

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. Психонтогенез 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

Оглавление

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

Часть IV. Недарвиновские концепции эволюции

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

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ: ЕГО СОЗДАТЕЛИ И ОППОНЕНТЫ

Э. И. Колчинский

Восприятие Ч. Дарвина в XIX — начале XX века

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

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

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

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

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

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

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

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

Синтетическая теория эволюции

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

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

Подобное единодушие в англо-американском языковом пространстве было подготовлено книгами Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942) и Дж. Г. Симпсона «Пути и формы эволюционного процесса» (Simpson, 1944). Из-за политико-идеологических причин и Второй мировой войны лишь немногие ученые США и Англии знали, что параллельно с ними сложились самостоятельные центры по синтезу эволюционных знаний в национал-социалистической Германии и Советской России. Между тем в серии монографий И. И. Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции» (1946) был дан синтез морфологии и эмбриологии с генетической теорией естественного отбора, а немецкие биологи выпустили под редакцией Г. Геберера книгу «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943), в которой содержался немецкий вариант синтеза эволюционных знаний, включавший также селекцию растений и животных. Во всех этих работах к уже известным генетическим механизмам и доказательствам натуралистов была добавлена популяционная концепция, объясняющая биологическое разнообразие и происхождение высших таксонов в результате возникновения видов как репродуктивно изолированных групп.

Английский зоолог Джулиан Хаксли охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «новый синтез» или «современный эволюционный синтез» в своей книге «Эволюция. Современный синтез». Недавние исследования показали, что происхождение самого термина «синтетическая теория эволюции» требует существенного уточнения, так как аналогичный термин для характеристики современных воззрений на факторы и закономерности эволюции десятью годами раньше Дж. Хаксли предлагал Н. И. Бухарин. В 1932 г. Н. И. Бухарин, выступая с большим докладом на торжественном заседании, посвященном 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, называл дарвинизм «*синтетической теорией эволюции*» (курсив Бухарина. — Э. К.), где закономерности изменчивости и наследственности соподчинены основной закономерности естественного отбора» (Бухарин, 1932, с. 47). Вместе с Бухариным доклад делал Н. И. Вавилов — один из авторов «Новой систематики», опубликованной в 1940 г. под

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

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

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

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

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

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

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

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

Архитекторы СТЭ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Столь интенсивное обсуждение этой проблемы в последние годы объясняется рядом обстоятельств. Во-первых, после работ К. М. Завадского (1971) и коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) вклад советских биологов в СТЭ, казалось, не подвергался сомнению ни в СССР, ни в ГДР (Peters..., 1985). Однако длительная послевоенная изоляция биологов ФРГ от международного научного сообщества привело к тому, что вплоть до конца 1960-х гг. лидирующие позиции в немецких научных сообществах зоологов, ботаников и палеонтологов сохраняли антидарвинисты А. Ремане, В. Троль и О. Шиндевольф (Reif, 1983, 1986, 1993, 1999). Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в пособничестве национал-социализму, пытались представить учение о естественном отборе как его главную естественнонаучную основу³. Напрасно Г. Геберер в предисловии

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

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

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

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

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

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

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

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

точнее многодисциплинарного, и международного феномена. В разработке программы книги ярко проявилось стремление Майра показать, каким образом формировались интересы биологов его поколения, какие из них имели особое значение и почему они были приоритетными. Кроме того, он активно защищал важность сохранения натуралистической традиции в истории биологии, вопреки модному увлечению молекулярной биологией и абсолютизации значения ее результатов в решении вечных вопросов биологии об эволюции, биоразнообразии и наследственности.

