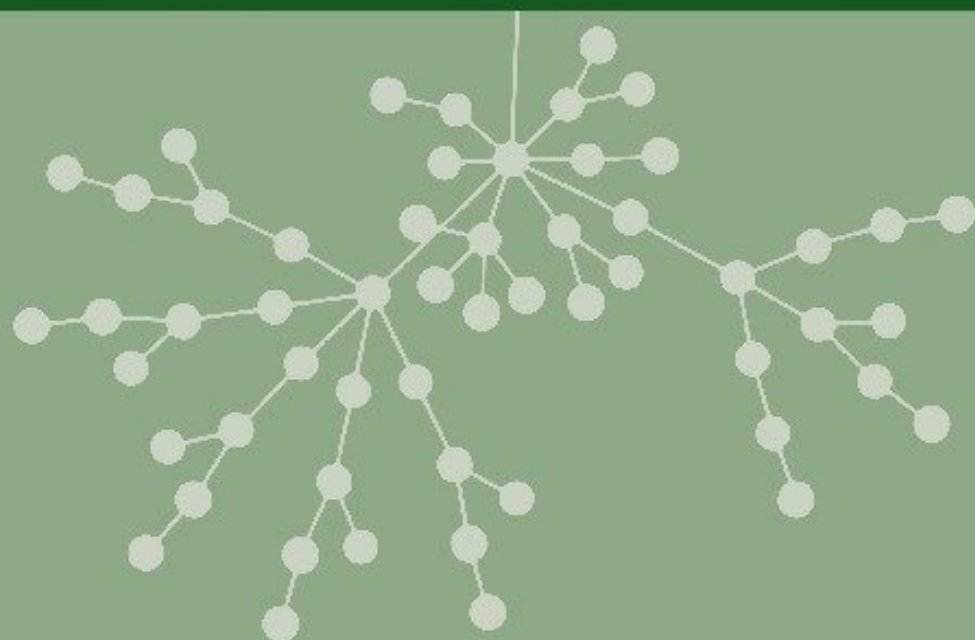




Э. И. Колчинский

**ЕДИНСТВО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ
В РАЗДЕЛЕННОМ МИРЕ XX ВЕКА**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ РАН

Э. И. Колчинский

**ЕДИНСТВО
ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ
В РАЗДЕЛЕННОМ МИРЕ XX ВЕКА**



Нестор-История
Санкт-Петербург
2015

УДК 570(47+430) «19»
ББК 63.3(2)(4 Гем)6:28.0
К61



Монография подготовлена при финансовой поддержке РГНФ,
проекты № 09-03-00166 и 14-03-16007-д

Ответственные редакторы
д-р филос. наук *М.Б. Конашев*;
канд. филол. наук *С.И. Зенкевич*

Рецензенты:
д-р биол. наук *Я.М. Галл*,
канд. биол. наук *Л.Я. Боркин*

Колчинский Э. И.

К61 Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века. — СПб. :
Нестор-История, 2015. — 824 с., ил.

ISBN 978-5-4469-0301-6

Дан историко-сравнительный анализ различных попыток осуществить эволюционный синтез в русском, англо-американском и немецком языковых пространствах. Проведен комплексный анализ развития эволюционной теории в разных социально-культурных контекстах с учетом национальных особенностей научных практик, традиций и школ, а также международных и социальных сетей в условиях противостояния национал-социализма, коммунизма и либерализма в 1920–1945 гг., а затем «Запада и Востока» в первые десятилетия Холодной войны. В книге реконструирован сложный и противоречивый характер формирования общебиологической парадигмы в трактовке механизмов и закономерностей эволюции. Главное внимание уделено формированию биологами разных стран сходных эволюционных концепций и парадигм, а также сходных социально-культурных феноменов: «эволюционного синтеза», «эволюционно-биологического сообщества», «эволюционного этоса», «эволюционного образования» и т. д. Показано, что тенденция к синтезу знаний об эволюции живого, доминировавшая в биологии на протяжении всего XX в., в 1920–1940-х гг. реализовалась одновременно сходным образом в странах с различным политико-экономическим устройством и идеологией. В результате появился целый спектр концепций, претендовавших на объяснение микро- и макроэволюции, их взаимосвязи и взаимозависимости (номогенез, неокатастрофизм, сальтационизм, неоламаркизм, СТЭ и др.). Особое внимание уделено национальной специфике эволюционного синтеза в решении проблем механизмов и форм видообразования, удельного веса различных факторов эволюции, соотношения адаптивных и неадаптивных преобразований, микроэволюции и макрофилогенеза, эволюции в природе и при доместикации, а также в использовании тех или иных дисциплин (систематики, генетики, экологии, морфологии, палеонтологии и т. д.). История становления эволюционного синтеза в биологии XX в., объединившего некогда противостоявшие друг другу модели эволюции, свидетельствует, что даже в разделенном мире эволюционная теория, будучи одной из наиболее идеологизированных наук, продолжала играть интегрирующую роль в синтезе знаний о живом и в сохранении единства мирового сообщества биологов. В разных политико-идеологических и экономических условиях развивался сходный набор альтернативных эволюционных концепций.

ISBN 978-5-4469-0301-6



9 785446 903016

© Э. И. Колчинский, 2015
© РГНФ, 2015
© Издательство «Нестор-История», 2015

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SAINT-PETERSBURG BRANCH OF THE INSTITUTE
FOR THE HISTORY OF SCIENCE AND TECHNOLOGY
NAMED AFTER SERGEY I. VAVILOV

E. I. Kolchinsky

**EVOLUTIONARY THEORY UNITY
IN THE XXth CENTURY
DIVIDED WORLD**



Nestor-Historia
Saint Petersburg
2015

УДК 570(47+430) «19»
ББК 63.3(2)(4 Гем)6:28.0
К61



The volume was prepared with financial support RSHF
project № 09-03-00166 and project № 14-03-16007-д

Editors-in-chief: *M. B. Konashev, S. I. Zenkevich*

Reviewers: *Ya. M. Gall, L. Ya. Borkin*

Kolchinsky E. I.

Evolutionary Theory Unity in the XXth Century Divided World. — SPb.: Nestor-Historia, 2015. — 824 p., ill.

ISBN 978-5-4469-0301-6

The book presents historical-comparative analysis of the various attempts to implement evolutionary synthesis in Russia, Great Britain, America and Germany. Also a comprehensive analysis of the evolutionary theory development in different socio-cultural contexts was carried out taking into account national features of scientific practices, traditions and schools, as well as international and social networks in the confrontation of national socialism, communism and liberalism in 1920–1945 and then the “West and the East” in the first decades of the Cold War. The author reconstructs the complex and contradictory nature of the paradigm formation in the interpretation of general biological mechanisms and patterns of evolution. The main attention is paid to the formation of similar evolutionary concepts and paradigms, and also similar social and cultural phenomena “evolutionary synthesis”, “evolutionary-biological community”, “evolutionary ethos”, “evolutionary education” in biologists’ communities from different countries. The book shows that the tendency to synthesize knowledge about evolution of life that prevailed in biology throughout the XXth century, manifested in the 1920–1940s in a similar way in countries with different political-economic systems and ideologies. A range of concepts that have appeared as a result of this work claiming to explain micro- and macroevolutions, their interrelation and interdependence (nomogenesis, neocatastrophism, saltationism, neolamarkism, the synthetic theory of evolution etc.). The special attention is paid to national specificities of the evolutionary synthesis in problems solving mechanisms and forms of speciation, the proportion of the evolution various factors, correlation of adaptive and non-adaptive changes, microevolution and macro-phylogenesis, evolution in nature and under domestication and the use of various disciplines (taxonomy, genetics, ecology, morphology, paleontology, and so on). The history of the evolutionary synthesis formation in XXth century biology, that united to oppose each other evolutionary models shows that even in a divided world, the theory of evolution, being one of the most ideological of sciences, continued to play an integral role in the synthesis of knowledge about the living and preserving the unity of the biologists’ global community. The author also notes that a similar set of alternative evolutionary concepts was developed in different political-ideological and economic conditions.

ISBN 978-5-4469-0301-6



9 785446 903016

© E. I. Kolchinsky, 2015

© RSNEF, 2015

© Publishing house “Nestor-Historia”, 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	11
---------------	----

Часть 1

КОГНИТИВНЫЕ

И СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В XX В.

<i>Глава 1.</i> Эволюционный синтез в XX в.	22
1.1. Восприятие идей Ч. Дарвина в XIX — начале XX в.	22
1.2. Синтетическая теория эволюции	25
1.3. Архитекторы СТЭ	27
1.4. Синтез эволюционных знаний в неदारвиновских концепциях эволюции	39
1.5. СТЭ под обстрелом: новые вызовы селекционизму.....	45
1.6. Несостоявшаяся смена парадигм.....	54
1.7. Эволюционный синтез в разделенном мире и его архитекторы	60
<i>Глава 2.</i> Эволюционная теория в социально-культурном контексте XX в.....	62
2.1. Эволюционная биология между наукой, властью и идеологией.....	63
2.2. Социальная история эволюционной теории и ее методология.....	71
2.3. Историко-сравнительный анализ: перспективы и итоги.....	82
2.4. Основные этапы эволюционного синтеза	89

Часть 2

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ В АНГЛОАМЕРИКАНСКОМ ЯЗЫКОВОМ ПРОСТРАНСТВЕ

<i>Глава 3.</i> «Родина дарвинизма» и «заповедник креационизма»	101
3.1. Дарвиновский синтез в социально-культурном контексте XIX в.....	101
3.2. Английский неodarвинизм.....	109
3.3. Первые попытки синтеза катастрофизма, эволюционизма и теологии в Англии	112
3.4. Эволюционный синтез Г. Спенсера.....	122
3.5. Креационизм, неоламаркизм и неокатастрофизм в американском эволюционизме второй половины XIX — начале XX в.	124
3.6. Кризис дарвинизма	136
3.7. Юбилей Ч. Дарвина как саморефлексия эволюционного сообщества	143
<i>Глава 4.</i> Возникновение предпосылок эволюционного синтеза в 1901–1920 гг.....	148
4.1. Первые итоги экспериментальной проверки мутационной теории	148
4.2. Мутации дрозофилы и «генетическая теория эволюции».....	150
4.3. Экспериментальное изучение естественного отбора	155
4.4. Проблема вида и видообразования	159
4.5. Математические модели эволюции и начало популяционно-генетических исследований	169
4.6. Проблемы макроэволюции.....	175

<i>Глава 5.</i> Эволюционный синтез в англоамериканском языковом пространстве	183
5.1. Основополагающее значение работ Ф. Г. Добржанского для создания СТЭ.....	183
5.2. Английские протагонисты «нового эволюционного синтеза»	190
5.3. Синтез систематики, генетики и дарвинизма в трудах Э. Майра.....	198
5.4. Синтез палеонтологии, генетики и дарвинизма в трудах Дж. Г. Симпсона	206
5.5. Синтез генетики, ботаники и дарвинизма: частная теория эволюции растений Дж. Л. Стеббинса	219
5.6. «Еретический синтез» Р. Б. Гольдшмидта	232
5.7. Институционализация «эволюционного синтеза»	238
5.8. Триумф СТЭ и начало тотальной критики	247

Часть 3

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ МЕЖДУ НАУКОЙ И ИДЕОЛОГИЕЙ
В РУССКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

<i>Глава 6.</i> «Вторая родина дарвинизма» или «первая родина антидарвинизма»	255
6.1. Российская биология в европейском пространстве	255
6.2. Креационизм, натурфилософия и российские «предшественники» Ч. Дарвина	259
6.3. Социально-культурный контекст восприятия дарвинизма в России.....	269
6.4. Особенности дарвинизма в России	277
6.5. Недарвиновская революция в России.....	284
6.6. Кризис дарвинизма и его особенности в России	290
<i>Глава 7.</i> Кризис общества и пути синтеза теории естественного отбора с новейшими отраслями биологии	297
7.1. Социально-культурный контекст развития эволюционной теории в период формирования предпосылок для нового эволюционного синтеза: 1920–1930-е гг.	297
7.2. Изучение генетических факторов микроэволюции	309
7.3. Изучение экологических факторов микроэволюции.....	314
7.4. Экспериментальные и полевые исследования естественного отбора.....	316
7.5. Критерии, географическая изменчивость и экологическая структура вида.....	320
7.6. Теория филэмбриогенезов и морфологические закономерности эволюции	333
7.7. Гипотезы симбиогенеза и эволюции биосферы.....	336
7.8. Недарвиновские концепции эволюции.....	344
<i>Глава 8.</i> Насильственно прерванный синтез	350
8.1. Идеологизация и советизация российской биологии.....	350
8.2. СТЭ и лысенкоизм	363
8.3. Н. И. Вавилов: синтез микросистематики, генетики, биогеографии, растениеводства и теории естественного отбора	373
8.4. М. А. Розанова и Е. Н. Синская: синтез политипической концепции вида и дарвинизма.....	379
8.5. Е. И. Лукин: синтез систематики, биогеографии и дарвинизма.....	385
8.6. Синтез экологии и теории естественного отбора в трудах С. А. Северцова и Г. Ф. Гаузе	389
8.7. И. И. Шмальгаузен: теория стабилизирующего отбора и синтез учений о микро- и макроэволюции.....	395
8.8. Эволюция механизмов эволюции.....	409
8.9. Борьба за выживание.....	419

