за пределы собственной эволюции можно увидеть в библейском повествовании о вкушении плода с дерева познания добра и зла» (Dobzhansky, 1975, p. 211).

Это преодоление человеком эволюционных границ, согласно Добржанскому, заключалось в том, что предки человека были всего лишь животными, не ведающими добра и зла, греха и добродетели, но на определенной ступени своей эволюции «человечество стало способно отличать правильное от неправильного, добро от зла. Традиция называет это Падением Человека. Человек “пал”, когда впервые он стал способен свободно преступить и преступил этическое предписание. Однако тем же самым актом человек возвысился над уровнем животности. ... Человек восходил, не падал» (Dobzhansky, 1975, p. 211). Тем самым человек из просто животного стал этическим животным. Поддержку этой крайне важной идеи эволюционного восхождения человека Добржанский обнаружил именно у Тейяра, и с тем большей радостью для себя, что эту идею высказал такой же эволюционный христианин, как и он сам.

По Добржанскому, христианская теология использовала идею, унаследованную от иудаизма и философов эллинистической эпохи, о существовании золотого века в начале мира и последовавшей за ним регрессивной эволюции. В действительности появление человека на мировой сцене «было прыжком вперед в истории космоса. Грех, злодеяние, преступление, нарушение может случиться с существом, которое осознает себя и природу своих действий. Человек такое существо, но его предки таковыми не были» (Dobzhansky, 1975, p. 212). Опять же в этом утверждении Добржанского отчетливо виден отзвук воззрения Тейяра на мессианское, в масштабах всего космоса, предназначение человека.

Возражая идеологам «биологической» природы человека, Добржанский вновь противопоставляет религиозное и эволюционное понимание и объяснение человека: «Как оптимистический тезис, что человек по существу добр, так и пессимистический антитезис, что он пал и развращен, предшествовали научной биологии и антропологии. Великие религии, в особенности христианство, усвоили как тезис, так и антитезис, первый как часть доктрины Первородного

Греха, второй — Божественной Милости. Есть ли у науки что-либо, что можно было бы добавить к этим древним человеческим проникновениям? По крайней мере, она может поместить их в контекст некоторых хорошо обоснованных открытий, которые предполагают, что человек не предопределен своей "природой" быть хорошим или плохим, но может стать тем или другим в зависимости от обстоятельств» (Dobzhansky, 1975, p. 213). Таким образом, согласно Добржанскому, человек не запрограммирован биологически стать альтруистом или эгоистом, святым или грешником, героем или трусом, тружеником или лентяем. Он обладает возможностью стать кем угодно, ибо адаптивность человека «основывается на замечательной открытой бесконечности образцов поведенческого развития» (Dobzhansky, 1975, p. 214).

Разумеется, человеческая биологическая природа, ее разнообразие несовершенно. Но именно наука позволяет не только устранить такие очевидные для всех биологические минусы, как наследственные болезни, но и усовершенствовать в будущем биологическую природу человека, приобрести желаемые качества и способности при должной осторожности и мудрости. Добржанский был убежден, что эволюция жизни и эволюция человека не закончились и человек все еще остается «незаконченным экспериментом». Принципиальная разница между научным и религиозным подходом к человеку состоит в ответе на вопрос о том, чей это эксперимент. «Последователи религиозных традиций верят, что вселенная есть деяние Господа. Однако человек открыл, что оба эксперимента продолжаются и что он сам призван в них участвовать, помочь их осуществлению. ... В рамках ограничений, налагаемых законами природы, человечество может сделать все от него зависящее, чтобы сформировать свое будущее в соответствии со своими представлениями о добре и красоте» (Dobzhansky, 1975, p. 220). В этом пункте Добржанский радикально расходится в своем понимании направленности и смысла эволюции человека с Тейяром.

Концепция Тейяра представляет собой как бы зеркальное отражение концепции Добржанского. На первый взгляд эволюционная концепция Тейяра тоже опирается на науку, а не на религию. С помощи науки и, по меткому замечанию Добржанского, красивого французского языка Тейяр обосновывает, доказывает, убеждает. Но вся конструкция и замысел, идея Тейяра все же глубоко религиозна: человек в своей эволюции направлен к точке Омега, к слиянию с Богом. Тем самым эволюция человека, по Тейяру, закрыта и конечна, представляя собой Христогенез (Teilhard de Chardin, 1965). У Добржанского же эволюция человека потенциально бесконечна, открыта и не направлена к некоей заранее установленной конечной цели.

В концепции Тейяра достижение точки Омега предопределено и как бы изначально запрограммировано. Добржанский, напротив, полагал, что эволюция человека вероятностна и многовариантна, несет в себе огромный спектр возможностей в будущем. По Тейяру, человек, фактически, не мог не появиться. По Добржанскому, мог и не появиться, хотя эволюционная тенденция, ведущая к человеку, конечно, была. По Тейяру, человек не может не достичь (в конечном итоге) пункта Омега. У Добржанского неизвестно, достигнет ли человек какого-либо пункта вообще, и если все же достигнет, то какого именно. В этом смысле, с одной стороны, концепция Добржанского более трагична, но, с другой, и более

человечна: человек не выполняет ничьего задания. Он не просто стрела, устремленная в будущее к заданной точке (Омега), он — стрела, которая в своем полете сама определяет, пусть и с участием обстоятельств, эту точку, каждый раз вновь и вновь задает ее для себя, ставит перед собой как цель.

Общая особенность концепций Тейяра де Шардена и Добржанского, состоящая в том, что они не являются только или чисто научными, порождала и порождает их недопонимание или непонимание. Поскольку обе концепции претендовали на синтез науки и религии, в котором результаты и данные науки определенным образом соединены, «сплавлены» с религиозными и философскими идеями, они были неоднозначно восприняты как учеными-эволюционистами, так и деятелями церкви и простыми верующими, не получив в итоге одобрения и поддержки. Ученых не устраивала вненаучная составляющая синтеза (Birx, 1972; Chauchard, 1965a,b; Daleux, 1994, 1999; Dodson, 1984; Medawar, 1961; Fages, 1985; Kraft, 1975; Roberts, 2000; Simpson, 1964; Vernet, 1964), теологов, религиозных философов и обычных верующих, напротив, ее научная часть (d'Ouince, 1970; Philippe de la Trinité, 1964, 1970). Отсюда и крайности прямо противоположных оценок синтеза Тейяра де Шардена.

Такое отторжение обеих концепций, как и безусловное неприятие церковью эволюционной теории как таковой удивляло и огорчало Добржанского: «Как иронично, что оппозиция эволюционной идее пришла в современные времена главным образом из религиозных кругов!» (Dobzhansky, 1975, p. 189).

Сходное, и, скорее всего, гораздо большее огорчение испытал Тейяр де Шарден, который не только был отстранен на долгие годы от преподавательской деятельности, но и лишен возможности опубликовать свои теоретические работы, в том числе главный свой труд «Феномен человека», из-за запрета иезуитского ордена. Изъятие наиболее острых мест, предпринятое им в 1947 г., не приносит успеха. В конце сентября 1947 г. Тейяр с горечью сообщает в одном из писем: «Неделю назад я получил уведомление от генерала ордена из Рима, запрещающего мне, со всеми принятыми формальностями, что-либо еще публиковать по вопросам философии и теологии. Это закрывает мне большую часть каналов, по которым я еще мог направлять свою деятельность, и жизнь от этого отнюдь не становится радостнее» (Teilhard de Chardin, 1966, p. 178). Осенью 1948 г. Тейяр направляется в Рим, пытаясь лично добиться разрешения у папской курии на публикацию если не самого «Феномена», то хотя бы его фрагментов под заглавием «Зоологическая группа человека», но безрезультатно. Даже посмертная публикация собрания сочинений Тейяра, как было показано выше, вызвала лишь новые гонения со стороны церкви, что было, разумеется, не случайно.

Эволюционный гуманизм, дающий, по Хаксли, человеку руководство и вдохновение для дальнейшего развития, базируется на научном знании и потому противостоит историческим религиям. Став в результате предыдущей биологической эволюции определяющей и направляющей силой всей биологической эволюции на Земле, включая свою собственную эволюцию, человек де факто занял место прежних богов. Разумеется, такая «религия», даже представленная в виде концепций Тейяра де Шардена и Добржанского, просто не могла быть принята религиозными кругами.

Таким образом, синтез Тейяра де Шардена, как и близкий к нему прорелигиозный синтез Добржанского, а тем более антирелигиозный синтез Хаксли, не смог объединить науку и религию, верующих и неверующих, теистов и атеистов. Дело в том, что этот синтез не удовлетворял ни одну из тех сторон, для которых он был предназначен, поскольку ни одна из сторон не получала от него того, что хотела получить, — своего господства, а сам синтез все-таки таковым не являлся. В основе же противоречивых и драматических поисков Тейяра лежало одно и то же эмоциональное чувство необъятности Вселенной и единения с ней, а также искреннее желание сделать человеческую жизнь лучше, возвышеннее и человечнее.

В то же время этот синтез, как и в целом попытки «экспансии» эволюционной теории за пределы познания и объяснения собственно биологической эволюции, выявили характерную именно для XX в. черту соотношения науки и религии, лишь усилившуюся в начале XXI в. при кажущемся ренессансе религии, в частности в России. В отличие от науки, в том числе эволюционной теории, религия, несмотря на все предпринятые и предпринимаемые попытки ее модернизации и адаптации, в том числе некоторыми искренне верующими, или, по крайней мере, заявляющими, что они верят, учеными (Захаров-Гезехус, 2009; Коллинз, 2009; Степанов, 1999; Шрейдер, 1993), занимает всю ту же «экологическую нишу», что и прежде, и никакую другую занимать не способна, — она находится на своеобразной периферии человеческого мышления и деятельности, там, где человек еще не стал полноценным, разумным, свободным и ответственным существом или вновь перестал быть им, где он все еще является рабом обстоятельств и неподвластных ему сил, включая его собственные, то есть на той границе, до которой человек (он же наука) дошел в постижении и преобразовании мира в человечный мир и самого себя в человечного человека. При этом религия в принципе давно потеряла свой священный статус и образ, став всего лишь одним из бесчисленных объектов науки и, что еще хуже для ее будущего, уже пройденным или, выражаясь языком Тейяра и Добржанского, превзойденным этапом в недавней эволюции человека.

Литература

Бабосов Е. М. Тейярдизм: попытка синтеза науки и христианства. Минск : Вышэйш. шк., 1970. 264 с.

Бергсон А. Творческая эволюция / авториз. пер. с фр. В. А. Флеровой. М. ; СПб. : Рус. мысль, 1914. X + 332 с.

Бергсон А. Творческая эволюция / пер. с фр. В. Флеровой ; вступ. ст.: И. Блауберг. М. : Терра — Кн. клуб : Канон-пресс-Ц, 2001. 383 с.

Гараджа В. И. Научно-технический прогресс и кризис католической теологии // Религия в век научно-технической революции. М. : Политиздат, 1979. С. 84–112.

Голота А. И. В поисках возможных решений // Вопросы философии. 1967. № 9. С. 170–173.

Ермоленко М. Т. Некоторые особенности современного эволюционизма во Франции // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л. : Наука, 1979. С. 85–91.

Захаров-Гезехус И. А. Эволюция, геном человека и вера в Бога. М. : б/и, 2009. 14 с.

Коллинз Ф. Доказательство Бога. Аргументы ученого. М. : АББ, 2009. 216 с.

Конашев М. Б. Критика эволюционной концепции Тейяра де Шардена американскими эволюционными биологами // Ин-т ист. естествозн. и тех. им. С. И. Вавилова. Годич. научн. конф. 2001. М. : Диполь-Т, 2001. С. 296–297.

Конашев М. Б. Тейяр де Шарден и религия // Человек. 2010. № 5. С. 19–36.

Мочалов И. И. В. И. Вернадский: человек и мыслитель. М. : Наука, 1970. 176 с.

Мочалов И. И. Владимир Иванович Вернадский. 1963–1945 гг. М. : Наука, 1982. 488 с.

Назаров В. И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М. : Наука, 1974. 280 с.

Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М. : Наука, 1984. 284 с.

Пасика Н. А. Философско-религиозное учение П. Тейяра де Шардена и современная идеологическая борьба // О закономерностях перехода от социализма к коммунизму. Душанбе : Дониш, 1967. С. 121–142.

Пасика В. П. Теология и наука в интерпретации тейярдизма // Наука и теология в XX веке. М. : Мысль, 1972. С. 114–137.

Плужанский Т. Некоторые черты воззрений Тейяра де Шардена // От Эразма Роттердамского до Бертрана Рассела. М. : Мысль, 1969. С. 158–216.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции / пер. с англ. М. Л. Бельговского и В. В. Хвостовой ; вст. ст. А. А. Парамонова. М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Старостин Б. А. От феномена человека к человеческой сущности // Тейяр де Шарден П. Феномен человека / пер. с фр. Н. А. Садовского. М. : Наука, 1987. С. 3–36.

Степанов В. М. Союз религии и науки — программа XXI в. // Мир в III тысячелетии. Диалог мировоззрений : мат-лы V Всерос. науч.-богослов. симп., 15–16 июня 1999 г. Н. Новгород : Изд-во Волго-Вят. акад. гос. службы, 1999. С. 83–88.

Струговщиков Е. Тейяр де Шарден и православное богословие. М. : Fazenda — Дом надежды, 2004. 255 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека / предисл. Р. Гароди ; пер. с фр. Н. А. Садовского. М. : Прогресс, 1965. 296 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека / пер. с фр. Н. А. Садовского ; Гос. ком. СССР по науке и технике и др. М. : Наука, 1987. 240 с.

Тейяр де Шарден П. Божественная среда / пер. с фр. О. С. Вайнер, З. А. Масленниковой. Кызыл : АСТ ; М. : Ермак, 2003. 316 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 407 с.

Шрейдер Ю. А. Христианство как путь выхода науки из кризиса // Истина и жизнь. 1993. № 5. С. 27–28.

APSL. B:D 65. Th. Dobzhansky Papers.

Arnould J. Darwin, Teilhard de Chardin et Cie: l'Église et l'évolution. Paris: Desclée de Brouwer, 1996. 238 p.

Arnould J. Teilhard de Chardin. [Paris] : Perrin, 2005. 390 p.

Ayala F. J. A note on evolution and religion in light of Teilhard's "Divine milieu" // Zygon. 1968. Vol. 5. P. 426–431.

Ayala F. J. The evolutionary thought of Teilhard de Chardin / eds. A. D. Breck, W. Yourgrau. Biology, history, and natural philosophy. New York : Plenum, 1972. P. 207–216.

Ayala F. J. Darwin and intelligent design. Minneapolis : Fortress Press, 2006. XI + 116 p.

Ayala F. J. Darwin's gift to science and religion. Washington, D. C. : Joseph Henry Press, 2007. XI + 237 p.

Barthélemy-Madaule M. Bergson et Teilhard de Chardin. Paris: La Pense universelle, 1963. 255 p.

Becquemont D. Darwin, darwinisme, évolutionnisme. Paris : Ed. Kimé, 1992. 341 p.

Bergson H. L'Evolution créatrice [Texte imprimé] / par Henri Bergson, 3ème éd. Paris : F. Alcan, 1907. VIII+403 p.

Birx H. J. Pierre Teilhard de Chardin's philosophy of evolution. Springfield, Ill., Thomas, [1972]. 245 p.

Birx H. J. Interpreting evolution: Darwin & Teilhard de Chardin. Buffalo, NewYork : Prometheus Books, 1991. 328 p.

Blanc M. Les Héritiers de Darwin: l'évolution en mutation. Paris : Éd. du Seuil, 1990. 265 p.

Buican D. La révolution de l'évolution. L'évolution de l'évolutionnisme. [Paris] : Presses Universitaires de France, 1989. 339 p.

Buican D. Darwin et le darwinisme. 2e éd. corr. Paris : Presses universitaires de France, 1994. 127 p.

Cela-Conde C. J., Ayala F. J. Human evolution: trails from the past. Oxford ; New York : Oxford Univ. Press, 2007. VII + 437 p.

Chauchard P. La pensée scientifique de Teilhard. Paris : Éd. du Seuil, 1965a. 231 p.

Chauchard P. Man and cosmos; scientific phenomenology in Teilhard de Chardin / [transl. by George Courtright. [New York] : Herder and Herder, [1965b]. 190 p.

Costagliola J. Faut-il brûler Darwin? ou L'imposture darwinienne. Paris : l'Harmattan, 1995. 283 p.

Cuénot C. Pierre Teilhard de Chardin, les grandes étapes de son évolution. Paris : Pion, 1958. 190 p.

Cuénot C. Teilhard de Chardin. Paris : Éditions du Seuil, 1962. 192 p.

Cuénot C. Ce que Teilhard a vraiment dit. [Paris] : Stock, [1972]. 137 p.

Cuénot C. Pierre Teilhard de Chardin: les grandes étapes de son évolution. Monaco ; [Paris] : Éd. du Rocher, 1986. 489-LI p.

d'Ouince René. Un prophète en procès: 2 vols. Paris : Éd. du Seuil, 1970.

Daleux A. Teilhard de Chardin: science et foi réconciliées ? [Hem] (1 chemin Bayard, 59510) : Ed. Gabriandre, 1994. 243 p.

Daleux A. Teilhard de Chardin, permis de croire; suivi de Questions et réponses actuelles autour de la pensée de Teilhard. [Saint-Jean-de-Valeriscle] : Éd. GabriAndre, 1999. 185 p.

De Darwin au darwinisme: Science et idéologie Congrès internationale pour le centenaire de la mort de Darwin, Paris, Chantilly, 13–16 septembre 1982 / ed. Yvette Conry. Paris : J. Vrin, 1983. 284 p.

Dennett D. C. Darwin est-il dangeureux? L'évolution et les sens de la vie. Paris : O. Jacob, 2000. 656 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. 3nd revised ed. New York: Columbia Univ. Press, 1951. 364 p.

Dobzhansky Th. Mankind Evolving: the Evolution of the Human Species. New Haven: Yale Univ. Press, 1962. XIII + 381 p.

Dobzhansky Th. Pierre Teilhard de Chardin as a scientist // Chardin Teilhard P. Letters to two friends. New York: New American Library, 1968a. P. 219–227.

Dobzhansky Th. Teilhard de Chardin and the orientation of evolution // Zygon. 1968b. Vol. 3. P. 242–258.

Dobzhansky Th. The Biology of Ultimate Concern. New York: The New American Library, 1969. 152 p.

Dobzhansky Th. Evolution and man's conception of himself // Telhard Rev. 1970. Vol. 5. P. 65-69.

Dobzhansky Th. Theilhard de Chardin and the orientation of evolution // ed. E. F. Cousions. Process theology. New York: Newman Press. 1971. P. 229–248.

Dobzhansky Th. Evolution and Man's Self-Image // Evolution Anthropology, Physical. London, 1975. P. 189–220.

Dobzhansky Th., Ayala F. J. Humankind, a product of evolutionary transcendence. Johannesburg; Witwatersrand: Univ. Press for Institute for the Study of Man in Africa, 1977. 15 p.

Dobzhansky Th., Boesiger E. Essais sur l'évolution. Paris: Masson, 1968. 182 p.

Dobzhansky Th., Boesiger E. Human culture: a moment in evolution / ed. and compl. by Bruce Wallace. New York: Columbia Univ. Press, 1983. XXI + 175 p.

Dodson E. O. The phenomenon of man revisited. A biol. viewpoint on Teilhard de Chardin. Edward O. Dodson. New York: Columbia Univ.Press, 1984. XIX + 257 c.

Duggan G. H. Teilhardism and the faith. Cork: Mercier Press, [1968]. 321 p.

Evolution // Grand Larousse encyclopédique. En dix volumes. T, 4. Desf-Filao. Paris: Librairie Larousse, 1960. P. 831–833.

Fages J.-B. Teilhard de Chardin et le nouvel âge scientifique. Toulouse: Privat, 1985. 192 p.

Fondation Teilhard de Chardin // http://www.teilhard.org/index.php. 1964.

Gayon J. Darwin et l'après-Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle. Paris : Ed. Kimé, 1992. 453 p.

Guyénot E. Le mécanisme de l'évolution et l'expérience // Caullery M., Guyénot E. et Rivet P. L'évolution en biologie. Paris : Gallimard, 1929. P. 37–38.

Huxley J. Essays of a Biologist. London: Chatto & Windus, 1923. XV + 306 p.

Huxley J. The Uniqueness of Man. London: Chatto & Windus, 1941. XIII + 299, [1] p.

Huxley J. Evolutionary Humanism. Melbourne: AIIF, 1954. 287 p.

Huxley J. Essays of a Humanist. London: Chatto & Windus, 1964. 287 p.

Kraft R. W. Symbols, systems, science, and survival: a presentation of the systems approach from a Teilhardian perspective. New York: Vantage Press, [1975]. 275 p.

Medawar P. B. Two evolutionary theories: Neo-Darwinism and Teilhard de Chardin // Mind (Oxford), 1961. Vol. 70. P. 99–106.

Nicolas M.-J.. Évolution et christienisme, de Teilhard de Chardin à saint Thomas d'Aquin. Préf. de Jacques Maritain. [Paris]: Fayard [1973]. XIX + 241 p.

Philippe de la Trinite, Father. Rome et Teilhard de Chardin. Paris : Librairie, A. Fayard, [1964]. 158 p.

Philippe de la Trinite, Father. Pour et contre Teilhard de Chardin, pensuer religieux. [Paris] : Édition Saint-Michel [1970]. 303 p.

Piveteau J. Le Père Teilhard de Chardin savant. Paris : Éd. Saint-Michel, 1964. 296 p.

Pour Darwin: [congrès international, Romainville, 2–5 septembre 1997] / sous la dir. de Patrick Tort. Paris : Presses universitaires de France, 1997. 1095 p.

Rahme G. Teilhard de Chardin, mystique savant. Liban : Pub. & Marketing House, [1984]. 288 p.

Rideau É. La pensée du Père Teilhard de Chardin. Paris : Aux Éditions du Seuil, 1965. 600 p.

Roberts N. From piltdown man to point omega: the evolutionary theory of Teilhard de Chardin. New York : P. Lang, 2000. 400 p.

Science and religion in search of cosmic purpose / ed. J. F. Haught; contributors, Francisco J. Ayala et al. Washington, D.C. : Georgetown Univ. Press, 2000. XVI + 137 p.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G.G. The meaning of evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1949. 364 p.

Simpson G.G. The major features of evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Simpson G.G. This View of Life. New York : Harcourt, Brace & World 1964. 272 p.

Smulders P. F. Theologie und Evolution: Versuch über Teilhard de Chardin. Essen : H. Driewer, 1963. 123 p.

Tanner H. Le Grain de seneve. De la science et la religion avec Teilhard de Chardin. Saint-Maurice (Suisse) : Éd. Saint-Augustin, 1967. 161 p.

Teilhard de Chardin P. La vie cosmique. Paris : Éd. du Seuil, 1916. 45 p.

Teihard de Chardin P. Le paradoxe transformiste // Revue des questions scientifiques. 1925. T. VII. P. 53–80.

Teilhard de Chardin P. Le Phénomène humain. Paris : Ed. du Seuil, 1955. 350 p., 2 pl. (Oeuvres de Teilhard de Chardin; 1.)

Teilhard de Chardin P. Le Milieu divin: Essai de vie intérieure. Paris : Ed. du Seuil, 1957. 206 p. (Oeuvres de Teilhard de Chardin; 4.)

Teilhard de Chardin P. The Phenomenon of Man / with an introd. by Julian Huxley ; [transl. by Bernard Wall]. New York : Harper, 1959. 318 p.

Teilhard de Chardin P. Science et Christ. Paris : Ed. du Seuil, 1965. 295 p.

Teilhard de Chardin P. Images et paroles. Paris : Éditions du Seuil, 1966. 263 p.

Teilhard reassessed: a symposium of critical studies in the thought of Père Teilhard de Chardin attempting an evaluation of his place in contemporary Christian thinking / ed. A. Hanson. London : Darton, Longman & Todd, 1970. 172 p.

Thuillier P. Darwin and/et CÊ. Bruxelles: Éditions Complexe; [Évry] : [diffusion Presses universitaires de France], 1981. 210 p.

Tort P. Darwin et le darwinisme. Paris : Presses universitaires de France, 1997. 128 p.

Towers B. Concerning Teilhard, and other writings on science and religion. London : Collins, 1969. 182 p.

Vernet M. La grande illusion de Teilhard de Chardin. [Paris] : Gedalge, [1964]. 223 p.

Vialleton L. Membres et ceintures de vertébres tétrapodes. Critique morphologique du transformisme. Paris, 1924. 311 p.

Глава 25
АДОЛЬФ РЕМАНЕ (1898–1976): ЕГО ВЗГЛЯДЫ НА СИСТЕМАТИКУ, ГОМОЛОГИЮ И СОВРЕМЕННЫЙ СИНТЕЗ[1]

Ф. Е. Цахос, У. Хоссфельд

Адольф Ремане (1898–1976) был одним из наиболее разносторонних немецких зоологов XX в. В биологии его более всего интересовали морфология и филогенез, но также он работал в области экологии, морской биологии и над множеством других тем, охватывающих все высшие группы животных от морских позвоночных до млекопитающих (см. Weigmann, 1973). Вероятно, за пределами немецкоязычных стран он был больше известен благодаря своему открытию интерстициальной фауны (мейофауна в пустотах песка), исследованиям биологии слабосоленых вод и своей теории происхождения целома внутри билатерии, которая объединяла теорию энтероцеле и происхождение метамерии (Remane, 1950, 1963a) (см. обзор и критику: Zachos, Hoßfeld, 2001). Ремане рассматривал целомную сумку у архимерных организмов, таких как иглокожие, и желудочную сумку у кишечнополостных как гомологичные, и поэтому он считал, что предками билатериальных животных были подобные кишечнополостным. Это подразумевает, что родовые формы билатерий уже имели целомную организацию и что целомы во всех подгруппах билатерий, особенно в двух главных родах — спиральных и радиальных, гомологичны. Как бы элегантны ни были взгляды Ремане, в свете современной морфологии и исследований по систематике его теория должна считаться опровергнутой. Несмотря на то что Ремане много работал над теоретическими основами систематики и филогенетики, его выводы и теории остались неотмеченными в английской литературе, отчасти потому что они были опубликованы на немецком языке. Эволюционные механизмы не стояли на первом месте в ряду интересов Ремане, который был увлечен скорее моделью эволюции, нежели ее процессом. Тем не менее, поскольку его наиболее плодотворные годы пришлись на время современного синтеза и сам он был убежден, что в основе биологической систематики должен лежать процесс эволюции, Ремане широко комментировал новый взгляд на эволюцию. В данной работе

[1] На эту тему также см.: Ф. Захос и У. Хоссфельд (Zachos, Hoßfeld) (2001, 2006, 2010); У. Хоссфельд, Ф. Захос, Т. Юнкер, Л. Расран (2003); Т. Юнкер, У. Хоссфельд, Ф. Захос, Л. Расран (2003);

мы представляем краткое изложение работы Ремане и его идей о систематике и эволюции с особым акцентом на его взглядах на обоснованность синтетической теории.

Биографический эскиз

Адольф Ремане родился 10 августа 1898 г. в Кротошине (современная Польша). После Первой мировой войны он изучал биологию, палеонтологию, антропологию и этнологию в Берлине и получил степень доктора философии (PhD) в 1921 г. за диссертацию о черепах приматов. В 1929 г. он стал экстраординарным профессором в Киле. С 1934 по 1936 г. Ремане был профессором зоологии в г. Халле, но в 1936 г. возвратился в Киль, где стал директором Зоологического института и музея, и оставался на этом посту вплоть до выхода на пенсию в 1967 г. Он также был основателем Института морской биологии при университете Киля и соучредителем Северогерманского филогенетического симпозиума (Norddeutsches Phylogenetisches Symposium).