Эта трактовка подготовки и реализации эволюционного синтеза, который Майр называл «второй дарвиновской революцией», нашла отражение в структуре книги. Наряду с главами, посвященными вызреванию и оформлению синтеза в отдельных отраслях знания (генетике, цитологии, эмбриологии, систематике, ботанике, морфологии и палеонтологии), в книгу были включены обширные разделы об особенностях синтеза в различных странах: СССР (*ibid*, p. 229–278), Германии (*ibid*, p. 279–308), Франции (*ibid*, p. 308–328), Англии (*ibid*, p. 329–353), США (*ibid*, p. 354–386). Ни у одного из участников этого фундаментального труда не возникало сомнения в международной подготовке СТЭ. Причем во многих статьях и прежде всего в статьях и воспоминаниях главных архитекторов этого синтеза его международный характер не только описывался, но и постулировался. Сам Майр выступал в качестве редактора и одного из авторов книги. Он не только подготовил большую вводную статью, в которой излагал свои общие взгляды на содержание и пути синтеза (Maug, 1980a), но и написал введения к главам «Ботаника», «Палеонтология», «Морфология», «Германия», «Франция», а также был автором раздела «Роль систематики в эволюционном синтезе» (Maug, 1980b) и двух биографических очерков о К. Штерне (Maug, 1980e) и Дж. Симпсоне (Maug, 1980f). Наконец Майр выступил с воспоминаниями о том, как он сам стал эволюционистом (Maug, 1980d). Все это придавало рассматриваемой книге, написанной столь пестрым составом участников из разных стран, разных отраслей знания и разных поколений, целостность, не исключаящую, однако, различий в акцентах и выводах.

В отличие от многочисленных трудов по истории СТЭ, в рамках которых формулировались некие ее постулаты, в этом труде, как и в последующих многочисленных выступлениях и публикациях Майра, указывалось на незавершенный характер синтеза. Действительно, само состояние эволюционной биологии было таково, что невозможно было все многообразие воззрений архитекторов СТЭ свести к набору нескольких постулатов. Майр подчеркивал: «Новый синтез, несомненно, воспринимался по-разному Реншем, Добржанским, Симпсоном, Фордом и мною. Различные люди, различные личностные интересы, различные симпатии и антипатии, различный материал, все это оказывало влияние на наше мышление и конечные выводы. Я уверен, что даже сейчас, спустя 35 лет, многие аспекты эволюционного синтеза выглядят по-иному для разных участников» (Maug, 1980d, p. 422). И действительно, выявилось многообразие содержаний, вкладываемых в термин «синтез», трактовка которого простиралась от «обозначения логических последствий до простого слома барьеров между дисциплинами» (Provine, 1980, p. 408). Вместе с тем все

признавали, что в ходе его реализации были синтезированы данные различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований популяций.

В этой книге Майр, следуя почти буквально определению современного синтеза, предложенного Дж. Хаксли (Huxley, 1963), утверждал, что его следует характеризовать двумя положениями: «1) градуальная эволюция может быть объяснена в терминах мелких генетических изменений, рекомбинаций и упорядочивания генетических вариаций путем естественного отбора; 2) наблюдаемые эволюционные процессы, особенно макроэволюция и видообразование, могут быть объяснены уже известными механизмами эволюции» (Маур, 1980а, р. 1). При этом было забыто, что таких признаваемых даже в 1940-х гг. сторонниками СТЭ механизмов эволюции было несколько и далеко не все они сводились к мелким изменениям. В частности, в трудах самого Э. Майра были проанализированы разные механизмы резких эволюционных изменений, например полиплоидия, крупные хромосомные мутации, генетические революции и т. д. Вопреки пункту 1, Майр далее подчеркивал, что знание генетических факторов эволюции «было необходимой, но недостаточной предпосылкой для синтеза» (Маур, 1980а, р. 12). Для его реализации важно было понять увеличение числа видов, происхождение эволюционных новшеств, захват новых адаптивных зон, возникновение адаптаций и происхождение биоразнообразия. Кроме того, генетики должны были усвоить концепции, разработанные в недрах других дисциплин: популяционный стиль мышления, политипическую и биологическую концепции вида, роль поведения и смены функций в возникновении эволюционных новшеств. Таким образом, синтез был для него объединением традиций разных исследователей, прежде всего, экспериментаторов и натуралистов (Маур, 1980а, р. 40). Поэтому он исключал из синтеза математическую популяционную генетику, успешно развивавшуюся в первой трети XX в. Хронологическими рамками создания СТЭ Майр считал 1937–1950-е гг., когда были опубликованы основополагающие труды отцов-архитекторов синтеза, включая его самого, а также Ф. Добржанского, Дж. Симпсона, Дж. Хаксли, Б. Ренша и Дж. Стеббинса.