Часть 4

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ МИРОВОЗЗРЕНИЕ И ПОЛИТИЧЕСКАЯ ПРАКТИКА
В НЕМЕЦКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

<i>Глава 9. Особенности эволюционной теории и социал-дарвинизма в Германии</i>	432
9.1. Становление Имперской биологии	432
9.2. Первая реакция на труды Ч. Дарвина в Германии и перевод Г. Бронна	440
9.3. Ламаркодарианизм	446
9.4. Неоламаркизм	459
9.5. Сальтационизм и неокатастрофизм	463
9.6. Неодарвинизм и миграционная теория	476
9.7. Эволюция и социал-дарвинизм	482
<i>Глава 10. Кризис эволюционной теории и общества</i>	486
10.1. Кризис селекционизма и его причины в немецкоязычном пространстве	486
10.2. Сообщество немецких биологов в условиях перманентного кризиса	494
10.3. Социал-дарвинизм, евгеника и расовая гигиена	506
10.4. Генетика, неоламаркизм и «старый дарвинизм»	514
10.5. Феногенетика и физиология развития	526
10.6. Генетико-популяционные исследования	530
10.7. Политическая концепция вида	535
10.8. Географическая изменчивость и отбор	538
10.9. Морфофизиологические закономерности эволюции	543
10.10. Недарвиновские концепции макроэволюции	547
<i>Глава 11. Эволюционный синтез между наукой и национал-социализмом</i>	554
11.1. В поисках консенсуса и синтеза в немецком языковом пространстве	554
11.2. Национал-социализм — это биология на практике	561
11.3. Национал-социализм и эволюционная биология на практике	576
11.4. Синтез филогении растений и учения о естественном отборе	583
11.5. Теория микроэволюции	587
11.6. Надвидовая эволюция	595
11.7. «Эволюция организмов» как немецкий вариант эволюционного синтеза	604
11.8. Дискуссии с антидарвиновскими и креационистскими концепциями: наука и идеология	617
11.9. «Гонимая» СТЭ	625
11.10. Дарвиновский юбилей 1959 г. в немецкоязычном пространстве	641
11.11. Преодоление изоляционизма	651
<i>Заключительная глава 12. Эволюционный синтез: итоги и перспективы</i>	657
12.1. Еще раз к вопросу об интернациональных, национальных и дисциплинарных аспектах синтеза	657
12.2. Критика СТЭ и «альтернативные» эволюционные теории	663
12.3. Эволюционизм или креационизм: «или–или» или «и–и»	679
12.4. Дарвиновский двойной юбилей 2009 г.	684
12.5. Когда ждать нового синтеза?	688
Литература	695
Список иллюстраций	788
Указатель имен	794

CONTENTS

Introduction	Pages 11
--------------------	-------------

Part 1

COGNITIVE AND SOCIAL-CULTURAL ASPECTS OF THE EVOLUTIONARY THEORY DEVELOPMENT OF IN THE XXTH CENTURY

<i>Chapter 1.</i> Evolutionary Synthesis: its Architects and Opponents.....	22
1.1. Perception of Charles Darwin in the XIX th – Early XX th Centuries.....	22
1.2. The Synthetic Theory of the Evolution.....	25
1.3. Architects of the Synthetic Theory of the Evolution.....	27
1.4. Synthesis of the Evolution Knowledge in the Non-Darwinian Conceptions of Evolution.....	39
1.5. The Synthetic Theory of Evolution under Fire: New Challenges to Selectionism	45
1.6. An Unachieved Paradigm Shift	54
1.7. Evolutionary Synthesis in the Divided World and its Architects	60
<i>Chapter 2.</i> Evolutionary Theory in the Social – Cultural Context of the XX th Century	62
2.1. Evolutionary Biology between Science and Ideology	63
2.2. Social History of Evolutionary Biology and its Methodology.....	71
2.3. Historical-Comparative Analysis: Prospects and Results	82
2.4. The Main Stages of Evolutionary Synthesis.....	89

Part 2

THE EVOLUTIONARY SYNTHESIS IN THE ENGLISH-AMERICAN LANGUAGE ENVIRONMENT: THEORIES, DESCRIPTIONS, EXPERIMENTS

<i>Chapter 3.</i> “The Homeland of Darwinism” and “the Reserve of Creationism”: the Second Half of the XIX th Century	101
3.1. Darwinian Synthesis in the Social-Cultural Context of the XIX th Century.....	101
3.2. English Neodarwinism.....	109
3.3. First Attempts of Catastrophism, Evolutionism and Theology Synthesis in England.....	112
3.4. Herbert Spencer’s Evolutionary Synthesis.....	122
3.5. Creationism, Neolamarckism and Neocatastrophism in American Evolutionism in the Second Half of the XIX th Century.....	124
3.6. The Darwinism’s Crisis	136
3.7. Charles Darwin’s Birth Anniversary as Self-Reflection of the Evolutionary Community	143
<i>Chapter 4.</i> The Emergence of the Evolutionary Synthesis Premises: 1900 – the beginning of the 1930’s.....	148
4.1. First Results of the Mutation Theory Experimental Verification	148
4.2. Mutations on Drosophila and the “Genetic” Theory of Evolution.....	150

4.3. Experimental Selection Study.....	155
4.4. Species and Speciation Problem	159
4.5. The Mathematical Models of the Evolution and the Beginning of Population- Genetic Researches of Populations.	169
4.6. Macroevolution Problems: at the Origin of Synthesis.....	175
<i>Chapter 5. “The Evolutionary Synthesis” in the 1930–1940s</i>	<i>183</i>
5.1. Fundamental Value of Th. G. Dobzhansky’s Works in Creation on the Synthetic Theory of Evolution	183
5.2. The British Protagonists of the “New Evolutionary Synthesis”	190
5.3. The Synthesis of Systematics, Genetics and Darwinism in E. Mayr’s Works	198
5.4. The Synthesis of Paleontology, Genetics and Darwinism in G. G. Simpson’s Works	206
5.5. The Synthesis of Genetics, Phytology and Darwinism: G. L. Stebbins’s Special Theory of the Evolution of Plants	219
5.6. “Heretical Synthesis” by R. Goldschmidt	232
5.7. “Evolutionary Synthesis” Institutionalization.....	238
5.8. Triumph of the Synthetic Theory of Evolution and the Beginning of Total Criticism.....	247

Part 3

**EVOLUTIONARY THEORY BETWEEN SCIENCE AND IDEOLOGY
IN THE RUSSIAN-SPEAKING STATES**

<i>Chapter 6. “The Second Homeland of the Darwinism” or “the First Homeland of Anti-Darwinism”</i>	<i>255</i>
6.1. Russian Biology in the European Landscape	255
6.2. Creationism, Natural Philosophy and Charles Darwin’s Russian “Precursors”	259
6.3. Socio-Cultural Context of Perception of Darwinism in Russia.....	269
6.4. Russian Darwinism.....	277
6.5. Non-Darwinian Revolution in Russia	284
6.6. Crisis of Darwinism and its Features in Russia.....	290
<i>Chapter 7. The Society Crisis and Ways to Make Synthesis of Natural Selection with the Newest Fields in Biology</i>	<i>297</i>
7.1. Socio-Cultural Context of the Evolution Theory Development during the Formation of Premises for a New Evolutionary Synthesis: 1920–1930s.....	297
7.2. Microevolution Genetic Factors Study	309
7.3. Microevolution Environmental Factors Study.....	314
7.4. Natural Selection Experimental and Field Studies	316
7.5. Criteria, Geographic Variability and Ecological Structure of the Form.....	320
7.6. Phylembryogenesis Theory and Morphological Patterns of the Evolution	333
7.7. Symbiogenesis Ideas and Biosphere Evolution.....	336
7.8. Non-Darwinian Conceptions of the Evolution	344
<i>Chapter 8. Possibly Interrupted Synthesis.....</i>	<i>350</i>
8.1. Ideologization and Sovietization of Russian Biology	350
8.2. The Synthetic Theory of the Evolution and “Soviet Creative Darwinism”	363
8.3. N. I. Vavilov: the Synthesis of Macrosystemic, Genetics, Biogeography, Crop Research and the Theory of Natural Selection	373
8.4. M. A. Rozanova and E. N. Sinskaya: the Synthesis Polytypic Species Concept and Darwinism.....	379
8.5. E. I. Lukin: Synthesis of Systematics, Biogeography and Darwinism	385
8.6. The Synthesis of Ecology and Theory of Natural Selection in the S. A. Severtsov and G. F. Gause Works	389

8.7. I. I. Schmalhausen: Stabilizing Selection Theories and Synthesis of the Micro- and Macroevolutions Doctrines.....	395
8.8. Evolution of Mechanisms	409
8.9. Struggle for Existence.....	419

Part 4

**EVOLUTIONARY SYNTHESIS IN THE GERMAN-SPEAKING COUNTRIES:
BIOLOGICAL IDEOLOGY AND POLITICAL PRACTICE**

<i>Chapter 9. Evolutionary Theory Peculiarities and Social Darwinism in Germany</i>	432
9.1. Foundation of the Imperial Biology	432
9.2. The First Reaction to Charles Darwin's Works in Germany and Translation Made by G. Bronn	440
9.3. Lamarckian-Darwinism.....	446
9.4. Neolamarckism	459
9.5. Saltationism and Neocatastrophism.....	463
9.6. Neodarwinism and Migration Theory	476
9.7. The Evolution and Social Darwinism	482
<i>Chapter 10. Crisis Evolution Theory and Society</i>	486
10.1. The Crisis of Selectionism and its Causes in the German-Speaking Countries	486
10.2. German Biologists' Community in the Conditions of Permanent Crisis.....	494
10.3. Social Darwinism, Eugenics and Racial Hygiene.....	506
10.4. Genetics, Neolamarckism and «Old Darwinism».....	514
10.5. Phenogenetics and Physiology of Development	526
10.6. Genetic and Population Studies	530
10.7. Polytypic Species Concept	535
10.8. Geographical Variation and Selection	538
10.9. Morphological Regularities of the Evolution	543
10.10. Non-Darwinian Conceptions of Macroevolution	547
<i>Chapter 11. Evolutionary Synthesis between Science and National Socialism</i>	554
11.1. In Search for Consensus and Synthesis in German-Speaking Countries.....	554
11.2. National Socialism is Biology Taken into Practice.....	561
11.3. National Socialism and the Evolutionary Theory	576
11.4. Plant Phylogeny Synthesis and the Natural Selection Theory	583
11.5. Theory of Microevolution.....	587
11.6. Trans-Species Evolution.....	595
11.7. "Evolution of Organisms": German Version of Evolutionary Synthesis	604
11.8. Discussions with Anti-Darwinian and Creationist Conceptions: Science and Ideology	617
11.9. "Persecuted" the Synthetic Theory of Evolution.....	625
11. 10. Darwin's Anniversary in 1959 in the German-Speaking Landscape	641
11. 11. Overcoming Isolationism	651
<i>Chapter 12. Evolutionary Synthesis: Results and Prospects?</i>	657
12.1. International, National and Disciplinary Aspects of Synthesis.....	657
12.2. Criticism of the Synthetic Theory of Evolution and Alternative Theories of Evolution	663
12. 3. The Evolutionism and Creationism: "or – if" or "and – and"	679
12.4. Darwin's Double Anniversary in 2009	684
12.5. When Are We to Expect New Synthesis?.....	688
Bibliography	695
List of portraits.....	788
Index	794

*Посвящается моему верному спутнику жизни,
жене Наталье Викторовне Колчинской
(Константиновой)*

ВВЕДЕНИЕ

Динамика тем и методов историко-научных исследований определяется многими факторами. Одним из них является потребность ученых осмыслить прошлое своей отрасли знания накануне перехода к качественно новому этапу в ее развитии. Этим, возможно, объясняется наблюдаемый сейчас всплеск числа исторических работ, посвященных созданию и развитию синтетической теории эволюции. В какой-то мере он был подогрет двойным юбилеем Ч. Дарвина — 200-летием со дня рождения и 150-летием со дня выхода в свет его знаменитой книги «Происхождение видов» (Колчинский, 2009а; б; в; Hoßfeld, 2009а; b; Setoguchi, 2009; 2010; Rheinberger, 2010). На многочисленных конференциях, проведенных в десятках стран в честь этого юбилея, в значительном количестве были представлены исторические доклады, в том числе и по проблемам становления эволюционного синтеза или синтетической теории эволюции (сокращенно СТЭ), именуемой часто в XX в. современным дарвинизмом, и ее значения для будущей биологии. Однако не столько юбилейными мероприятиями продиктован интерес к истории «синтетической теории эволюции», сколько эпохальными открытиями в области молекулярной биологии, палеонтологии, антропологии, поставившими задачу создания нового синтеза (Sapp, 2003; De Vois, 2009; Carlson, 2011; Sepkoski, 2012; 2013; Gibson, 2013). Вот почему историки и биологи совместно пытаются найти ключи к решению многих актуальных проблем эволюции и определить перспективы развития эволюционной теории (The Paleobiological Revolution... 2009; Чарльз... 2010; Эволюционный синтез... 2013).