После падения нацистского режима он был временно отстранен от работы военным правительством, так как считался приспешником нацистов из-за того, что состоял в нескольких организациях, таких как Национал-социалистическая рабочая партия (НСДАП) и ее военизированное формирование СА, но в конце концов был восстановлен в должности профессора. Ремане был членом нескольких научных обществ. В 1963–1964 гг. он был президентом Немецкого зоологического общества и стал почетным членом в 1975 г., за год до своей смерти 22 декабря 1976 г. в Плёне (на севере Германии).

Список из 300 его научных публикаций включает, среди прочих книг, теоретический «труд жизни» (opus magnum) «Основания естественной системы, сравнительной анатомии и филогенетики» (Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik) (Remane, 1952, 2-е изд. — 1956) и два учебника зоологии, ставшие классическими в немецких университетах и переведенные на несколько языков, которые он написал в соавторстве с двумя своими бывшими учениками. В своих лекциях он охватывал темы и предметы, варьирующиеся от систематики и сравнительной анатомии до генетики и биологии моря, от эволюции и экологии до поведенческой биологии, биогеографии, паразитологии и истории биологии.

Естественная система, филогенетика и морфология

В своем главном теоретическом труде 1952 г. Ремане обсуждал основы систематики и филогенетики. По его мнению, естественная система — это отсылочная система, которая благодаря своей силе прогнозирования отличается от всех искусственных систем. Простые классификации, основанные на отдельных, произвольно выбранных свойствах, часто бывают полезными в практических вопросах, таких как определение видов, но только естественная система обладает прочностью, превышающей прочность всех отдельно взятых признаков, использованных при ее конструировании, иными словами, те же

самые группы обнаруживаются при анализе других признаков. Согласно Ремане, главной задачей систематики является установление отличий жизненно важных признаков от неосновных (Remane, 1952, S. 11), а для естественной системы единственными жизненно важными признаками, и, следовательно, единственными признаками, которые должны быть использованы при конструировании, являются гомологии (концепция гомологии Ремане описана в следующем разделе статьи). Выступая против Э. Геккеля и других, он настаивает на методологическом и логическом главенстве систематики над филогенетикой, поскольку гомологии и естественная система — это первичные результаты исследований, а филогения — это их вторичная интерпретация (Remane 1952, S. 13; 1955). Кроме того, он довольно справедливо отмечает, что представление о естественной системе исторически старше, чем идеи филогении и эволюции. К примеру, позвоночные долго считались естественной группой, тогда как в свете эволюции эта естественность была заново интерпретирована как происхождение от общего предка. Ремане защищает дихотомическое древо как наиболее подходящую форму репрезентации естественной системы, так как он абсолютно уверен в монофилии высших групп. Монофилия, согласно терминологии Ремане, означает уникальное происхождение (что отсылает нас к общему предку), и ее не следует путать с монофилией Хеннига, ведь Ремане принял парафилетическое группирование. Интересно, что Ремане, не используя, конечно, современную терминологию, сам защищал многие принципы систематики, которые благодаря филогенетической систематике В. Хеннига (Hennig, 1950, 1966) и кладизму стали важными инструментами современной систематики. Например, это различие между примитивными и продвинутыми признаками, основными видами и прототипами, и даже внегрупповыми сравнениями (Remane, 1952, S. 140, 154, 156, 159). Ремане не ссылался на Хеннига, вероятно, потому, что работал над своей рукописью и даже завершил ее до того, как Хеннинг опубликовал свои идеи.

В отношении Ремане важным вопросом являются его взгляды на идеалистическую морфологию. Эрнст Майр утверждал, что эта типологическая традиция была намного сильнее в Германии, чем в США, и что она оказала огромное воздействие на развитие эволюционной теории в Германии, — в частности, стала причиной задержки в принятии синтетической теории (Starck, 1980; Mayr, 1999; Meister, 2005). Согласно Майру, идеалистическая морфология «пропагандировалась в большом количестве весьма успешных книг, написанных А. Ремане, О. Шиндевольфом и В. Троллем» (Mayr, 1999, S. 24). К сожалению, Майр не приводит названия книги Ремане, но, вероятно, он имел в виду его главный труд (*opus magnum*) 1952 г. Любопытно, что в этой книге Ремане, казалось бы, весьма решительно отвергает идеалистическую морфологию. Он многократно подчеркивал, что философским ядром идеалистической морфологии была метафизическая интерпретация результатов, к которым привели морфологические и гомологические исследования (Remane, 1948, 1952, p. 13f). Естественная система, возникающая из морфологического анализа, была затем интерпретирована как выявляющая единообразный тип или план строения (Bauplan), иными словами, идею, стоящую за множеством сходных, но разных организмов. Этот тип является метафизической абстракцией, и его нельзя обнаружить в природе.

Ремане, с одной стороны, настаивает на том, что это не принижает ценности морфологических результатов как таковых (безусловно, многое из додарвинского знания об отношении морфологии и систематики не утратило ценности), но, с другой стороны, он сожалеет о том, что не было произведено никакой методологической чистки в филогенетике после появления эволюционного учения (Remane, 1948). Взгляды Ремане на идеалистическую морфологию лучше всего иллюстрирует то, как он разделял названные им самим обобщенный и систематический типы. Это разделение в принципе такое же, как и между (идеалистическими) планом строения и (реальными) основными видами, и описано у Ремане (1948) в четвертой главе «Тип и исходная форма» (Typus und Stammform) его книги 1952 г. Ремане недвусмысленно заявляет, что идеалистические типы принадлежат царству натурфилософии, а для естественных наук они бесполезны (Remane 1952, S. 146, сноска 1). Он различает четыре разных типа, среди которых наиболее важными являются обобщенный и систематический типы. На самом деле, то, что Ремане называет систематическим типом, — это далеко не так называемый идеалистический тип, но, к сожалению, он продолжал использовать этот термин, который, возможно, и привел к некоторым неверным истолкованиям его отношения к идеалистической морфологии.

Обобщенный тип включает в себя все признаки, которые присущи группе организмов. Это абстракция живущих организмов, которая как таковая самостоятельно не описывает фактического индивида (Remane, 1952, S. 151f), а, скорее, являет собой идею, скажем, млекопитающего, лишенного всех конкретных признаков *специфического* млекопитающего. Подобие платоническому идеализму очевидно. Ремане отвергает этот идеализм и даже делает его ответственным за «повторные кризисы в царстве теории происхождения» (Remane, 1948, S. 261), приводя, например, типострофизм О. Шиндефольфа как одно из проявлений таких кризисов. В отличие от обобщенного типа, так называемый систематический тип — это явно филогенетический термин. Его реконструкция подразумевает реконструкцию образца основания таксона при исследовании (Remane, 1952, S. 152ff). Систематический тип — это не идеалистический, а реальный организм, то есть вид, относящийся к основным семьям (Ремане их называет Stammform — исходная форма, Urform — первичная форма или Urtyp или изначальный тип), и, следовательно, он может фактически быть найден среди окаменелостей (Remane, 1948, 1952, S. 156). Основываясь на анализе процитированных публикаций, мы отвергаем идею, что Ремане был сторонником идеалистической морфологии в традиции Иоганна В. фон Гёте или Вильгельма Тролля. Мы должны считать Ремане истинным филогенетиком.

Концепция гомологии

Одним из краеугольных камней работы Ремане в области морфологии и филогенетики является концепция гомологии (Remane, 1952, 1955, 1963b). Гомология вообще определяется как «признак, присущий видам, который также был присущ их общему предку» (Ridley 1996, p. 381f). Ремане знал, что это определение представляет теоретическую интерпретацию гомологии, а не ее

суть: «Обнаружение гомологии и естественной системы — это, логически и исторически, первичный результат исследования; филогенетические отношения и древа — это лишь его вторичная интерпретация. [...] *Это не филогения определяет гомологию, а гомология определяет филогению»* (Remane, 1955, S. 171f; курсив Ремане).

В качестве инструмента для выявления гомологий он суммирует и детально объясняет три критерия, которые использовали различные авторы и до Ремане, и даже еще до появления эволюционной теории (Ремане упоминает, например, Гёте); сам термин «гомология» был первоначально предложен Ричардом Оуэном, убежденным антиэволюционистом (Rupke, 1994). Эти критерии: 1) положение, 2) определенное качество и 3) связь через промежуточные формы (критерий непрерывности) (Remane, 1952, гл. 2; 1955).

Согласно критерию положения, два (или более) признака являются гомологичными, если они найдены в том же самом месте в сопоставимых структурах. Таким образом, кости бедра людей и собак являются гомологичными, потому что они обе представляют первую часть заднего члена в относящемся к млекопитающим скелете. Если этот критерий не подтверждается, то все же признаки могут быть гомологичными, если они показывают высокую степень подобия в определенных чертах (и чем более усложнены эти черты, тем лучше). Ремане иллюстрирует это на примере хорды и нервной трубки у оболочников (туникат) и позвоночных животных. Критерий непрерывности, наконец, позволяет обнаружить гомологию даже в отсутствии равенства относительно положения или структуры, если есть промежуточные формы, соединяющие эти два признака при исследовании. Эти промежуточные формы могут быть онтогенетическими стадиями или систематически промежуточными разновидностями. Используя этот критерий, первичный сустав челюсти не относящихся к млекопитающим позвоночных животных и двух слуховых косточек (malleus и incus) в среднем ухе млекопитающих могут быть представлены как гомологичные, потому что трансформация может быть продемонстрирована как онтогенетически (Starck, 1995), так и филогенетически (Benton, 1997).

В дополнение к трем главным критериям Ремане также вводит три дополнительных критерия, которые могут помочь отделить гомологию от гомоплазии: 1) даже простые структуры можно считать гомологичными, если они возникают во многих родственных видах; 2) вероятность того, что два или более признака являются гомологичными, увеличивается по мере возрастания частоты возникновений других сходных признаков в тех же самых двух (или более) видах и 3) вероятность, что исследуемые признаки являются гомологичными, уменьшается по мере возрастания числа случаев возникновения данного признака у определенно неродственных видов.

Хотя эти критерии Ремане дают хорошее описание гомологии, некоторые из них представляют филогенетическую (но не онтогенетическую!) преемственность, а три дополнительных критерия в свою очередь подразумевают *априорное* знание (или, по крайней мере, гипотезы) о связанности и филогениях. Эти гипотезы, дабы не сводить все к упрощению, должны быть извлечены из иных признаков, нежели те, гомологии или гомоплазии которых требуется проанализировать. Это делает относительным смелое утверждение Ремане

о том, что именно на основании гомологии осуществляется вывод о филогении, а не наоборот, и что это отражено в так называемой филогенетической, или исторической концепции гомологии (см.: Patterson, 1982; Rieppel, 1980, 1992, 2005; обсуждения концепций гомологии и их истории см.: Kleisner, 2007; Szucsich, Wirkner, 2007). Гомология, согласно этой концепции, расценивается как уникально полученный признак, унаследованный от общего предка, другими словами, синапоморфный. Гипотеза гомологии, которая может быть достигнута на основе вышеупомянутых критериев, оценена соответствием распределения этого признака в филогении, которая в свою очередь была получена по другим признакам. Используя принцип экономичности, признак в двух или более таксонах считают гомологичным, если он появляется в филогении как синапоморфия. И наоборот, делается вывод о гомоплазии, если филогения предлагает независимое происхождение идентичного признака в двух или более таксонах. Эта дедуктивная концепция гомологии (Rieppel, 1980) является полной противоположностью той, какой Ремане хотел ее видеть: систематик устанавливает гипотезу о гомологии и затем подтверждает или опровергает ее на основе филогенетического анализа. Однако любой филогенетический анализ должен быть основан на признаках или, более точно, на формах признаков, а чтобы быть в состоянии определить признак, следует иметь представление о том, что такое признак, иными словами, нужно решить, какие структуры являются *сопоставимыми* и какие не являются. Никакой систематик никогда не интерпретировал бы сокращение зубов и сокращение членов как две формы одного признака. Таким образом, *априорные* гипотезы (об определении признаков) также обязательны для дедуктивной концепции гомологии.

Ремане и синтетическая теория эволюции

Выдающаяся репутация филогенетика становится очевидна благодаря тому факту, что Ремане попросили написать главу об истории животных (Remane, 1959a, 1967) во втором и третьем изданиях книги Герхарда Геберера «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1958–1959; 1967), первое издание которой (1943) принадлежало ряду ключевых публикаций на тему эволюционного синтеза в Германии (см.: Hoßfeld, 1997, 1999; Reif и др., 2000; Junker, Hoßfeld, 2001; Junker, 2004). Как уже говорилось во введении, Ремане не особенно интересовался каузальной эволюционной биологией, а его книга 1952 г. посвящена исключительно основам систематики, филогенетики и концепции гомологии, но она также содержит приложение, излагающее причины эволюции, озаглавленное «Современное состояние теорий эволюции. Проблема микро- и макроэволюции» — «Die Evolutionstheorien in ihrem gegenwärtigen Stand. Das Problem der Mikro- und Makroevolution» (Remane, 1952, S. 322–377). В этой главе Ремане сделал различие между видообразованием и тем, что он называет «организационной модификацией». Из контекста становится ясно, что это различие эквивалентно различию между кладогенезом и анагенезом по Б. Реншу (Rensch, 1947). В понимании Ремане, организационная модификация, или анагенез, эквивалентна эволюции, и что интересно, он полагает, что

проблема видообразования была в основном решена объединенной работой систематиков и генетиков (Remane 1952, S. 323). Он первоначально запланировал посвятить второй том своей книги в 1952 г. понятиям вида и видообразования, но этот том так и не вышел в свет. Тем не менее Ремане, казалось, не сомневался в ценности синтетической теории, в тех вопросах, которые касались видообразования и микроэволюции. В этом контексте интересно взглянуть на литературу, на которую Ремане ссылается в своей книге. В сноске к главе об эволюции в первом издании он объясняет, что текст был написан за семь лет до его публикации, то есть в 1945 г., и поэтому он не ссылается на недавние работы Б. Ренша, Дж. Хаксли, Р. Гольдшмидта и Дж. Г. Симпсона. Эта сноска уже не появляется во втором издании (Remane, 1956), но ссылок на Хаксли (Huxley, 1942), Майра (Mayr, 1942), Симпсона (Simpson, 1944) и Ренша (Rensch, 1947) по-прежнему нет. Единственный из тех, чье имя связывают с современным синтезом и на кого ссылается Ремане, — это Феодосий Добржанский (1937, нем. пер. — 1939). Кроме того, он обращается к главам в томе, изданном Герхардом Геберером (Die Evolution..., 1943), и к публикациям Тимофеева-Ресовского (1939a, b), которые были неотъемлемыми частями синтеза в Германии (ср.: Hoßfeld, 1998; Die Entstehung... 1998, Reif и др. 2000; Junker, Hoßfeld, 2001, Junker 2004). Таким образом, несмотря то, что он одобрял ценность синтетической теории в царстве видообразования, не ясно, прочитал ли Ремане действительно все ключевые работы о синтезе к 1956 г.

Ремане различает пять теорий о причинах эвоюции: 1) теория комбинации (Kombinationstheorie); 2) теория мутаций (Mutationstheorie); 3) наследование модификаций (Erblichwerden von Modifikationen); 4) ортогенез; 5) теория прямой адаптации (Theorie der direkten Anpassung) (Remane, 1952, S. 323, 328). В то время как теория комбинаций и теория мутаций основаны на наблюдаемых и проверяемых генетических изменениях и являются «с научной точки зрения правильным подходом» (ibid, S. 324), другие теории подчеркивают качества индивидуальных организмов (онтогенетические изменения, модификации и т. д.) вместо генетических изменений и поэтому должны быть рассмотрены весьма критически (ibid, S. 324). Соответственно, он отвергает ламаркизм (наследование модификаций и теория прямой адаптации) и ортогенез. Ортогенез — телеологическая идея о том, что эволюция не является суммой независимых случайных шагов, но следует по пути, предопределенному внутренними силами, — был популярной теорией, особенно среди палеонтологов (напр., О. Шиндевольф, К. Бойрлен и О. Абель). Ремане явно использует аргументы селекционизма в контексте ортогенеза, когда объясняет филетические линии на примере эволюции лошадей и возникновение гипертрофических вторичных половых признаков (два классических примера в теории ортогенеза) в результате направленного отбора (ортоселекции) и полового отбора, соответственно (ibid, S. 331, 334).

Относительно теории комбинации, которая основана на явлении перекомбинации материнских и отеческих аллелей во время полового воспроизводства, Ремане считает, что этот механизм не достаточен для создания изменчивости, которая необходима, чтобы объяснить эволюционные процессы. Это также не применимо к таксонам, которые воспроизводятся асексуально или путем партеногенеза (S. 345f).

Последняя теория, с которой Ремане имеет дело, — это теория мутаций. Важно подчеркнуть, что эта теория не имеет никакого отношения к сальтационизму Г. де Фриза. Ремане был убежденным противником сальтационистов в трактовке Г. де Фриза или Р. Гольдшмидта и О. Шиндевольфа (Remane 1948, 1957), но только в том, что касалось отрицания ими макроэволюции как постепенного процесса (см. ниже). Фактически, весьма очевидно, что то, что Ремане называл теорией мутаций, было на самом деле синтетической теорией, и ссылался он на Р. Фишера, С. Райта, Ф. Г. Добржанского, Н. А. Тимофеева-Ресовского и Вильгельма Людвига, который опубликовал много трудов о естественном отборе (напр., Ludwig, 1933, 1943). Согласно Ремане, теория мутации пытается объяснить эволюцию через эффекты случайных мутаций и отбора и также расценивает популяционные волны и изоляцию как дополнительные факторы (Remane, 1952, S. 349). На его взгляд, нельзя отрицать, что «эти факторы, *особенно отбор*» (ibid, S. 349; курсив наш. — *Ф. З., У. Х.*), действительно, функционируют как эволюционные механизмы, как показано достаточным количеством экспериментальных данных. Решающий вопрос — в состоянии ли они объяснить эволюцию в целом, и тут Ремане указывает на различия между генетиками и микросистематиками, с одной стороны, и морфологами и палеонтологами, с другой. Иными словами, он обращается к вопросу, должна ли макроэволюция рассматриваться как экстраполяция процессов микроэволюции или нет. Начиная с утверждения Н. В. Тимофеева-Ресовского, который считал, что все изменения признаков объясняются мутациями — что было расценено Ремане как «несомненно опрометчивое» заключение (ibid, S. 354), — он пытается исследовать, какие из филогенетически значимых фенотипических признаков имеют наблюдаемый аналог среди мутаций и какие — не имеют. Эти наблюдаемые мутации Ремане называет «реальными мутациями» (Realmutationen — термин, изобретенный им в одной из более ранних публикаций — Remane, 1939). Для Ремане сравнение фенотипических и генотипических изменений — это единственный способ раскрыть причины эволюции, поскольку из-за исторического характера эволюционной биологии «абсолютно точное объяснение причин филогенетических процессов» невозможно (Remane, 1939, S. 208). В соответствии с его более ранней оценкой синтетической теории в царстве видообразования он признает, что различия на уровне видов и родов хорошо совпадают с определенными мутациями, например появлением бескрылых мутантов среди насекомых, или мутациями, приводящими к умножению органов или изменениям в пропорциях или цветочной симметрии (для классификации различных морфологических результатов его реальных мутаций) (см.: Remane 1949, 1952, S. 357ff). Однако он также считает, что есть аспекты эволюционного процесса, которые еще не охвачены феноменом наблюдаемых мутаций. Это те аспекты, которые Ремане называет дифференцированием и синорганизацией. Дифференцирование происходит, когда сходные элементы становятся различными в ходе функциональных изменений (Remane, 1952, S. 233, 367), например, в ходе эволюции различных типов клеток в многоклеточных организмах, при полиморфизме колоний полипа *Cnidarians* или при формировании различных типов позвонков вдоль позвоночного столба (Remane, 1939). Синорганизация, согласно Ремане, является формированием нового сложного аппарата от

единичных структур (Remane, 1952, S. 253, 367). Преобразование первичного сустава челюсти в слуховые косточки у млекопитающих (см. выше) является хорошим примером такого явления. Ремане знает о широко распространенном возражении на его линию аргументации, — а именно на то, что эти изменения достигаются путем множества мелких мутаций, — но, с его точки зрения, это только привело бы к созданию дополнительной (ad hoc) гипотезы, и вероятность успешного формирования новой структуры уменьшится, если оно будет зависеть от множества однонаправленных, но независимых случайных мутаций (S. 368). Ремане считал, что «феномен мутации как эволюционного механизма все еще неэффективен» (S. 370), но признавал, что это не означает опровержения теории мутации, так как возможно, что недостающие типы мутации будут найдены в будущем и окажутся идентичными известным реальным мутациям. Одного конкретного случая дифференцирования и синорганизации, вызванных наблюдаемыми мутациями, было бы достаточно, чтобы теория мутации была подтверждена, но пока дело обстоит не так, Ремане отвергает любые заявления об объяснительной ценности этой теории для эволюционного процесса, цитируя Г. Бауэра и Н. В. Тимофеева-Ресовского (Bauer, Timoféeff-Ressovsky, 1943, S. 371). В этом контексте имеет важное значение то, что некоторые сторонники синтетической теории разделяли скептицизм Ремане: Эрвин Баур (Baur, 1919, S. 346) говорил о пока еще неизвестных категориях мутаций, объясняющих различия между более высокими категориями (однако он удалил эту мысль из более поздних изданий (см. Junker, 2000)), и даже Ренш в своей книге 1947 г., которая имеет международное признание как одна из основных публикаций синтеза, упоминает определенные макроэволюционные правила или законы, которые не могут быть получены непосредственно из генетически изученных микроэволюционных процессов (Rensch, 1947, p. 1; позже, получив доступ к международной литературе, особенно книгам Дж. Хаксли, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона, он окончательно утвердился в этом вопросе — см. предисл. Rensch, 1972). Более того, в написанной им части широко известной книги по истории современного синтеза (The Evolutionary Synthesis..., 1980) Ренш, хотя и критикуя пессимизм Ремане, все же заявляет, что тот «верно утверждал, что генетики должны искать мутации, которые могли особенно способствовать пониманию филогенетического развития новых органов» (Rensch 1980, S. 289). Также заслуживает внимания и то, что один вид типа мутаций, необходимых с точки зрения Ремане, был фактически обнаружен — это так называемые мутации *Hox*. Гены *Hox* — это гены развития, управляющие основной структурой тела и дифференцированием сегментов тела. Интересно, что исследования генов *Hox* на мышах показали, что мутации в этих локусах могут изменить идентичность произведенного позвонка (Kostic, Capecchi, 1994) — вот один из примеров процессов дифференцирования по Ремане, на который еще (то есть соответственно в 1939 или 1952 гг.) не распространились наблюдаемые мутации! Сегодня общепринята истина, что дупликации гена *Hox* играли ключевую роль в происхождении позвоночных животных и, вероятно, у самих позвоночных животных — в происхождении жвачных форм (см. резюме у Carroll, 1997). Иными словами, два главных перехода в эволюции были, вероятно, вызваны неизвестными до настоящего времени ключевыми генными мутациями.

Ремане не определял микро- и макроэволюцию как процессы, относящиеся к уровню видов (микроэволюция) и к более высоким категориям (макроэволюция), но вслед за Ричардом Волтереком, как морфолог, считал, что микроэволюция — это изменение пропорций положения и редукций признаков, а макроэволюция — это изменение в организации, являющейся более или менее эквивалентной дифференцированию и синорганизации (Remane, 1952, S. 373). Таким образом, макроэволюция — это часть эволюционного процесса, которая еще не была объяснена в соответствии с синтетической теорией. Ремане заключает, что «пока еще есть только свидетельство вероятности (Wahrscheinlichkeitsbeweise) в поддержку различных филогенетических процессов в микро- и макроэволюции, но это свидетельство существует» (ibid, S. 374). Хотя он настойчиво отвергал любой вид сальтационистской теории макроэволюции или теории макромутаций и настаивал, что и сравнительная анатомия, и палеонтология показали, что макроэволюция идет постепенно и мелкими шагами (ibid, S. 374; Remane, 1939, 1957, 1959a, S. 417; об отрицании внезапного типогенеза см. Remane, 1948), все же этот скептицизм являет ясный контраст по отношению к одному из основных принципов синтетической теории, согласно которому нет никаких определенных факторов, управляющих макроэволюцией, кроме процессов, наблюдаемых в популяциях.

Таким образом, единственным реальным различием между Ремане и сторонниками синтетической теории, было, как кажется, различие в представлениях о том, насколько глубоко мутации и отбор, которые могли быть экспериментально наблюдаемы, способны объяснить царство эволюции вне прямого эмпирического наблюдения. Мы сомневаемся в том, что, как утверждает Юнкер (Junker, 2000), Ремане хотел преуменьшить роль генетики в эволюционной биологии. Фактически, Ремане согласился с Тимофеевым-Ресовским по вопросу о лидерстве генетики в распутывании причин эволюции (ср.: Timoféff-Ressovsky 1939a, S. 161 и Remane, 1939, S. 220). Но в ходе жарких споров о макроэволюции Ремане изобрел идею «давления мутации» как возможное решение проблемы: «Оценивая ситуацию в целом, мне кажется наиболее вероятным, что определенные мутации происходят в высоких частотах и *в значительной степени в направленной манере*, и что это накопление повторяет себя через многие поколения. Поэтому филогенетик желает, чтобы [...] *направленные мутации* [...] объяснили эволюционные тенденции» (Remane, 1959b, S. 225; курсив наш. — *Ф. З., У. Х.)*. Это давление мутации, согласно Ремане, уменьшает или отменяет потребность в интенсивном выборе. Он признает, что этот вид мутации все же неизвестен, но надеется на его открытие (Remane, 1959b). Это, конечно, явно противоречит синтетической теории и современным знаниям в генетике. Не удивительно, учитывая спекулятивный характер его догадки, что Ремане не входит в дальнейшие детали. Юнкер (Junker, 2000, 2004) заключает, что главная причина противоречия между Ремане и сторонниками синтетической теории была философской: столкновение пантеистической идеологии Ремане, с одной стороны, и прагматического материализма, присущего синтезу, с другой. Однако единственным свидетельством того, что Ремане придерживался пантеистических взглядов, было упоминание его бывшего коллеги об этом в его некрологе. Юнкер даже считает Ремане антидарвинистом из-за его

скептицизма относительно роли отбора в макроэволюции. И хотя эта оценка зависит от определения дарвинизма (которых существует немало), все же, она, возможно, немного преувеличена. Есть общее несоответствие между довольно описательным и часто нейтральным стилем публикаций Ремане и тем образом, в котором он запечатлен в памяти современников. Эрнст Майр, например, вспоминая первый филогенетический симпозиум в Гамбурге в 1956 г., заявляет, что «главным представителем оппозиции синтетической теории был Ремане, который все сводил к мутациям Г. де Фриза, тем самым демонстрируя полное незнание современной генетики» (Mayr, 1999, p. 24; Kraus, Hoßfeld, 1998). Майр здесь рассматривает А. Ремане, О. Шиндевольфа и В. Тролля как видных сторонников идеалистической морфологии в зоологии, палеонтологии и ботанике, соответственно (Mayr, 1999). Типологический (идеалистический) подход в морфологии действительно был преобладающим в Германии в то время, и, как показано, Ремане следовал ему, но при этом он не был сальтационистом в духе Г. де Фриза. Фактически, будучи явным противником важных составляющих синтетической теории, Ремане полностью не отвергал синтез, и даже более того, он, кажется, полностью принимал его в отношении микроэволюции. Что касается макроэволюционных процессов, то он был весьма сдержан и искал альтернативные объяснения. Дебаты о макроэволюции, однако, идут до сих пор, и такие гипотезы, как теория прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972, всестороннюю дискуссию см. — Gould, 2002), видового отбора (Stanley, 1975, 1979) и нейтральная теория молекулярного развития (Kimura, 1968, 1983), показывают, что в то время как основополагающая ценность синтетической теории не подвергается сомнению, множество проблем, связанных с отбором, градуализмом и макроэволюцией, все еще находятся в стадии обсуждения (см. также: В тени..., 2003).