Однако такой взгляд противоречил содержанию редактируемой Майром книги. Не случайно уже через два года он существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Маур, 1982, р. 567–570). Теперь он подчеркивал, что существенный вклад в ее возникновение внесли не только авторы отдельных работ, выполненных до 1937 г., но и биологи различных отраслей биологии, работавших селективные модели эволюции. Среди них он называл С. С. Четверикова и Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, Р. Фишера, Дж. Б. Холдейна, К. Дарлингтона и Е. Форда в Англии, Ф. Сэмнера, Л. Дайса, К. Стёртеванта. С. Райта в США, Э. Баура, К. Людвиг, Э. Штреземанна и В. Циммерманна в Германии, Ж. Тесье и П. Л'Эретье во Франции, а также А. Бузатти-Траверсо в Италии. Кроме того, он отметил, что успеху синтеза способствовали участники коллективных монографий «Новая систематика» под редакцией Дж. Хаксли (*The New Systematics...*, 1940) и «Эволюция организмов» под редакцией Геберера (*Die Evolution...*, 1943). Таким образом, по новой оценке

Майра, примерно около тридцати ученых по крайней мере из шести стран, занимая каждый свою профессиональную нишу, способствовали созданию СТЭ. Названные же им шесть главных архитекторов СТЭ занимались не только синтезом генетики и теории естественного отбора в рамках своих отраслей, но и ликвидацией коммуникационных разрывов между разными эволюционными школами, связывая генетический подход Т. Моргана и Р. Фишера с популяционной методологией натуралистов. До конца своих дней Майр неоднократно возвращался к вопросу о путях формирования СТЭ (Мауг, 1988, 1992, 1994а, б, с), подчеркивая вновь и вновь огромную роль привнесения в СТЭ исследовательских традиций различных стран и различных биологических дисциплин, направлений и школ. К числу важнейших достижений СТЭ он теперь относил также опровержение концепций неоламаркизма, онтогенеза, сальтационизма и развитие холистского подхода к генотипу и генофонду (Мауг, 1988, р. 526, 530).

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

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

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

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

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

К этому времени положение СТЭ в биологическом сообществе существенно изменилось. Нападки на СТЭ создателей концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Элдриджа получали все более широкую поддержку (Колчинский, 2002, с. 448–455). Обвиняя СТЭ в панселекционизме, адаптационизме и градуализме, Гоулд полагал, что она оказалась неспособной к дальнейшему развитию, а ее сторонники сконцентрировали усилия лишь на поиске или даже на придумывании новых форм естественного отбора (Gould, 1983). Его соавтор по программной статье 1977 г. Н. Элдридж занимал более компромиссную позицию, предпочитая говорить не о бесплодности СТЭ, а о «незавершенности синтеза». По его мнению, главная инновация СТЭ заключалась в том, что «Добржанский (Dobzhansky, 1937) и Майр (Mayr, 1942) добавили концепцию прерывистости к концепции происхождения адаптивного и фенотипического разнообразия», заменили морфологическую концепцию вида биологической и вскрыли иерархический характер эволюции надвидового уровня (Eldredge, 1989, p. 207). Аллопатрическая концепция вида предполагала первоначальную адаптивную дивергенцию с образованием новых экологических ниш с последующим генетическим закреплением механизмов репродуктивной изоляции. Между тем, как полагал Элдридж, виды представляют собой изолированный генетический пул уже на начальных стадиях видообразования.

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

эволюции, сыграла негативную роль в развитии эволюционной биологии (Antonovich, 1987). Особенно критически были настроены эмбриологи, указывавшие на то, что в СТЭ не учтены пути реализации генетической программы в онтогенезе, в результате чего сохранялся разрыв между эволюцией на генетическом и фенотипическом уровнях. Были предприняты попытки вновь свести суть синтеза к математическим моделям Фишера–Райта (*Beyond Neo-Darwinism*, 1984; *Evolutionary processes...*, 1988).