Практически все историко-биологические журналы — «Journal of the History of Biology», «The History and the Philosophy of Life Sciences», «Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences», «Biology and Philosophy», «Историко-биологические исследования» и др. — уделяют большое внимание истории эволюционных идей и их творцов. Статьи, посвященные этой проблематике, публикуются и в специальных журналах.

Очевидно, само развитие эволюционной теории снова поставило перед эволюционистами такие задачи, решение которых предполагает и делает необходимым и обязательным анализ истории эволюционных исследований в биологии, путей и средств эволюции самой эволюционной теории. В историко-критических исследованиях, выполненных ранее, освещен целый ряд сторон и черт развития эволюционной теории, в основном в XX в., выяснен вклад некоторых ученых и стран в познание механизмов и закономерностей эволюции, рассмотрена история взаимодействия некоторых дисциплин, направлений и научных школ, а также отдельных ученых, причастных к развитию эволюционной теории (см., например: Provine, 1971; 1980а; b; 1986; 1988; Завадский, 1973; The Evolutionary... 1980; Mayr, 1982а; 1991; Развитие... 1983; Галл, Георгиевский, Колчинский, 1983; Brooks, 1983; Dimensions... 1983; Smocovitis, 1988;

1996; Gayon, 1990; The Evolution... 1994; Die Entstehung... 1999; Depew, Weber, 1995; Cain, 1993; 2000; 2002; 2009a; Dictionnaire... 1996; Воронцов, 1999; Grimoult, 2000; Darwinismus... 2001; Junker, 2004; Колчинский, 2006; 2013; Конашев, 2011; Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Descended... 2009; Создатели... 2012; The Literary... 2014). При этом в работах, посвященных эволюционному синтезу, основное внимание традиционно уделяется проблеме дифференциации дарвинистских и недарвинистских концепций эволюции, проводимой без точно оговоренных критериев.

Всё это побудило ряд исследователей поставить вопрос о необходимости как-то различать дарвинистов как представителей некоей социальной группы, идентифицирующих себя как сторонников теории Дарвина, и дарвинизм как некий теоретический конструкт (Hull, 1985; Recker, 1990, Delisle, 2011). Халл подчеркнул: «С одной стороны, ученый может быть дарвинистом, не принимая даже большую часть дарвиновских положений, с другой стороны — их можно принимать, не будучи дарвинистом. К тому же надо различать эволюцию научной концепции и развитие исследовательской программы, в которую она входит как составная ее часть. Всякая исследовательская программа состоит из многих различных концепций и их различных версий. Причем в одних случаях они могут быть существенными, а в других несущественными. К тому же их значение меняется в ходе времени, в то время как ученые стараются определить жесткие границы как прошлых своих исследовательских программ, так и будущих» (Hull, 1985, p. 809–810). В итоге в исторических и теоретических исследованиях оперируют такими размытыми терминами, как «дарвинист», «ультра-дарвинист», «псевдодарвинист», «антидарвинист» и т. д., зачисляя порой одного и того же автора в сторонники разных исследовательских программ. К тому же многие работы имели либо временные, либо региональные, либо проблемные ограничения.

В свете дискуссий о роли отдельных стран в развитии эволюционной теории, которые прошли в последнее время в Германии, России и США, особое значение имеет проблематика «эволюционного синтеза», т. е. многогранного процесса формирования и последующего развития СТЭ. Вкратце его история такова: в середине 1930-х гг. в США сложилась группа выдающихся ученых из разных отраслей биологии (С. Райт, Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Дж. Стеббинс и др.), пришедших к выводу о необходимости объединения практик натуралистов и экспериментаторов и ищущих пути создания новой систематики на базе синтеза генетики и теории естественного отбора. Одновременно в Германии и СССР в сходном направлении работали Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. М. Гершензон, Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов и др., которые осуществляли синтез генетики популяций, экологии, микросистематики с теорией естественного отбора в рамках собственных исследований, не ставя цель обновить саму эволюционную теорию. В конце 1930-х — 1940-х гг. появляются основополагающие монографии «Генетика и происхождение видов» Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a) и «Систематика и происхождение видов» Э. Майра (Mayr, 1942), в которых основное внимание уделено проблемам микроэволюции и видообразования. Создание учения о микроэволюции, давшего ответ на вопрос о движущих силах и закономерностях эволюционных преобразований на уровне вида, стало решающей вехой в преодолении кризиса в эволюционной теории, вызванного долгим противопоставлением данных генетики теории естественного отбора в первые десятилетия после переоткрытия законов Г. Менделя в 1900 г.

Второй такой вехой стало формирование представлений о единстве механизмов микро- и макроэволюции в трудах И. И. Шмальгаузена (1938; 1939a; 1946a),

Дж. Хаксли (Huxley, 1942), Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1944), А. А. Парамонова (1945) и Б. Ренша (Rensch, 1947), а также в коллективных монографиях ученых разных стран «The New Systematics» (1940), немецких биологов «Die Evolution der Organismen» (1943) и ученых Англии и США «Genetics, Paleontology and Evolution» (1949). И наконец, в 1950 г. вышел фундаментальный труд Дж. Л. Стеббинса (Stebbins, 1950), посвященный изменчивости и эволюции растений. Тогда, по мнению большинства историков, создание основных контуров СТЭ было завершено. Ее архитекторы были уверены, что эволюция от первичных организмов до высших многоклеточных животных может быть объяснена действием тех же факторов и движущих сил, что и современные процессы видообразования. В основу этого вывода был положен синтез учения о микроэволюции с данными ранее сложившихся отраслей эволюционной биологии, изучающих филогенетические закономерности. Под исследования органической эволюции в масштабах геологического времени, казалось, был подведен генетический и экологический фундамент экспериментально полученных знаний о факторах адаптивных преобразований популяций. Тем не менее, всё оказалось не так просто.

Несмотря на общность теоретических установок, при изучении филогенетических закономерностей вклад каждого из названных авторов был глубоко своеобразен, представляя собой обобщение практик и методов эволюционных подходов в пределах собственных дисциплин, да к тому же окрашенное спецификой национальных традиций и школ, функционирующих в специфических социально-культурной и политической средах. Например, в отличие от Дж. Хаксли, Б. Ренша и И. И. Шмальгаузена, использовавших данные палеонтологии фрагментарно, Дж. Г. Симпсон строил свои выводы, прежде всего базируясь на палеонтологическом материале, так как свою главную задачу видел в синтезе эволюционной палеонтологии с учением о микроэволюции. В рамках этого синтеза он и искал ответы на традиционные вопросы как эволюционной палеонтологии (причины неполноты палеонтологической летописи и неравномерности темпов эволюции), так и эволюционной теории (механизмы возникновения крупных таксономических групп, формы и направления эволюции, значение преадаптации и свободных экологических зон как важнейших факторов макроэволюции). Именно по этим вопросам палеонтологи чаще всего приходили к недарвиновским концепциям эволюции. Палеонтологической основой для различного рода сальтационистских и неокатастрофистских концепций, столь популярных в первой половине XX в., было отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп животных и растений на границах некоторых геологических периодов. При этом интерпретацию палеонтологического материала, свидетельствующего в пользу существования крупных переломов в истории органического мира, дополняли иногда интерпретацией отдельных данных экспериментальной генетики и эмбриологии: «макрмутации» — по Р. Гольдшмидту (Goldschmidt, 1940) или «онтомутации» — по А. Дальке (Dalcqué, 1949). Симпсону не удалось убедить палеонтологическое сообщество в правильности своих построений, и палеонтология вплоть до начала XXI в. продолжала оставаться главным арсеналом аргументов против СТЭ. Именно там зародилась концепция «прерывистого равновесия» С. Гоулда и Н. Эддриджа, первоначально резко противопоставленная СТЭ. Другим таким арсеналом стала молекулярная биология.

Немалое значение имело то, что большинство архитекторов СТЭ были зоологами. Единственным ботаником среди них был Дж. Л. Стеббинс, который отметил

в своих трудах ряд особенностей в детерминации эволюции растений, обусловленных спецификой их организации, жизненного цикла, способа размножения и т. д. Другие также понимали, что эволюции разных групп организмов существенно отличаются, но, стремясь к созданию единой теории эволюции, не уделили этим особенностям должного внимания, что также дало немало аргументов критикам СТЭ.

Существенно отличались и судьбы СТЭ в странах, ученые которых внесли решающий вклад в ее создание. Если в Англии и США она прочно укоренилась, став неотъемлемой частью биологического образования, а ее лидеры вошли в состав научной элиты этих стран, то в Германии после поражения во Второй мировой войне ее сторонники, обвиненные в сотрудничестве с национал-социалистической властью, на долгое время были отодвинуты на вторые роли в национальном сообществе биологов. Еще тяжелей сложилась судьба архитекторов и сторонников СТЭ в СССР, где после августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. генетика и СТЭ официально были объявлены чуждыми науками, их сторонники изгнаны из университетов и исследовательских учреждений. В итоге нормальный ход развития эволюционно-биологических исследований не только в СССР, но и во всех контролируемых им странах был нарушен на 10–15 лет, в течение которых ушли из жизни многие выдающиеся биологи-эволюционисты, разрушились научные школы, прервались традиции. В США и отчасти в Англии в это же время интенсивно проводили эволюционные исследования, итогами которых становились такие обобщающие работы, как «Генетика эволюционного процесса» Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1970), «Зоологический вид и эволюция» и «Популяции, виды и эволюция» Э. Майра (Mayr, 1963a; 1970), «Генетические основы эволюции» Р. Левонтина (Lewontin, 1974), «Эволюция организмов» В. Гранта (Grant, 1963; 1971), четырехтомник С. Райта (Wright, 1968; 1969; 1977; 1978) под общим названием «Эволюция и генетика популяций» и целый ряд других работ. В то же время именно в США возникли такие «альтернативные» дарвинизму концепции, как теория «нейтральной эволюции» (King, Jukes, 1969; Crow, Kimura, 1970; Kimura, 1979, 1983) и теория «прерывистого равновесия» (Eldredge, Gould, 1972), авторы которых так или иначе ставили под сомнение истинность СТЭ и ее роль в качестве современной эволюционной теории.

Однако, несмотря на очевидную актуальность, история «эволюционного синтеза» в Англии и США, как ни странно, так до сих пор и не стала предметом обстоятельного монографического исследования историков из США или какой-либо другой страны. Между тем уже написаны первые варианты истории формирования СТЭ в СССР (Развитие... 1983), Германии (Junker, 2004) и Франции (Grimoult, 2000). В мировой литературе есть немало работ, в том числе объемистых книг, в которых достаточно подробно освещают отдельные, главным образом частные, проблемы, связанные с развитием эволюционной теории в США и Англии, а также вклад в создание СТЭ эволюционистов других стран, но нет книги, дающей цельную картину ее развития. Единственная попытка в этом направлении была предпринята в книге под редакцией Э. Майра и У. Провайна (The Evolutionary... 1980), непосредственно посвященной анализу протекания «эволюционного синтеза» и представляющей собой сборник докладов симпозиума под одноименным названием, организованного Э. Майром в 1977 г. Для книги характерна логичность подходов к теме и соответствующая структура. Первая часть ее посвящена рассмотрению вклада в «эволюционный синтез» отдельных дисциплин, таких как генетика, цитология, эмбриология, систематика, ботаника,

палеонтология и морфология. Во второй части рассматривается вклад в «эволюционный синтез» ученых отдельных стран, таких как СССР, Германия, Франция, Англия, США, в третьей дается анализ вклада отдельных ученых и некоторые обобщающие оценки. При всей важности и значительности данной книги, «Эволюционный синтез» распадается на отдельные фрагменты, плохо увязанные друг с другом. На общем стиле представления материала и выводов существенным образом сказались редактирование Э. Майром, который, будучи активным участником создания СТЭ, естественно, имел собственный взгляд, к тому же достаточно субъективный, на то, как происходил «эволюционный синтез» и каким оказался его конечный результат.