Заключение

Адольф Ремане был, без сомнения, одним из самых влиятельных зоологов XX столетия в немецкоязычном мире. Вне этих стран, однако, он был известен исключительно в связи с его теоретическими публикациями. В отличие от главных работ Б. Ренша и В. Хеннига его книга 1952 г. никогда не переводилась на английский язык, и в английской литературе крайне редко можно встретить цитаты из его публикаций. Три критерия гомологии, введенные Ремане, были также упомянуты Ридли (Ridley, 1996) и Футуймой (Futuyma, 1998) — авторами двух учебников по эволюции, которые были, вероятно, самыми читаемыми в свое время, но ни в одном из учебников нет ссылки на Ремане. Ни одна из его работ не процитирована и Гоулдом в его недавно изданной толстенной книге (Gould, 2002). Ссылку на Ремане мы найдем у Майра в книге «Зоологический вид и эволюция» (Mayr, 1963), но не в ее сокращенной версии (Mayr, 1970), и у Джеффриса (Jefferies, 1986). Эти два автора, однако, являются двуязычными. Эрнст Майр несколько лет назад в нескольких письмах к одному из нас (Уве Хоссфельду) написал, что Ремане только разглагольствовал о своей приверженности естественному отбору и что его, вероятно, будут помнить еще

лет 50 благодаря его открытию промежуточной фауны, но о его теоретических представлениях забудут. Мы надеемся, что смогли показать, что Ремане внес ценный вклад в теорию систематики и филогенетику и что он не должен расцениваться как абсолютно заблуждающийся теоретик. Выяснить то, насколько верным сторонником (или противником) современного синтеза в действительности был Ремане, остается интересной, но, возможно, невыполнимой задачей. Может оказаться и так, что он был намного более дипломатичен в своих письменных работах, чем в дискуссиях при встрече с оппонентами, скрывая или преуменьшая таким образом свою антипатию к синтезу (что могло бы объяснить поразительное несоответствие между воспоминаниями Майра и многими из цитат, представленных здесь). Но также может оказаться правдой и то, что столкновение таких сильных и уверенных в себе личностей, как Ремане, Майр и Тимофеев-Ресовский, привело к искусственному раздуванию теоретических различий в научных взглядах и заставило их казаться большими, чем они фактически были.

Литература

В тени дарвинизма: альтернативные теории эволюции в XX веке / ред. Г. Левита и др. СПб. : Fineday press, 2003. 248 с.

Зоолог Адольф Ремане и его взгляды на проблему биологической эволюции // Эволюционная биология. История и теория / ред. Э. И. Колчинский и И. Ю. Попов. СПб. : Политехника-Сервис, 2003. С. 200–217.

О разногласиях между Адольфом Ремане и Николаем В. Тимофеевым-Ресовским в 1939 году / *Т. Юнкер и др.* // В тени дарвинизма: альтернативные теории эволюции в XX веке / ред. Г. Левит и др. СПб. : Fineday Press, 2003. С. 126–137;

Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Third and fourth edition. Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1919. 298 S.

Bauer H., Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren / Hrsg. G. Heberer // Die Evolution der Organismen. Jena : Gustav Fischer, 1943. S. 335–429.

Benton M. J. Vertebrate Palaeontology. 2nd ed. London etc. : Chapman & Hall, 1997. 472 p.

Carroll R.L. Patterns and Processes of Vertebrate Evolution. Cambridge (UK) ; New York ; Melbourne : Cambridge Univ. Press, 1997. 464 p.

Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beitrage zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrgs. T. Junker & E.-M. Engels. Verh. zur Geschichte und der Theorie der Biologen. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1998. Bd. 2. 380 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. 774 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 2. Aufl., 2 Bde. Sttutgart : G. Fischer, 1958–1959.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 3. Aufl., 3 Bde. Sttutgart : G. Fischer, 1967–1974.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York : The Columbia Univ. Press, 1937. 321 p.

Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Übersetz. Von Witta Lerche, Jena : Gustav Fischer, 1939. VIII + 252 S.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism / ed. T. J. M. Schopf // Models in Paleobiology. San Francisco : Freeman, Cooper & Co, 1972. P. 82–115.

Futuyma D. J. Evolutionary Biology. 3rd ed. Sunderland (Mass) : Sinauer Associates, Inc. 1998. 763 p.

Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 2002. 1464 p.

Henning W. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin : Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.

Henning W. Phylogenetic Systematic. Urbana : Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

Hoßfeld U. Gerhard Heberer (1901–1973) — Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert // Jb f. Geschichte und Theorie der Biologie. Suppl. Bd 1. Berlin :Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1997. 209 S.

Hoßfeld U. Die Entstehung der Modernen Synthese im deutschen Sprachraum / Hrsg. E. Aescht, G. Aubrecht, E. Krauße, F. Speta, C. Luckeneder // Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel — Werk, Wirkung und Folgen. Stapfia 56, N. F. 131. 1998. S. 185–226.

Hoßfeld U. Moderne Synthese und *Die Evolution der Organismen* // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels.. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999. S. 189–225.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : George Allen & Unwin, 1942. 652 p.

Jefferies R. P. S. The ancestry of the vertebrates. British Museum (Natural History), London ; New York : Cambridge Univ. Press, 1986. VIII + 376 p.

Junker T. Adolf Remane und die Synthetische Theorie // Berichte zur Geschichte der Hydro- und Meeresbiologie / Hrsg. E. Höxtermann, J. Kaasch, M. Kaasch, R. Kinzelbach. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung. 2000. S. 131–157.

Junker T. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. Marburg : Basilisken-Presse, 2004. 633 S.

Junker T., Hoßfeld U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001. S. 264.

Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. Vol. 217. P. 624–626.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge (UK.) : Cambridge University Press, 1983. 367 p.

Kleisner K. The formation of the theory of homology in biological sciences // Acta Biotheoretica. 2007. Vol 55. P. 317–340.

Kostic D., Capecchi M. R. Targeted disruptions of the murine *Hoxa*-4 and *Hoxa*-6 genes result in homeotic transformations of components of the vertebral column // Mech. Develop. 1994. Vol. 46. P. 231–247.

Kraus O., Hoßfeld U. 40 Jahre „Phylogenetisches Symposion" (1957–1997): eine Übersicht. Anfänge, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung // Jb für Geschichte und Theorie der Biologie. 1998. Bd. 5. S. 157–186.

Ludwig W. Der Effekt der Selektion bei Mutationen geringen Selektionswerts. Biologisches Zentralblatt. 1933. Bd. 53. S. 364–379.

Ludwig W. Die Selektionstheorie / Hrsg. G. Heberer. // Die Evolution der Organismen. Jena : G. Fischer, 1943. S. 479–520.

Mayr E. Systematics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Animal l species and evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

Mayr E. Populations, species and evolution. An abridgement of animal species and evolution. Belknap Press, Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.

Mayr E. Thoughts on the evolutionary synthesis in germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker & E.-M. Engels. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999. S. 19–29.

Meister K. Metaphysische Konsequenz. Die idealistische Morphologie Edgar Dacques // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol., Abh. 2005. Bd. 235. H. 2. S. 197–233.

Patterson C. Morphological characters and homology / eds. K. Joysey & A. Friday // Problems of Phylogenetic Reconstruction. London : Academic Press, 1982. P. 21–74.

Reif W.-E., Junker T., Hoßfeld U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci. 2000. Vol. 119. P. 41–91.

Remane A. Der Geltungsbereich der Mutationstheorie // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1939. Bd. 41. S. 206–220.

Remane A. Die Theorie sprunghafter Typenneubildung und das Spezialisationsgesetz // Die Naturwissenschaften. 1948. Bd. 35. S. 257–261.

Remane A. Die morphologischen Typen der Mutationen // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1949. S. 31–36.

Remane A. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Zool. Anz. 1950. 14 Suppl. S. 16–23.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik // Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig : Geest & Portig 1952. 400 S.

Remane A. Morphologie als Homologienforschung // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1954 in Tübingen. 1955. S. 159–183.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik // Theoretische Morphologie und Systematik I. 2-Afl. Leipzig : Geest & Portig, 1956. 364 S.

Remane A. Fortschritte und heutige Probleme der Stammesgeschichte. Makro- und Mikroevolution // Naturwissenschaftliche Rundschau. 1957. Bd. 10. S. 163–169.

Remane A. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen / Hg. G. Heberer. Vol. I. 2 Afl. Jena : Gustav Fischer, 1959a. S. 340–422.

Remane A. Aussprache [Trends in der Evolution] // Zool. Anz. 1959b. Bd. 162. S. 222–228.

Remane A. The Enterocelic origin of the celom / eds. E. C. Dougherty, B. Norwood, E. Hanson, W. Hartman // The lower metazoa. Comparative biology and phylogeny. Berkeley : Los Angeles : Univ. Calofornia Press, 1963a. P. 78–90.

Remane A. Über die Homologisierungsmöglickeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäßen, Nerven) und Hohlräumen // Zool. Anz. 1963b. Bd. 170. S. 489–502.

Remane A. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen / Hg. G. Heberer. Vol. I. 3 Afl. Jena : Gustav Fischer, 1967. S. 589–677.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1947. 436 S. (English translation: Evolution above the Species Level. London : Methuen, 1959 ; New York : Columbia University Press, 1960).

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 3 Afl. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1972. XI + 468 S.

Rensch B. Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr & W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 284–303.

Ridley M. Evolution. 2nd ed. Oxford ; Cambridg (Mass) : Blackwell Science, 1996. XXI + 719 p.

Rieppel O. Homology, a deductive concept? // Zs. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1980. Bd. 18. S. 315–319.

Rieppel O. Homology and logical fallacy // J. Evol. Biol. 1992. Vol. 5. P. 701–715.

Rieppel O. Modules, kinds and homology // J. Experim. Zool. (Mol Dev Evol) 2005. Vol. 304B. P. 18–27.

Rupke N. A. Richard Owen: Victorian naturalist. London ; New Haven. Yale Univ. Press, 1994. 368 p.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc Natl. Acad. Sci. USA. 1975. Vol. 72. P. 646–650.

Stanley S. M. Macroevolution. Pattern and process. Baltimore ; London : The Johns Hopkins Univ. Press. 1979 [1998]. XXVIII + 332 p.

Starck D. Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen // Medizinhistorisches Journal. 1980. Vol.15. P. 44–56.

Starck D. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd II/5, äugetiere. Stuttgart ; New York ; Jena : Gustav Fischer, 1995. IX + 694 S.

Szucsich N. U., Wirkner C. S. Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns // Zool. Scripta. 2007. Vol. 36. P. 281–289.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr & W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. XI + 487 p. ; 2nd ed., 1998. XVII + 487 p.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zs. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre, 1939a. Bd.. 76. H. 1/2. S. 188–219.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung // Verh. Dtsch. Zool. Gesell. Zoologischer Anzeiger. Supplementband, 1939b. Bd. 12, S. 157–169.

Weigmann G. Verzeichnis der wissenschaftlichen Schriften von Prof. Dr. Dr.h.c. Adolf Remane // Faunistisch-ökologische Mitteilungen. 1973. Bd. 4. S. 273–281.

Zachos F., Hoßfeld U. Adolf Remane: Biographie und ausgewählte evolutionsbiologische Aspekte in seinem Werk // Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie / Hrsg. U. Hoßfeld & R. Brömer. Bd. 6. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 2001. Bd. 6. S. 313–335.

Zachos F., Hoßfeld U. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis // Beyond Synthetic Darwinism — former concepts / eds. L. Olsson, U. Hoßfeld & O. Breidbach // Morphology, Paleontology, and Embryology. Special Issue Theory in Biosciences. 2006. Vol. 124. № 3–4. P. 335–348.

Zachos F. E., Hoßfeld U. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis // Ист.-биол. исслед. 2010. Т. 2. № 1. С. 51–64.

Глава 26
СИНТЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИИ О. ШИНДЕВОЛЬФА

Э. И. Колчинский

В период кризиса эволюционной теории многие биологи и палеонтологи пытались создать синтетические концепции на принципах неоламаркизма и сальтационизма. Особенно интенсивно это шло в немецкоязычном пространстве, где традиции идеалистической морфологии среди зоологов, палеонтологов и особенно ботаников были по-прежнему сильны. Уже в первые десятилетия XX в. был опубликован ряд обобщающих работ, в которых главное внимание уделялось не столько реконструкциям ископаемых организмов, сколько причинам и формам становления крупных таксонов (Diener, 1910; Abel, 1912, 1922; Walther, 1919–1927; и др.). Их авторы были убеждены, что палеонтологии как науке, изучающей реальную эволюцию в масштабе геологического времени, принадлежит решающая роль в объяснении ее причин и закономерностей. К тому времени в палеонтологии прочно укоренилось убеждение, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей биосферы мира, якобы и являются факторами и причинами органической эволюции.

Такая эпистемологическая установка вела к выдвижению гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, недоступных экспериментальной проверке. Постоянно происходило смешение пройденного, уже завершившегося этапа эволюции с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ сохранившихся документов органической эволюции воспринимался субъективно как фундаментальное каузальное изучение. Прошлое использовалось для объяснения настоящего, а не наоборот. Отсюда стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции: например, закона инерции (О. Абель), закона увеличения размеров в филогенетических рядах (Ш. Депере), запрограммированности срока существования каждого таксона (Д. Роза) и др.

В 1920-е гг. широкую популярность получили разнообразные филогеронтологические рассуждения о том, что любой таксон в ходе своего филогенеза проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид (Wedekind, 1920; Dacque, 1921; Abel, 1929; Henning, 1929; 1932; Beurlen,

1933a, 1937). Перед Второй мировой войной практически все немецкоязычные палеонтологи в учебниках, статьях, докладах воспроизводили исключительно личные представления об эволюции (см. обзоры: Beringer, 1941; Kuhn, 1943; Reif, 1983, 1986, 1999; Haffer, 1999; Колчинский, 2002). Расцвету различного рода гипотез о циклическом характере эволюции способствовала популярность идеи о существовании строгих стадий в истории цивилизаций и происходящей гибели Европы (О. Шпенглер). Практически все палеонтологи признавали действие особых факторов макроэволюции, вызывавших скачкообразную перечеканку органических форм. Основой для подобных суждений служило отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи и внезапные вымирания крупных групп растений и животных на границах многих геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологического материала, свидетельствующего о крупных переломах в истории органического мира, находила подтверждение в отдельных данных экспериментальной генетики и эпигенетики (макромутации — по Р. Гольдшмидту и онтомутации — по А. Дальку). Фактически в области макроэволюционных исследований шел параллельный синтез данных палеонтологии и генетики на базе идей сальтационизма-неокатастрофизма (см. главу 23).

Утверждение СТЭ в англоамериканском языковом пространстве не слишком изменило ситуацию в континентальной Европе, особенно в Германии. В 1940–1950-е гг. неокатастрофизм не только сохранил свои позиции, но даже получил дальнейшее концептуальное развитие. Разработка многих проблем макроэволюции по-прежнему приводила многих ученых, особенно палеонтологов, в лагерь неокатастрофизма. Сформулированные немецкими палеонтологами в 1920–1930-е гг. идеи неокатастрофизма детально разрабатывались на протяжении почти полувека в работах О. Шиндевольфа (1896–1971)[1]. Пожалуй, трудно назвать более маститого и авторитетного противника СТЭ в период ее наибольшей популярности среди биологов. Самобытность и оригинальность этой концепции, тщательная обработка палеонтологического материала заставляла многих биологов-эволюционистов со вниманием относиться к ее аргументам. Взгляды Шиндевольфа подробно разбирались и анализировались в крупных сводках по эволюционной теории. Не обошли их вниманием и архитекторы СТЭ. Почти каждый из них посчитал необходимым так или иначе оценить развиваемые им гипотезы (Mayr, 1942, 1963; Heberer, 1942, 1943, 1959; Simpson, 1953, 1970; Rensch, 1959).

Шиндевольфу принадлежит более 200 работ, в том числе несколько крупных монографий. Все они, так или иначе, связаны с эволюционной проблематикой. Он занимался не только чисто палеонтологическими исследованиями кораллов, головоногих моллюсков, трилобитов, но и вопросами стратиграфии, тектоники и петрографии, писал работы по философии биологии и по истории эволюционных идей в палеонтологии.

[1] Впервые взгляды Шиндевольфа как неокатастрофистские охарактеризовал советский палеонтолог Д. Л. Степанов (1959). Шиндевольф согласился с подобной оценкой, но с оговоркой, так как никогда он не стремился возрождать отжившие идеи Ж. Кювье в палеонтологии (Schindewolf, 1963).

К сожалению, они никогда не издавались на русском языке, а перевод избранных работ, сделанный Т. И. Лукиной в конце 1960-х гг. по инициативе К. М. Завадского, опубликовать не удалось. Долгое время отдельные положения концепции Шиндевольфа лишь бегло освещались в отечественной литературе (Ежиков, 1940; Степанов, 1959; Давиташвили, 1966, 1969). Только в начале 1970-х гг. его общетеоретические и эволюционно-биологические взгляды стали предметом специального анализа в работах отечественных и зарубежных исследователей (Лукина, 1972; Коробов, 1971; Wappler, 1973), в целом высоко оценивавших его заслуги в развитии палеонтологии, а также отмечавших оригинальность выдвинутых им гипотез. В дальнейшем различные аспекты воззрений О. Шиндевольфа анализировались в специальных разделах нескольких монографий (Завадский, Колчинский, 1977, с. 150–155; Назаров, 1984, с. 116–123; Колчинский, 2002, с. 393–401). Подробный анализ его главного труда «Палеонтология, эволюционное учение и генетика — критика и синтез» (Schindewolf, 1936), в основу которого была положена идея синтеза палеонтологии и генетики, был выполнен крупным немецким палеонтологом и историком эволюционной теории В.-Э. Райфом (Reif, 1999. S. 159–167). Им же написано послесловие в изданной на английском языке книги О. Шиндевольфа «Основные вопросы палеонтологии» (Reif, 1993), которая вышла при активном участии ведущего американского палеонтолога С. Гоулда. В последнем издании многотомного словаря «Новые немецкие биографии» помещена подробная статья о Шиндевольфе (Zirnstein, 2005), которая вместе с юбилейными статьями разных лет и некрологами стала главным источником приводимых ниже биографических сведений.

Жизненный путь и эволюция взглядов О. Шиндевольфа

Отто Генрих Николай Шиндевольф[2] родился 7 июня 1896 г. в г. Ганновере в семье проректора Генриха (1867–1959) и Елены (1873–1932). После окончания школы он с 1914 г. изучал естествознание в Гёттингенском университете у крупнейшего немецкого геолога Ганса Штилле (1883–1961), который в те годы разрабатывал идеи об эволюционно-революционном характере тектонического развития Земли. В систематизированном виде свою концепцию он изложил в фундаментальной книге «Основные вопросы сравнительной тектоники», в которой доказывал, что все складчатости и горообразования приурочены к относительно редким и кратким по времени фазам планетарного значения (Stille, 1924). Штилле описывал историю Земли как чередование длительных эпох тектонического покоя с кратковременными орогенетическими фазами, которых с начала кембрия насчитывалось около 30. Оценивая среднюю продолжительность орогенетических фаз приблизительно в 250–300 тыс. лет, Штилле отводил периодам покоя 15–18 млн лет. Таким образом, речь шла о катастрофическом характере орогенетических событий лишь в масштабе геологического времени.

[2] Как отметил С. Гоулд, имя, конечно, не отражает сути человека, но, возможно, небезынтересно, что фамилия Шиндевольф по-немецки означает «сдирающий шкуру с волка».

Идеи Штилле о чередовании фаз орогенеза и эпейрогенеза в истории Земли нашли немало сторонников среди геологов (Bubnoff, 1931; Bucher, 1933; Личков, 1931, 1965), а многие считали их ключевыми для понимания коренных преобразований фаун и флор в геологическом прошлом (Соболев, 1915, 1924; Личков, 1945). Многие палеонтологи, восприняв саму идею цикличности геологических процессов и чередования периодов быстрых и постепенных преобразований, указывали на спорность тектонических гипотез (Hoernes, 1911; Павлов, 1924). К их числу и относился Шиндевольф, который неоднократно критиковал своих коллег за попытки трактовать геологические революции как главную причину глобальных изменений в биосфере (Schindewolf, 1950b).

Другим его наставником стал палеонтолог Рудольф Ведекинд (1883–1961), который был одним из основателей автогенетического циклического неокатастрофизма (см. подр.: Колчинский, 2002, с. 289–290). Исследования ископаемых беспозвоночных (кораллов, трилобитов, гониатитов, брахиопод и фораминифер) убедили его в том, что эволюция протекает крайне неравномерно и непрямолинейно (Wedekind, 1916, 1920). После возникновения таксон стабилизируется, прекращается эволюция и отдельных органов, и организма в целом. Столь ярко выраженная неравномерность эволюции, по мнению Ведекинда, выражается в существовании двух крупных периодов в каждом филогенетическом стволе: «стабилизации» (Invirenzperiode) и «превращения» (Virenzperiode), или «периода расцвета» (Bluteperiode). Интересно, что уже в 1916 г. Ведекинд подчеркивал необходимость использовать данные генетики при обсуждении проблем эволюционной палеонтологии. Эта установка произвела впечатление на юного Шиндевольфа, который под влиянием учителя выбрал главной специальностью палеонтологию аммоноидей и стал общепризнанным в мире специалистом по этой группе ископаемых, которая на протяжении более 300 млн лет процветала, дала начало нескольким отрядам с многочисленными родами и видами и полностью вымерла в конце мелового периода. Богатые отложения аммонитов позволяли на обширном материале изучать их внутривидовую и межвидовую изменчивость и строить модели о соотношении микро- и макроэволюции. Шиндевольф также хорошо знал ископаемые кораллы, которые вместе с аммонитами составляли обширные ряды ископаемых и тем самым оказались удобным инструментом для выяснения путей и закономерностей эволюции. Начавшаяся в Гёттингене научная деятельность Шиндевольфа продолжалась более пятидесяти лет. Уже к середине прошлого века ученый стал ведущим палеонтологом беспозвоночных.

В Первую мировую войну Шиндевольф был призван в армию и прервал обучение, которое возобновил уже в Марбурге, куда переехал Ведекинд. Там в 1919 г. он защитил докторскую диссертацию о стратиграфии и аммонитах верхнего девона, а год спустя вышла его большая статья о сифинодальных образованиях аммоноидей, где доказывалось происхождение некоторых аммонитов от климений в результате сальтаций (Schindewolf, 1920), Волею судеб она была опубликована в том же номере журнала, что и статья Ведекинда, положившая начало современному автогенетическому циклическому неокатастрофизму. Вообще аммониты (вымершие головоногие моллюски) оказались прекрасной моделью для неокатастрофистов. За несколько лет до этого

Д. Н. Соболев (Соболев, 1914) (см. гл. 21) также опубликовал огромный труд о древнейших представителях аммонитов — гониатитах, в котором развивал сходные с Ведекиндом и Шиндевольфом идеи. Но из-за Первой мировой войны и последующей Гражданской войны в России, а также реалий первых лет Веймарской республики оригинальная гипотеза Соболева не нашла отражения в трудах О. Шиндевольфа.

С 1919 г. Шиндевольф стал ассистентом Ведекинда, а в 1921 г. прошел габилитацию. В очерке по систематике аммоноидей (Schindewolf, 1925) он предложил гипотезу протерогенеза, согласно которой эволюционные изменения, появлявшиеся часто на ранних стадиях онтогенеза в ходе филогенеза, передвигаются на более поздние стадии, становясь нередко признаками, характерными для крупных таксономических групп. Объясняя это явление действием автогенетических причин, Шиндевольф в дальнейшем не раз возвращался к этой гипотезе, усовершенствуя и дополняя ее, и в конечном счете отвел ей одно из центральных мест в созданной им позднее концепции типострофизма (Schindewolf, 1925, 1929a, b, 1936, 1950a, b, c).

В 1927 г. Шиндевольфа назначили экстраординарным профессором Марбургского университета. В том же году он переехал в Берлин для работы в Геологической службе, где руководил отделением палеозоологии и был заведующим коллекциями и библиотекой. Вскоре после переезда в Берлин вышел в свет его основополагающий труд по истории развития головоногих моллюсков (Schindewolf, 1929a), в котором был сформулирован ряд общеэволюционных положений. В 1933 г. ученый осуществил поездку в США, а три года спустя вышла его монография с характерным названием «Палеонтология, теория эволюции и генетика. Критика и синтез» (Schindewolf, 1936), где сформулированные ранее идеи получили теоретическое обоснование. Суть развиваемой им концепции Шиндевольф передал в выражении, ставшем крылатым и впоследствии не раз повторяемом в сотнях работ: «Первая птица вылупилась из яйца рептилии» («Der erste Vogel kroch aus einem Reptilei»). К столь эпатажному выражению Шиндевольфа побудили развиваемые в популяционной генетике и систематике представления о возможности образования новых крупных таксонов путем суммации изменений, происходящих на уровне микроэволюции и видообразования. В противовес им он выдвинул идею о ведущей роли раннеонтогенетических изменений в возникновении новых типов. Эта книга, на содержании которой мы подробнее остановимся ниже, по праву считается первым трудом, написанным с позиций неокатастрофизма и претендующим на синтез палеонтологии, эволюционной морфологии, эмбриологии и типологии с генетикой. По сути дела это была вообще первая попытка создать эволюционный синтез в области макроэволюции, интегрировать основные положения разных концепций эволюции (неоламаркизм, ортогенез, дарвинизм, идеалистическая морфология, сальтационизм и т. д.) в рамках единой теории. Книга вызвала огромный интерес и отклики не только в Германии, но и за рубежом (Beurlen, 1937; Heberer, 1942; Mayr, 1942; Simpson, 1944; Ежиков, 1939, 1940).

Вторым произведением подобного рода стала книга «Основы и методы палеонтологической хронологии» (Schindewolf, 1944), в предисловии которой Шиндевольф отметил, что опубликованный в годы Первой мировой войны

классический труд Р. Ведекинда не потерял своего значения и цель предлагаемого сочинения — «развить изложенную в нем программу и критически рассмотреть современные подходы к поднятым там проблемам» (1944, S. V). В заключительном разделе Шиндевольф кратко изложил свои взгляды на факторы эволюции. Проанализировав различные гипотезы о решающем воздействии горообразования, трансгрессий и регрессий океана, климата и так далее на макроэволюции (К. Бюлова, И. Вайгальта, Л. Кобера, И. Помпески, Т. Сцалая), он их все отверг и на примере трилобитов и ранних головоногих показал, как по-разному сложились их судьбы на границе девона и перми, что доказывает жестко запрограммированный автогенетический характер макроизменений.