Неожиданно к критикам СТЭ присоединился крупный американский историк науки В. Провайн, который в 1980 г. был главным партнером Майра по подготовке монографии об истории формирования СТЭ. Теперь он утверждал, что подлинный синтез произошел в 1920-е гг., когда в трудах Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта и С. С. Четверикова были объединены представления о менделевской наследственности и факторах, способных менять частоту генов в популяции, а также были предложены математические модели для описания этих процессов (Provine, 1988, 1992). После этого, по мнению Провайна, ничего нового не происходило, не было никакого эволюционного синтеза, а напротив, шло лишь сужение спектра существовавших ранее концепций. Из биологии были элиминированы, в первую очередь, все телеологические концепции эволюции. Тем самым, важность и последовательность шагов эволюционного синтеза у Провайна коренным образом расходились с позицией Майра. Кроме того, он полагал, что каждая из основополагающих книг для СТЭ представляла собой лишь приспособление синтеза генетики и отбора, осуществленного в математической форме, к нуждам различных отраслей биологии, прежде всего генетики, систематики, палеонтологии.

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

растений» (1950), демонстрировавшие важность таксономии для понимания эволюции, Майр относил к постсинтетическому периоду (Mayr, 1993).

В целом его подход к истории формирования СТЭ получил признание в Германии и России. Историки этих стран были согласны с тем, что СТЭ нельзя свести лишь к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На примере трудов Г. Ф. Гаузе, Г. Гейберера, С. А. Северцова, А. Л. Тахтаджяна, В. Циммерманна, И. И. Шмальгаузена и др. было продемонстрировано, что в синтез было вовлечено большее количество теорий из разных отраслей эволюционной биологии, истолкованных с позиций естественного отбора (см.: Die Entstehung..., 1999, S. 9–18; Русско-немецкие связи..., 1999–2002; Junker, 2004). Разногласия с Майром, как правило, касались второстепенных расхождений о вкладе того или иного автора в современный синтез и о количестве стран, принявших участие в нем (Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Колчинский, 2002).

Вместе с тем с начала 1990 г. предпринимаются все новые и новые попытки свести содержание СТЭ к объединению популяционной генетики с идеей естественного отбора в книге Добржанского (Dobzhansky, 1937) и ограничить его англо-американским языковым пространством. Об этом писал в середине 1990-х гг. М. Адамс (Adams, 1994), который ранее много сделал для пропаганды вклада советских генетиков и морфологов С. С. Четверикова, А. С. Серебровского, Н. П. Дубинина, И. И. Шмальгаузена и др. в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англо-американского языкового пространства характерно для публикаций В. Смоковитис (Smocovitis, 1996). Особенно часто забывается вклад ученых Германии и СССР. Более того, в недавней публикации Ф. Айялы (Ayala, 2004), посвященной 100-летию со дня рождения Э. Майра, косвенно делается попытка свести синтез лишь к работам, опубликованным в США. В кратком предисловии редактора юбилейного выпуска журнала «Ludus Vitalis» уже только книги Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Симпсона, Дж. Стеббинса названы символом современного эволюционного синтеза (Ayala, 2004, p. 3). Остается только сожалеть об отходе американских биологов и историков науки от традиционных оценок СТЭ как международного феномена.

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

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

Синтез эволюционных знаний в недарвиновских концепциях эволюции

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

«изоморфии живого вещества». Известный орнитолог, зоогеограф и палеонтолог П. П. Сушкин (1915), установивший явления обратимости эволюции в филогении птиц, свои описания особенностей в цевке пингвинов подкреплял наблюдениями Д. Н. Соболева над возвратом признаков в филогении целого ряда верхнедевонских гониатитов. Е. И. Лукин (1972), обратившийся в конце 1960-х гг. к анализу условий возникновения ароморфозов у животных, приурочивал многие из них к фазам интенсивного горообразования, повторяя идеи Д. Н. Соболева, лекции которого он слушал в Харьковском университете и высоко ценил⁴.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