Контуры «эволюционного синтеза», данные в этой книге, в основном сохранились и во многих последующих работах англо-американских авторов, в первую очередь самого Э. Майра (см. например: Мауг, 1982а; 1988; 1999; 2001; 2004). Каких-либо существенных, тем более принципиальных изменений в эту картину в более поздних работах внесено не было (см. например: Hull, 1988; Burian, 1988; 1989). Тем не менее, часть проблем, поднятых сначала в ходе симпозиума по «эволюционному синтезу» и получивших отражение в опубликованном тексте, остается актуальной и поныне. В частности, во вступительном докладе Э. Майр поставил ряд ключевых вопросов, касающихся «эволюционного синтеза», т. е. процесса создания СТЭ: Когда произошел синтез: в 1930–1940-х гг. или раньше, еще в 1920-х гг.? Какого ключевого звена не хватало в предшествующий период для осуществления «синтеза»? В какой степени «синтез» был завершен в конце 1940-х гг.? Что означает сам термин «синтез», и можно ли то, что произошло в эволюционной мысли в первой половине XX в., назвать научной революцией? (Мауг, 1980а, р. 39–46; см. также: Provine, 1980b, р. 408; Sharpe, 1980, р. 388–390). К этому перечню можно было бы добавить и другие вопросы. Например: почему именно Ф.Г. Добржанский, а не кто-либо иной, стал автором «Генетики и происхождения видов» — первой книги «эволюционного синтеза»? Каково значение антидарвиновских концепций эволюции в становлении СТЭ и ее последующей «модернизации»? Почему именно США в середине 1930-х гг. стали важным центром развития эволюционной теории?

Многие из этих вопросов, поставленных одним из главных архитекторов СТЭ, уже исследовались в ряде работ (Provine, 1986; Smocovitis, 1996; Колчинский, 2002; 2006; Debating... 2004; Конашев, 2011), но исчерпывающих ответов до сих пор нет. А число их можно было бы продолжить и применительно к другим странам, где синтез знаний шел вначале более высокими темпами, как, например, в СССР, или, напротив, запаздывал, как в случае с Германией, а тем более с Францией, где до конца 1970-х гг. доминировали сторонники неоламаркизма. И здесь уже явно приходится покинуть сферу истории идей и концепций и обратиться к вопросам социально-культурной среды, национальных научных традиций, взаимодействия науки, власти, общества и идеологии и т. д.

22–23 октября 2004 г. в Библиотеке Американского философского общества состоялся симпозиум, на котором уже новое поколение историков науки, спустя более четверти века после усилий Э. Майра и У. Провайна, стремилось переосмыслить эволюционный синтез в США в период с 1900 до 1970-х гг. Конференция состоялась благодаря поддержке фонда Барра и была приурочена к 90-летию известного историка эволюционной теории Фредерика Буркардта. В итоговом сборнике этого совещания, редакторами которого были историки и философы эволюционной

биологии Дж. Коэн из Лондонского университета и М. Рьюз из Государственного университета Флориды, участвовали 15 авторов, осветивших некоторые ключевые моменты в становлении эволюционного синтеза, преимущественно в США и Англии (Descended... 2009). Предисловие к книге написал лауреат Нобелевской премии, известный биофизик, ведущий специалист в области структурной биологии М. Левитт. В центре внимания авторов (К. Климан, М. Ларджент, Д. Рюдже, Д. Сепкоский, А. Хэммонд и др.) оказались следующие вопросы: непрерывность исследования и разрывы между поколениями; возникновение нового нарратива и расширение тематики; формирование новых стратегических направлений после формирования эволюционного синтеза. Практически и здесь синтез сведен к тому процессу, который происходил в США и Англии, при этом многие его ключевые английские участники, за исключением Дж. Б. С. Холдейна, М. Гудмана, Р. Фишера и Г. Кэттлуэлла, не стали предметом специального анализа.

В обстоятельной статье Дж. Кейна «Переосмысливая синтетический период в эволюционных исследованиях» (Cain, 2009a) указывается на ошибочность сведения всего многообразия эволюционных исследований в 1930–1940-х гг. к большому эволюционному синтезу, что стало основным нарративом историко-научных исследований последнего десятилетия. По мнению автора, активная пропаганда синтеза была полезна в конкретных исторических условиях, связанных с отстаиванием специфики эволюционных исследований, их необходимости в век молекулярной биологии и борьбы с лысенкоизмом. Вместе с тем в заложенных тогда традициях историко-биологических исследований на самом деле игнорировалось огромное количество эволюционных работ, приуроченных или к отдельным проблемам (онтогенез и эволюция), или к отдельным отраслям знания в отдельных странах (немецкая палеонтология), или принадлежащих целым национальным сообществам биологов-эволюционистов, например российских (Ibid, p. 624). В результате отвергалось всё, что не укладывалось в рамки частного случая синтеза даже в рамках англоязычного пространства¹. Объединяющими скрепами для будущих исследований этого периода могли бы стать истории проблемы вида и видообразования, комплексности, изменчивости, дивергенции и изоляции. В результате всестороннего и плюралистического рассмотрения их истории можно было бы получить более адекватную панораму эволюционных исследований в конце 1920 — начале 1930-х гг.

В целом предлагаемая Кейном стратегия исследований представляется интересной и продуктивной. Историко-сравнительный анализ эволюционного синтеза в англо-американском, русском и немецком языковых пространствах в 1920–1950-х гг. также показывал неэффективность доминировавших методологий в историко-научных исследованиях. Они не дали удовлетворительных ответов на вопросы, поставленные более 40 лет тому назад, в самом начале изучения истории СТЭ.

Основная цель этой книги — выяснить роль сообществ биологов разных стран с различным социально-политическим устройством в формировании единых эво-

¹ Далее под англоязычным пространством в основном будут пониматься Англия и США, где и были выполнены основные работы в области эволюционного синтеза. Теоретически в это пространство входят также и другие страны Британского содружества наций, но, насколько мне известно, только в некоторых из них (Канада и Австралия) были созданы оригинальные работы в этой области.

люционных парадигм, а также таких сходных социально-культурных «феноменов», как «эволюционное образование», «эволюционный синтез», «эволюционный этос», «эволюционный культ», «социальные сети биологов эволюционистов» и др. Мы полагаем, что комплексный анализ институциональных, социально-культурных и идеолого-политических факторов необходим для понимания путей формирования СТЭ в условиях острого противостояния идеологий национал-социализма, коммунизма и либерализма в 1920–1940 гг. Несмотря на национальные особенности научных практик, традиций и школ, а также социальных сетей даже в разделенном мире, эволюционная теория, будучи одной из наиболее идеологизированных областей биологического знания играла важную роль в сохранении единства мирового сообщества биологов. Развиваясь в разных политико-идеологических и экономических условиях, она воплотила в себе тенденцию к синтезу знаний об эволюции и в ряде стран дала примерно один и тот же набор альтернативных концепций (СТЭ, неоламаркизм, сальтационизм-неокатастрофизм). И здесь особый интерес представляет уникальный опыт формирования современных представлений об эволюции в СССР вопреки сильному идеологическому и административному давлению.

Такой подход позволяет лучше осмыслить единство науки в разделенном мире. Я убежден, что эволюционная теория, созданная путем синтеза данных из разных отраслей биологии, играет особую роль в сохранении общих научных норм, ценностей, стандартов, методов и практик в различных социально-культурных и политико-идеологических контекстах. Такая установка, на мой взгляд, позволяет выяснить предпосылки, начало, ход, институциональные структуры, цели и мотивации ученых разных стран и результаты их деятельности по достижению единства эволюционной теории в разделенном мире. Особенно важным фактором этого единства, как будет показано ниже, являлось сотрудничество внутри и между национальными научными сообществами, личностные контакты ученых, их миграции, зарубежные командировки и стажировки, национальные и международные симпозиумы, организации научных обществ, журналов, совместные экспедиции, междисциплинарные дискуссии. Важно выяснить, как международные контакты воздействовали на поиск, выработку и принятие эволюционных концепций в России, США, Англии и Германии, на пути и формы развития эволюционного синтеза в разных странах, на выбор используемых дисциплин, концепций и обобщений при его реализации. Необходимо учитывать также существовавшие эмпирические и методологические ограничения синтеза знаний в дисциплинарной, инструментальной и организационной сферах эволюционно-биологического исследования, а также пути их преодоления в рамках различных эволюционных парадигм, обусловивших многообразие способов, темпов и форм эволюционного синтеза.

В проведенном исследовании я старался показать, как в каждом из трех (англо-американском, немецком и российском) сообществ биологов была воспринята концепция Дарвина и как первичная реакция в той или иной стране повлияла на ее дальнейшую судьбу. При этом используется вошедший в последние годы в широкий оборот лингвистический термин «языковое пространство», означающий прочный, устойчивый ареал распространения того или иного языка. В области науки это географический охват и распространение литературы на том или ином языке. При этом принадлежность к определенному пространству в какой-то степени определяет особенности исследовательских практик, предпочитаемых методов и подходов, формы

общения ученых, институционализацию науки и ее этос. Довольно обширно немецкоязычное пространство, в котором в области эволюционной теории в XX в. доминировала прежде всего литература Германии. Но были важные работы на немецком языке, опубликованные в Австрии, Швейцарии, Голландии, Дании, Швеции, Прибалтике. Русскоязычное пространство в области эволюционной теории до 1917 г. практически совпадало с территорией Российской империи за исключением Прибалтики, а затем — с территорией СССР. Опираясь на эти представления, мы постарались выяснить национальные особенности протекания кризиса в эволюционной теории, порожденного противопоставлением генетики и теории естественного отбора, а также конфликтами между экспериментаторами и натуралистами, сторонниками типологических концепций вида и популяционистами, градуалистами и сальтационистами. Это противопоставление разных дисциплинарных практик неизбежно вело к созданию альтернативных концепций эволюции (мутационизм, холизм, преадапционизм, симбиогенез, номогенез, историческая биогенетика, аристокенез и др.), ставших основой для формирования ключевых парадигм эволюционной теории в первой половине XX в.

Многие из них стали затем основой нового синтеза знаний в области эволюции. Другие же вошли в состав СТЭ в качестве вспомогательных концептов, дисциплин. Именно сходство путей синтеза теории естественного отбора с различными биологическими дисциплинами, порожденное логикой их развития, обеспечило единство эволюционной теории в странах разного социально-политического устройства, и этому единству не помешали даже феномены «идеологизированной» науки (арийская биология или советский творческий дарвинизм). Изучение причин неравномерного и гетерогенного характера эволюционного синтеза, включая возврат к забытым идеям, конвергенцию элементов конкурирующих концепций и ассимиляцию альтернативных положений и обобщений, позволяет выявить главные теоретические задачи в рамках селекционизма, неокатастрофизма и неоламаркизма. Незавершенность этого синтеза стала одной из главных причин тотальной критики СТЭ и поисков нового синтеза в рамках концепций молекулярной эволюции, прерывистого равновесия, авторегулирующей эволюции, системной эволюции, молекулярного симбиогенеза и т. д.

Следует заметить, что в историко-критических исследованиях по истории эволюционной теории в XX в., выполненных в основном в 1970–1980-х гг., освещен целый ряд сторон и черт развития СТЭ. Но при этом не учитываются достижения альтернативных недарвиновских концепций эволюции, носящих также синтетический характер (это, например, неокатастрофизм). В современной зарубежной литературе, опубликованной преимущественно в США, развитие эволюционной теории в XX в. связывают, как правило, с работами, выполненными в англо-американском языковом пространстве; вклад ученых других стран, прежде всего России и Германии, явно недооценивается или просто игнорируется. Это особенно четко выражено в трудах: «Эволюционирующий дарвинизм. Системы динамики и генеалогии естественного отбора» (Dewey, Weber, 1995); «Объединяющая биология. Эволюционный синтез и эволюционная биология» (Smocovitis, 1996); «Структура эволюционной теории» (Gould, 2002); «Философия биологии. Эпизодическая история» (Greene, Dewey, 2004), «Генезис. Эволюционная теория» (Sapp, 2003) и др.