В 1942 г. Шиндевольф выступил с собственной теорией эволюции, разработанной с точки зрения палеонтологии (Schindewolf, 1942). В ней он вновь доказывал, что принципиально новые конструкции возникали благодаря резким изменениям, обусловленным крупными мутациями с комплексным действием (Mutationengrößeren Ausmaßes von komplexer Wirkung), которые проявляются на ранних стадиях эмбриогенеза, чем и объяснял отсутствие промежуточных форм. По мнению Шиндевольфа, новые планы (Bauplan) строения не могли возникнуть путем суммации изменений, происходящих на уровне рас, видов и родов, а появляются внезапно уже в окончательно сформированном комплексе признаков, характерных для крупного таксона. За быстрым возникновением типа следует стадия его спокойного преобразования, во время которой происходит постепенное расщепление исходного типа на более мелкие единицы, в том числе и под действием дарвиновских механизмов. Как видно, синтез генетики и палеонтологии Шиндевольф реализовал по пути использования представлений Р. Гольдшмидта (см. гл. 23), предложившего гипотезу «многообещающих монстров», находившихся в основании новых филумов (Goldschmidt, 1940). В отличие от предыдущих работ Шиндевольф здесь уже говорил не о двухфазных, а о трехфазных циклах. В эти годы он интенсивно разрабатывал понятийный аппарат своей концепции: ввел понятия «типострофа», «типостазис», «типолиз» для обозначения выделяемых им трех фаз, заимствуя у своего конкурента Г. Геберера понятие «типогенез», но, в отличие от последнего, применяя его к возникновению любого таксона от вида до класса (Amrein, 2010, S. 30).

В том же году Геберер пытался показать, что установленные Шиндевольфом факты вполне объяснимы с позиции филетического градуального типогенеза (Heberer, 1942), а годом позже изложил свою трактовку возникновения крупных таксонов в коллективной монографии «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943), подготовленной немецкими биологами — сторонниками СТЭ. Шиндевольф не принял развиваемые в ней воззрения и позже, в 1950 г., вступил в полемику с ее инициатором. Вместе с тем он уже понимал недостаточность автогенетической трактовки макроэволюции и признавал параллелизмы и конвергенцию в различных филумах, в частности резкую смену фауны (Faunenwenden) на границе перми и триаса, что неизбежно заставляло задумываться о причинах системных преобразований всей биосферы.

Во всех книгах Шиндевольфа, опубликованных во времена Третьего рейха, нет национал-социалистической идеологии, хотя бы в виде формальных

ссылок на книгу Гитлера «Mein Kampf», которые были обычны в эволюционно-биологических сочинениях немецких палеонтологов. В отличие от двух самых крупных палеонтологов Третьего рейха О. Абеля и К. Бойрлена, которые также приняли интернализм в мистической и романтической интерпретации, но трактовали его в национал-социалистическом духе как проявление «воли к власти», Шиндевольф свои представления о внутренних факторах эволюции базировал на натуралистических и механистических традициях. В итоге, несмотря на возросшую мировую известность его как палеонтолога, он так и не стал полным профессором, так как не поддерживал режим.

В 1947 г. Шиндевольф наконец стал ординарным профессором палеонтологии в Гумбольдтовском университете, но уже на следующий год переехал в Тюбинген, где до выхода на пенсию в 1964 г. был директором Института геологии и палеонтологии и заведовал богатейшими коллекциями, которые собирали его выдающиеся предшественники, начиная с Ф. А. Квенштедта, работавшего в первой половине XIX в., а затем Э. Кокен, Э. Хенниг и др. В 1956–1957 гг. Шиндевольф был ректором университета. В 1948 г. его наградили бронзовой плакеткой в честь 174-летия со дня рождения Леопольда фон Буха, а в 1952 г. он стал членом Германской академии естествоиспытателей «Леопольдина», а затем членом Академии наук в Гейдельберге, Вене, Майнце, а также почетным членом Палеонтологического общества.

Занятие самой авторитетной кафедры палеонтологии в Германии автоматически обеспечивало ему доминирующее положение в немецкоязычном сообществе палеонтологов. Этому способствовал и ряд других факторов. В 1950 г. Карл Бойрлен уехал в Бразилию и вернулся только в 1969 г., позабыв все свои прежние гипотезы сальтационизма, неокатастрофизма, циклизма и т. д. На позиции фиксизма, хотя и ненадолго, перешли Э. Дакке и А. Кун. И Шиндевольф остался практически единственным крупным эволюционистом Германии в 1950–1960-е гг. Это негативно сказывалось на развитии эволюционной мысли в Германии. Молодые палеонтологи, симпатизировавшие СТЭ, не осмеливались вступать в открытую полемику с ученым, известным в мировой науке и практически не имевшим конкурентов в национальном научном сообществе (Reif, 1993). С. Гоулд, вспоминая о встрече с Шиндевольфом в 1970 г., также был поражен тем, что доклад мэтра был заслушан в благоговейной тишине и никто из присутствовавших не осмелился задать ему хотя бы один вопрос (Gould, 1993, p. IX).

Вскоре после переезда в Тюбинген Шиндевольф опубликовал небольшую книжку «Сущность и история палеонтологии» (1948), в которой чуть более трети текста (S. 7–46) посвятил обсуждению сущности (Wesen) палеонтологии, ее задачам и месту в системе биологии, а также ее значению для геологии и гуманитарных наук. Особый интерес представляет раздел «Обзор литературы» (S. 47–56), в котором автор, с одной стороны, обнаружил фундаментальное знание учебной и методической литературы не только по палеонтологии в целом, но и по ее специальным отраслям, а с другой стороны, явно продемонстрировал приверженность традиционным темам немецкого палеонтологического сообщества. Здесь приведены в основном труды О. Абеля, К. Бойрлена, И. Вальтера, Р. Ведекинда, Э. Дакке, О. Йекеля, Э. Кокена и др., а также сочинения немногих

зарубежных палеонтологов, близких им по эволюционным воззрениям. Из трудов сторонников СТЭ названы только книги американских авторов: «Палеонтология позвоночных» А. Ромера (1933) и «Принципы классификации и классификация млекопитающих» Дж. Г. Симпсона (1945), а также книга одного из авторов «Эволюции организмов» И. Вайгайтеля «Рецентные позвоночные и их значение для палеонтологии», опубликованная еще в 1927 г.

В историческом разделе книги Шиндевольф большую часть посвятил додарвинскому периоду (S. 57–90), где подробно рассмотрел труды Ж. Кювье, А. Броньяра, А. д'Орбиньи, Ж. Л. Агассиса и других создателей палеонтологии как самостоятельной науки, положивших начало не только систематическому поиску и реконструкции ископаемых, но и пытавшихся с позиции катастрофизма дать теоретическое объяснение причин смен флор и фаун в геологическом прошлом. Характерно название заключительного раздела «Синтетическое объяснение ископаемых в их эколого-исторических (lebensgeschichten) связях» (S. 90—102), посвященного последарвинскому периоду и выражавшего необходимость широкого синтеза палеонтологии, занятой в Германии в основном проблемами биостратиграфии и биохронологии, со всем комплексом наук, изучающих организмы во взаимодействии со средой (палеогеография, палеобиология). В связи с этим он особое внимание уделял трудам В. О. Ковалевского, который реконструировал филогенез лошадиных как результат тесного единства живых организмов, их строения, образа жизни и поведения с окружающей средой (S. 98–99). В дальнейшем этот подход, по мнению Шиндевольфа, наиболее успешно разрабатывали бельгиец Л. Долло, австриец О. Абель, благодаря которым термины «палеонтология» и «палеобиология» стали восприниматься как синонимы.

Образование в 1949 г. ФРГ означало конец оккупационного режима в Западной Германии и преодоление последствий поражения Третьего рейха. Одним из признаков возрождения стал рост публикационной активности немецких ученых. В 1950 г. вышло сразу три книги Шиндевольфа, в том числе 500-страничная монография с многочисленными иллюстрациями и графиками (Schindewolf, 1950b), которая была задумана как концентрация всех выдвинутых им положений и доказательств в виде его собственной теории макроэволюции — типострофизма. По богатству идей, широте охвата материалов и четкой логике изложения ей до сих пор нет равных в недарвиновской литературе. Здесь наиболее полно изложены представления Шиндевольфа о причинах и закономерностях типогенеза и детально проанализированы переломные моменты в истории органического мира. Книга Шиндевольфа вышла в один год с книгой Дж. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений», которая, как считали многие архитекторы СТЭ и ее историки, ознаменовала завершение периода формирования СТЭ и окончательно утвердила ее в качестве доминирующей парадигмы в англо-американском языковом пространстве. В этих условиях книга Шиндевольфа многим могла показаться курьезом и памятником отвергнутому сальтационизму. Она была не способна не только ликвидировать гегемонию СТЭ, но даже нанести ей хоть сколько-нибудь заметный ущерб.

На базе прочитанной в 1948 г. лекции в Тюбингенском университете Шиндевольф в том же 1950 г. выпустил небольшую книгу «Фактор времени в геологии и палеонтологии» (Schindewolf, 1950a), а также третье, дополненное и

улучшенное, издание книги «Основы и методы палеонтологической хронологии». В предисловии, правда, он отметил, что старался дополнить новое издание фактическим материалом, взятым из иностранной литературы, недоступной в годы войны. Однако в списке литературы нет ни одной зарубежной работы, опубликованной после 1933 г., а подавляющее большинство ссылок сделано на довоенные работы немецких палеонтологов и геологов.

Вскоре Шиндевольф выразил неудовлетворенность своей теорией, разрабатываемой в течение предыдущих тридцати лет. В 1954 г. он работал в провинции Пенджаб в Пакистане, где, исследуя в Соленом кряже стратиграфическую границу перми и триаса, установил огромный разрыв в ископаемой фауне. Этот разрыв связывали с массовым вымиранием многих крупных таксонов, что побудило Шиндевольфа к развитию новых альтернативных гипотез эволюции и предположению о существовании каких-то космических причин преобразования всей биосферы. В итоге возникла оригинальная гипотеза о влиянии космических излучений на ход коренных преобразований в органическом мире. По существу, автогенез дополнялся эктогенезом, связанным с введением мощного мутагенного воздействия внешних агентов как ведущих факторов типогенеза (Schindewolf, 1954, 1963). При обсуждении и критике указанной концепции появился сам термин «неокатастрофизм» для обозначения этого направления в эволюционной теории (Степанов, 1959). Фактически наступил новый этап в эволюции взглядов Шиндевольфа, связанный с включением последнего в поиск универсальных причин развития биосферы и общества. В те годы ученый полагал, что космические излучения воздействуют на развитие человечества, и искал параллели между историей Земли и историей общества (Schindewolf, 1954, 1963). И здесь его воззрения пересекаются с идеями российского ученого А. Л. Чижевского.

В 1964 г. Шиндевольф с почетом ушел на пенсию. В дальнейшем Институт геологии и палеонтологии в Тюбингенском университете возглавляли его ученики А. Зайлахер и Й. Видманн. Это обеспечило не только идейную и тематическую преемственность, не только высокое качество исследований, проводимых в данном учреждении, но и серьезный авторитет в мировом сообществе. К 70-летию Шиндевольфа был выпущен фундаментальный труд (Festband..., 1966). Сам он также продолжал интенсивно работать, опубликовав несколько небольших книг по палеонтологии и теоретическим проблемам систематики и эволюции (Schindewolf, 1967, 1970, 1972), а также завершив издание монументального труда «Исследования филогении аммонит» (Schindewolf, 1961–1968).

История науки полна драматических поворотов, и ее реальным сюжетам мог бы позавидовать иной сочинитель детективных романов. Эволюция эволюционных воззрений Шиндевольфа не привела его к принятию СТЭ. До конца дней Шиндевольф продолжал указывать на незавершенность осуществленного в ней синтеза, а его сторонники не только остались в палеонтологии, но и их число стало стремительно расти буквально сразу же после его смерти. Умер Шиндевольф 10 июня 1971 г., не дожив буквально несколько месяцев до начала новой мощной атаки палеонтологов С. Гоулда и Н. Элдриджа на основы СТЭ. Ими была предложена концепция прерывистого равновесия, положившая начало многолетних дискуссий о необходимости нового синтеза

в эволюционной теории. В этих дискуссиях видное место занимали и теоретические положения Шиндевольфа и собранный им и богатый материал по ископаемым аммонитам и кораллам. Именно ученик А. Зайлахера С. Гоулд стал одним из инициаторов перевода на английский язык и издания в Англии и США главной книги Шиндевольфа по эволюции «Проблемы палеонтологии» и написал к ней предисловие (Gould, 1993). Не иссякает и интерес историков науки к творчеству Шиндевольфа, которое, как правило, анализируется с точки зрения традиций немецкой идеалистической морфологии (Reif, 1999; Laubichler, Niklas. 2009). Совсем недавно вышла книга молодого немецкого исследователя и журналиста М. Амрайна «Птица из рептилии. Исследование эволюционной теории Отто Г. Шиндевольфа» (Amrein, 2010).

Синтез палеонтологии и генетики

Становление Шиндевольфа как биолога-эволюциониста пришлось на период расцвета концепций пульсирующего действия законов эволюции, обусловливающих преобразование организмов в определенном направлении. Исторический процесс рассматривался в них как чередование периодов бурного образования, «перечеканок» форм с периодами относительного покоя, во время которых изменчивость, как правило, не выходила за рамки вида. Внутривидовая изменчивость, ведущая к образованию новых групп внутри вида, и возникновение принципиально новых адаптаций и типов строения рассматривались как совершенно различные, не связанные между собой процессы. Они отличались и по характеру детерминации, и по темпам преобразования. Периоды относительного покоя характеризовались низкими темпами преобразования. Действие законов, контролирующих их, осуществлялось медленно и постепенно. Законы же «перечеканок» организмов определяли высокие скорости эволюции. Причем, по существу, законы этих разных фаз в развитии филогенетических групп не были связаны друг с другом. Каждый из этих периодов управлялся специфическими законами, которые внезапно начинали действовать и столь же внезапно прекращали свое действие. Таким образом, даже не возникал вопрос о преемственности между чередующимися факторами и законами эволюции, отличающимися друг от друга характером и интенсивностью действия (Завадский, Колчинский, 1977).

Эти представления подпитывали резкое усиление телеологических и сальтационистских воззрений в палеонтологии, где, несмотря на все успехи в изучении филогенетических отношений, среди ископаемых не представлялось возможным проследить переходы от одной группы к другой. Обычно теоретически реконструированную промежуточную форму не могли отыскать в палеонтологической летописи. Среди палеонтологов все прочнее укоренялись убеждения, что невозможно восстановить реальный ход эволюции, ее движущие силы и закономерности, «если руководствоваться данными фактами и не обманывать себя более или менее гениальными, но бесплодными соображениями, выходящими за рамки этого знания» (Дакке, 1915, с. 44). Особенно проблематичным оставалось происхождение крупных таксонов, так как, начиная

с кембрийских отложений, были представлены практически все типы животных, за исключением позвоночных.

Расцвету неокатастрофических и телеологических концепций макроэволюции способствовали и особенности эволюционной мысли в Старом Свете. Если в США палеонтологией занимались обычно зоологи и ботаники, то в Европе, и, прежде всего, в Австро-Венгрии и Германии, палеонтологические исследования оказались в полной зависимости от геологии, цель которой — поиск руководящих форм для стратиграфии — явно была далека от задач максимально точного восстановления филогении. Сами ископаемые хранились не в ботанических и зоологических музеях, а в геологических. Естественно, в первую очередь обсуждали проблемы геологические (возраст, характер, толщина и распространенность осадочного слоя) или палеонтологические (место находки, способ захоронения, тафономические факторы, существование в рамках отдельной фации, фаунистические и флористические корреляции с другими находками, определение возраста). Для биолога же требовались еще сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования, изучение питания, размножения, роста, движения, адаптационной значимости признаков и т. д. Немецкие палеонтологи, будучи скорее геологами, чем биологами, не очень заботились о выяснении генетических и экологических условий появления новых групп. Зачастую сам факт перерыва в отложениях рассматривали как окончательное доказательство внезапного появления новых форм. Но постепенно из неонтологической биологии все чаще стали привлекать данные морфологии и эмбриологии, а затем тератологии и генетики.

Особую популярность у немецких генетиков те годы приобрела идея о существовании двух типов наследственности и изменчивости — хромосомной, расположенной в ядре и подчиняющейся менделевским законам, и плазмонной, расположенной в цитоплазме (Harwood, 1993, p. 104–108). Фактически эта гипотеза стала основой для сальтационистских и неоламаркистских концепций макроэволюции. Цитоплазматическую наследственность называли плазмоном, или «основным корнем» (Grundstock), и делали ее ответственной за формирование признаков крупных таксонов, закладываемых на ранних этапах эмбриогенеза. Среди ее сторонников были анатомы Г. Штиф и Р. Фрак, ботаник Г. Винклер, палеонтолог Л. Плате и даже некоторые генетики — Р. фон Веттштейн и Р. Гольдшмидт (Winkler, 1924; Fick, 1925; Goldschmidt, 1927; Wettstein, 1928).

Впервые проблема синтеза палеонтологии с достижениями экспериментальной биологии, включая механику развития и генетику, была поставлена эмбриологом Б. Дюркеном (Dürken, 1921) и палеонтологом Г. Зальфельдом (Salfeld, 1919), который, как и Шиндефольф, занимался аммонитами. В ходе изучения изменчивости у аммонитов юры и мела он пришел к выводу о принципиальных различиях между внутривидовым полиморфизмом и скачкообразными мутациями, связанными с различиями рас, видов, родов и семейств. Отмечал Зальфельд и псевдопрогрессивные (Pseudoprogressionen) изменения, которые вначале появляются как ненаследуемые модификации, а затем стабилизируются и наследственно закрепляются. В отличие от Зальфельда Дюркен полагал, что эволюция идет чаще всего градуалистически, но признавал наличие автогенных факторов, обусловливающих как возникновение

новых групп организмов, так и их вымирание. Допускал он также различия в ядерной и плазматической (цитоплазматической) наследственности, с которыми связывал и специфику факторов эволюции мелких и крупных таксонов.

В совместной брошюре «Филогенезы и проблемы их точного изучения» Дюркен и Зальфельд уверяли, что независимо друг от друга пришли к сходным исследовательским программам о необходимости изучать макромутации как главный механизм эволюции (Dürken, Salfeld, 1921). Они разграничивали крупные мутации В. Ваагена, которые предложили назвать «цепными мутациями», и обычные мутации Г. де Фриза, уверяя, что многие признаки, появлявшиеся у предков на ранних стадиях онтогенеза, как бы предваряют таксономические признаки их потомков. Они оба были сторонниками идеи о существовании двух типов наследственности: ядерной и плазмонной. В случае изменения взаимодействий между ними фенотипический эффект может быть очень большим при практически том же генотипе, то есть, говоря современным языком, речь идет как будто о соотношении структурных и регуляторных генов. В итоге эволюцию можно трактовать как фактически постепенный и закономерный процесс, при котором появляющиеся в цитоплазме факторы постепенно переходят в ядро и становятся частью генотипа, ответственной за формирование таксономических признаков. Однако в филогенезе аммонитов это выглядело как резкие изменения. В конечном счете, и Дюркен, и Зальфельд трактовали макроэволюцию как ортогенетический процесс, используя генетику для обоснования ламаркистских механизмов эволюции.

Используя многие идеи Зальфельда и Дюркена, Шиндевольф, однако, синтез генетики, эмбриологии и палеонтологии пытался осуществить не в рамках неоламаркизма, а в рамках автогенетического циклического неокатастрофизма, предложенного Р. Ведекиндом (Schindewolf, 1936). В разрабатываемых им представлениях о генетических основах макрогенеза центральное место заняла его гипотеза протогенеза, базирующаяся на идеях предшественников об эндогенной детерминации всех значимых событий в эволюции аммонитов. Доказательство этому он находил в протогенезисе, под которым понимал предвосхищение предками на ранних стадиях эмбрионального развития характерных признаков порождаемых ими таксонов (Schindewolf, 1925, 1929a, b). Так, например, в онтогенезе *Pterocoralla* (Rugosa) есть стадия с четырьмя взаимоперпендикулярными септами, что характерно для взрослых *Heterocoralla*. В более поздней онтогенетической стадии у *Pterocoralla* имеется 6 септ, делящих камеру на 6 равных частей, что характерно для мезозойских *Hexacoralla*. Среди аммонитов у *Prorasentia* ребра раздвоенные, без бугорка в месте раздваивания, но в ранней онтогенетической стадии ребра делятся на три части и имеют бугорки; у *Rassentia* скульптура всей раковины из ребер, делящихся на 3 части с буграми на месте делений. Среди наутилид: у *Rhynchorthoceras* — прямая раковина; у *Lituites* — раковина, свернутая в начальной части, у *Cyclolituites* — почти полностью свернутая, причем развитие идет в указанном порядке, а не наоборот.

Базируясь на этих данных, Шиндевольф подчеркивал важность «онтогенетической антицепции», которую противопоставлял геккелевской рекапитуляции, где онтогенез в сокращенном виде повторял филогенез. Вместо палигенезов Геккеля протогенезы Шиндевольфа предваряли признаки, которые

реализовывались в будущем. При этом протогенез подчиняется общему принципу раннеонтогенетической чеканки типа, но затрагивает не весь организм в целом, а лишь отдельные органы и группу признаков, составляющих суть нового типа. Иногда, правда, онтогенез предвосхищал стадии развития, которые становились характерными для взрослой формы у потомков, как это бывало в случаях неотении.

В целом это явление, которое Шиндевольф назвал «протогенезом», было известно с начала XX в., когда А. П. Павлов отметил у некоторых нижнемеловых аммонитов признаки, в зрелом возрасте у них исчезающие, но впоследствии снова обнаруживающиеся у более продвинутых форм уже в качестве устойчивых признаков. Павлов называл такие случаи в филогенезе аммонитов профетическими фазами (Pavlov, 1901) и усматривал в них одностороннее действие онтогенеза на постэмбриональное развитие. «Предварение стадий» Д. Н. Соболев (1914) (см. гл. 21) нашел в филогении девонских гониатитов, объясняя это, напротив, регрессивной эволюцией, тогда как Л. С. Берг трактовал их как форму номогенеза (Берг, 1922) (см. гл. 22). Шиндевольф же усматривал в подобных явлениях, с одной стороны, воздействие онтогенеза на филогенез для типовых признаков, а, с другой стороны, воздействие филогенеза на онтогенез при адаптивных признаках. Тем самым, рассмотрев нечасто встречавшиеся случаи филогенетических преобразований онтогенеза у одной из групп головоногих моллюсков, Шиндевольф увидел в ней универсальный способ преформирования эволюции и отвел центральную роль в образовании любых крупных таксонов.

8 сентября 1929 г. в Тюбингене на встрече генетиков и палеонтологов была предпринята попытка преодолеть раскол между биологами в немецком языковом пространстве. Расхождения на встрече были представлены как противостояние неоламаркизма и неодарвинизма. Среди участников дискуссии был и учитель Шиндевольфа Ведекинд, а также другие видные палеонтологи (О. Абель, Э. Хенниг, Э. фон Хюн и др.). Взгляды ламаркистов защищал палеонтолог Ф. Вейденрейх, который говорил о соотношении генетических экспериментов и сравнительной анатомии (Weidenreich, 1929). Главная идея его выступления заключалась в том, что адаптации имеют сложный характер, вряд ли они могли быть созданы на базе генов, затрагивающих отдельные признаки. Позицию генетиков представлял Г. Федерлей, который рассказывал о плейотропном воздействии генов и о длительных модификациях (Federley, 1930). Но сближения позиций не произошло. Оппоненты, не поняв друг друга, разошлись, и синтез, который уже активно шел в СССР и вскоре начался в США, в Германии оказался отложенным на десятилетие. В ходе встречи выяснилось, что разногласия нельзя свести к дилемме «ламаркизм–дарвинизм». Среди немецких палеонтологов большой популярностью пользовались идеи сальтационизма и идеалистической морфологии. Принимавший участие в этой встрече крупный немецкий ботаник В. Циммерманн, которого традиционно причисляют к немецким протагонистам СТЭ, в Тюбингене занимал осторожную позицию. Однако на следующий год в книге «Филогения растений» (Zimmermann, 1930), ставшей известной во всем мире, он выступил против таких «иррационалистических идеалистических направлений», как

идеалистическая морфология и сальтационизм. Медленное внедрение генетики в университетские курсы в Германии, отсутствие популяционной генетики, а также общий социально-политический контекст Веймарской республики, раздираемой борьбой различных партий и идеологий, явно не способствовал выработке единых воззрений представителей экспериментальной биологии, натуралистов и палеонтологов по коренных вопросам эволюционной теории.

Убедившись в невозможности коллективными усилиями достичь подобного консенсуса палеонтологов, эмбриологов и генетиков, Шиндевольф решился в книге «Палеонтология, теория эволюции и генетика» (Schindewolf, 1936) дать собственное видение желаемого синтеза. Во введении он отметил, что мистические представления и неправильная трактовка понятия «целого» в биологии привели к пропасти между генетикой и эволюционной теорией и его книга призвана преодолеть этот антагонизм и очертить границы между естествознанием и метафизикой. Основой для этого служат свидетельства ископаемых, так как только они позволяют с большой вероятностью восстанавливать ход эволюции, при этом открывая «ее закономерности» (ibid, S. IV). По мнению Шиндевольфа, ни дарвинизм, ни ламаркизм реально ничего не могут сказать о факторах образования крупных таксонов, так как в основном занимаются изучением современных процессов, протекающих внутри вида. В то же время он, не соглашаясь с попытками некоторых биологов вообще отказаться от идеи эволюции, защищал ее от сторонников идеалистической морфологии и одновременно излагал собственный взгляд на проблему типа.

Основой эволюционных представлений, по Шиндевольфу, должна стать иерархическая градация планов строения, гомология и тип, который обнаруживается исследователями в разнообразии организмов. Для него тип — характерный облик любой таксономической группы, сумма ее диагностических признаков, не встречающаяся нигде в природе в чистом виде. В то же время типы не представляют собой абстрактные формальные схемы или какие-то отвлеченные прообразы таксономических категорий. Типы — это результаты конкретных эволюционных событий, а, следовательно, и некие филогенетические единицы, которые он как историк извлекает из документов о прошедших событиях.

Хотя сам Шиндевольф и стремился отмежеваться от идеалистических морфологов Э. Дакке и К. Бойрлена, тем не менее, признавая приоритет морфологии над эволюционной теорией, он, как и они, неизбежно шел к сальтационизму. Уже переход от одного вида к другому, а тем более образование нового рода можно было трактовать лишь абстрактно, поскольку тип появлялся сразу окончательно сформированным. Абстрактным становился сам филогенез, так как генеалогические отношения типов можно было реконструировать только «путем расположения близких форм во времени и пространстве» (Schindewolf, 1936, S. 14, 16). И поскольку более высокие таксоны отличаются более абстрактным единством, оставалось непонятным, как осуществлялся переход между родами. В отличие от многих палеонтологов своего времени Шиндевольф не трактовал различия между генотипом и фенотипом как проявление разных способов эволюции. Исследования раковин аммонитов убедили его в том, что существует возможность непосредственно наблюдать изменения в генотипе,

носящие якобы скачкообразный характер. Чем раньше в онтогенезе возникают хотя бы маленькие изменения, тем сильнее они воздействуют на взрослые особи. Поэтому сам он не видел никаких проблем в трактовке скачкообразного возникновения самых высших таксонов.

