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

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

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.

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.

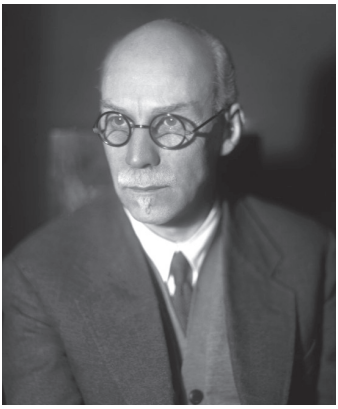
Виталь А.Д. Неисправимый романтик // Природа. 2008. № 10. С. 67–78 (статья дочери А. П. Сушкиной с редкими фотографиями С. С. Четверикова).

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.

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.

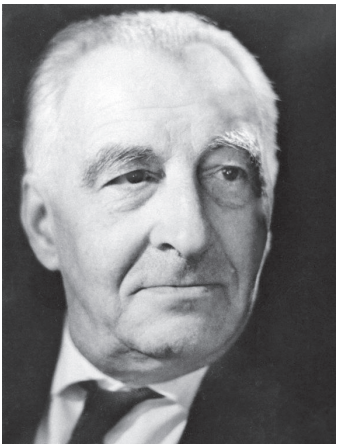
Wallace B. Topics in population genetics. New York : Norton & Co., 1968. 351 p.

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 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.

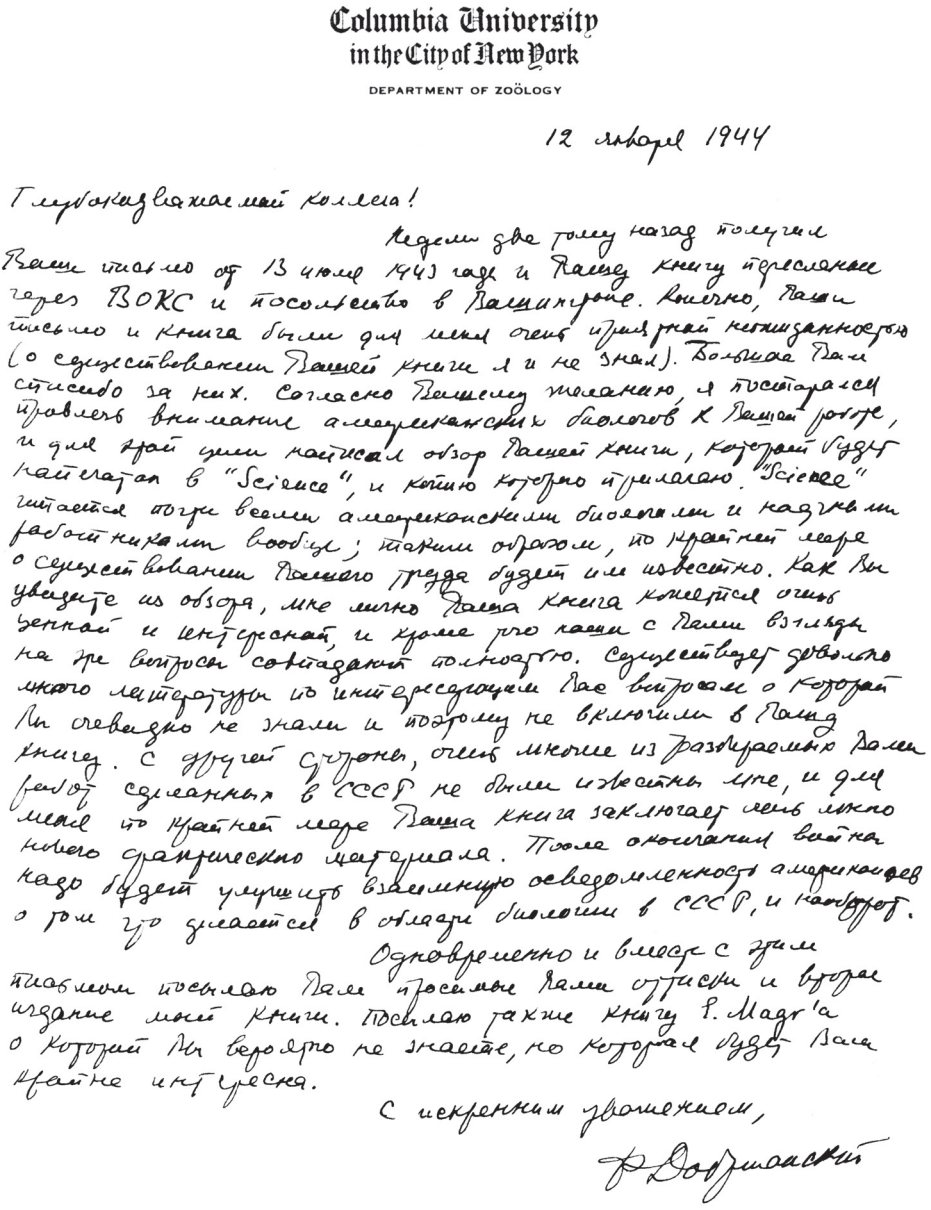
В июле 1943 г. Лукин (в то время он был профессором Томского университета, в котором заведовал кафедрой гидробиологии и ихтиологии) решился на неординарный по тем временам шаг. Он послал в ВОКС (Всесоюзное общество культурных связей с заграницей) два экземпляра своей монографии с просьбой переслать их 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)*.