Против подобной трактовки истории эволюционной теории в XX в. выступили немецкие историки науки, опубликовавшие серию книг о вкладе биологов Третьего рейха в создание современной эволюционной теории: «Становление синтетической

теории. Вклад эволюционной биологии в Германии в 1937–1950» (Die Entstehung... 1999); «Вторая дарвиновская революция. История синтетического дарвинизма в Германии. 1924–1959» (Junker, 2004). В рамках ряда совместных международных проектов российские историки биологии показали необходимость учитывать вклад отечественных ученых в создание современного эволюционизма: «Эволюция Феодосия Добржанского» (The Evolution... 1994); «Эволюционная биология от Дарвина до наших дней» (Evolutionsbiologie... 2000), «Восприятие Ч. Дарвина в Европе» (The Reception... 2008). В ходе дискуссий на ряде международных конференций и симпозиумов в конце 1990-х — 2000-х гг. (Гёттинген, Регенсбург, Милан, Экстер, Санкт-Петербург, Кембридж), в которых участвовали историки науки и биологи Англии, США, Германии, Италии, России, Франции, Швейцарии, Украины и др., были выявлены следующие недостатки большинства современных работ по истории эволюционной теории:

1. Недооценка, а иногда и игнорирование вклада биологов России, затем СССР, и Германии в создание единого когнитивного пространства эволюционно-биологических исследований, позволявшего успешно взаимодействовать и сотрудничать ученым разных стран несмотря на существенные отличия их социально-культурных и идеолого-политических контекстов;

2. Односторонняя интерпретация социально-культурного контекста в реконструкциях по истории прогресса знаний об эволюции живого как преимущественно осуществленного в США и Англии, главных в англоязычном пространстве и придерживавшихся либеральных ценностей.

3. Отсутствие историко-сравнительных исследований различных попыток синтеза эволюционных знаний в разных странах Западной и Восточной Европы, в США в период противостояния либерализма, коммунизма и национал-социализма как государственных идеологий в 1930-е — 1945 гг., а также либерализма и коммунизма в годы Холодной войны.

4. Признание магистральной линией в развитии эволюционной теории в XX в. формирования СТЭ, т. е. современного дарвинизма, и игнорирование синтетического характера новейших вариантов неоламаркизма, неокатастрофизма и ортогенеза и, как следствие, концентрация основного внимания на деятельности архитекторов СТЭ;

5. Восприятие синтеза генетики и дарвинизма в качестве главного и всеопределяющего момента в создании современных эволюционных представлений, что привело к приуменьшению роли других отраслей биологии в формировании единого эволюционно-биологического пространства.

Исследования последних лет выявили также необходимость решить целый ряд вопросов историко-научного и методологического порядка. В чем суть эволюционного синтеза? Какая концепция в эволюционной биологии является синтетической? Как определить СТЭ? Каков ее научно-теоретический и логический статус? Как разграничить СТЭ и конкурировавшие с ней альтернативные синтетические теории? Было ли возникновение СТЭ научной революцией, элиминирующей непродуктивные исследовательские программы, или произошло их насильственное вытеснение в 1950–1960-х гг.? Каков реальный вклад ученых разных стран, различавшихся национальными научными практиками, а также социально-культурными и идеолого-политическими контекстами, в развитие современного эволюционизма? Каков вклад представителей разных биологических дисциплин в его формирование?

Ответы на эти вопросы требуют усилий огромного коллектива исследователей из разных стран в течение многих лет. В данной монографии ставится задача наметить некоторые пути их решения.

Главной авторской установкой было стремление избежать крайностей интернализма и социального конструктивизма. Этому будет способствовать и преодоление односторонней трактовки развития эволюционной теории в XX в., связанной со сведением ее к трудам ученых англо-американского языкового пространства и игнорированием огромного вклада биологов России и Германии в формирование современных эволюционных представлений. Проведенный историко-сравнительный анализ базируется на большом корпусе архивной информации из фондов Англии, России, США и ФРГ и обширной эволюционно-биологической, философской и историко-научной литературы, а также материалов «устной истории», собранных в конце 1980-х — начале 2000-х гг. Вся эта работа шла без малого полвека.

Мне посчастливилось встречаться, сотрудничать и поддерживать контакты со многими создателями СТЭ, а также с ее выдающимися сторонниками. Среди них в первую очередь я должен назвать Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Г. Ф. Гаузе, Е. И. Лукина, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова, И. С. Даревского, К. М. Завадского, А. В. Иванова, Л. З. Кайданова, М. М. Камшилова, Б. М. Медникова, К. Л. Паавера, Ю. И. Полянского, Я. И. Старобогатова, Л. П. Татарина, Э. С. Терехина, А. М. Уголева, С. С. Шварца, которые оказали огромное влияние на становление моих взглядов на пути формирования современного эволюционного синтеза. Полезными для выяснения неоднозначности ситуации оказались и дискуссии с приверженцами альтернативных взглядов А. В. Балускиным, М. Д. Голубовским, Л. И. Корочкиным, В. А. Красиловым, С. В. Мейеном, Э. Н. Мирзояном, В. И. Назаровым, а также многолетние контакты со многими зарубежными историками наук. Здесь прежде всего я вспоминаю встречи, беседы, а иногда и совместные работы с М. Б. Адамсом, Д. Байрау, Бао Оу, Д. Вайнером, Т. Гликом, Ичикава Хироши, Э. Краузе, В. де Ламбертом, Г. Левитом, Лю Дуном, В. И. Оноприенко, А. Петровичем, О. Я. Пилипчуком, М. Рюзом, Д. Тодесом, М. Уолкером, М. Хайнеманом, Э. и В. Хинтцше, У. Хоссфельдом, Э. Шаффер, Чжан Байчуном, Т. Юнкером, Е.-М. Энгельс, И. Ян и др. Важное значение для разработки этой темы имело для меня многолетнее сотрудничество с Н. Е. Берегой, Л. Я. Боркиным, Я. М. Галлом, А. Б. Георгиевским, Э. Ф. Караваевым, А. И. Кафановым, М. Б. Конашевым, М. В. Лоскутовой, Д. Е. Любомировым, А. С. Мамзиным, К. В. Манойленко, Е. Б. Музруковой, Ю. В. Наточиным, С. А. Орловым, З. М. Рубцовой, А. В. Самокиш, Т. Я. Суттом, А. К. Сытиным, Л. В. Чесновой, А. А. Федотовой, А. Г. Юсуфовым.

В ходе реализации ряда проектов, выполненных под моим руководством за последние 35 лет, начиная с коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) удалось познакомиться с опубликованными и архивными научными трудами, вернуть в научный оборот малоизвестные или даже забытые публикации, воспоминания и письма выдающихся ученых — участников эволюционного синтеза (это Ф. Г. Добржанский, Дж. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, Э. Майр, Б. Ренш, Н. П. Дубинин, К. М. Завадский, Ю. И. Полянский и др.). Недавно в рамках крупного международного проекта была опубликована коллективная монография «Создатели современного эволюционного синтеза» (ред.-сост. Э. И. Колчинский), в которой историки биологии из разных стран (Я. М. Галл, А. Б. Георгиевский, М. Д. Голубовский, А. И. Ермолаев,

М. Б. Конашев, Г. С. Левит, К. В. Манойленко, А. В. Полевой, А. С. Северцов, Р. А. Фандо, У. Хоссфельд, Ф. Е. Цахос) дали оригинальную трактовку развития эволюционной теории в XX в. В книге проанализированы процессы реализации идеи синтеза знаний об эволюции в биологических сообществах разных стран (Англии, Германии, Франции, США и СССР) и в разных дисциплинах в 1940–1960-х гг.: ассимиляция теории естественного отбора в генетике и цитогенетике, экологии и биоценологии, микросистематике; создание первых математических моделей естественного отбора; формирование популяционной генетики; преодоление разрыва между экспериментальными биологами и натуралистами, создавшее предпосылки для формирования нового синтеза. Показана роль книги Ф. Г. Добржанского в формировании нового синтеза и реакции на нее в англо-американском, немецком и русском языковых пространствах (адепты и противники, поддержка и критика, рецензии и скрытое цитирование). Выделены протагонисты эволюционного синтеза в США и России (А. С. Фаминцын, А. Н. Северцов, С. С. Четвериков, Н. И. Вавилов, С. Райт). Уточнен вопрос о главных архитекторах СТЭ и ее международном характере. В серии очерков, посвященных анализу ключевых работ в СТЭ (Б. Ренша, Дж. Хаксли, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Л. Стеббинса, И. И. Шмальгаузена), показана национальная и предметная специфика их вклада в ключевые проблемы эволюции, а также роль наиболее активных участников создания СТЭ в СССР, Германии и Франции (Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадский, С. А. Северцов, Е. И. Лукин, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Г. Геберер, Ж. Тесье) в ее развитии. Дан анализ работ архитекторов недарвиновских синтетических концепций эволюции (Л. С. Берг, Д. Н. Соболев, А. Ремане, О. Шиндевольф, Р. Гольдшмидт, П. Тейяр де Шарден). Проанализированы эмпирические, методологические и концептуальные ограничения в дисциплинарной, инструментальной и организационной сферах биологических исследований и попытки их преодоления. Выяснены воздействия стандартов, методов, достижений и дискуссий в других естественных науках, прежде всего в физике и химии, на становление новых подходов и типов исследования в эволюционной биологии. Результаты этого проекта в максимальной степени учтены и в предлагаемой монографии.

Я благодарен М. Б. Конашеву, позволившему использовать в книге подготовленные им материалы о развитии теории микроэволюции в США. Он же любезно согласился быть ответственным редактором и много сделал для улучшения текста. Л. Я. Боркин и Я. М. Галл сделали также немало ценных замечаний при рецензировании рукописи. За помощь в переводе я благодарен Н. Е. Берегой, Е. Г. Пивоварову и Е. В. Евсиковой. А. В. Полевой и С. В. Ретунская помогли уточнить многие библиографические ссылки и найти портреты. С. И. Зенкевич, как всегда, внимательно прочла рукопись и тщательно исправила ее стилистические и грамматические огрехи. Моя жена, Наталья Викторовна, сделала всё возможное и невозможное, чтобы я смог спокойно написать эту книгу и провести ее редакционную подготовку.

В ноябре 1973 г. К. М. Завадский подарил мне только что выпущенную им книгу «Развитие эволюционной теории после Ч. Дарвина». В ней он лишь поставил задачу исследовать историю эволюционной теории в период создания и доминирования СТЭ. Даря эту книгу, он пожелал мне издать такую же через 25 лет. Желание утопическое, так как нельзя написать такую же книгу. У каждого должна быть только своя книга. Тем не менее именно эту книгу я рассматриваю как исполнение завета учителя, так как основной упор в ней сделан на исследование тех десятилетий, до которых он довел свое повествование.

Часть 1
**КОГНИТИВНЫЕ
И СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНЫЕ АСПЕКТЫ
РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В XX В.**

Глава 1
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ В XX В.

1.1. Восприятие идей Ч. Дарвина в XIX — начале XX в.

Немногие научные теории распространялись так же быстро, как теория естественного отбора, сразу же названная дарвинизмом (*The Reception... 2008*, 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 полевых натуралистов, биогеографов, систематиков, экологов. В этом отношении 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 как ведущего фактора эволюции. В первые десятилетия после 1859 г. они 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 отсутствие экспериментальных подтверждений естественного отбора послужило 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,

¹ Так предложил называть эту теорию Т. Гексли в рецензии на книгу «Происхождение видов» в апрельском номере «*Westminster Review*» за 1860 г. Еще раньше термины «*Darwinism*», «*Darwinian*», «*Darwinize*» использовали для «жизнеописательной» поэзии Э. Дарвина и его натурфилософских спекуляций. Позднее дарвинизмом именовали самые различные эволюционные концепции, в том числе и откровенно антидарвинистские, например «советский творческий дарвинизм» Т.Д. Лысенко. Учитывая разнообразие использования термина «дарвинизм» и наличие в нем разнообразных течений, далее под дарвинизмом будут пониматься те концепции, в которых естественный отбор признается главной, но не единственной причиной эволюции.

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.

Отличия в отношении к дарвинизму обуславливались и национальными традициями (Hundert... 1960; The Darwinian... 1985; The Comparative... 1988; Die Rezeption... 1995; Junker, Hoßfeld, 2001; The Reception... 2008; The Literary... 2014). Если во Франции вплоть до 1970-х гг. доминировал неоламаркизм и только последнее десятилетие вновь просыпается к нему интерес (Lamarck... 1981; Grimoult, 2000; Transformations... 2011), то в Германии (Kelly, 1981; Hoßfeld, 2005; Ritzer, 2007; Gliboff, 2008) и России дарвинизм занял прочное место в культурной и общественно-политической жизни (Развитие... 1983; Vučinich, 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; Hoßfeld, 2010). 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. (Kolchinsky, 2009).