В онтогенезе, по мнению Шиндевольфа, признаки таксонов появляются согласно их иерархии: сначала признаки типов, затем классов и так далее вплоть до признаков видов. При скачкообразном переходе от семейства А к семейству Б у всех организмов с новым генотипом повторяются лишь признаки более высоких таксонов. Промежуточных же форм в принципе быть не может, так как новый тип возникает в завершенном виде уже в ходе онтогенеза родительской формы. Выражение о первой птице, вылупившейся из яйца рептилии, он подкреплял анализом археоптерикса, который обладал уже всем комплексом основных признаков птиц, а не рептилий, а следовательно, не мог считаться промежуточной формой (Schindewolf, 1936, S. 21, 59). Значительные эволюционные преобразования морфофизиологической организации, по мнению Шиндевольфа, определялись не отбором мелких мутаций, а крупными перестройками на ранних этапах эмбриогенеза. Вслед за А. Н. Северцовым (Sewertzoff, 1931) Шиндевольф, по существу, разрабатывал представления об активной роли онтогенеза в эволюции, о громадном эволюционном значении изменений на ранних стадиях онтогенеза. Он обозначал выделенные им корреляции эмбриогенеза и типогенеза как «закон раннеонтогенетического возникновения типов» (ibid, S. 21) и выступал против всеобщего значения биогенетического закона, так как именно протогенез обеспечивал преемственность сменяющихся типов. Каким образом благодаря протогенезу все старые признаки заменяются ювенильными, Шиндевольф демонстрировал на соотношении черт человека и детей неандертальцев (ibid, S. 21).

Ископаемые остатки, по мнению Шиндевольфа, однозначно свидетельствуют о двух крайностях, которых вряд ли следовало ожидать исходя из закона возникновения типов на ранних этапах онтогенеза. Возникновение нового типа высокого ранга (в крайнем случае, представленного одной особью) идет скачкообразно, взрывообразно, внезапно. Затем происходит спокойное, постепенное формирование многочисленных видов и родов. Если превращение одного типа в другой, более организованный, осуществляется системной мутацией на ранних стадиях эмбриогенеза, то изменения на поздних стадиях онтогенеза приводят только к дошлифовке уже существующего типа. Эволюция на этой фазе протекает стабильно и направленно (ibid, S. 63) и приводит к переразвитию отдельных органов, к специализации, появлению аномалий и дегенерации и, в конечном счете, к вымиранию типов. Однако процессы регресса, сдвиг полового размножения на ранние стадии онтогенеза, ведущие к ювенилизации, создают возможности некоторым группам путем скачка выйти из тупика специализации и дать начало новому типу. Соответственно этим двум способам эволюции Шиндевольф выделил в филогенезе типа две фазы: скачкообразное превращение всей организации и последующее ее усовершенствование.

В этой концепции о периодичности эволюции, по собственному заявлению Шиндевольфа, как бы объединялось все «старое идейное богатство палеонтологии» (altes Gedankengut der Paläontologie) (ibid, S. 64). И действительно, он уже

в середине 1930-х гг. пытается дать синтез всех концепций макроэволюции, предложенных немецкоязычными палеонтологами в конце XIX — начале XX в. (это О. Абель, К. Бойрлен, Э. Дакке, Э. Хенниг. Ф. Хюне), но отказывается от идеалистической морфологии, следуя в целом за концепцией Р. Ведекинда о двух фазах филогении крупных таксонов (см. Колчинский, 2002, с. 192–211, 289–296).

Обсуждая проблему факторов и механизмов эволюции Шиндевольф пришел к выводу: «Дарвинизм ни в коей мере не является универсальным принципом, объясняющим всю совокупность явлений» (1936, S. 66). Дарвиновский механизм действует лишь на второй эволюционной фазе, когда ничего нового практически не возникает, а идет «спокойная, ортогенетическая реализация потенций уже имеющегося плана строения». Дарвинизм не может объяснить процессы скачкообразной перечеканки форм, так как во времена создания теории естественного отбора о них ничего не было известно.

Не устраивали Шиндевольфа и ламаркизм и идеалистическая морфология. В отличие от А. Нэфа (Naef, 1917) он не считал смену функций формообразующим фактором, так как «ничто не может функционировать, если ничего нет» (Schindewolf, 1936, S. 67). Никакой роли в параллельном возникновении новых типов и протогенезов не играли и изменения внешней среды. Таксоны всегда реагируют только на «внутренние причины»; на внешние же факторы отвечают только таксоны, которые в состоянии это сделать, хотя воздействию подвергаются все таксоны того или иного биотопа. Поэтому невозможно и наследование длительных модификаций. «Внешние воздействия, как и во всех сходных случаях типообразования, могут лишь активизировать уже имевшиеся способности адаптивно реагировать на условия среды, обусловленные наследственностью таксона, а также его способностью к скачкообразному изменению зародышей» (ibid, S. 68–69). В этом утверждении содержится квинтэссенция ранних воззрений Шиндевольфа, согласно которым ведущая роль в эволюции принадлежит автогенетическим факторам, а внешние изменения лишь способствуют реализации потенций, уже имевшихся в генотипе организмов. Но уже здесь содержалась возможность признания им позднее факторов внешней среды как ускорителей мутационного процесса, идущего по пути реализации потенций развития, заложенных в геноме.

Для всех случаев ортогенетической эволюции, ведущей в конечном счете к регрессу, к деградации форм (например, к аберрантным раковинам аммонитов), значимы также только внутренние причины. Это обусловлено тем, что не способ жизни определяет морфологию организма, а, напротив, строение головоногих определяет и образ их жизни, и их функции. Поэтому примата образа жизни и функций над формой организма нет и в принципе быть не может. Вновь возникающий тип не является пассивным объектом, не способным сопротивляться воздействию внешней среды, а, напротив, выступает как субъект эволюции и активно ищет подходящий ему ареал и образ жизни. Фаза скачкообразного возникновения таксонов преадаптивна только в тех случаях, если новый тип сможет заселить среду, к которой он оказывается пригодным (Георгиевский, 1974). Таким образом, Шиндевольф пытался решить с позиций сальтационизма проблему преадаптации, адаптации и постадаптации (Schindewolf, 1936, S. 68–69).

Подчеркивая активность типа в эволюции, он полагал, что задача палеонтологов не столько в уточнении геохронологии, сколько в написании истории жизни.

Таким образом, в книге 1936 г. Шиндевольф заявил о себе как оригинальный теоретик. При внешнем сходстве его работ с работами коллег-палеонтологов, авторов разнообразных автогенетических гипотез о периодических циклах в филогенезах крупных таксонов, он предложил свой синтез ранее высказанных гипотез и положений, критикуя не только дарвинизм, но также неоламаркизм и идеалистическую морфологию. От других он сильно отличался стратегически верными усилиями опираться на данные генетики в создании нового синтеза. Как подчеркивал сам Шиндевольф, «только эта двухфазная эволюция в настоящее время соответствует строю мыслей, содержащихся в учении о наследственности» (Vererbunslehre) (ibid, S. 85). Практически впервые палеонтолог систематично и последовательно использовал важнейшие понятия генетики (ген, генотип, ненаправленные и случайные мутации, модификации и т. д.).

Относительно генетики он ясно формулировал свою методологическую позицию. «Эти концепции генетики, добытые точными экспериментальными исследованиями, имеют значение для палеонтологии и эволюционного учения до тех пор, пока их невозможно поколебать и опровергнуть реальными свидетельствами эволюции. Однако пока это не случилось: мы могли бы, напротив, показать, что столь пластичная и защищаемая иными исследователями интуиция палеонтолога и эволюциониста (прежде всего, сторонников ламаркизма и неоламаркизма) не подтвердила своего значения и по крайней мере должна быть уточнена» (ibid, S. 85–86). В своем мнении о том, что генетика может объяснить скачкообразное возникновение и ортогенетическое развитие крупных таксонов, Шиндевольф опирался, прежде всего, на теорию Р. Гольдшмидта о макромутациях, выдвинутую им в конце 1920-х гг. (Goldschmidt, 1927, 1935), но ставшую широко известной лишь после публикации в США книги «Материальная основа эволюции» (Goldschmidt, 1940) (см. гл. 23). В настоящее время считается, что Гольдшмидт был предшественником современной генетики индивидуального развития и интересовался намного больше действием генов и мутаций в онтогенезе, чем классическими проблемами передачи их в поколениях. Одним из первых он стал рассматривать ген не столько как носителя информации, сколько как регулятора сложных процессов онтогенеза, определяющего последовательность их действий и детерминирующего морфогенез в жестких временных рамках. Важно, что уже в те годы Шиндевольф не только принял теорию Гольдшмидта, но и старался его поддержать, заявляя, что на базе изменения структур раковин можно судить о процессах в генотипе. Экспериментальное создание новых видов, родов и так далее в соответствии с автогенетической концепцией возможно только у тех групп, геномы которых находятся в лабильной, пластичной фазе и способны к коренным преобразованиям (ibid, S. 85).

В те годы многие авторы предлагали собственные генетические механизмы для крупных изменений, постулируя гипотезы о причинах системных мутаций, такие как, например, коренная наследственность (Erbstock) (Plate, 1932) или зародышевые мутации (Unger, 1936). Знаменательно, что Шиндевольф все эти спекуляции отклонил и базировался только на экспериментально

подтвержденных данных о генных и геномных мутациях, которые составляли непрерывную цепь от мельчайших мутаций с практически незаметным эффектом до крупных мутаций с резким фенотипическим проявлением, то есть резко меняющих типы (tiefgreifende Typenumwandlung). Появление неадаптивных признаков он объяснял плейотропией. Используя макромутации Гольдшмидта как причины возникновения типов, Шиндевольф утверждал, что дальнейшая их дифференциация протекает ортогенетически и часто параллельно. Это связано с тем, что в рамках установившейся генетической программы существует немного путей дальнейших преобразований, которые бы не нарушали целостность организма. Здесь возможны лишь мутации, незначительно воздействующие на поздних стадиях онтогенеза. «Благодаря им растет приспособленность организма к среде обитания. В свои права вступает теория естественного отбора, который обусловливает развитие на второй фазе филогенеза прямолинейно и направленно. Ортогенез, в сущности, объясняется дарвинизмом» (Schindewolf, 1936, S. 91).

На последней странице своего труда Шиндевольф пояснял, почему его модель эволюции нельзя трактовать как чисто автогенетическую (ibid, S. 93). Он писал о том, что не только организмы представляют собой целостные системы органов, но они сами находятся в сложных взаимодействиях с абиотическими факторами среды обитания, образуя с ней более высокий уровень организации жизни. На этом уровне организмы и факторы среды тесно связаны друг с другом и являются элементами единой системы, которая в значительной степени канализирует возможные изменения на организменном уровне. На палеонтологическом материале видно, как эта система детерминирует преобразование целых флор и фаун на границах геологических периодов. При этом он говорил о глобальных (например, о климате), а не локальных изменениях, связанных с горообразованием, трангрессией и регрессией, эрозией почв и т. д. Автономность реакции групп организмов на подобные изменения абиотических факторов проявляется в том, что они не все одновременно и не одним и тем же способом отвечают на вызов среды, так как норма и скорость реакции детерминируется их геномом. Кроме того, надо учитывать, что изменение одной группы организмов влечет за собой последствия для других групп, у которых также возникают изменения.

В принципе Шиндевольф, как незадолго до него Соболев (1928), видел в биосфере некий суперорганизм, отдельные органы которого в своем развитии подчиняются собственным законам, но которые в функционировании и эволюции тесно связаны друг с другом. Однако здесь, он считал, возникают границы для естественнонаучного анализа, которые не должны нарушаться эволюционной теорией (Schindewolf, 1936, S. 98–99).

Восприятие концепции Шиндевольфа в годы создания СТЭ

Книга Шиндевольфа была невелика по объему, но весьма богата оригинальными положениями. Претензии автора дать синтез разных эволюционных учений на базе новейших данных палеонтологии, биологии развития и генетики

не остались незамеченными и вызвали немало критических замечаний. Одним из первых на нее обрушился крупный палеонтолог Карл Бойрлен, который был тогда ключевой фигурой среди палеонтологов Германии, верных традициям ламаркизма, идеалистической морфологии и гетевского романтизма. Считается, что он первым среди немецких биологов представил завершенную (full-fledged) концепцию сальтационной эволюции и тем самым сильно затруднил восприятие немецкими биологами СТЭ (Reif, 1993). Этому способствовало и его высокое административное положение в науке. С приходом нацистов к власти Бойрлен стал профессором палеонтологии в университете Киля, а затем директором Института геологии и палеонтологии в Мюнхене. Одновременно он возглавлял Отдел геологии, минералогии, геофизики в Имперском научно-исследовательском совете, тесно связанном с Немецким научно-исследовательским обществом (фондом), и активно участвовал в присуждении грантов в области палеонтологии и в распределении финансовых и материальных ресурсов между различными проектами и исследователями. Его ценности и мотивы действий были тесно связаны с идеологией народничества (völkisch) и арийской науки. Поклонник немецкого романтизма и философии жизни, Бойрлен оценивал приход национал-социалистов к власти как время возвращения немецкого народа к своим истокам, означающего духовное возрождение нации.

Незадолго до публикации книги Шиндевольфа Бойрлен опубликовал несколько статей по проблемам взаимоотношения формы и функции в эволюции, о причинах вымирания животных, об актуализме и так далее (Beurlen, 1932, 1933b, 1935) и книгу «Закон преодоления смерти в биологии» (Beurlen, 1933a). В них было много общих идей с Шиндевольфом, в том числе и представление об автогенетических циклах эволюции, состоящих, однако, из трех фаз. Начальную фазу каждого цикла — взрывное расщепление (explosiver Aufspaltung) — Бойрлен характеризовал как бурное образование новых типов организации (Neomorphose) в результате педоморфоза, неотении и других резких трансформаций онтогенеза. Это фаза юности и молодости таксона, эволюция которого может идти в самых разных направлениях. Но поскольку результат этого взаимодействия зависит от природы организма, то он, как правило, не является приспособительным. Вторая фаза — ортогенетическое развитие — представляет собой процесс, детерминируемый главным образом внутренними факторами, заложенными в конституцию организмов на предыдущей фазе. Одновременно начинает действовать закон необратимости эволюции, запрещающий возврат к уже пройденным состояниям и повторение осуществленных однажды адаптаций. Темп эволюции постепенно снижается, а в конце фазы происходит «застывание» формы. В заключительной фазе, по Бойрлену, вновь возрастает изменчивость, которая часто носит аномальный характер. Все признаки, характерные для вымирающих групп (увеличение размеров, сверхспециализация, гипертрофия отдельных признаков и органов), были следствиями задержки в развитии половой системы. Нарушения половой и, следовательно, эндокринной системы ведут к патологической изменчивости. Задерживается развитие половых желез, уменьшается плодовитость, снижается рождаемость. В итоге большинство видов обречено на «старческое вырождение», бесплодие и т. д. Это создает реальную возможность для вымирания, которое никогда не

грозит крупному таксону с широким ареалом. Любые физико-географические катаклизмы (наводнения, похолодания, горообразования) «могли быть второстепенными, ускоряющими или замедляющими факторами». Только благодаря действию «закона преодоления смерти» некоторым группам, загнанным в тупик сверхспециализации и дегенерации, удавалось избежать вымирания и путем омоложения (неоморфоза по Бойрлену) дать начало новым филогенетическим ветвям, которым будет суждено пройти прежний цикл.

Циклы, двигательной силой которых является «воля к жизни», «стремление к преодолению смерти» он усматривал и в истории человечества, и в живой природе. В связи с этим он считал необходимым освободиться от градуализма, доминирующего якобы в романских и англоязычных странах. Концепцию Бойрлена отличал четко выраженный исторический подход к факторам эволюции. Однако эта плодотворная мысль была погребена под филогеронтологическими рассуждениями о том, что все таксоны являются некими «коллективными большими особями», а их вымирание есть столь же закономерное явление, как и смерть организма. Идеалистические идеи о некой «активной целостности», «воле к жизни», «законе преодоления смерти», «примате формы над функцией или функции над формой» и так далее сводили на нет и весь тот огромный материал, в том числе генетические и эмбриологические данные Р. Гольдшмидта, который Бойрлен также привлекал для обоснования своих взглядов.

Своеобразным ответом на книгу Шиндевольфа стал фундаментальный труд Бойрлена «Филогенеческие основы эволюционного учения», в котором он подробно излагал свои ортогенетические, циклические и сальтационистские представления (Beurlen, 1937). Введя «волю к власти» как важнейший фактор эволюции, Бойрлен оценивал свой труд как личный вклад в создание арийской геологии и биологии, пронизанных национал-социалистической идеологией. Бойрлен подверг критике центральный пункт концепции Шиндевольфа — гипотезу протогенеза (ibid, S. 208). По его мнению, «закон раннеонтогенетического возникновения типов» противоречит не только биогенетическому закону Э. Геккеля — Ф. Мюллера, но и закону К. Э. фон Бэра, подтвержденному всей историей эмбриологии. Он считал невозможным, чтобы в онтогенезе более дифференцированное состояние могло предшествовать простому. Бойрлен отметил, что явление протогенеза можно наблюдать лишь в эволюции некоторых видов аммонитов и что сам Шиндевольф в анализе филетических отношений между главными группами аммонитов использовал скорее биогенетический закон, чем протогенез.

Гипотезу протогенеза подверг обстоятельной критике советский эмбриолог (Ежиков, 1939, 1940), который главный ее недостаток видел в непризнании адаптивного характера раннеонтогенетических перестроек, а также в попытках отождествить протогенез с архаллаксисами Северцова. Неубедительными считал он и ссылки Шиндевольфа на эволюцию человека, так как указанное сходство взрослого человека с ювенильными чертами неандертальцев — пример скорее неотении, чем протогенеза. По мнению палеонтолога Л. Ш. Давиташвили (1948, с. 193), Шиндевольф не внес ничего нового в изучение отношений отногенеза и филогенеза, а его протогенез не что иное, как установленные

еще Павловым случаи «филогенетической акселерации». В связи с этим закономерно, что «предвещающий будущее» протогенез «был одобрен таким откровенным виталистом и мистиком, как германский палеонтолог Э. Дакке» (там же). В целом термин «протогенез» не прижился и встречается только в историко-биологической литературе.

Шиндевольфу возражали и другие палеонтологи. В частности, специалист по ископаемым бесчелюстным и рыбам В. Гросс (Gross, 1943) указывал, что ископаемые не демонстрируют следов возникновения новых форм в результате типогенеза. Так называемые промежуточные формы характеризуются наличием как прогрессивных, так и примитивных черт. Классический пример переходной формы, археоптерикс, приводимый Шиндевольфом, по мнению Гросса, должен быть воспринят как наиболее специализированный отряд рептилий. Но Гросс был, вероятно, единственным среди немецких палеонтологов, кто действительно не разделял сальтационизм Шиндевольфа.

Палеонтологи и биологи Германии, где сильны были позиции ламаркизма, идеалистической морфологии и романтизма, явно не воспринимали всерьез оригинальные положения автогенетического циклического неокатастрофизма Шиндевольфа. В 1937 г. последний, скорее всего, не участвовал в заседании Палеонтологического общества в Гёттингене, на котором председательствовал К. Бойрлен; вступительное слово произнес его венский коллега О. Абель (Beurlen u. a., 1937). Как подчеркнул К. Эренберг в своем вступительном слове, все собравшиеся убеждены в том, что: 1) только палеонтология располагает непосредственными доказательствами эволюции; 2) изучение хода эволюции является главной и конечной целью палеонтологии; 3) движущие силы эволюции можно изучать только на базе палеонтологического материала. Оставалось неясным, однако, как при столь единых гносеологических установках в Германии было, по меньшей мере, столько «истинных» эволюционных теорий, сколько профессоров, занимавшихся ископаемыми (Ehrenberg, 1937a). Объясняя этот феномен разнообразия мнений, докладчик помимо чисто научных причин (разрывы в палеонтологической летописи, многообразие форм эволюции у разных групп и особенности личного опыта каждого крупного палеонтолога) назвал и особенности идущей тогда во всем мире политической и идеологической борьбы за установление единой картины мира. Естественно, генетикам, как и биологам других специальностей, стремящихся к созданию теорий, имеющих универсальное значение и базирующихся на экспериментальных данных, нечего было делать на подобных встречах. Тем не менее Эренберг вынужден был признать, что есть еще немало нерешенных проблем эволюции, в том числе и вопрос о соотношении онтогенеза и филогенеза, упомянув в связи с этим и Шиндевольфа, и его взгляды на рекапитуляцию и протогенез.

По кратким изложениям содержания выступлений этих, как и других, докладчиков (Э. Хеннига, Г. Шмидта и К. Хуммеля) видно, что все они были авторами собственных концепций эволюции, отличавшихся между собой комбинациями неких общих элементов (циклизм, онтогенез, ламаркизм, сальтационизм и иногда неверно трактуемый селекционизм) (Beurlen u. a., 1937). Были, правда, и «существенные» отличия. Э. Хенниг ратовал за итерацию и уверял, что коршунообразный клюв у динозавров из семейства цератопсид

(Ceratopsidae) и клюв современных коршунов следует объяснять схожей наследственностью. Г. Шеффен пытался показать, что механизмы эволюции можно свести к двум факторам — «жизненной силе» (Lebenskraft) и «жизненному пространству» (Lebensraum). Возможно, эти «теоретические находки» в духе идеологии национал-социализма побудили О. Абеля в заключительном слове с удовлетворением отметить, что постановка многих эволюционных проблем была намного острее, чем раньше.

На конференции не было ни одного генетика, что косвенно свидетельствует о том, что поднятая Шиндевольфом проблема синтеза генетики, палеонтологии и эмбриологии не казалась актуальной ее участникам. Тем не менее выход в том же году книги Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов», а затем ее перевод на немецкий язык (Dobzhansky, 1939), а также публикация на следующий год книги В. Циммерманна «Наследование “приобретенных признаков” и отбор» (Zimmermann, 1938), а затем статей Н. В. Тимофеева-Ресовского о факторах микроэволюции (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, b) повлияли на умонастроение многих немецкоязычных палеонтологов. Тот же Курт Эренберг организовал в Вене зимой 1938–1939 гг. серию докладов по эволюционной теории, в которой в числе докладчиков, кроме самого инициатора, был один из ведущих берлинских немецких генетиков Ф. фон Веттштейн и венский зоолог В. фон Маринелли. Знаменательно, что палеонтологи проявили интерес к этим докладам:все они были напечатаны в журнале «Палеобиология» (Palaeobiologica), основанном О. Абелем. Во всех докладах отмечалось, что успехи генетики заставили по-новому взглянуть на проблемы изучения эволюции, и ее данные должны учитываться в обобщающих сводках по эволюционной теории. Следует отметить, что и во вступительном слове, и в докладе, состоявшемся 15 февраля 1939, г. сам Эренберг (Ehrenberg, 1939a, b) уже говорил о том, что сама эволюция сейчас не вызывает сомнения, ископаемые являются ее документами, с которыми палеонтологи работают так же, как историк со своими документами. Он ясно заявлял, что основные проблемы эволюционной теории стали доступны каузальному анализу благодаря успехам генетики.

В ходе создания эволюционного синтеза на передний план встала задача преодоления главных недарвиновских концепций, немецкие сторонники которых или вообще игнорировали данные экспериментальной и популяционной генетики, или отводили им второстепенную роль в изучении движущих сил и закономерностей эволюции. Поэтому вначале критика воззрений Шиндевольфа, по-видимому, казалась не слишком актуальной главным архитекторам СТЭ. Даже Геберер, который откликался рецензиями практически на все труды по эволюционной теории, не посвятил ни одной рецензии книгам Шиндевольфа, вышедшим в 1936–1948 гг. (Hoßfeld, 1997, S. 165–174). Тем не менее он не мог их обойти молчанием и высказал свое отношение к взглядам Шиндевольфа в статье «Макро- и микрофилогения» в журнале «Биолог» (Heberer, 1942), которая была ответом на опубликованную месяцем раньше в том же журнале статью Шиндевольфа «Эволюция в свете палеонтологии (Schindewolf, 1942b). Эта статья Геберера вызвала ответную реакцию Шиндевольфа и между ними завязалась дискуссия как в печати, так и в личной переписке, которая всегда была корректной (Amrein, 2010. S. 57-58).

Геберер вспоминал не раз Шиндевольфа в главе «Проблема типа в эволюционной теории, опубликованной годом в книге «Эволюция организма» (Heberer, 1943). Однако пафос его критических соображений по проблемам макроэволюции в период создания немецкого варианта СТЭ был направлен скорее против К. Бойрлена, Р. Ведекинда, Э. Дакке, О. Куна и других сторонников идеалистической морфологии, ламаркизма, сальтационизма и ортогенеза, чем против Шиндевольфа (Heberer, 1943). В то же время Геберер подробно изложил основные результаты палеонтологических исследований Шиндевольфом аммонитов и корралов, показав, однако, что выявленные последним явления протогенеза, внезапного появления новых типов и цикличности эволюции вполне объяснимы и в рамках дарвиновской градуальной эволюции. Из других авторов «Эволюции организмов» на Шиндевольфа ссылались мимоходом только В. Зюндорф, К. Лоренц, Г. Бауэр и Н. В. Тимофеев-Ресовский. Лишь в 1950-е гг., когда СТЭ получила международное признание, а сам Шиндевольф, возглавив сообщество палеонтологов Западной Германии, фактически стал одним из авторитетнейших ее оппонентов и препятствием для ее утверждения в немецкоязычном пространстве, критика Шиндевольфа заняла особое место в публикациях Геберера, особенно в его концепции типогенеза во втором издании «Эволюции организмов» (Heberer, 1959) (см. подробнее гл. 11).

Несколько раз к идеям Шиндевольфа обращался один из главных архитекторов СТЭ Э. Майр, эмигрировавший из Германии в США в начале 1930-х гг. Он хорошо знал и ценил заслуги немецких палеонтологов, в том числе и О. Шиндевольфа, в познании закономерностей макроэволюции, в частности ортогенеза (Mayr, 1942, p. 292). Однако Майр не согласился с идеей крупных мутаций как главных причин видообразования и макроэволюции. Прежде всего, он отметил, что такие мутанты могли оставлять потомство только у беспозвоночных животных с бесполым размножением. Как противоречащее данным палеонтологии воспринял Майр утверждение Шиндевольфа о том, что все типы животных возникли скачкообразно в более или менее законченной форме (ibid, p. 296 etc.). В противовес Шиндевольфу Майр археоптерикса оценил как яркий пример переходной формы. Кратко перечислив трудности в сохранении следов быстрой эволюции организмов, протекавшей обычно в малых изолированных популяциях, Майр традиционно объяснял разрывы в палеонтологической летописи вторичными и обусловленными неблагоприятными условиями тафономии. Он уверял: «...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» (Mayr, 1942, p. 298).

Из остальных архитекторов СТЭ только Дж. Г. Симпсон, в книге которого «Темпы и формы эволюции» немало места посвящено критике других немецкоязычных палеонтологов и генетиков (например, О. Абель упоминается — 7 раз, Р. Гольдшмидт — 10 раз), дважды обратился к Шиндевольфу. Он отметил, что внимательное прочтение книги Шиндевольфа 1936 г. убедило его в том, что она скорее опровергает, чем подтверждает выводы Гольдшмидта.

В целом Симпсон считал труд Шиндевольфа «важной и ценной теоретической работой», но полагал, что в «тех местах, где автор приближается к некоторым выводам Гольдшмидта, сильно расходится с общепринятым мнением палеонтологов и даже с некоторыми из работ самого Шиндевольфа» (цит. по: Simpson, 1944, p. 100). В другом месте Симпсон подкрепил ссылкой на Шиндевольфа свою позицию о том, что неполнота палеонтологической летописи отражает реальный ход макроэволюции и ее прерывистый характер (там же, p. 157).