На пути к новому эволюционному синтезу

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Конкретизация задачи

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

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

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

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

Литература

- Белозерский А. Н., Медников Б. М.* Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М. : Знание, 1972. 48 с.
- Берг Л. С.* Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг. : Госиздат, 1922. 306 с.
- Бухарин Н. И.* Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм (К 50-летию со дня смерти Дарвина) / ред. П. И. Валескалн и Б. П. Токин. М. : Партиздат, 1932. С. 34–61.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов : Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
- Вавилов Н. И.* Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции. М., 1935. Т. 1. С. 17–74.
- Галл Я. М., Колчинский Э. И.* Синтетические концепции эволюции и проблемы макроэволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту : АН ЭССР, 1980. С. 12–17.
- Галл Я. М., Колчинский Э. И.* Исследования по эволюционной теории в СССР // Вопр. ист. естествозн. и техн. 1984. № 1. С. 14–24.
- Галл Я. М., Конашев М. Б.* Джулиан Хаксли в советской Академии наук // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Вып. XV. СПб. : Политех, 1999. С. 40–41.
- Дубинин Н. П.* Эволюция популяций и радиация. М. : Атомиздат, 1966. 743 с.
- Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.
- Завадский К. М.* Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму). Ч. II. М. : Наука, Гл. ред. вост. лит., 1971. С. 4–30.
- Завадский К. М.* Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л. : Наука, 1973. 423 с.
- Завадский К. М., Георгиевский А. Б.* К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. С. 7–42.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И.* Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т.* Главные этапы развития эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.). Л. : Наука, 1983. 613 с.
- Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 398 с.
- Колчинский Э. И.* В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-е — начале 30-х гг.). СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. 273 с.
- Колчинский Э. И.* Неокатастрофизм или селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.

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

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

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

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

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

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

Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский ; отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Л. : Наука, 1983. 613 с.

Русско-немецкие связи в биологии и медицине. Вып. 1 / ред. Л. Я. Боркин, Э. И. Колчинский. СПб. : СПбСУ, 2000. 203 с.; Вып. 2 / ред. Э. И. Колчинский. СПб. : Борей-Арт, 2001. 182 с.; Вып. 3 / ред. Э. И. Колчинский. СПб. : Борей-Арт, 2002. 245 с.; Вып. 4 / ред. Э. И. Колчинский. СПб. : Борей-Арт, 2003. 180 с.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Haffer J. (with contribution by E. Mayr). “We must lead the way on new path”. The work and correspondens of Hartert, Stresemann, Ernst Mayr – international ornitologists. Ornithologen – Briefe des 20. Jahrhunderts. Ludwigsburg, 1997. 980 S.

Haffer J. Beiträge zoologischer Systematiker und einiger Genetiker zur Evolutionären Synthese in Deutschland (1937–1950) // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin : Verlag für Wiss. und Bildung, 1999. S. 121–150.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Часть I
ПРЕДТЕЧИ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Глава 1

А. С. ФАМИНЦЫН И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

К. В. Манойленко



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

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

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

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

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

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

Время накопления знаний

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

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

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

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

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

нили деятельность своего современника. Сакс называл его основателем научной бактериологии. Еще до выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) Ценковский доказывал отсутствие принципиальных различий между растительными и животными организмами³. Именно под его влиянием студент Фаминцын решил специализироваться по ботанике. На втором курсе университета он выполнил анатомическую работу «Естественная история хвойных С.-Петербургской флоры». В сравнительном плане Фаминцын изучал особенности развития верхушечных и пазушных почек у ряда хвойных (сосна, ель, можжевельник). При этом им учитывалась среда обитания растений. За эту работу в 1855 г. начинающий исследователь был награжден университетом золотой медалью.

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

Формированию личности Фаминцына, его характера, интеллекта во многом способствовала дружба с М. С. Ворониным (1838–1903), выдающимся ученым, микологом и фитопатологом. Их дружба зародилась в студенческие годы, в 1854 г., и продолжалась до преждевременной кончины последнего. Фаминцыну импонировали человеческие качества Воронина — отсутствие в нем тщеславия, злобы, отзывчивость⁴. В 1858–1860 гг. два друга находились за пределами России. Они совершенствовались знания в крупнейших ботанических лабораториях Германии и Франции. Поездка для приготовления к профессорскому званию осуществлялась ими за собственный счет⁵.

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

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

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

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

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

Деятельность в Петербургском университете и Императорской Академии наук

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

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

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

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

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

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

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

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

приучали студентов мыслить, проводить эксперимент, анализировать полученные результаты.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

¹⁰ Там же.

¹¹ Там же Л. 27.

¹² Там же.