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-х гг. возник неодарвинизм, у истоков которого стоял А. Вейсман, объяснявший все признаки организмов действием отбора. Появились и недарвиновские концепции эволюции (неоламаркизм, телеогенез, неокатастрофизм-сальтационизм), авторы которых или отвергали реальность естественного отбора, или отводили ему функцию элиминации нежизнеспособных особей и видов. Примерно до середины 1930-х гг. на переднем плане стояли дискуссии между представителями различных эволюционных традиций по проблемам каузальности эволюции, например о прямом и косвенном наследовании, о роли мутации, изоляции и отбора в эволюции, о градуалистическом или сальтационистском ходе эволюции. Многообразные постановки вопросов и различные способы доказательств подготавливали эволюционных исследователей к решению прежде всего

этих проблем. Поскольку эволюционные идеи теперь обсуждались в ряде биологических дисциплин и их представители с различным успехом участвовали в этих дебатах, синтез разных эволюционных практик и концепций казался почти невозможным и отодвинутым в далекую даль. Этот период Дж. Хаксли (Huxley, 1942) обозначил как «затмение дарвинизма» (Eclipse of Darwinism), назвав так первую главу своей книги. Через 40 лет термин вошел в широкое употребление после книги П. Боулера с аналогичным названием (Bowler, 1983). Как правильно заметил М. Ларджент (Largent, 2009), использование астрономического термина оказалось не столь безобидным. Закат предполагает рассвет, и его стали приурочивать к созданию СТЭ, описывая всё промежуточное время как некое научное средневековье, т. е. царство тьмы.

Действительно в конце XIX — начале XX в. усилилась критика концепции естественного отбора, так как представления о дискретной наследственности наводили на мысль о сальтационистском механизме эволюции. Большинство биологов по разным причинам не хотели, да и не могли согласиться с тем, что естественный отбор является причиной адаптациогенеза. Вследствие этого экспериментально работавшие генетики и натуралисты (систематики, палеонтологи) при обсуждении эволюционных процессов приходили к различным представлениям. Противостоящие друг другу исследовательские традиции столь сильно отличались в языках, научных интерпретациях и методологии, что, казалось, компромисс невозможен. На самом деле прогресс знания требовал критического переосмысления прежних концепций, которые не устраивали новые поколения биологов, порождая разнообразие новых методов, идей и концепций.

Международное сообщество эволюционистов стояло в конце 1920-х гг. перед решением двух основных проблем. Необходимо было, во-первых, найти консенсус между различными исследовательскими традициями и преодолеть непонимание внутри собственной дисциплины, а во-вторых, продолжить борьбу против недарвиновских концепций эволюции (ортогенеза, сальтационизма, неоламаркизма, 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 сколько-нибудь общее мнение, казалось, были обречены на неудачу. Вызывали непонимание и усилия некоторых российских и немецких биологов и палеонтологов — Л. С. Берга (1922), Д. Н. Соболева (1924), Л. Плате (Plate, 1932a–1938), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1936), Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940) и др. — включить некоторые данные генетики в концепции эволюции, построенные с позиций неоламаркизма, неокатастрофизма-сальтационизма. С недоверием встречались и работы, претендующие дополнить классический дарвинизм, как это предлагали сделать А. С. Фаминцын (1907а, б) в концепции симбиогенеза, А. Н. Северцов (1912) в учении о филэмбриогенезах или Н. И. Вавилов (1920) в законе гомологических рядов наследственной изменчивости. Решающие шаги к синтезу сделал создатель популяционной генетики С. С. Четвериков (1926) в СССР, а также авторы математических моделей естественного отбора Р. Фишер (Fisher, 1930а), С. Райт (Wright, 1931а) и Дж. Б. С. Холдейн (Haldane, 1932а) в Англии и США.

1.2. Синтетическая теория эволюции

Этот синтез произошел примерно во второй трети XX в. путем объединения некоторых данных и концепций генетики, экологии, биогеографии, систематики, морфологии и палеонтологии с теорией естественного отбора. В ходе нарастающей дифференциации биологии возникали такие дисциплины, как феногенетика, биология развития, цитогенетика, этология, а их представители подключались к создаваемому синтезу. В 1947 г., когда 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 рассматривали как основную ее движущую силу. Публикация материалов этой конференции под редакцией Г. Джемсена, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона — «Генетика, палеонтология и эволюция» (*Genetics...* 1949) — совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства дарвинизма XX в., получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ) или «современного синтеза». Казалось, что прежние противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Все были убеждены, что за 15–20 лет удалось осуществить синтез основных эволюционно-биологических идей.

Подобное единодушие в англо-американском языковом пространстве было подготовлено книгами Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (*Dobzhansky, 1937a*), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Maug, 1942), Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (*Huxley, 1942*) и Дж. Г. Симпсона «Пути и формы эволюционного процесса» (*Simpson, 1944*). Из-за политико-идеологических причин и Второй мировой войны лишь немногие из ученых США и Англии знали, что одновременно аналогичная работа по синтезу знаний шла 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» (1939а) и «Факторы эволюции» (1946а) — 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 этот консенсус как «новый синтез», или «современный эволюционный синтез», в своей книге «Эволюция. Современный синтез» (*Huxley, 1942*). 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 — автор одной из статей в «Новой систематике», опубликованной в 1940 г. под редакцией Хаксли (The New Systematics... 1940). Существенно также, что Хаксли в 1931 г. по приглашению Академии наук приезжал в СССР (Галл, Конашев, 1999). Эту 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: в библиотеках все наличные экземпляры были уничтожены, и сохранились они лишь у некоторых смельчаков. О его приоритете в термине «синтетическая теория эволюции» и возможном заимствовании со стороны Хаксли до того, как я указал на это в 1990 г. (Колчинский, 1990а), не было известно ни в СССР, ни за рубежом. Сейчас его статья наконец-то издана за рубежом (Bucharin, 2001).

В рамках СТЭ на различных 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. Теория естественного отбора оказалась совместима с такими факторами видообразования, как дрейф генов, быстрые преобразования периферийных популяций, конкуренция видов, симбиогенез. 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, а всего, согласно «Catalogue of Life» по данным на 26 февраля 2014 г., известно чуть меньше 1,6 млн видов или около 15% современных видов. По оценкам экспертов, только разнообразие эукариот планеты исчисляется в 8,74 ($\pm 1,3$) млн видов, из них около 7,7 млн животных, 398 тыс. растений, 611 тыс. грибов и 36 400 простейших.

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. Появившиеся новые штаммы гриппа и др. 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 и экологическую пластичность.

Начиная с 1970-х гг. всё чаще встречаются утверждения о том, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписывались в рамки СТЭ. Особенно активными были палеонтологи С. Гоулд и Н. Элдридж (Eldredge, Gould, 1972; Eldredge, 1985; 1989; Gould, 2002; 2006), которые доказывали, что их концепция «прерывистого равновесия» существенно меняет взгляд на эволюцию и требуется новый синтез. Он, однако, реально начался только в первые годы XXI в. К этому времени нападки на СТЭ стали достоянием прошлого, исчезло и подчеркнута экзальтированное, восторженное отношение к ней. Забыты и прежние, «новейшие» недарвиновские концепции эволюции. Их авторы, став полноправными членами научного сообщества, не вспоминают о «кавалерийских атаках» 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. Но 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, 2007а). Но это вступает в явное противоречие с социальным конструктивизмом, пользующимся большой популярностью среди североамериканских историков эволюционной теории.

1.3. Архитекторы СТЭ

Чем больше времени проходит после эпохи создания СТЭ, тем больше разногласий среди историков науки о сущности этой концепции и соответственно тем сильнее отличаются оценки вклада ученых тех или иных стран в ее создание. Эти вопросы с большей или меньшей полнотой проанализированы во множестве статей и книг, среди которых наиболее значимыми, на наш взгляд, являются коллективные труды «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), а также книги В. Смоковитис (Smocovitis, 1996), С. Гримоулта (Grimoult, 2000), 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, названных постулатами СТЭ, сильно отличались. Компромисс между далеко дивергировавшими исследовательскими практиками в середине 1930-х гг. требовался как натуралистам, так и экспериментально работавшим генетикам. Он помог первым 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. Неудивительно, 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 опубликовал в издательстве Колумбийского университета книгу «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937a). Спустя два года она была издана В. Лерхе по-немецки в Берлине (Dobzhansky, 1939). В СССР 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), явно 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, а в конечном счете, и в их укоренении в мировом, в том числе в немецком языковом пространстве. 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). О попытках некоторых французских биологов в 1940–1960-х гг. придать дискуссиям вокруг дарвинизма интернациональный характер рассказано в книге С. Гримоульта «История современного эволюционизма во Франции: 1945–1995» (Grimoult, 2000).

Со второй половины 1990-х гг. историей эволюционного синтеза в Германии заинтересовалась активная группа немецких биологов и историков науки, которые провели обширные архивные и литературные изыскания (Г. Левит, В.-Е. Райф, У. Хоссфельд, Т. Юнкер и др.), а также взяли интервью у многих видных немецких биологов (Die Entstehung... 1999; Evolutionsbiologie... 2000; Darwinismus... 2001). Свидетельства современников тех событий в Германии показали, что многие интересовавшиеся наукой знали о немецком издании книги Добржанского, покупали ее, обсуждали и воспринимали ее идеи. Эхо оригинального и переводного изданий книги Добржанского было в Германии позитивным. Рецензенты (зоолог и физиолог М. Гартман, генетик Г. Бауэр, антрополог Г. Геберер) независимо друг от друга признавали ее историческое значение. Вместе с книгой Циммермана «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938), она послужила теоретическим фундаментом для широкого эволюционного обобщения. Так, будущий редактор коллективной монографии Г. Геберер отметил: «Книга Циммермана показала нам убедительно, как далеко естественнонаучная филогенетика сегодня продвинулась. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberer, 1939, S. 43).

Это было в Германии, где до выхода книги Добржанского явно доминировали неокатастрофистские и сальтационистские концепции. В СССР же, на «второй родине дарвинизма», где во время дарвиновского юбилея в 1932 г. центральная газета ВКП(б) провозгласила: «Рабочий класс, вооруженный марксистско-ленинской теорией, берет всё подлинно научное в дарвинизме для борьбы за построение социализма» (см. подробнее: 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 открыто приветствовал книгу из США, то в книге И.И. Шмальгаузена «Пути и закономерности эволюционного процесса», вышедшей в 1939 г., нет даже ссылок на нее, хотя из контекста видно, что она автору не только была известна, но и учтена им. Ссылки на работы Добржанского появились только в его книге «Факторы эволюции», опубликованной в 1946 г., когда США еще считались нашим союзником.

В США и Англии через пять лет после книги Добржанского был издан ряд книг, составивших основу СТЭ: орнитолога Э. Майра (Mayr, 1942), зоолога Дж. Хаксли (Huxley, 1942), палеонтолога Дж.Г. Симпсона (Simpson, 1944) и ботаника Дж.Л. Стеббинса (Stebbins, 1950). Авторы этих книг в последнее время и называют главными «архитекторами» СТЭ. Их стремление связать различные отрасли биологии, используя в основном новые результаты генетики и доказывая ведущую роль отбора в эволюции, было явственно отражено в выборе названий книг Добржанского и Майра, прямо напоминавших о книге Дарвина «Происхождение видов». Иногда к числу главных архитекторов СТЭ добавляют немецкого зоолога Б. Ренша (Rensch, 1947).

Между тем картина создания СТЭ была не столь проста, а международное восприятие ее идей шло столь 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. И если в СССР уже в 1983 г. было дано детальное описание и исследование событий, предпосылок и данных, которые позволили основать и оформить «современный синтез» (Развитие... 1983), то в Германии только в декабре 1996 г. было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?». Его результатом стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии» (Die Entstehung... 1999). В 1997 г. в Гёттингенском университете состоялся другой международный симпозиум «Эволюционная теория от Дарвина до наших дней», на котором было продолжено обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (Evolutionsbiologie... 2000). К ним вновь вернулись в 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и (или) идеология» (Darwinismus... 2001) и на международных симпозиумах «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» в рамках конференций «Русско-немецкие связи в биологии и медицине» 1999 и 2002 гг. в Петербурге (Русско-немецкие... 2000–2003). Наконец, в 2004 г. вышла фундаментальная книга Т. Юнкера «Вторая дарвиновская революция. История синтетического дарвинизма в Германии: 1924–1950 гг.» (Junger, 2004).

Столь интенсивное обсуждение этой проблемы в последние десятилетия объясняется рядом обстоятельств. Во-первых, после работы К.М. Завадского (1973)

и коллективных монографий «Эволюционный синтез: Перспективы унификации биологии» (The Evolutionary... 1980) и «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) вклад советских биологов в СТЭ, казалось, не подвергался сомнению во всех странах, в том числе и в ГДР (Peters, 1985). Однако длительная послевоенная изоляция биологов ФРГ от международного научного сообщества привела 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; 2000). Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в немецком языковом пространстве в пособничестве национал-социализму, пытались представить учение о естественном отборе как его главную естественнонаучную основу². Напрасно Г. Геберер в предисловии 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, Bd. 1, 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. Вайгельт, В. Гере, В. Гизелер, Г. Динглер, Х. фон Крэг, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шваниц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Геберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма (Колчинский, 2007а, 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. В итоге проблема современного эволюционного синтеза стала обсуждаться исключительно в свете эволюционного синтеза в США и Англии.