Учение о типострофах

Выше уже отмечалось, что в конце 1930-х — 1940-х гг., несмотря на Вторую мировую войну и послевоенную разруху, Шиндевольф опубликовал ряд книг и несколько десятков статей, в которых совершенствовал свою версию автогенетического циклического неокатастрофизма, получившую поддержку в Германии и резкую критику со стороны приверженцев классического дарвинизма СТЭ в Англии, СССР и США. Правда, в основном многие критиковали Шиндевольфа, не читая его книги, так как все прижизненные издания вышли только на немецком языке. Лишь в 1975 г. в СССР был опубликован его труд «Стратография и стратотип» с предисловием академика В. В. Меннера и профессора Е. В. Шанцера, и только в 1993 г. появился английский перевод его книги «Основные вопросы палеонтологии. Геологическое время, органическая эволюция и биологическая систематика» с предисловием ведущего эволюционного палеонтолога С. Гоулда и под редакцией В.-Э. Райфа (Schindewolf, 1993).

Книга в целом была закончена еще в 1944 г. и писалась чаще всего в бомбоубежищах Берлина. Затем ее невозможно было напечатать из-за послевоенной разрухи. Впервые она появилась на немецком языке в 1950 г., а затем — 30 лет спустя, принеся автору славу основного оппонента СТЭ (Schindewolf, 1950b). Хотя Шиндевольф вставил в книгу некоторые ссылки на англоязычных авторов, например Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Хаксли, но в целом ограничился формальными ссылками на труды зарубежных архитекторов СТЭ, вышедшие во время войны. Однако он кратко и вежливо ответил на критику Геберера, ранее пытавшегося трактовать приведенные им факты с позиций филетического аддитивного типогенеза (Schindewolf, 1950b, 229–231). В книге были сконцентрированы все теоретические построения и фактические доказательства в пользу автогенетического неокатастрофизма, наиболее полно было изложено учение о типострофизме и детально проанализированы переломные моменты в истории органического мира на грани ряда геологических эпох с привлечением материалов из разных разделов палеонтологии и стратиграфии. За два года до публикации этой книги Шиндевольф уверял, что палеонтология представляет сейчас целый комплекс дисциплин, где наряду с «биостратиграфией или, лучше, биохронологией» (Л. Долло, Р. Ведекинд, О. Шиндевольф), существуют палеоэкология, доисторическая биогеография и биоклиматология, палеогистология (Э. Гофманн, Э. Фойгт), палеопатология (Р. Модие), палеоневрология (Т. Эдингер), палеофизиология (Ф. Нопска) и палеофотобиология

(И. Вильзер) (Schindewolf, 1948, S. 100). При изучении ископаемых он считал также необходимым использовать вариационную статистику, генетику, биологию развития, эволюционную теорию. Особенно плодотворным объектом для изучения взаимодействия онтогенеза и филогенеза, по его мнению, оставались головоногие и кораллы, позволяющие проникнуть в причины и закономерности эволюции. Синтез всех этих наук Шиндевольф и пытался осуществить в книге «Главные проблемы эволюции» (1950b, 1993)[3].

Книга состоит из четырех очень неравноценных по объему разделов. Первый из них посвящен вопросу о месте палеонтологии в общей системе наук, в том числе и отношениям с геологией и гуманитарными науками (p. 1–7); второй раздел — главным проблемам геологического времени (геохронологии и методам абсолютной оценки возраста геологических объектов (p. 8–74); третий (центральный) — главным проблемам эволюции (сохранность ископаемых остатков, реальность разрывов в палеонтологической летописи, формы и фазы эволюции, необратимость эволюции, неравномерность ее темпов, происхождение жизни и типов, специализация, ортогенез, протогенез и т. д.) (p. 75–374); и наконец, основные вопросы биосистематики, включая проблемы естественных и искусственных систем, морфологической и филогенетической систематики, идеалистической морфологии и систематики параллельно эволюирующих групп, рассмотрены в четвертом разделе (p. 375–426). Как видно из беглого перечня, Шиндевольф попытался обсудить практически все главные проблемы макроэволюции, включая и ее соотношение с микроэволюцией.

При этом первый раздел фактически является сжатым введением к книге, а краткость второго сам автор объяснял тем, что работа над книгой началась уже давно и проблемы стратиграфии и геохронологии подробно охарактеризованы в монографиях, вышедших во время войны, как стратегически более важные в оборонных целях. Отвергая исключительное право генетиков и экспериментальных эмбриологов судить о каузальных основах эволюции, Шиндевольф вновь заявил, что только палеонтология способна сыграть главную роль «в описании истории, индивидуального развития и трансформации конкретного филума, а также перейти к общим законам филогенеза» (Schindewolf, 1993, p. 4). По его мнению, нет оснований для актуалистических процедур при использовании генетических представлений о факторах эволюции: во-первых, неизвестно, действовали ли в прошлом те же правила; а во-вторых, без содействия других дисциплин сама генетика не в состоянии изучить причины современной эволюции. Попытки же методами экспериментальной генетики изучать причины филогенеза казались ему «абсурдными, так как прошедшие события всегда были уникальными... генетика не способна судить об истории форм» (ibid, p. 5).

Характерной чертой всего труда стал исторический подход к самим факторам и законам эволюции. Обосновывая статус палеонтологии как исторической науки, Шиндевольф подчеркивает, что она изучает не вечные законы природы, действующие всегда и везде, а факторы и законы органической эволюции, проявляющие свое действие только в определенные периоды геологического времени,

[3] Далее ссылки будут даны по первому немецкому (1950b) и английскому изданию (1993).

Позднее он сравнивал органическую эволюцию с движением экипажа, у которого постоянное вращение колеса обеспечивает поступательное движение вперед (Schindewolf, 1964). Поэтому «так называемые законы эволюции» (протогенез, анастрофы, орогнез, закон специализации, закон необратимости, естественный отбор, аллометрический рост и т. д.) периодически сменяют друг друга в ходе эволюции, кружась в таком же монотонном движении, как спицы колеса. И эта периодическая смена законов обусловливает отсутствие жесткой детерминации эволюции и в то же время служит основой для действия ее общих и неизменных законов — необратимости, неравномерности темпов и прогрессивного развития. Для доказательства действия этих законов Шиндевольф привлек богатейший палеонтологический материал по различным группам. Так, например, он отмечал, что древнейшие представители растительного мира — водоросли — оставались неизменными на протяжении двух миллиардов лет, в то время как более юные представители флоры (папоротниковые, голосеменные, покрытосеменные и др.) претерпели за несколько сотен миллионов лет бурные эволюционные преобразования.

По сравнению с предыдущими работами Шиндевольф существенно расширил доказательную базу своей теории и привел примеры синхронных изменений в палеонтологических характеристиках на границах геологических эр в разных частях земного шара. Эти границы характеризуются быстрым исчезновением всех видов, большинства родов и многих высших таксонов (подсемейств, отрядов, а иногда и классов), доминировавших в закончившейся эре. Он приводит многочисленные факты массового вымирания водных беспозвоночных и рыб в конце пермского периода, завершающего палеозой. В это время исчезли также многие стволы наземных животных, но в более ограниченном масштабе по сравнению с вымиранием водных животных. По мнению Шиндевольфа, еще более грандиозные изменения фауны произошли в конце мезозойской эры, когда шло массовое вымирание не только разнообразных морских групп, но и доминанты сухопутных экосистем динозавров.

Шиндевольф убедительно показал, что традиционные утверждения о плохой сохранности ископаемых и неполноте палеонтологической летописи не соответствуют действительности. В качестве примеров он привел млекопитающих в асфальтовом озере Ранчо ла Бри, мезозойских рептилий США, кембрийских трилобитов в Канаде, юрских морских животных в литографических сланцах ФРГ. Труды многих авторов по головоногим моллюскам, трилобитам, граптолитам, рыбам палеогена, титанотериям, для него однозначно свидетельствовали о том, что на палеонтологическом материале можно решать ключевые проблемы эволюции. Решительно возражал Шиндевольф против утверждения о неполноте палеонтологической лестницы, так как новейшие находки отнюдь не уменьшили, а лишь увеличили количество наблюдаемых разрывов. Это свидетельствует о первичности хиатусов между ископаемыми группами.

Растительные и животные царства, по мнению Шиндевольфа, развиваются не прямолинейно, не одновременно и по многочисленным параллельным линиям. Определенные циклы эволюции можно выделить в истории всего органического мира и в каждом из филогенетических стволов.

Как и прежде, палеонтологические аргументы в пользу своей концепции Шиндевольф, прежде всего, черпал из хорошо изученных им филогений головоногих моллюсков (Nautilodea и Ammonoidea) и кораллов (Anthozoa). Однако и ископаемые других групп, включая млекопитающих, по его мнению, свидетельствовали об отсутствии переходных форм. У плацентарных млекопитающих уже в палеоцене имелось большинство групп, бурно развивавшихся далее в кайнойзое, например в отряде непарнокопытных (Perissodactyla) с начала эоцена появляются представители семейств лошадиных (Equidae) и тапировых (Tapiridae). В то же время он специальный раздел посвятил дилемме «эволюция–творение» и пришел к однозначному выводу, что такие факты, как рудиментарные органы, разорванные ареалы близкородственных видов (индийские и африканские слоны), свидетельствуют о том, что не было актов создания, а все виды являются результатом длительной эволюции и приспособления. Его высказывания в пользу эволюции были адресованы, прежде всего, немецкому читателю, где в первые годы после краха Третьего рейха многие авторитетные палеонтологи (Э. Дакке, А. Кун) вдруг стали защищать фиксизм. Возможно, это объяснялось тем, что ФРГ в первые десятилетия своего существования контролировалось христианскими партиями.

Шиндевольф подробно рассмотрел вопрос о причинах периодически разражающихся крупных изменений флоры и фауны и отдельных филумов. Разобрав аргументы в пользу решающего влияния геологических и климатических факторов на внезапное появление, прогрессивное развитие и вымирание крупных таксономических групп животных, Шиндевольф не согласился с ними. Ведущая роль в эволюции органического мира, по мнению Шиндевольфа, принадлежит внутренним факторам, заложенным в конституции самих организмов. «Естественно-историческое развитие представляется нам не как случайный, стимулируемый и направляемый условиями среды эктогенез, а как автогенез (т. е. процессы развития, зависящие от внутренних факторов, осуществляющие собственное формирование на основе унаследованных возможностей)» (Schindewolf, 1950a, S. 429).

Подобно многочисленным своим предшественникам, Шиндевольф здесь выделил уже три фазы в филогенезе крупных таксонов (типогенез, типостаз и типолиз). Признавая сходство современных законов с законами прошлого, он, однако, писал: «Мы убеждены, что законы современного изменения органических форм действовали и в доисторический период, но мы считаем, что этого недостаточно для объяснения всех естественно-исторических событий большого масштаба» (ibid, S. 384). Сама попытка выделить три фазы в филогенетическом развитии была традиционна для немецких эволюционистов. Еще Геккель выделял стадию подъема, соответствующую юности в индивидуальном развитии, стадию расцвета (т. е. зрелости) и стадию дегенерации (т. е. старости). В XX в. эти представления нашли отражение в основном в трудах К. Бойрлена (Wedekind, 1920; Beurlen, 1932, 1937).

Каждый эволюционный цикл, по мнению Шиндевольфа, начинался типогенезом, во время которого происходит скачкообразное появление новых форм разного таксономического ранга, названных автором «типами». Сразу же после возникновения тип распадается на таксоны более низкого ранга

(класс — на порядки, порядок — на семейства, семейство — на роды и т. д.). Внезапно и стремительно за короткий промежуток геологического времени возникает почти одновременно громадное число «подтипов», варьирующих основной «тип» в самых различных направлениях, но сохраняющих при этом основные черты. Здесь действует закон протогенеза и макромутаций. Типовые признаки, как правило, являются неадаптивными. Типогенетические фазы слишком коротки, чтобы медленно действующий отбор мог оказывать какое-то влияние на ход процессов.

Шиндевольф привел немало примеров возникновения макромутаций у палеозойских и мезозойских кораллов. Им убедительно показана связь между четырехлучевыми палеозойскими кораллами и солнечными мезозойскими и кайнозойскими кораллами, где развитие шло от первичной билатеральной к радиальной симметрии. Внезапные перечеканки типов происходят на раннеонтогенетических или даже эмбриональных стадиях, где естественный отбор, по мнению Шиндевольфа, еще не мог действовать. «Факторы же внешней среды действуют лишь как неспецифические импульсы, которые высвобождают возможности, уже имеющиеся в наличии, но количество и качество новообразований обусловлено исключительно самим организмом» (Schindewolf, 1950, S. 428). Вместе с тем он резко возражал против оценок своих эволюционных воззрений как филогенетического преформизма. Напротив, он утверждал, что во время каждого типогенеза происходит возникновение новых возможностей эволюции. Здесь Шиндевольф наиболее подробно изложил концепцию протогенеза и привел дополнительные факты о его существовании в филогении фораминифер, а также подробно разобрал шесть возражений, выдвинутых против типострофизма. В частности, он доказал, что возникновение нового таксона в результате единичной макромутации согласуется с данными немецких генетиков, особенно работавших на растительных объектах (Г. Бургефф, Ф. Веттштейн, Г. Штуббе).

За типогенезом, согласно Шиндевольфу, следует типостаз, во время которого происходит преобразование и дифференциация в рамках устоявшегося типа организации. Если на предыдущей фазе действовали исключительно внутренние факторы, то здесь внешние факторы определяют формирование приспособительных признаков. Фаза типостаза значительно длиннее типогенеза и характеризуется скоростями эволюции на несколько порядков ниже. На этой фазе борьба за существование и естественный отбор элиминирует неприспособленные типы организации, а оставшиеся начинают медленно и постепенно преобразовываться, приспосабливаясь к условиям внешней среды (ibid, S. 327).

Вместе с тем Шиндевольф постоянно подчеркивал ортогенетический характер эволюции во время типостаза. Противопоставляя свои взгляды СТЭ, Шиндевольф считал, что естественный отбор не способен создать ничего принципиально нового, воздействуя на самые поздние стадии онтогенеза и дошлифовывая в адаптивном отношении существующий тип организации. Для него повышаемая отбором приспособленность является завершением эволюции, а не ее началом, и естественному отбору он отводил скромную роль посредника между организмом, космическими и земными воздействиями. В понимании Шиндевольфа «естественный отбор является главным образом негативным

фактором, элиминирующим типы, существование которых в данных условиях невозможно» (ibid, S. 416).

Шиндевольф считал, что «если в типостазе эволюция строго детерминирована, осуществляясь направленно под действием ортоселекции и ортогенеза, то возможности формообразования постепенно растрачиваются и сужаются» (ibid, S. 319). Ортогенез, подавляя действие естественного отбора, нередко приводит к сверхспециализации, которой начинается следующая фаза цикла — типолиз. На этой фазе наблюдаются различные отклонения в онтогенезе, непропорциональное развитие отдельных органов, гигантский рост, многочисленные признаки дегенерации, ослабление воспроизводительных способностей и т. д. Постулируя для этой фазы «телеологический ортогенез», автор приходит к выводу о неизбежности вымирания таксонов, загнанных в эволюционный тупик прогрессирующей специализацией. Это конец цикла. Естественный отбор быстро элиминирует сверхспециализированные или дегенерированные формы.

По мнению Шиндевольфа, все установленные палеонтологические закономерности в целом хорошо укладываются в предложенную им общую схему, подтверждая реальную возможность широкого синтеза в эволюционной палеонтологии. Стремился он подтвердить свои положения данными генетики, эмбриологии и физиологии развития. В частности, он ссылался на работы Р. Гольдшмидта о «многообещающих монстрах», а также на труды на Б. Ренша и Дж. Хаксли, разграничивавших прогрессивную (анагенез) и расщепляющуюся (кладогенез) эволюции. По существу, разные формы эволюции на уровне видов и более крупных таксономических групп, по мнению Шиндевольфа, подразумевал и А. Н. Северцов, разграничивая ароморфозы и идиоадаптации. В то же время он признавал, что постулируемые им механизмы типогенеза и типостаза не действуют в настоящее время и поэтому не поддаются проверке: «Скорее можно считать, что наряду с явлениями, аналогичными происходящим в настоящее время, в доисторический период имели место еще и другие процессы, которые, как относительно резкие события, разделены большими промежутками времени и посему недоступны наблюдению и эксперименту» (ibid, S. 333). Ссылаясь на опыт геологических исследований, он приходит к выводу, что знание современных факторов и законов оказывается недостаточным для реконструкции истории органического мира. Для концепции Шиндевольфа в целом характерен антиактуализм. Ученый неоднократно возвращался к мысли о том, что эволюция органического мира «может быть объяснена только на основе палеонтологии как исторической науки, опирающейся на реальный фактический материал», а такая наука как «генетика при этом должна играть подчиненную роль из-за вневременного характера изучаемых ею законов» (ibid, S. 360).

В дальнейшем Шиндефольф посвятил несколько статей развитию и уточнению высказанных в этой книге положений, снова и снова обращаясь к вопросам о роли палеонтологии в изучении причин и закономерностей эволюции, о мозаичной эволюции, о своем отношении к новой систематике (Schindewolf, 1952, 1957, 1962 и др.). Однако основное внимание в те годы он уделил разработке гипотезы об ударных факторах эволюции биосферы (Schindewolf, 1954, 1958, 1963).

Гипотеза о космических факторах эволюции

Разочаровавшись в автогенетических объяснениях эволюции живого, Шиндевольф (Schindewolf, 1954, 1963) вместе с тем решительно отверг предположения о планетарных причинах макроэволюции. Он считал, что переломные моменты в истории органического мира хронологически не совпадают с орогенетическими процессами, которые к тому же не захватывали одновременно множество экологических зон. Процессы коренных преобразований органического мира, по мнению Шиндевольфа, были связаны с ускорением темпов мутации в результате мощных взрывов космической или солнечной радиации. Космические факторы воздействовали одновременно на органическое население всего земного шара, вызывая вымирание представителей многих таксономических групп и в то же время появление новых более прогрессивных форм, возникающих в результате удачных макромутаций. Шиндевольф рассматривал не только прямое действие космических излучений, но также и усиленное образование под их влиянием радиоактивных изотопов, которые, проникая в организм, вызывают макромутационные изменения генетических свойств (Schindewolf, 1954, S. 461). Губительное воздействие радиоактивного излучения, по мнению Шиндевольфа, особенно сильно сказывалось на крупных и долгоживущих организмах, так как на протяжении их онтогенеза накапливалось большое количество летальных, полулетальных и стерильных мутаций. Расцвет же «молодых стволов без труда может быть объяснен экологическими факторами: заселением обширных открытых пространств, оставшихся свободными после вымирания старых стволов» (ibid, S. 463).

При этом Шиндевольф вполне сознавал, что его гипотеза не снимала всех трудностей в изучении процессов макроэволюции и представляла собой лишь одно из возможных объяснений ее механизмов. В этой гипотезе оставались необъясненными факты расхождения во времени крупных преобразований флоры и фауны. Неясным остался и вопрос о воздействии космического излучения на морские организмы с учетом экранизирующего эффекта водной среды. Отмечал он также и несоответствие своей гипотезы данным экспериментальной генетики, свидетельствующим о летальности или пониженной жизнеспособности мутантов, возникающих в результате ионизирующего облучения (Schindewolf, 1963, S. 442). Да и астрономия, по его признанию, еще не располагает какими-либо данными о том, что во времена коренных изменений «фауны (в круглых цифрах 75, 200, 400 и 500 миллионов лет тому назад) и только в те времена имели место космические события, которые привели к сильному повышению космического излучения» (Schindewolf, 1954, S. 465).

Признавая всю сложность проблемы и слабую обоснованность предлагаемой им гипотезы, Шиндевольф считал все же возможным остановиться именно на ней после многолетних поисков причин макроэволюции. Преимущество своей идеи о том, что сложный механизм биосферы через воздействие космического излучения может быть и приведен в расстройство, и пущен вновь в ход, Шиндевольф усматривал только в постулировании причины, которая развертывала свою деятельность во всем мире и охватывала общие биотопы моря, суши, пресных вод и воздушного пространства, как и стволы самых различных

групп (Schindewolf, 1958, S. 278). Однако основным в своей теории Шиндевольф считал не столько предлагаемый им механизм макроэволюции, сколько твердо установленную неравномерность темпов развития живого и существование периодов коренных изменений в морской и наземной фауне на границах протерозоя и палеозоя, палеозоя и мезозоя, мезозоя и кайнозоя (ibid, 1958, S. 278). Он был уверен в необходимости поиска эктогенетических факторов, запускавших в прошлом разработанный в течение десятилетий механизм макроэволюции. Тем самым он в конце жизни попытался синтезировать автогенетический и эктогенетический неокатастрофизм.

Восприятие типострофизма

Послевоенный период характеризовался утверждением СТЭ (сначала в Англии и США, а затем и в других странах) в качестве общепринятой парадигмы. Оценивая Шиндевольфа и цитируемого им Гольдшмидта как оппозиционеров СТЭ в первые послевоенные десятилетия, ее сторонники часто обращались к критическому разбору выдвигаемых ими гипотез. В предисловиях к переизданиям книг Гольдшмидта (Goldschmidt, 1982) и Шиндевольфа (Schindewolf, 1993) С. Гоулд вспоминал, что один из его профессоров во время практически каждого занятия приводил нечто похожее на «минуты ненависти», по Оруэллу, чтобы сформировать у студентов органическое неприятие идей сальтационизма. Правда, он же рассказывал, что когда спросил у своего учителя Н. Ньюэлла, кто является крупнейшим современным палеонтологом, тот, к удивлению Гоулда, ответил без колебаний: «Отто Шиндевольф». Сам Ньюэлл был также ведущим специалистом по ископаемым морским беспозвоночным. Ответ был особенно поразителен для Гоулда, так как Ньюэлл скорее был неофитом СТЭ, чем неокатастрофистом (Gould, 1993, p. X).

На самом деле в ответе Ньюэлла нет ничего удивительного. Просто он не укладывается в тиражируемые в 1980–1990-е гг. годы мифы о Гольдшмидте и Шиндевольфе как маргиналах мирового научного сообщества в период доминирования СТЭ, подвергавшихся травле за свои еретические убеждения. На самом деле эмигрант из Германии Гольдшмидт в США получил кафедру генетики в престижном Калифорнийском университете и имел репутацию одного из крупнейших генетиков мира, специалиста по морфологии и биологии развития. Хотя негативная оценка их взглядов стала своеобразным клише при описании событий, относящихся ко времени формирования СТЭ, Гольдшмидт после публикации в 1940 г. книги «Материальные основы эволюции» не превратился в гонимого всеми «еретика». Он постоянно печатался в наиболее престижных изданиях, участвовал в крупных международных симпозиумах.

В Германии до начала 1970-х гг. скорее сторонники СТЭ, чем неокатастрофисты, были маргиналами в научном сообществе, во всяком случае в немецкой палеонтологии продолжали доминировать приверженцы идеалистической морфологии, ортогенеза, ламаркизма, сальтационизма и т. д. Система общекультурных, образовательных и научных ценностей, сложившаяся в Германии еще в XIX в., требовала соответствующей самоидентификации ученых,

обращавшихся к проблемам эволюции, и всякий выбирающий иной путь невольно ставил под угрозу свою карьеру в национальном сообществе. Занимая самую престижную в Германии кафедру палеонтологии, Шиндевольф фактически доминировал среди немецких палеонтологов, где он к тому же имел мало конкурентов, так как большинство его коллег были ориентированы на решение проблем стратиграфии и геохронологии.

Естественно, что в этих условиях наиболее критическую позицию занимали немецкие сторонники СТЭ: Э. Майр и Г. Геберер. Майр, как сторонник популяционного мышления и географического видообразования, не мог смириться с концепциями Шиндевольфа и Гольдшмидта, базирующимися на «системных мутациях» и «перспективных монстрах». Будучи воспитанником Берлинского музея естественной истории, взгляды которого сложились под влиянием орнитологических трудов Э. Штреземанна и Б. Ренша, Майр всегда выступал с критикой типологизма и эссенциализма, доказывал политипическую природу видов и подчеркивал ведущую роль географической изоляции в их становлении (Mayr, 1942, 1963). В целом он следовал дарвиновскому градуализму и считал, что концепция макрогенеза в принципе недоказуема, так как невозможно «наблюдать возникновение большого скачка, с помощью которого достигается репродуктивная изоляция и экологическая совместимость» (Mayr, 1970, p. 280). По его мнению, любые концепции макрогенеза были логическим следствием типологической интерпретации таксонов, утратившей свое значение с выяснением генетических основ эволюции и утверждением биологической и политипической концепции вида.

В качестве доказательств Майр ссылался на летальность и полулетальность большинства крупных мутаций, низкую конкурентоспособность их носителей и их репродуктивную изолированность от остальных особей популяции, а следовательно, трудности нахождения ими полового партнера и т. д. Использовал он и данные палеонтологов об отсутствии твердых доказательств внезапного появления в палеонтологической летописи всех крупных таксонов и глобального вымирания на границах геологических эр и периодов, указывая на неполноту палеонтологической летописи, на неравномерность темпов эволюции. Сознавая трудности филогенетических построений и субъективность в выделении крупных таксонов ранга выше рода, Майр, тем не менее, изначально считал их объективными (Mayr, 1942, p. 278). Несопоставимость результатов микро- и макроэволюции уже в начале 1940-х гг. он объяснял комбинаторикой одних и тех же факторов (малые мутации, плейотропное действие генов, полигенность признаков, отбор и т. д.), действовавших 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. Этих факторов для него было достаточно при объяснении других «законов» или явлений (ортогенез, увеличение размеров в филогенетических линиях, конвергентность эволюции, нарастающая специализация, необратимость и т. д.), приводимых Шиндевольфом. «Роковую ошибку сальтационистских концепций», включая типострофизм Шиндевольфа, Майр усматривал в том, что «они оперируют с мутантными особями», в то время как «именно локальная популяция

приспосабливается к новому образу жизни и приобретает новые экологические предпочтения» (Майр, 1974, с. 388). Считая, что каждый крупный таксон возникает как локальная популяция какого-то вида, который соответственно является потенциальным пионером макроэволюции, Майр полагал, что основная ошибка Шиндевольфа и других его сторонников заключается в непонимании того, что «происхождение новых типов, происхождение новых морфологических и других биологических признаков и происхождение высших таксонов — это просто три разных аспекта одной и той же проблемы» (там же, с. 389). Вскоре после публикации главного труда Шиндевольфа Майр предложил гипотезу генетической революции, в которой попытался описать генетический механизм быстрого образования вида нового типа, порою резко отличающегося от родительской формы и способного сменить адаптивную зону (Mayr, 1954). Писал Майр и о различных путях мгновенного видообразования на базе полиплоидии, гибридизации, крупных мутаций у агамных видов, по существу, сводя к минимуму свои разногласия с Шиндевольфом в проблемах макроэволюции. Не столь велики были расхождения между ними в трактовке типа. Шиндевольф отнюдь не считал высшие систематические категории чем-то подобным архетипам морфологов-идеалистов. Для него, как и для Майра, тип был лишь совокупностью признаков данного таксона.