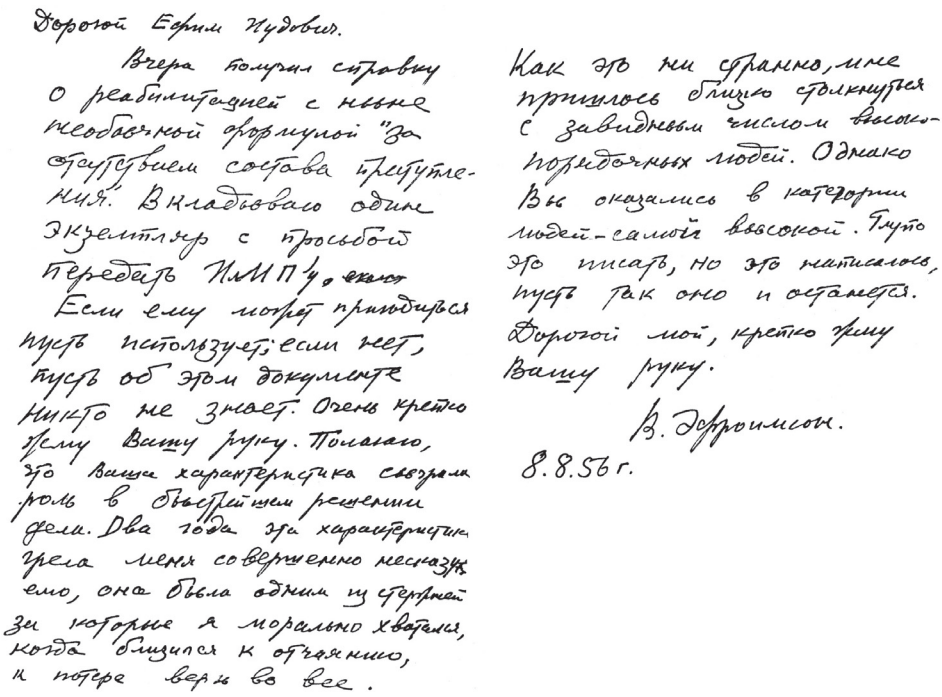
Новые испытания принес 1949 г. с его кампанией «по разоблачению космополитизма и преклонения перед Западом». На этот раз Лукина спасло то обстоятельство, что ХЗИ был расположен далеко за городом, а в многочисленных харьковских вузах «космополитов» было более чем достаточно. Поэтому не только московские 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 Ефрим Кудович.

Вчера получил справку о реабилитации с новой необычной формулой "за отсутствием состава преступления". Вкладываю один экземпляр с просьбой передать ЦМИПу, если Если ему могут пригодиться пусть использует; если нет, пусть об этом документе никто не знает. Очень крепко жму Вашу руку. Полагаю, что ваша характеристика сыграла роль в быстром решении дела. Два года эта характеристика грела меня совершенно несказанно, она была одним из стержней за которые я морально хватался, когда близился к отчаянию, и терял веру 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 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.

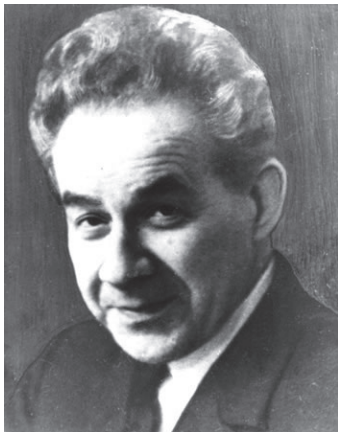
Seton E. T. The Arctic Prairies. London ; New York : Constable & C°, 1920. XII +. 308 p.

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.

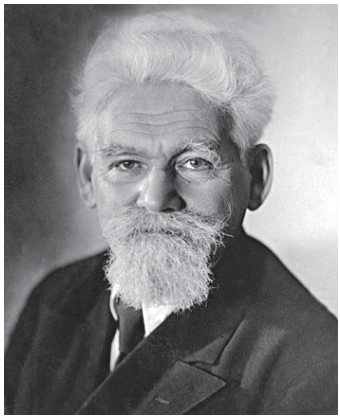
Schindewolf O. H. Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell. 1963. Bd. 114. T. 2. S. 430–455.

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.