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 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... 1983, 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 английскому изданию книги И.И. Шмальгаузена

² При этом «забывали», что в Третьем рейхе авторы антидарвиновской концепции (Г. Бёкер, 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, 2007а, с. 489–490, 566–581).

«Факторы эволюции» он писал: «Сейчас вклад в теорию эволюции идет из различных биологических дисциплин. Генетика, систематика, сравнительная морфология и эмбриология, палеонтология сделали 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, 1949a, p. XIV). Тем самым он не только включил И.И. Шмальгаузена в число основных архитекторов эволюционного синтеза, но и четко охарактеризовал его вклад 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 Шмальгаузенем проблем макроэволюции представляется глубоким и является большим вкладом в синтетическую теорию эволюции с совершенно свежей точки зрения» (Simpson, 1949a, p. 323). Особенно он отмечал широту 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, пришел к выводу, что в ее создании участвовали ученые шести стран: «Англии (Р. Фишер, Дж. Холдейн, Дж. Хаксли, К. Дарлингтон, К. Уоддингтон и Э.Б. Форд), США (С. Райт, Г.Дж. 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 странно ожидать идентичности их взглядов на все проблемы эволюции. Отсутствие фамилии Шмальгаузена 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, 1984a, p. XX–XXI). Характерно, что здесь нет даже фамилий англичанина Дж. Хаксли и немца Б. Ренша.

В 1970-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.Л. Стеббинс и В. Грант; палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И.И. Шмальгаузен; генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Э.Б. 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 У. 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. Г. Добржанский, Э. Б. Форд, И. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. К. Олсон и др.), так и их ученики (например Р. Левонтин, С. Гоулд), а также историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, Д. Тодес и др.). Некоторые из приглашенных не смогли участвовать в заседаниях и прислали свои соображения и воспоминания в письменной форме (например, Б. Ренш и Дж. Г. Симпсон). Итогом всей многогранной работы стала опубликованная в 1980 г. под редакцией Э. Майра и У. Провайна книга «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии», которая до 1982 г. вышла еще в двух издательствах, а в 1998 г. увидела свет с новым предисловием редакторов (*The Evolutionary...* 1998). 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, 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, 1980d) и Дж. Г. Симпсоне (Maug, 1980e). Наконец, Майр выступил с воспоминаниями о том, как он сам стал эволюционистом (Maug, 1980c). Всё это придало рассматриваемой книге, написанной столь пестрым составом участников из разных стран, разных отраслей знания и разных поколений, целостность, не исключаящую, однако, различий в акцентах и выводах.

В отличие от многочисленных трудов по истории СТЭ, в рамках которых формулировались некие ее постулаты, в этом труде, как и в последующих многочисленных выступлениях и публикациях Майра, указывалось на незавершенный характер синтеза. Действительно, само состояние эволюционной биологии было таково, что невозможно было всё многообразие воззрений архитекторов СТЭ свести к набору постулатов. Как подчеркивал Майр: «Новый синтез, несомненно, воспринимался по-разному Реншем, Добржанским, Симпсоном, Фордом и мною. Различные люди, различные личностные интересы, различные симпатии и антипатии, различный

материал — всё 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» (Мауг, 1980с, р. 422). И действительно, выявилось многообразие содержаний, вкладываемых в термин «синтез», трактовка которого простиралась от «обозначения логических последствий до простого слова барьеров между дисциплинами» (Provine, 1980b, р. 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» (Мауг, 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» (Мауг, 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 для него объединял разные исследовательские традиции, прежде всего экспериментаторов и натуралистов (Мауг, 1980а, р. 40). Поэтому он исключал из синтеза математическую популяционную генетику, успешно развивавшуюся в первой трети XX в. Хронологическими рамками создания СТЭ, приведшей, по его мнению, ко «второй дарвиновской революции» в биологии, Майр считал 1937–1950-е гг., когда были опубликованы основополагающие труды отцов-архитекторов синтеза, включая его самого, а также Ф. Г. Добржанского, Дж. Г. Симпсона, Дж. Хаксли, Б. Ренша и Дж. Л. Стеббинса.

Однако такой взгляд противоречил содержанию редактируемой Майром книги. Не случайно уже через два года он существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Мауг, 1982а, р. 567–570). Теперь он подчеркивал, что существенный вклад в ее возникновение внесли не только авторы отдельных работ, выполненных до 1937 г., но и исследователи различных отраслей биологии, разрабатывавшие селективные модели эволюции. Среди них он называл С. С. Четверикова и Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, К. Дарлингтона и Э. Б. Форда в Англии, Ф. Сэмнера, Л. Дайса, А. Стёртеванта, С. Райта в США, Э. Баура, В. Людвига, Э. Штреземана и В. Циммермана в Германии, Ж. Тесье

и Ф. 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 Г. 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 своей отрасли знания, но и ликвидацией коммуникационных разрывов между разными эволюционными школами, связывая генетический подход Т. Моргана и Р. Фишера с популяционной методологией натуралистов. До конца своих дней Майр неоднократно возвращался к вопросу о путях формирования СТЭ (Maug, 1988; 1992; 1993; 1994a; b; c), вновь и вновь подчеркивая огромную роль привнесения в СТЭ исследовательских традиций различных стран и различных биологических дисциплин, направлений и школ. К числу важнейших достижений СТЭ он теперь относил также опровержение концепций неоламаркизма, ортогенеза, сальтационизма и развитие холистского подхода к генотипу и генофонду (Maug, 1988, p. 526, 530).

В августе 1981 г. в Гамбурге состоялась конференция, посвященная развитию дарвинизма в XX в. В ней участвовали 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 (*Dimensions...* 1983). Многие авторы считали, что эволюционный синтез далеко не закончен и продолжает идти в различных странах, захватывая всё 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, зоолога и палеоантрополога Г. Геберера и ботаника В. Циммермана. Первый из них, несмотря на изоляцию немецких биологов во время войны от ученых других стран и господство в немецкой палеонтологии типологических, сальтационистских, ортогенетических концепций (К. Бойрлен, О. Шиндевольф), смог объединить 19 немецких авторов различных специальностей в деле создания коллективной монографии «Эволюция организмов» (*Die Evolution...* 1943), содержащей немецкий вариант эволюционного синтеза, соответствующего в целом уровню развития эволюционной теории того времени. Заслуги же В. Циммермана 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, историки науки Р. Буриан и У. Провайн. В целом гамбургская конференция показала, что за несколько лет, прошедших со времени встреч, которые были организованы Э. Майром

и У. 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 для характеристики своих эволюционных взглядов термины «современный дарвинизм», «истинный дарвинизм», «подлинный дарвинизм», «неодарвинизм», «современная теория эволюции» и т. д. (Шмальгаузен, 1966; 1969; Дубинин, 1966; Современные проблемы... 1967; Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969) и подчеркивая при этом единство своих взглядов со взглядами создателей и сторонников СТЭ. Так, например, во втором издании книги «Проблемы дарвинизма» И. И. Шмальгаузен особо выделял вклад Э. Майра, Дж. Л. Стеббинса, Б. Ренша, Э. Штреземана, Дж. Хаксли в синтез теории естественного отбора с биогеографией и систематикой (Шмальгаузен, 1969, с. 9), Л. Дайса. Г. Турессона и В. Н. Сукачёва — с экологией (там же, с. 10) и Э. Баура, Г. Дж. Мёллера, Ф. Г. Добржанского, Н. В. Тимофеева-Ресовского. Э. Б. Форда и А. Мюнцинга — с генетикой (там же, с. 10). Помимо этого, в тщательно отобранном списке рекомендуемой литературы для изучения современного Шмальгаузену дарвинизма он включил также труды и 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. Синскую, Дж. Л. Стеббинса, А. Л. Тахтаджяна, К. Уоддингтона, Р. Фишера, Г. Геберера, С. С. Четверикова, Ф. Шеппарда, В. Циммермана 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 «современного дарвинизма» или «неодарвинизма», 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 создавалась «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 сделал Добржанский и Безигер), а более десяти советских биологов разных специальностей» (Завадский, 1971, с. 8, 10). К ним 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, А. А. Сапегина, Н. В. Тимофеева-Ресовского, С. С. Четверикова; экологов Г. Ф. Гаузе, С. А. Северцова, В. Н. Сукачёва, А. П. Шенникова; 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 видим, 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 «современного синтеза» (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 проверке. Таких путей в 1920–1930-х 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, 1980a, 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 и попытался продемонстрировать на примере анализа различных компонентов теории Ф. Г. Добжранского.

К этому времени положение СТЭ в биологическом сообществе существенно изменилось. Нападки на СТЭ создателей концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Эддриджа получали всё более широкую поддержку (Колчинский, 2002, с. 448–455). Обвиняя СТЭ в панселекционизме, адапционизме и градуализме, Гоулд полагал, что она оказалась неспособна 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. Эддридж, занимал компромиссную позицию, предпочитая говорить не о бесплодности СТЭ, а о «незавершенности синтеза» (Eldredge, 1985). По его мнению, главная инновация СТЭ заключалась в том, что «Добжранский (Dobzhansky, 1937a) 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 Эддридж, 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 неदारвиновские 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 сохраняется разрыв между эволюцией на генетическом и фенотипическом уровнях. Были предприняты попытки вновь свести суть синтеза к математическим моделям Фишера–Райта (*Beyond Neo-Darwinism...* 1984).

Неожиданно к критикам СТЭ присоединился крупный американский историк науки У. Провайн, который в 1980 г. был главным партнером Майра по подготовке монографии об истории формирования СТЭ. Теперь он стал утверждать, что подлинный синтез произошел в 1920-х гг., когда в трудах Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта и С. С. Четверикова были объединены представления о менделевской наследственности и факторах, способных менять частоту генов в популяции, а также были предложены математические модели для описания этих процессов (Provine, 1988; 1992). После этого, по мнению Провайна, ничего нового не происходило, не было никакого эволюционного синтеза, а, напротив, шло лишь сужение спектра существовавших ранее концепций. Из биологии были элиминированы в первую очередь все телеологические концепции эволюции. Тем самым мнение о важности и последовательности шагов эволюционного синтеза у Провайна коренным образом расходилось с позицией Майра. Кроме того, он полагал, что каждая из основополагающих для СТЭ книг 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, p. 31–34) еще раз подчеркнуть, что эволюцию нельзя свести к изменению частот генов в популяции, как это было сделано в математических моделях отбора в 1920-х гг. и в первых работах по популяционной генетике. Необходимо учитывать формирование адаптаций, а также происхождение видов и высших таксонов. Синтез отнюдь не был количественным моделированием природных процессов, так как в последнем не было места виду, видообразованию и макроэволюции. Главная заслуга СТЭ заключается в решении проблемы адаптации и биоразнообразия. Для этого биологами были усвоены три концепции: наследование приобретаемых признаков, а также результатов упражнения и неупражнения органов; дискретный характер генетической изменчивости; доминирующая роль малых мутаций в эволюции. Майр вновь отметил, что синтез был объединением: а) концепций трех важнейших биологических дисциплин (генетики, систематики и палеонтологии); б) традиций ученых Англии и США, которые занимались в основном математикой и проблемами адаптаций, с традициями их коллег из стран континентальной Европы, где главное внимание уделялось 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. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (1950), демонстрировавшие важность таксономии для понимания эволюции, Майр относил к постсинтетическому периоду (Maug, 1993, p. 9).

В целом его подход к истории формирования СТЭ получил признание в Германии и России. Историки этих стран были согласны с тем, что СТЭ нельзя свести лишь к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только

популяционную генетику. На примере трудов Г. Ф. Гаузе, Г. Геберера, С. А. Северцова, А. Л. Тахтаджяна, В. Циммермана, И. И. Шмальгаузена и др. продемонстрировали, 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... 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). К аналогичным выводам пришли ученые Англии, Канады, Франции (Harwood, 1985; 1993; Grimoult, 2000; Delisle, 2011).

Вместе с тем с начала 1990 г. предпринимаются всё новые и новые попытки свести содержание СТЭ к объединению популяционной генетики с идеей естественного отбора в книге Добржанского (Dobzhansky, 1937a) и ограничить его англоамериканским языковым пространством. Об этом писал в середине 1990-х гг. М. Адамс (Adams, 1994a; b), который ранее много сделал для пропаганды вклада советских генетиков С. С. Четверикова, А. С. Серебровского, Н. П. Дубинина, И. И. Шмальгаузена и др. в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англо-американского языкового пространства характерно для работы В. Смоковитис (Smocovitis, 1996). Особенно часто забывается вклад ученых Германии и СССР. Более того, в 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). Забыты даже Дж. Хаксли и Б. Ренш, которых всегда включали в число отцов СТЭ. Остается только сожалеть об отходе американских биологов и историков науки от традиционных оценок СТЭ как международного феномена.