В 1950–1960-е гг. к трудам Шиндевольфа не раз обращался Г. Геберер (Heberer, 1959). В отличие от Шиндевольфа тип у Геберера отличался от предкового лишь добавлением одного или нескольких ключевых признаков, а типогенез любого филума он представлял как постепенную суммацию адаптивных новшеств. По мнению Геберера, реальная картина смены фаз расцвета, прогресса, регресса и вымирания таксонов, прослеженная им на уровне таких крупных таксонов, как трилобиты, аммониты, брахиоподы, амфибии, рептилии, очень далека от построений Шиндевольфа. Еще хуже укладываются в них филогенез мелких таксономических единиц. Новые палеонтологические находки, как и данные генетики, согласно Гебереру, также не подтверждают постулат о каких-то особых механизмах эволюции, будь то протогенез, макромутации или преадаптации. Кроме того, для него оставалось неясным, что Шиндевольф понимает под типом и, соответственно, под типогенезом, и какого ранга таксономические группы появляются в результате типогенеза. По мнению Геберера, бессмысленно говорить о типе как комплексе признаков, поскольку у каждой группы можно найти смесь примитивных и прогрессивных черт. В качестве примеров он приводил наличие некоторых признаков рыб и рептилий у ихтиостег, признаков рептилий и амфибий у сеймурии, признаков рептилий и птиц у археоптерикса.

Геберер по-прежнему был уверен, что неполнота палеонтологической летописи обусловлена отсутствием ископаемых остатков, а не скачкообразным возникновением новых категорий. Этот вывод Геберер подкреплял расчетами возможного количества индивидов в той или иной группе, жившей в прошлом, и показывал, что из десятков триллионов индивидов до нас доходит, как правило, один или два экземпляра. Большая скорость преобразований и мелкие размеры популяций в быстро эволюирующих группах сводят к минимуму вероятность нахождения промежуточных форм, а мозаичный характер эволюции

существенно затрудняет поиски форм. Ведь переходная группа может быть продвинута по одним признакам и отставать от близкородственных групп по другим. Так, например, у многих групп рептилий, в частности терапсид, можно найти признаки млекопитающих. Против типогенеза говорят и непрерывные филогенетические линии лошадей. Он был уверен, что эта тенденция заполнения пробелов в палеонтологической летописи будет продолжена в дальнейшем. Приводил Геберер и традиционные возражения с точки зрения генетики о малой вероятности внезапного возникновения «многообещающих монстров» и завоевания ими новой экологической зоны (см. подробнее гл. 11).

Начиная с 1949 г. особое внимание эволюционным работам О. Шиндевольфа уделял Симпсон (Simpson, 1949, 1952, 1953). К тому времени их обоих рассматривали как самых крупных палеонтологов середины XX в., возглавлявших различные направления в эволюционной теории (Green, 1958). Сам Симпсон по-прежнему высоко ценил заслуги своего соперника не только в области палеонтологии, но и в подготовке современного синтеза. В обзоре двух книг Шиндевольфа (Schindewolf, 1950a, b) Симпсон (Simpson, 1952, p. 388–389) напомнил: «Шиндевольф в небольшой книге, опубликованной в 1936 г., впервые попытался осуществить подлинный всеобъемлющий синтез эволюционной генетики и палеонтологии. Для того времени это было оригинальное и блестящее достижение... Его пионерская работа стала стимулом к современному синтезу, против которого он сейчас столь яростно возражает». Тремя годами раньше аналогичную мысль Симпсон высказал в обзоре эволюционных взглядов трех немецкоязычных авторов (Б. Ренша, О. Шиндевольфа и В. Циммерманна), рассматривая их всех троих как немецких протагонистов эволюционного синтеза (Simpson, 1949).

Вместе с тем в 1950–1970-е гг. Симпсон критиковал Шиндевольфа за типострофы, протогенез, ортогенез, жизненные циклы таксонов и т. д. Считая типологическое мышление одной из главных основ типострофизма, Симпсон неоправданно причислял Шиндевольфа к сторонникам идеалистической морфологии, не дифференцируя его трактовку вида от воззрений Э. Дакке. Симпсон отвергал представление о типе как некой «исходной форме», из которой путем многочисленных метаморфоз происходит множество сходных форм и индивидов, и заявлял, что архетипы и «подобные морфологические верования» не имеют права на существование в современной палеонтологии, поскольку не несут никакой эвристической ценности (Simpson, 1961, p. 49).

В отличие от Шиндевольфа Симпсон до конца своих дней считал, что, несмотря на неполноту палеонтологической летописи, палеонтология продолжает служить фактическим базисом для дарвинизма, который неоправданно обвиняют в градуализме. В начале 1970 г. в связи с возрастанием популярности эктогенетического неокатастрофизма и различных гипотез о причинах массового вымирания животных и растений в геологическом прошлом Симпсон вновь обратился к трудам О. Шиндевольфа как наиболее авторитетного его представителя (Simpson, 1970). Он отвергал положение о том, что резкое увеличение темпов эволюции носило общепланетарный характер, и считал весьма гипотетичной предполагаемую синхронность крупных преобразований поверхности Земли и органического мира. Само существование «революционных» периодов в истории органического мира требует более глубокого обоснования

и разъяснения. Хотя на границах многих геологических периодов и происходили крупные преобразования флоры и фауны, вымирание и образование новых таксономических групп продолжалось на протяжении всей истории жизни. Он не был согласен с Шиндевольфом в том, что какой-то один абиотический фактор, как то вспышка сверхновой звезды, мог вызвать массовые вымирания организмов, принадлежащих к самым различным таксономическим группам и населявших различные экологические зоны. Исчезновение старых и появление новых экологических зон, по мнению Симпсона, само по себе ведет к увеличению скоростей образования крупных таксонов. Поэтому он считал неправомерными ссылки на решающее эволюционное значение таких факторов, как постулируемое Шиндефольфом усиление интенсивности мутагенеза под влиянием космической радиации (см. подр.: Колчинский, 2002, с. 394–424).

По мнению Симпсона, при выделении периодов крупных преобразований флор и фаун Шиндевольф, как и его многочисленные последователи, не учитывали фактическое различие между периодами больших и малых скоростей эволюции (Simpson, 1953). Между тем требуется максимально полная информация об отношении общего числа таксонов, существовавших в отдельные периоды, к числу вновь возникших таксонов. Он считал ошибочным судить о скоростях эволюции лишь по времени появления в палеонтологической летописи новых таксонов, которое на самом деле может быть и результатом подлинного новообразования, и следствием миграции, и просто итогом счастливого сочетания тафономических факторов. Вместе с тем Симпсон призывал с максимальным вниманием относиться к эволюционным воззрениям Шиндевольфа, которого считал палеонтологом с «большой эрудицией и тонким теоретическим умом» (ibid, p. 237).

Расхождение в позициях Симпсона и Шиндевольфа привлекло внимание видного английского философа М. Грин, которая, проведя их сравнение, пришла к выводу о неудовлетворительности обеих позиций с логической точки зрения и предложила их объединить с учетом трансцендентного метода И. Канта (Green, 1958). Эта статья вызвала возражения орнитолога В. Бока и палеонтолога К. Валерта (Bock, Wahlert, 1963), которые указали, что Грин, будучи философом, не смогла раскрыть реальные различия двух теорий, так как утверждения Шиндевольфа принимала за истину в конечной инстанции. Подвергая критике оценки Грин, авторы ответа старались показать, что представления Шиндевольфа о типе, сальтациях, ортогенезе и так далее не соответствуют представлениям современной генетики, систематики и палеонтологии. В том же номере палеонтолог Л. Ван Вален также возражал против принижения роли естественного отбора, отметив низкую вероятность возникновения крупного морфологического новшества в результате изменений на ранних стадиях онтогенеза (Van Valen, 1963). К. Картер упрекал Шиндевольфа за игнорирование сведений всех других областей эволюционной биологии, кроме палеонтологии (Carter, 1963).

С позиций классического дарвинизма критиковал типострофизм советский палеонтолог Л. Ш. Давиташвили (1966, с. 88), отнеся его к разряду финалистических концепций. Как финализм оценивал взгляды Шиндевольфа историк эволюционного учения В. И. Назаров (1984), хотя сам Шиндевольф всегда подчеркивал свое неприятие финализма. Немецкий исследователь

С. Ваппler посвятил книгу критике теорий макроэволюции, где основное внимание уделил концепции Шиндевольфа (Wappler, 1973). Отмечая существование целого комплекса факторов эволюции, из которых одни входят в состав каузальных, а другие кондициональных связей, он усматривал недостаток типострофизма Шиндевольфа в попытках свести детерминацию эволюции лишь к одному из них. Поверив в многообещающих монстров как в главный фактор типообразования, Шиндевольф тем самым ограничил собственные возможности в реконструкции каузальных причин макроэволюции на базе всего комплекса отраслей эволюционной теории.

Не только сторонники СТЭ выступали с критикой взглядов Шиндевольфа. Насколько проблематичными для его современников были понятия «типострофа», «типостаз» и «типолиз», видно из обзора в рамках специального симпозиума, состоявшегося в Элпасо (Henbest, 1952). Так в докладе Ф. Купера и Вильямса на основе анализа 1200 родов брахиопод было показано многократное наступление фаз расцвета в различных группах. Графическое изображение циклического филогенеза не раз было проверено и в трудах крупнейшего немецкого палеозоолога А. Г. Мюллера, взгляды которого не слишком отличались от воззрений Шиндевольфа (Müller, 1955). Тем не менее, стратиграфически обработав громадный материал по трилобитам, наутилоидеям, аммонитам, брахиоподам и рептилиям, Мюллер показал, что графически наблюдается только приблизительное сходство с представлениями Шиндевольфа. Оказалось, что каждая группа имеет не одно, а множество фаз расцвета; неоднократно наступали и фазы упадка. По мнению Мюллера, их только при большом воображении и схематизации можно представить как чередование циклов Шиндевольфа. Филогенез более мелких систематических групп еще меньше похож на схему Шиндевольфа. Не усматривал Мюллер и никакой внутренней обусловленности перехода от цикла к циклу. Наступят ли циклы расцвета, регресса, прогресса или стазиса, зависит не от внутренней детерминации филогенетических событий, а от общего взаимодействия факторов эволюции, действовавших в определенной среде.

Позднее видный американский палеонтолог Н. Ньюэлл (Newell, 1967) проанализировал данные о первом и последнем появлении в ископаемом состоянии по 225 семействам из всех крупных групп. Построенная кривая показала интенсивное вымирание в позднем кембрии, позднем девоне, поздней перми, позднем триасе и меле. Это сильно отличалось от графиков Шиндевольфа. По мнению Ньюэлла, не внутренние, а внешние факторы играли важную роль в исчезновении немногих ключевых видов среди наземной или морской фаун, а также внедрение новых форм. Такие нарушения уже устоявшихся и сбалансированных экологических взаимоотношений вызывают цепную реакцию, нарушающую всю пирамиду жизненных форм и всю систему биоценотических связей. Развиваются процессы массового вымирания, одновременно охватывающие как наземных, так и морских животных. При этом вымиранию вида предшествует сокращение его плотности и географического ареала. В итоге окончательная судьба вида предопределяется внутрипопуляционными факторами, после того как произошло резкое сокращение численности вида под воздействием внешних факторов.

Данное Шиндевольфом графическое изображение эволюции таксонов в виде постоянных по толщине прямых линий, проведенных от точки возникновения до точки вымирания, по мнению Э. Кауфмана (1986), дает неверное толкование событий. Оно скрывает подлинную динамику видообразования, колебания в разнообразии таксонов, в скорости вымирания. Изображая подсемейства аммонитов в виде прямых линий, Шиндевольф сделал вывод о том, что в конце мела произошло их массовое вымирание. Однако более детальный график показывает, что их эволюционный пик достигается к середине мела, тогда же берет начало и их сильное вымирание, а к позднему мелу, то есть к маастрихту, сохраняются лишь отдельные роды и виды, и их вымирание отнюдь не было столь драматичным, как это изображал Шиндевольф. Подробный анализ динамики вымирания аммонитов, рептилий, рудистов, склерактиний и других групп организмов на границе мела и кайнозоя убедили Кауфмана, что существование глобальных катастроф, охватывающих различные в систематическом и экологическом отношении группы организмов, не доказано. Важные данные о различии во времени вымирания теряются на примитивных графиках. В них не учитываются случаи, когда исчезали представители практически уже угасших ветвей. Между тем около 90 % пограничных разрезов самого верхнего мела и самого нижнего плеоцена из-за регрессивного несогласия дают расхождения около 2,5 млн лет. Кауфман показал, что каждая группа мела вымирала в силу специфического сочетания факторов, действовавших в соответствии с различиями в адаптивной стратегии и различными уровнями экологической устойчивости у каждой группы.

Неоднозначную оценку встретила и гипотеза Шиндевольфа о космических факторах макроэволюции. Развивая гипотезу О. Шиндевольфа, астрофизики В. И. Красовский и И. С. Шкловский (1957) объясняли причины макроэволюции тем, что Солнечная система, передвигаясь в Галактике, периодически попадала в такие области, где плотность космического излучения в десятки и сотни раз превышала плотность современной космической радиации. Усиление космической радиации влекло за собой «серьезные биологические и прежде всего генетические последствия», вызывая вымирание долгоживущих и специализированных организмов с небольшой численностью популяций и давая стимул бурной эволюции других животных и растений вследствие появления крупных полезных мутаций. Некоторые палеонтологи тоже поддержали эту гипотезу (Liniger, 1961; Boureau, 1972; Рассел, 1986).

В то же время она встретила резкую критику и в целом отрицательную оценку (Müller, 1955; Степанов, 1959; Heberer, 1959; Simpson, 1970; и др.). В статье, специально посвященной этой гипотезе Шиндевольфа, Н. Ньюэлл (Newell, 1967) посчитал маловероятным, чтобы внезапное увеличение дозировки космической радиации могло вызвать одинаково грандиозные последствия и для наземных, и для водных организмов. По его мнению, водные организмы в значительной степени защищены от губительного воздействия космического излучения, возрастание которого именно в периоды крупных перестроек биосферы не доказано. Ссылаясь на данные генетики о патологическом характере большинства мутаций, он не верил, что лавинообразное усиление мутационного процесса может стимулировать эволюцию.

Были и сторонники идей Шиндевольфа. Авторы и сторонники прерывистого равновесия в критике СТЭ не раз апеллировали к его трудам. Так, например, Д. Рауп и Дж. Сепкоский (Raup, Sepkosky, 1982) проанализировали около 3000 семейств морских организмов от поздней перми до плеоцена и выявили 12 максимумов вымирания с периодичностью примерно в 26 млн лет. Около 26 млн лет составляют максимумы скоростей вымирания для обширной выборки из почти десяти тысяч ископаемых родов, вымерших в течение 1 млн лет. Подобную периодичность авторы связывали с климатическими изменениями, вызванными космическими причинами, будь то изменения в интенсивности солнечного излучения или же прохождение Солнечной системы через Галактику. Это побудило некоторых палеонтологов вновь пуститься на поиски каких-то астрономических факторов с периодичностью в 26 млн лет, которые пока, однако, не увенчались успехом.

Различные аспекты проблемы глобальных и региональных катаклизмов в истории Земли и органического мира были предметом многочисленных симпозиумов и конференций: «Организмы и континенты во времени» (1974; 1977) «Второй Североамериканский палеонтологический съезд» (1977) и др. Их участники в целом пришли к выводу, что нет оснований подвергать сомнению существование в истории Земли как массовых вымираний организмов, так и относительно внезапных обновлений флоро-фаунистических комплексов. Однако задача заключается в том, чтобы, опираясь на принципы униформизма, восстановить характер и масштабы происшедших новообразований и соотнести их с современными геологическими, климатическими и эволюционными событиями. Следы прошлых событий запечатлены в ископаемых остатках. Однако без знания современности мы не можем расшифровать их. Таким образом, основной тезис Шиндевольфа о том, что только палеонтология может дать ключ к познанию прошлого, оставлен современными палеонтологами и эволюционистами (Катастрофы..., 1986).

В целом, значительная часть архитекторов и сторонников СТЭ в 1950–1960-е гг. серьезно отнеслась к его идеям о различии механизмов микро- и макроэволюции, о протогенезе, о причинах глобальных смен флор и фаун и т. д., о необходимости синтеза палеонтологии с биологией развития, генетики с теорией естественного отбора, и старалась их как-то осмыслить, сравнивая с другими концепциями макроэволюции. На труды Шиндевольфа всегда ссылались с уважением, а многие добытые им факты и сформулированные положения в преобразованном виде вошли в ряд обобщающих сводок по СТЭ, в частности о реальности разрывов в палеонтологической летописи, о резком возрастании скорости эволюции, о преадаптивных фазах макроэволюции и экологическом вакууме как необходимом условии для эксплозивной эволюции и радиации. В любом случае, методы прививки иммунитета против сальтационизма, описанные Гоулдом, оказались явно неэффективными. Во время дискуссии вокруг вопросов, поднятых авторами концепции прерывистого равновесия, оказалось немало палеонтологов, эмбриологов и генетиков, согласных с его идеями о незавершенности эволюционного синтеза, о возможности палеонтологии активно участвовать в изучении причин эволюции и форм видообразования, об особен-

ностях механизма макроэволюции, о «многообещающих монстрах» т. д. (Gould, 1977; Eldredge, 1985, 1989 и др.).

В то же время дискуссии вокруг концепции «прерывистого равновесия», выдвинутой американскими палеонтологами С. Гоулдом и Н. Элдриджем (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977), показали, что униформистские приемы остаются пока единственным инструментом, с помощью которого нам удается прочитать палеонтологическую летопись, выявить надежные свидетельства и описать катастрофы. Насколько эти события и их причины выходят за границы наших современных знаний о мире, настолько «новый униформизм» и градуализм отличаются от старого униформизма. Отличие состоит в том, что теперь прошлое таксона может стать средством познания его современного положения в органическом мире. Это позволяет рассматривать катастрофы как постоянно действующий природный фактор. И в утверждение последнего положения свой вклад внес и О. Шиндевольф.

«Осень патриарха»

Шиндевольф подготовил блестящую школу палеонтологов-эволюционистов, игравших видную роль в развитии разных отраслей эволюционной палеонтологии и сохранивших высокую репутацию возглавляемого им Института геологии и палеонтологии Тюбингенского университета как центра не только немецкой, но и всей европейской палеонтологии. После ухода Шиндевольфа на пенсию Институт возглавил его ученик А. Зайлахер, крупный специалист в области эволюционной и экологической палеобиологии, оказавший большое влияние на формирование взглядов одного из соавторов концепции прерывистого равновесия С. Гоулда. Затем директором Института стал другой ученик Шиндевольфа Й. Видман, который, как и Шиндевольф, был крупнейшим специалистом по меловым аммонитам. С 1984 г. в Институте работал ученик А. Зайлахера, крупный специалист по позвоночным и историк науки В.-Э. Райф, который хотя и был сторонником СТЭ, но сделал очень много для пропаганды научного наследия Шиндевольфа (Schock et al., 2010, p. 94–98). В значительной степени благодаря В.-Э. Райфу англоязычный читатель смог ознакомиться по английскому переводу с книгой Шиндевольфа «Главные проблемы палеонтологии», которая вышла в США и Англии спустя 22 года после смерти великого биолога-эволюциониста. Таким образом, через линию Сайлехера и Гоулда становится ясно, каким образом идеи Шиндевольфа обрели популярность в 1970–1990-е гг. Сам Шиндевольф до конца своих дней оставался в строю, постоянно публиковался, выступал с докладами и пользовался огромным уважением в сообществе немецких палеонтологов, где многие были его учениками, а другие в той или иной степени испытали воздействие его оригинальных взглядов. Однако он продолжал интенсивно работать над фундаментальными проблемами систематики, палеонтологии и эволюционной теории и их методологии, критически воспринимая многие свои прежние взгляды, пересматривая или даже коренным образом изменяя ключевые положения типо-

строфизма, отвечая на критику и выдвигая новые гипотезы (Schindewolf, 1966, 1969, 1970). В зрелые годы он сохранял азарт молодого исследователя.

В год своей отставки Шиндевольф сделал доклад «История Земли и история духа», опубликованный в том же году в виде небольшой книги (Schindewolf, 1964). В ней он доказывал, что геология и палеонтология являются историческими науками и что история Земли, история органического мира и история человечества имеют общие черты помимо необратимости, которые не требуют никакого объяснения, так как являются неотъемлемым и существенным признаком всякого исторического процесса. Главной среди них он называл цикличность, утверждая, что цикличность развития — закономерность не только в эволюции живого, но и в неорганическом мире и в истории культур. В качестве доказательств этого положения он ссылался на труды своего учителя Г. Штилле, немецкого философа О. Шпенглера и английского историка и философа А. Тойнби, автора многотомного фундаментального труда о развитии различных культур и др. Упоминал Шиндевольф и об аналогичных взглядах Э. Геккеля, выделявшего три стадии в филогенезе каждой группы: стадию подъема, соответствующую юности в индивидуальном развитии, стадию расцвета (т. е. зрелости) и стадию дегенерации (т. е. старости).

Через два года Шиндевольф постарался переосмыслить место палеонтологии в системе естественных и гуманитарных наук (Schindewolf, 1966). Обращаясь вновь к предложенной неокантианцем В. Виндельбандом классификации наук на идиографические и номотетические, Шиндевольф на этот раз пришел к выводу, что палеонтологию нельзя отнести ни к одной из них. Теперь он считал, что она входит в третью группу наук, названную им номографической, которые занимают промежуточное положение между идиографией как описанием уникальных событий и номотетикой как познанием законов природы. Шиндевольф признал справедливой критику В. Гросса, упрекавшего его в том, что он неоправданно выходит за пределы самой палеонтологии и пытается теоретизировать о движущих силах эволюции, выборочно используя для обоснования своих гипотез данные наук, изучающих современную эволюцию. Теперь задачи палеонтологии Шиндевольф ограничивал тем, чтобы объяснять описанное, то есть палеонтология должна дать объясняющее описание (erkärende Beschreibung) эмпирически установленных правил (Regelhaften). По его мнению, палеонтолог не может претендовать на каузальный анализ событий прошлого и должен ограничиться тщательным морфологическим анализом ископаемых остатков, критически раскрыть филогенетические связи и дать четкие формулировки возможных правил (Regelhaftigen). Такую позицию он считал не отказом от главной цели всякой науки, а лишь осознанием палеонтологией пределов своих познавательных возможностей.

О существенных изменениях во взглядах ученого можно судить по небольшой, но очень содержательной книжке «О типах в морфологической и филетической биологии» (Schindewolf, 1969), ставшей его последней прижизненной монографией по вопросам эволюции. Она базировалась на огромном количестве новейшей литературы не только в области палеонтологии, но и генетики, биологии развития и эволюционной теории. Видное место в ней занимают труды архитекторов СТЭ (Ф. Г. Добржанский, Г. Геберер, С. Райт, Б. Ренш,

Э. Майр, Дж. Г. Симпсон, Дж. Хаксли и др.), тщательно проработанные и использованные автором для обсуждения проблемы соотношения микро- и макроэволюции, их движущих сил и закономерностей. Крупнейший палеонтолог своего времени и беспрекословный авторитет в немецком сообществе биологов-эволюционистов, которого долгое время считали главным оппонентом СТЭ, с большим достоинством и юмором отвечал на критику, особенно советских философов и историков науки. Он отказался от многих прежних ключевых положений и понятий (ортогенез, фазы, циклы), в том числе и от созданных им понятий «протогенез», «типострофа», «типостаз», «типолиз» и т. д. Вместо скачкообразного, внезапного возникновения он говорил отныне об ускорении образования типов (Beschleunigte «Typen»-Bildung) (1969, S. 34–52).

Отечественные авторы обычно не упоминают об этой книге Шиндевольфа. Между тем, она — свидетельство тех громадных изменений, которые произошли в его трактовке эволюции под влиянием знакомства с работами по СТЭ, которые ранее были для него недоступны. Хотя значительное место в книге занимает дискуссия со сторонниками СТЭ, Шиндевольф старался доказать, что большинство его представлений в области макроэволюции по существу не отличается от представлений Дж. Г. Симпсона о квантовой эволюции, о неравномерности темпов эволюции и о ее ускорении в период возникновения новых типов и их адаптивной радиации, о разных типах перестроек онтогенеза и их роли в эволюции А. Н. Северцова, о разных направлениях эволюции А. Н. Северцова, Б. Ренша, Дж. Хаксли и многих других, Г. Геберера об аддитивном типогенезе и т. д. Единственное, что он не мог принять, это постулат об адаптивном характере всякого эволюционного события, особенно приводящем к формированию признаков, характерных для крупных таксонов. Он не находил в палеонтологической летописи доказательств, что такие признаки были частными приспособлениями к конкретным экологическим условиям, но доказали затем свое более общее значение при завоевании новых адаптивных зон. Для него было непонятно, каким образом оценивать тот или иной признак как приспособление к конкретным экологическим условиям, если о среде, в которой он формировался, ничего не известно. Шиндевольф подчеркивал, что ископаемые популяции нам известны не по биоценозам их обитания, а по местам их захоронения, то есть по тафаценозам (Taphozönosen) или некроценозам (Nekrozönosen) (ibid, S. 54).

Опровергая положение об адаптивном значении организационных признаков, Шиндевольф детально разобрал многочисленные примеры образования новых «типов» и ускоренной эволюции (плацентарные млекопитающие, рукокрылые, грызуны, непарнокопытные, хищники и др.). Характерно, что на этот раз свои выводы Шиндевольф строил в основном на примерах, почерпнутых из работ А. Вуда, Г. Дженсена, И. Радинского, А. Ромера, Дж. Г. Симпсона, а о своих излюбленных кораллах и головоногих, за исключением гониатитов (ibid, S. 57), почти ничего не говорил. Особенно подробно разбирает он происхождение птиц и в свете новейших палеонтологических находок переходных форм между рептилиями и птицами (ibid, S. 19–28) уже говорит о метафорическом звучании своего крылатого выражения «первая птица вылупилась из яйца рептилии» (ibid, S. 32). Шиндевольф по-прежнему возражал против упрощенных актуалистических процедур, связанных с механической экстраполяцией

знаний, полученных на современных популяциях, на эволюционные события, разворачивавшиеся в масштабах геологического времени. Демонстрируя готовность принять основные положения СТЭ, и прежде всего учение о микроэволюции, Шиндевольф вместе с тем считал, что методологии и философии СТЭ недостаточно, чтобы полностью описать все стороны эволюции: «Никто сегодня не сомневается в том, что популяция является основной единицей эволюции, и так же вероятно, что из рас и видов возникают группы более высокого ранга, роды, семейства, отряды и так далее. Однако для характеристики этих категорий нам нужна более широкая система понятий; ведь жизнь не предстает перед нами в качестве дикой, безграничной, растекающейся во все стороны популяционной каши. ... Каждый индивид популяции в своей организации воплощает типические принципы общей иерархии, к которой он принадлежит» (1969, S. 14). Подтверждение этому он находил в системе организмов, которая представляет собой ступенчатое морфологическое сходство форм в иерархическом распределении таксонов. По его мнению, и типологическое, и популяционное мышление являются оправданными, но каждое из них может быть полезным только при решении конкретных проблем (jede an ihrem Platze).

Шиндевольф показал, что Майр не был прав в критике современного типологического мышления, которое отнюдь не связано с признанием неких архетипов, планов строения как реальных категорий в духе платоновских идей. Для него «типология — это способ мышления и выражения, свойственный морфологии, систематике и филогении» (ibid, S. 5.). Она остается необходимой в этих науках, так как популяционно-генетические представления о биологическом виде не работают при выделении видов ископаемых. В этой работе Шиндевольф трактует «тип» в духе номинализма и постоянно подчеркивает условность самого понятия, заключая везде это слово в кавычки. Признавая, что популяционно-генетическое определение новой систематики более точно, чем прежние морфологические критерии, Шиндевольф отмечал, что его практически невозможно использовать при классификации большинства современных видов, а к ископаемым оно в принципе неприменимо. С некоторой долей иронии он показывает, что ни Симпсон, ни сам Майр не могли обойтись без понятия «тип». Последний в книге «Зоологический вид и эволюция» прибегал к нему всякий раз, когда выходил за пределы популяционной генетики и начинал говорить «о новом типе, новой более высокой категории», о «происхождении нового типа» и т. п. (ibid, S. 71).

Шиндевольф признал, что его ранние представления о возникновении ключевых признаков крупных филогенетических групп в результате появления резкого мутирования отдельных особей сложились в процессе длительного общения с Р. Гольдшмидтом в конце 1920-х — начале 1930-х гг. в Берлине (ibid, S. 69). К настоящему времени они не нашли подтверждения в экспериментальной биологии. В целом он пришел к тем же выводам, что и большинство генетиков 1960-х гг., и считал свои прежние возражения сторонникам СТЭ по этому вопросу неверными. В то же время Шиндевольф предупреждал, что не следует думать, будто бы «благодаря СТЭ мы можем объяснить всё» (ibid), и возражал теперь против переноса генетической терминологии в филогенетику. Не видел он смысла и в предложении В. Хеннига создавать экспериментальную филогенетику.

В целом в этой книге патриарх немецких палеонтологов проявил уникальную способность на склоне лет критически отнестись к своим прежним взглядам и внести в них принципиальные изменения в связи с развитием науки. Между первыми его трудами, написанными с позиций неокатастрофизма, и последней книгой, в которой были сделаны важные шаги по синтезу СТЭ и сальтационизма, лежит почти полувековой путь полевых и музейных исследований и скрупулезного анализа разнообразной литературы в поисках надежных фактов и аргументов. И эта интенсивная творческая деятельность одного из крупнейших палеонтологов XX в. наложила отпечаток на дискуссии и контекст становления и развития современного эволюционного синтеза.

Важно отметить, что Шиндевольф до последних дней внимательно следил за всеми откликами на свои труды. Удивительно, но уже в книге 1969 г. он ссылался на краткие тезисы Т. А. Лукиной, напечатанные в декабре 1968 г. в рамках региональной конференции в Ленинграде. С юмором Шиндевольф реагировал на всякие попытки критики по идеологическим соображениям. Комментируя высказывания Л. Ш. Давиташвили о том, что западные биологи, не знакомые с диалектическим материализмом, якобы не могут судить об эволюции, Шиндевольф с ехидцей заметил: «Как же обстоит при этом с Ч. Дарвином?» (ibid, S. 72).

Заключение

На протяжении почти полувека Шиндевольф разрабатывал доктрину неокатастрофизма, в которой пытался объединить представления о макромутациях, ортогенезе, автогенезе, циклизме, естественном отборе, типе как реальной единице и тому подобном и которая доминировала почти четверть века в послевоенной немецкой биологии. Признавая роль дарвиновских факторов эволюции, Шиндевольф отводил им долгое время явно подчиненное значение. Столкнувшись с трудностями в доказательствах в пользу развиваемых им гипотез об автогенных причинах макроэволюции, Шиндевольф принял учение о микроэволюции и пытался найти точки соприкосновения своих воззрений на макроэволюцию с концепциями, разрабатываемыми в СТЭ. Весь опыт изучения макроэволюции и истории эволюционных идей, в конечном счете, привел его к убеждению, что наши знания о каузальных основах эволюции, полученные путем экспериментального изучения современных процессов, не должны игнорироваться палеонтологами. В то же время он возражал и против актуалистических приемов их использования. В распоряжении эволюционной теории и генетики в конце 1960-х гг. еще не было достаточно надежных данных о возможности ускоренного возникновения видов и таксонов более высокого порядка. Парадоксальность ситуации состоит в том, что буквально через несколько лет после смерти Шиндевольфа уже сами сторонники СТЭ начали отводить макромутациям, полиплоидии, гибридизации и тому подобному все большую и большую роль в эволюции.

Несмотря на то что главные положения эволюционной концепции Шиндевольфа оказались неверны и, в конечном счете, были оставлены и в самой Германии, она остается примером всеобъемлющего эволюционного синтеза,

осуществленного вне рамок СТЭ и открыто противопоставленного ей в период ее доминирования в англо-американском языковом пространстве.

В своих последних работах Шиндевольф (Schindewolf, 1969) не раз говорил, что его прежние представления о том, что ключевые признаки таксонов высокого ранга восходят к крупным мутациям и что размер вновь образованного таксона зависит от размера мутаций, не подтвердились и что он практически пришел к взглядам на микроэволюцию, близким СТЭ. В то же время, признавая правильность трактовок в рамках СТЭ современных эволюционных процессов, Шиндевольф не согласился с безграничными возможностями экстраполяции в прошлое ныне действующих факторов и закономерностей эволюции, а также с положениями о градуальном и адаптивном характере макроэволюции. Его идеи о направленности эволюции подтверждаются многочисленными данными о различных геномных, конструктивных и прочих ограничениях — запретах эволюции, канализирующих филогенез многих групп (Сутт, 1974).

Как и многие другие выдающиеся немецкие биологи, Шиндевольф понимал, что эволюционная теория его времени далека от своего завершения и что большая часть эволюционного дискурса печально запутана, особенно неоламаркистскими принципами. Вслед за Р. Ведекиндом он сначала наивно верил, что достаточно использовать генетику для трактовки проблем эволюционной палеонтологии, чтобы коренным образом изменить ситуацию. С позиций сегодняшнего дня Шиндевольф был на стратегически верном пути с инновационной идеей о мутациях, воздействующих на онтогенез, но использование терминологии Гольдшмидта мало помогло понять реальные проблемы генетики морфогенеза, а также роль гетерохронии и аллометрии в эволюции (Laubichler, Niklas, 2009).

Концепция Шиндевольфа формировалась в научном сообществе Германии в период между двумя мировыми войнами, когда традиционные для немецкой культуры ценности трансформировались под влиянием национал-социалистической идеологии. Большинство немецких биологов — сторонников недарвиновских концепций (идеалистической морфологии, типологии, сальтационизма, ортогенеза и циклизма) отдали дань эпохе и включили в свои труды национал-социалистические идиомы, а многие из них, как О. Абель и К. Бойрлен, активно включились в пропаганду идей нацизма. Не сильно от них отличались и их оппоненты дарвинисты, ставшие немецкими протагонистами СТЭ. О. Шиндевольф оказался среди немногих, кто сумел не поддаться влиянию эпохи, остаться во всех своих сочинениях в рамках научных ценностей и вне доминирующих политических и научных парадигм. И прав был Д. Л. Степанов, назвав Шиндевольфа «наиболее видным и последовательным выразителем неокатастрофизма в современной палеонтологии» (1959, с. 12). Но таким он уже не был в конце жизненного пути, приняв многие положения СТЭ и положив начало синтезу дарвинизма и сальтационизма / неокатастрофизма.

Вместе с тем ему удалось обратить внимание на незавершенность синтеза, на нерешенность многих проблем в СТЭ и тем самым стимулировать поиски путей к новому синтезу. Громадная эрудиция в разных отраслях палеонтологии, детальное знание ископаемых аммонитов и кораллов, знакомство с последними достижениями биологии, строгая логика и последовательность

выводов, умение корректно вести дискуссию, преданность науке и ее ценностям характерны для всего творческого пути Шиндевольфа. Это заставляет исследователей и сейчас обращаться к его трудам. Вопросы, которые волновали Шиндевольфа, сейчас активно обсуждаются в разных отраслях эволюционной биологии. Это вечные проблемы о соотношении онтогенеза и филогенеза, о реальности крупных таксонов и их роли в эволюции; о причинах и формах трансформации типов, цикличности и направленности эволюции и т. д. При их обсуждении сегодня еще острее ощущается незавершенность эволюционного синтеза. И вряд ли кто-нибудь сейчас станет оспаривать тот факт, что максимальное участие палеонтологов в его совершенствовании необходимо для решения ключевой проблемы современной эволюционной теории, получившей название проблемы evo-devo (Davidson, 2006; Davidson, Erwin, 2006).

Литература

Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922. VIII + 306 с.

Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л. : Наука, 1974. 147 с.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., 1948. 605 с.

Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М. : Наука, 1966. 243 с.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М. : Наука, 1969. 440 с.

Дакке Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение // Новые идеи в биологии. СПб. : Образование, 1915. Вып. 8. С. 40–72.

Ежиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза // Успехи совр. биол. 1939. Т. XI. № 1. С. 217–240.

Ежиков И. И. «Протерогенез» Шиндевольфа // Успехи совр. биол. 1940. Т. 13. № 1. С. 164–167.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.

Катастрофы и история Земли: Новый униформизм / под ред. У. Берггрена, Дж. Ван Кауверинга ; пер. с англ. М. : Мир, 1986. 471 с.

Кауфман Э. Дж. Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 156–254.

Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.

Коробов А. И. Теоретические проблемы палеонтологии в интерпретации О. Шиндевольфа // Вопр. палеонтол. 1971. № 6. С. 24–32.

Красовский В. И., Шкловский И. С. Возможные влияния вспышек сверхновых на эволюцию жизни на Земле // Докл. АН СССР. 1957. Т. 116. № 2. С. 197–199.

Личков Б. Л. Движение материков и климаты прошлого Земли. Л. : Изд-во АН СССР, 1931. 133 с.

Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6. № 3. С. 157–182.

Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л. : Изд-во ЛГУ, 1965. 119 с.

Лукина Т. А. К развитию представлений о макроэволюции (эволюционные воззрения О. Г. Шиндевольфа) // Закономерности прогрессивной эволюции / под ред. К. М. Завадского. Л. : ЛО ИИЕТ АН СССР, 1972. С. 225–241.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М. : Наука, 1984. 284 с.

Павлов А. П. О некоторых еще малоизученных факторах вымирания животных // Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М. ; Пг. : Госиздат, 1924. (Современные проблемы естествознания ; кн. 17). С. 89–130.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции / пер. М. Л. Бельговского и В. В. Хвостовой ; авт. вступит. ст. А. А. Парамонов. Л. ; М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Соболев Д. Н. Наброски по филогении гониатов // Изв. Варшав. политехн. ин-та. 1914. Вып. 1. С. 1–194.

Соболев Д. Н. Геологические периоды // Природа. 1915. Июнь. С. 809–832.

Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь : Госиздат Украины, 1924. 203 с.

Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. 3. О причинах вымирания организмов. Киев : Книгоспілки, 1928. 74 с.

Степанов Д. Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней // Палеонтол. журн. 1959. № 4. С. 11–16.

Cymm T. Проблема направленности органической эволюции. Таллин : Валгус, 1994. 139 с.

Рассел Д. Э. Вымирание крупных рептилий в конце мела // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М. : Мир, 1986. С. 377–388.

Шиндевольф О. Стратиграфия и стратотип. М. : Мир, 1975. 136 с.

Abel O. Grundzüge der Palaobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart; Schweizerbart, 1912. XV + 708 S.

Abel O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena : Fischer; 1922. VIII + 643 S.

Abel O. Paläbiologie und Stammengeschichte. Jena : Fischer, 1929. 423 S.

Amrein M. Der Vogel aus dem Reptilienei. Eine Untersuchung von Otto H. Schindewolfs Evolutionstheorie. Bern; Bern Studies in the History and Philosophy of Sciences, 2010. 148 S.

Beringer C. Stammesgeschichte als historische Naturwissenschaft. Jena : Fischer, 1941. 40 S.

Beurlen K. Funktion und Form in der organischen Entwicklung // Naturwissenschaften. 1932. Bd 20. S. 73–80.

Beurlen K. Das Gesetz der Überwiderkeit des Todes in der Biologie. Breslau : Borgmeyer, 1933a. 114 S.

Beurlen K. Vom Aussterben der Tiere // Natur und Mus. 1933b. H. 1. S. 1–8 ; H. 2. S. 55–62 ; H. 3. S. 102–106.

Beurlen K. Der Aktualismus in der Geologie // Zbl. f. Min., Geol. und Paläont. Abt. B. 1935. H. 12. S. 521–526.

Beurlen K. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammslehre. Jena : Fischer, 1937. VIII + 264 S.

Beurlen K. u a. Die gegenwärtige Stellung der Paläontologie zu den Hauptproblemen der Stammesgeschicte // Paläontologische Zs. 1937. S. 167–176.

Bock W. J., Wahlert C. Two evolutionary theories // Brit. Journ. Philos. Sci. 1963. Vol. XIV. № 54. P. 140–146.

Boureau Ed. L'evolution de la biosphere dans les rapports a ves les radiations ionisantes // Ann. Sci. Univ. Besancon. Bot. 1972. № 12. P. 61–68.

Bubnoff S. von. Grundprobleme der Geologie: eine Einführung in geologisches Denken. Berlin : Bornträger, 1931. VIII + 237 p.

Bucher W. H. The Deformation of the Earth's Crust. Princeton, Princeton Univ. Press, 1933. 518 p.

Carter C. Two evolutionary theories. A further discussion // Brit. Journ. Philos. Sci. 1963. Vol. XIV. № 56. P. 345–349.

Cephalopods, present and past: Tübingen, 1985: 2nd International Cephalopod Symposium / ed. J. Wiedmann, Jürgen Kullmann.O.H. Schindewolf symposium, Tübingen; Stuttgart : E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1988. XIII + 765 p.

Dacqué E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin : Bornträger, 1921. VIII + 777 S.

Dacqué E. Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin : Bornträger, 1935. VIII + 476 S.

Davidson E. H. The Regulatory Genome: Networks in Development and Evolution. Burlington, MA : Academic Press, 2006. XI + 296.

Davidson E. H., Erwin D. H. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans // Science. 2006. Vol. 311. P. 796–800.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena : G. Fischer, 1943. 774 S.

Diener K. Paläontologie und Abstammungslehre. Berlin : De Gruyter, 1910. 140 S.

Dürken B. Vergleichende Entwicklungsmechanik. Bemerekung zum Arbeitsprogramm // Archiv f. der Entwicklungsmechanik. 1921. Bd. 41. S. 498–510.

Dürken B., Salfeld H. Die Phylogenese: Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung. Berlin : Bornträger, 1921. 59 S.

Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Übersetz. von Witta Lerche. Jena : Gustav Fischer, 1939. VIII + 252 S.

Ehrenberg K. Der heutige Stand der Abstammungslehre. Vorbemerkung // Palaeobiologica. 1939a. Bd. 7. S. 153–154.

Ehrenberg K. Paläozoologie, Stammesgeschichte und Abstammungslehre // Palaeobiologica. 1939b. Bd. 7. S. 196–211.

Eldredge N. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York : Oxford Univ. Pres., 1985. 237 p.

Eldredge N. Macroevolution Dynamics. New York, St. Louis ; San Francisco : McGraw-Hill Publishing Company, 1989. 228 p.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. San Francisco : Freeman Cooper, 1972. P. 82–115.

Federley H. Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? // Zs für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1930. Bd. 54. S. 20–50.

Festband Otto H. Schindewolf zur Vollendung seines 70. Lebensjahres am 7. Juni 1966 / Hrsg. J. Kullmann, J. Wiedmann. Stuttgart : Schweizerbart, 1966. XXVII + 554 S.

Fick R. Bemerkung über einige Vererbungslehren // Die Naturwissenschaften. 1925. Bd. 13. S. 524–529.

Goldschmidt R. Phisiologische Theorie der Vererbung. Berlin : Springer, 1927. VI + 247 S.

Goldschmidt R. Geographische Variation und Artbildung // Die Naturwissenschaften. 1935. Bd. 23. S. 169–176.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven : Yale Univ. Press, 1940. XI + 436 p.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven ; London et al. : Yale Univ. Press, 1982. XLII + 436 p.

Gould S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Mass.; London : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1977. XV + 501 p.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.

Gould S. Foreword // Schindewolf O. H. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution and Biological Systematics / ed. W.-E. Reif. Chicago ; London : The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII + 467 p.

Green M. Two evolutionary theories // Brit. Journ. Philos. Sci. 1958. Vol. IX. № 34. P. 110–127 ; № 35. P. 185–193.

Gross W. Paläontologische Hypothesen zur Faktorenfragen der Deszendenzlehre // Die Naturwissenschaften. 1943. Bd. 31. S. 237–245.

Haffer J. Beiträge zoologischen Systematiker und einiger Genetiker zur evolutionare Synthese in Deutschland (1937–1950) // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. Berlin, 1999. S. 121–150.

Harwood J. Styles of Scientific Thought: the German genetics community, 1900–1933. Chicago [etc.] : Univ. of Chicago Press, 1993. XIX + 423 p.

Heberer G. MakroMikrophylogenie // Der Biologe. 1942. Bd. 11. H. 7/8. S. 169–180.

Heberer G. Das Typenproblem in der Stammensgeschichte // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. S. 545–587.

Heberer G. Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen. Zweite Aufl. Stuttgart, 1959. Bd 2. S. 857–914.

Henbest Lloyd G. Distribution of evolutionary explosions in geologic time: a symposium. Cincinnati : Paleontological Sociery, 1952. 97 p.

Henning E. Vom Zwangsablauf und Geschmeidigket in organischer Entfaltung // Universität Tubingen. Rektoratsreden 1929. Tubingen : J. C. Mohr, Paul Siebeck, 1929. S. 13–39.

Henning E. Wesen und Wege der Paläontologie. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1932. IV + 512 S.

Hoernes R. Das Aussterben der Arten und Gattungen sowie der grosser Gruppen des Tier- und Pflanzenreich. Graz : Leuschner & Lubensky, 1911. VII + 255 S.

Hoßfeld U. Gerhard Heberer (1901–1973). Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert Berlin : VWB, 1997. 209 S. (Jb für Geschichte und Theorie der Biologie, Suppl.-Bd. 1). 207 S.

Kuhn O. Die Deszendenztheorie. Eine kritische Übersicht // Zs f. katolische Theologie, 1943. Bd. 67. H. 1. S. 45–74.

Laubichler M., Niklas K. The Morphological Tradition in German Paleontology: to Jaekel, W. Zimmermann and Otto Schindewolf // Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology / eds. D. Sepkoski, M. Ruse Chicago : Univ. of Chicago Press, 2009. P. 279–300.

Liniger H. Über das Dinosauriersterben in der Provence // Leben und Umwelt. 1961. Bd. 18. № 2. S. 27–33.

Mayr E. Systematics and the Origin of Species. New York : Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.

Mayr E. Change of genetic environment and evolutuion // Evolution as Process / eds. J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford. London : Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.

Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

Mayr E. Populations, Species and Evolution. An abridgement of Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.

Müller A. Der Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Jena: Fischer, 1955. 50 S.

Naef A. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte: kritische Betrachtungen über das sogenannte «biogenetische Grundgesetz». Jena : Fischer, 1917. 77 S.

Newell N. Catastrophism and the fossil record // Evolution. 1956. Vol. 10. № 1. P. 97–101.

Newell N. Revolutions in the history of life // Geol. Soc. Amer. Spec. Paper. 1967. Vol. 89. P. 63–91.

Pavlov A. P. Le Crétacé inferieur de la Russia et sa faune // Nouv. mém. de la société. Imp. des natur de. Moscou, 1901. T. XVI (21). Liv. 3. P. 1–87.

Plate L. Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Bd. I. Mendelismus. 2 Aufl. Jena : Fischer, 1932. 554 S.

Raup D. M., Sepkosky J. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. Vol. 215. P. 1501–1503.

Reif W.-E. Evoluionary theory in German paleontology // Dimensions of Darwinism. Cambridge / ed. by M. Green. Cambridge ; Paris : Univ Press & Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, 1983. P. 173–203.

Reif W.-E. The search for a macroevolutionary theory in German paleontology // J. Hist. Biol. 1986. Vol. 19. №. 1. P. 79–130.

Reif W.-E. Afterwords // Schindewolf O. H. N. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics. Chicago ; London : The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII. P. 435–454.

Reif W.-E. Deutschsprachige Palaontologie im Spannungsfeld zwischen Macroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920–1950) // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beitrage zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deuschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker & E.-M. Engels (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2). Berlin : VWB, 1999. S. 151–188.

Rensch B. Evolution above the species level. London : Methuen, 1959. XVII + 419 p.

Rieppel O. Karl Beurlen (1901–1985), Nature Mysticism, and Aryan Paleontology. Absract // J. Hist. Biol. 2011. May (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21559950, 4 дек. 2011).

Salfeld H. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen // Nachrihten von der Koeniglichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Goettingen (Mathematisch-physikalische Klasse). 1919. S. 1–19.

Schindewolf O. H. Über die Siphonalbildung der Ammonoidea // Sitzber. Gesellsch. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 32–42.

Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisephincten // Neues Jb. Miner. 1925. Bd 52. S. 309–343.

Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abhandl. der preuss. geol. Landesanst. Bd. 115. Berlin, 1929a. 102 S.

Schindewolf O. H. Ontogenie und Philogenie // Paläont. Zs. 1929b. H. 11. S. 54–67.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwicklunglehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin : Borntraeger, 1936. VII + 108 S.

Schindewolf O. H. Evolution im Licht der Paläontologie. Bilder aus der Stammesgeschichte der Cephalopoden // Jaenische Zs. f. Med. u. Naturwiss. 1942. Bd. 75. S. 134–386.

Schindewolf O. H. Grundfragen und Methoden der paläontologischen Chronologie. Berlin-Zehlendorf : Borntraeger, 1944. VI + 139 S. (2 ste Afl. — 1945, 3-te Afl. — 1948).

Schindewolf O. H. Wesen und Geschichte der Paläontologie. Berlin : Wiss. Editionsgesellschaft, 1948. 108 S.

Schindewolf O. H. Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie. Stuttgart ; Schweizerbart ; 1950a. 114 S.

Schindewolf O. H. Grundlagen der Paläontologie: geologische Zeitmessung; organische Stammesentwicklung; biologische Systematik. Stuttgart : Schweizerbart, 1950b. 505 + XXXII S. (2ste Afl. — 1980).

Schindewolf O. H. Grundlagen und Methoden der paläontologischen Chronologie. Berlin : Bornträger. 1950c. VIII + 152 S.

Schindewolf O. H. Evolution vom Standpukt eines Paläontologie // Eclog. geol. Helvet. 1952. Bd. 45. P. 374–385.

Schindewolf O. H. Über die möglichen Ursachen der globen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // Neues Jb. f. Geol. und Palaontol. 1954. H. 10. S. 457–465.

Schindewolf O. H. Über Mosaikentwicklung // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol. 1957. H. 1. S. 49–52.

Schindewolf O. H. Zur Aussprache über die großen Erdgeschichtlichen Faunenschnitte und ihre Verursachung // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol. 1958. H. 1–6. S. 270–279.

Schindewolf O. H. «Neue Systematik» // Paläont. Zs. 1962. Bd. 36. H. 1. S. 59–78.

Schindewolf O. H. Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell. 1963. Bd 114. H. 2. S. 430–445.

Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Mainz : Akademie der Wissenschaften und der Literatur ; Wiesbaden : F. Steiner, 1961–1968. IV + 901 S.

Schindewolf O. H. Erdgeschichte und Weltgeschichte // Abhandl.d. Akad. Wiss. und Lit. in Mainz, Mat.-nat. Klasse. 1964. № 2. S. 56–104.

Schindewolf O. H. Analyse eines Ammoniten-Gehäuses. Mainz ; Wiesbaden : F. Steiner, 1967. 54 S.

Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Mainz : Akademie der Wissenschaften und der Literatur ; Wiesbaden : F. Steiner, 1961–1968. IV + 901 S.

Schindewolf O. H. Die Paläontologie im Rahmen der Naturwissenschaften // Festgabe für Dr. Walter Will, Ehrensenator der Universität München, zum 70. Geburtstag am 12. November 1966 / Hrsg. S. Laufferr. Köln u.a. : Heymanns, 1966. S. 183–199.

Schindewolf O. H. Über den «Typus» im morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz : Akademie der Wissenschaften und der Literatur ; Wiesbaden : F. Steiner, 1969. 77 p.

Schindewolf O. H. Stratigraphie und Stratotypus. Mainz : Akademie der Wissenschaften und der Literatur ; Wiesbaden : F. Steiner, 1970. 134 S.

Schindewolf O. H. Über Clymenien und andere Cephalopoden. Mainz : Akademie der Wissenschaften und der Literatur ;Wiesbaden : F. Steine, 1972. 89 S.

Schindewolf O. H. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics / ed. W.-E. Reif, Chicago ; London : The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII + 467 p.

Schock R., Hoßfeld U., Levit G. S. Wolf-Ernst Reif // Studies in the History of Biology. 2010. Vol. 2. № 1. P. 94–98.

Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1931. XIV + 371 S.

Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.

Simpson G. G. Essay review of recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmermann, Schindewolf // Evolution. 1949. Vol. 3. P. 178–184.

Simpson G. G. Review // Quart. Rev. Biol. 1952. Vol. 27. P. 388–389.

Simpson G. G. The Major Features of Evolution. New York : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Simpson G. G. Principles of Animal Taxonomy. New York : Columbia Univ. Press, 1961. 247 p.

Simpson G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky. New York, 1970. P. 44–90.

Simpson G. G. Discoverers of the Lost World. New Haven : Yale Univ. Press, 1984. 222 p.

Stille H. Grundfragen der vergleichenden Tektonik. Berlin : Borntraeger, 1924. VII + 443 S.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zs. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre, 1939a. Bd. 76. H. 1/2. S. 188–219.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung // Verh. D. Deut. Zool. Ges.; Zool. Anzeiger. Supplementband, 1939b. Bd. 12. S. 157–169.

Unger E. Die Hypothese der Keimgangmutationen // Acta Biotheorethica. 1936. Bd. 2. S. 23–58.

Van Valen L. On evolutionary theories // Brit. J. Philos. Sci. 1963. Vol. XIV. № 54. P. 146–152.

Walther J. Allgemeine Paläontologie. Geologischen Fragen in biologischer Betrachtung, Berlin; Leipzig: Bornträger, 1919–1927. X + 809 S.

Wappler S. Philosophische Studien zum Problemkreis. Genetik und Evolution. Zur Kritik makroevolutionischer Theorien. Jena: Fischer, 1973. 116 S.

Wedekind R. Ueber die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Berlin: Bornträgen, 1916. 60 S.

Wedekind R. Ueber Virenzperioden (Blütenperioden) // Sitzber. Gesel. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 17–31.

Weidenreich F. Vererbungsexperiment und vergleichende Morphologie // Paläontologische Zs. 1929. Bd. 11. S. 275–276.

Wettstein R. von. Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre // Zs für induktive Abstammungs-und Vererbungslehre, 1928. Suppl. 1. S. 370–380.

Winkler H. Über die Rolle von Kern und Propoplasma // Zs für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1924. Bd. 33. S. 238–253.

Zimmermann W. Die Philogenie der Pflanzen. 1930. VI + 400 S.

Zimmermann W. Vererbung «erworbener Eigenschaften» und Auslese. Jena: Fischer, 1938. XII + 346 S.

Zirnstein G. Schindewolf, Otto Heinrich Nikolaus // Neue Deutsche Biographie. 2005. Bd. 22. S. 786–787.

Научное издание

Создатели современного эволюционного синтеза

Коллективная монография

Ответственный редактор-составитель *Э. И. Колчинский*
Редакторы *А. В. Полевой*, *С. И. Зенкевич*

Выпускающий редактор *М.В. Беглецова*
Корректор *Н.В. Стрельникова*
Оригинал-макет *С.В. Кассина*
Дизайн обложки *С.В. Кассина*

Подписано в печать ??. Формат 70×100/16
Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл.-печ. л. 62,25
Тираж 400 экз. Заказ № 2438

Издательство «Нестор-История»
197110 СПб., Петрозаводская ул., д. 7
Тел. (812)235-15-86
e-mail: nestor_historia@list.ru
www.nestorbook.ru

Отпечатано в типографии «Нестор-История»
198095 СПб., ул. Розенштейна, д. 21
Тел. (812)622-01-23