Нельзя, конечно, отрицать, что в пределах отдельных национальных сообществ биологов формирование СТЭ носило специфические черты, обусловленные 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 между каноническими архитекторами СТЭ существовали по многим фундаментальным проблемам эволюции (размер элементарного эволюционного шага, соотношения дрейфа гена и отбора, сводимости макроэволюции к микроэволюционным преобразованиям), а тем более в области мировоззрения и эпистемологии, как это было продемонстрировано Р. Делисли, при сравнительном анализе трудов Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Б. Ренша и Дж. Хаксли (Delisle, 2009a; b). Прежде всего, это касается их взглядов на мировоззренческие проблемы эволюции. Среди западных архитекторов СТЭ Майр был единственным, кто считал дарвинистский механизм достаточным для объяснения всей органической эволюции, включая становление человека. Остальные, базируясь на разных философских, мировоззренческих и даже религиозных соображениях, в той или иной степени признавали преддетерминированность эволюционного прогресса, причины которого коренятся вне живой природы. Сколь велика была роль философско-мировоззренческих и религиозных соображений в эволюционных трудах Ф. Г. Добржанского, Б. Ренша и Дж. Хаксли, недавно подробно исследовали М. Б. Конашев (2012a), Г. Левит и У. Хоссфельд (2012).

Структура СТЭ, рассматриваемой как второй этап в развитии дарвинизма, была такова, что в ней основной упор был сделан на разработку учения об общих факторах и причинах эволюции, действующих у всех таксонов и на всех этапах развития органического мира. Как правило, при построении СТЭ ее архитекторы отвлекались от всего своеобразного в организации исследуемых популяций и в действии факторов и причин эволюции. Обусловлено это было тем, что основную задачу они видели в создании общей теории эволюции и, посчитав, что цель достигнута, надеялись в будущем экстраполировать знания, полученные на отдельных методически удобных объектах (насекомых, высших позвоночных и высших растениях), на все остальные таксоны. Но вскоре выяснилось, что это невозможно в силу специфики эволюции в разных крупных таксонах.

К тому же единодушие архитекторов СТЭ не шло дальше признания отбора главным и необходимым, но далеко не единственным, недостаточным фактором для эволюционных преобразований. Среди ее сторонников были и остаются разногласия даже в вопросе о пределах объяснительных возможностей селекционизма (Forber, 2009; 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-х 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 небольшой степени исчезают различия между основными архитекторами СТЭ и ее главными оппонентами.

1.4. 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. благодаря широкому синтезу биологических знаний о процессе эволюции формировалась не только СТЭ. Как было отмечено нами с Я. М. Галлом, некоторые другие эволюционные концепции XX в. создавались и развивались путем синтеза эволюционных идей предшественников и данных различных биологических наук (например, номогенез Л. С. Берга, «историческая биогенетика» Д. Н. Соболева, «старый дарвинизм» Л. Плате, гипотеза антислучайности Л. Кено и Э. Гийено, концепция авторегуляции А. Ванделя, неокатастрофизм О. Шиндевольфа, тейярдизм и др.) (Галл, Колчинский, 1980). 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. Многие исследователи изучали

первые шаги видообразования. В области фенотипики, экспериментальной эмбриологии и морфологии проводились исследования онтогенетических основ эволюции. Особенно важными оказались 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 разрабатывались теории, имеющие 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, преадапационизм, 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 адаптаций, видообразования и эволюционного прогресса было использовано много рационального из неदारвиновских концепций эволюции. Если практически во всех неदारвиновских синтетических концепциях эволюции сохранялась пропасть в объяснении процессов микро- и макроэволюции, то дарвинизм, постулируя положение о единстве механизмов микро- и макроэволюции, казалось, позволял решать проблему причинно-следственных связей в эволюции, доказывая, что основные закономерности надвидовой эволюции (необратимость эволюции, 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 неदारвиновских концепций, выдвинутых в период формирования и утверждения СТЭ, авторы которых (Д. Н. Соболев, Л. С. Берг, Л. Плате, О. Шиндевольф, Р. Гольдшмидт, А. Вандель, П. Тейяр де Шарден и др.) претендовали также на всеобъемлющий синтез биологических знаний, то становится очевидно, что их построения изначально не могли быть признаны подлинно синтетическими. В них игнорировались многие экспериментально проверенные факты, что приводило к выпячиванию эволюционной роли одного-двух факторов. В итоге были созданы представления о причинах эволюции, сводящие их к мутациям, макромутациям, онтомутациям или преадаптациям, к гибридизации или дупликации, к онтогенетическим изменениям приспособительного характера, к миграциям или физиологической изоляции. Более того, в некоторые эволюционные концепции, наряду с данными о реально существующих факторах эволюции, включались представления о мнимых факторах (например, наследование приобретаемых признаков).

Ни одна из неदारвиновских синтетических концепций 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 сколь-нибудь существенно продвинуться в области познания каузальных основ эволюции. В итоге каждый выдумал собственную теорию эволюции, мало связанную с остальными. Следует признать, что 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 учения о параллелизмах, конвергенции, полифилии крупных таксонов, неравномерности темпов эволюции, критериев эволюционного прогресса. Однако установленные филогенетические закономерности, являющиеся результатами эволюции, нередко постулировались в качестве ее факторов и причин. Тем самым следствия эволюции выдавались за ее причины, а в теоретическом отношении недарвиновским концепциям эволюции был присущ эклектизм. Методология многих недарвиновских концепций эволюции базировалась на представлениях о жесткой детерминации процессов макроэволюции (телеология, автономический ортогенез, изначальный панпсихизм, 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 встретили отклика у современников, они стимулировали многих архитекторов СТЭ к поиску новых эволюционных интерпретаций, которые они нередко пытались совмещать с положениями дарвинизма. Например, 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, 1980a, 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).

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 направленностью, случайностью действия отбора и направленным, «телеономичным» результатом этого действия (Voessiger, 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 недавно было вновь подробно проанализировано А. Б. Георгиевским (2013).

Обосновывая закон гомологических рядов наследственной изменчивости, Н. И. Вавилов (1920) оценил параллельные ряды у ископаемых головоногих гониатитов, установленные Д. Н. Соболевым, как одно из подтверждений 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 ценил³.

Весьма благоприятные отзывы концепция Тейяра получила не только у Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1968; 1971), но 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, который в конце 1920-х гг. впервые осуществил синтез микросистематики, генетики, экологии и биогеографии и дал 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, 1980c, 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, всегда с глубочайшим почтением. Гольдшмидт — один из наиболее цитируемых авторов и в трудах Ф. Г. Добржанского, включая его последнюю книгу

³ Об этом Лукин сообщил мне в интервью в сентябре 1990 г.

«Генетика эволюционного процесса» (Dobzhansky, 1970). По мнению Дж. Г. Симпсона (1948, с. 92), Ф. Г. Добржанский и К. Вилли убедительно свидетельствовали «в пользу возможности существования системных мутаций или макроэволюции в смысле Гольдшмидта». Таким образом, практически все протагонисты СТЭ в США серьезно отнеслись к идеям Гольдшмидта о «системных мутациях», «многообещающих монстрах» и старались их как-то осмыслить с точки зрения сформировавшейся СТЭ, сравнивая с другими концепциями макроэволюции.

Особую роль в становлении СТЭ и формировании современной парадигмы эволюционных исследований сыграл крупнейший немецкий палеонтолог О. Шиндевольф. Хотя разрабатываемая им в 1940–1950-х 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, 1984a, р. 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, р. 126).

В предисловии к последнему прижизненному переизданию «Темпов и форм эволюции» Симпсон подчеркнул, что именно его и Шиндевольфа теории многие в 1950–1960-х гг. считали равноценными в эволюционной палеонтологии, с удовлетворением заметив, правда, что при посещении Американского музея естественной истории О. Шиндевольф избегал встреч с ним (Simpson, 1984a, р. XXIII). Нередко звучали мнения, что идеи Шиндевольфа были более обоснованными, а его синтез разных отраслей эволюционной биологии более масштабным, тем более что в поздних трудах ученый 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 экстраполироваться в прошлое с большой осторожностью.

В эпоху доминирования СТЭ Шиндевольф был одним из немногих крупных биологов в середине XX в., кто указывал на незавершенность синтеза, на несводимость макроэволюционных преобразований лишь к суммированию изменений на популяционно-видовом уровне, на необходимость поиска факторов, действовавших в прошлом и вызывавших 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. Гулд, Д. Рауп, Дж. Сепкоский, С. Стенли, Н. Элдридж, Д. Яблонский), исследовавшие динамику кризисов в истории биосферы, различных форм гетерохронии как причин 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.

Случаи с Р. Гольдшмидтом и О. Шиндевольфом хорошо показывают, сколь подвижны были цели и рамки исследовательских программ эволюционного синтеза в середине XX в. и сколь неоднозначен круг его участников. Их сальтационистские взгляды первоначально рассматривались как полностью противостоящие СТЭ, а теперь оцениваются как яркое проявление плюрализма во взглядах сторонников эволюционного синтеза (Gould, 1982; 1993; Dietrich, 1995; 2003; 2011; Голубовский, 2012б).

Но так было далеко не со всеми эволюционными концепциями, авторы которых также претендовали на всеобъемлющий эволюционный синтез в 1930–1940-х гг. Так, например, в те годы Карл Бойрлен был ключевой фигурой среди палеонтологов Германии, верных традициям ламаркизма, идеалистической морфологии и гётевского романтизма. Он первым среди немецких биологов представил завершённую концепцию сальтационной эволюции и тем самым сильно затруднил восприятие немецкими биологами СТЭ (Rieppel, 2012). В начале 1930-х гг. Бойрлен опубликовал несколько статей по проблемам взаимоотношения формы и функции в эволюции, о причинах вымирания животных, об актуализме и т. д. и две монографии: «Закон преодоления смерти в биологии» и «Филогенетические основы эволюционной теории» (Beurlen, 1933а; 1937). В них было много идей, общих с Шиндевольфом, в том числе и представление об автогенетических циклах эволюции, состоящих, однако, из трех фаз — взрывного расщепления (*explosiver Aufspaltung*), бурного образования новых типов организации (*Neomorphose*) и деградации.

Однако в отличие от Шиндевольфа, ориентировавшегося на синтез палеонтологии, эмбриологии и генетики, взгляды Бойрлена, как и его административная деятельность, были тесно связаны с идеологией народничества (*völkisch*) и арийской науки. Он воспринял приход национал-социалистов к власти как время возвращения немецкого народа к своим истокам, означающего духовное возрождение нации. Такая позиция была положительно оценена национал-социалистами, назначившими Бойрлена на высокие административные посты, в том числе и руководителем Отдела геологии, минералогии, геофизики в Имперском научно-исследовательском совете. Это стоило ему многих неприятностей после краха Третьего Рейха. В 1950 г. К. Бойрлен уехал в Бразилию и вернулся только в 1969 г., позабыв все свои прежние гипотезы сальтационизма, неокатастрофизма, циклизма и т. д. Забыты они были и другими биологами в немецком языковом пространстве.

Оказался забытым эволюционный синтез другого крупного немецкого зоолога и генетика — Людвига Плате. Он также был убежденным сторонником нацио-

нал-социализма, но в отличие от Бойрлена не был сальтационистом, а напротив, пытался возродить дарвинизм путем синтеза учения об отборе с «современным лamarкизмом» и ортогенезом (Plate, 1932–1938). До 1945 г. концепция Плате, названная им старым дарвинизмом, была очень популярна. Большинство германских биологов-эволюционистов обращались к нему или за поддержкой своих собственных взглядов, или как к серьезному оппоненту-теоретику. Сторонники и творцы германского эволюционного синтеза также не обошли молчанием работы Плате (см., например: Heberer, 1943b). В первом издании «Новых проблем эволюционного учения» Б. Ренш (Rensch, 1947) ссылался на Плате 23 раза, чаще, чем на самого Дарвина (19 раз), не говоря уже о создателях СТЭ. Но вскоре и сам Плате, и его труды были полностью забыты, и только недавно немецкие историки биологии Г. Левит и У. Хоссфельд (2013) напомнили о нем и рассказали о причинах забвения его трудов.

1.5. СТЭ под обстрелом: новые вызовы селекционизму

К концу 1950-х гг. СТЭ прочно укоренилась в англоязычном биологическом обществе. В 1960-х гг. преподавание основ эволюционной теории стало неотъемлемой частью обязательного образования в развитых странах. Казалось, прежние противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Всё больше верующих воспринимали эволюцию как факт, установленный наукой. Опыт многих эволюционистов, включая протагониста и главного архитектора СТЭ Ф.Г. Добржанского, показал, что дарвинизм и вера в Христа легко могли уживаться в одном и том же человеке. В специальной энциклике «*Humani Generis*», изданной в августе 1950 г., папа Пий XII, раскритиковав целый ряд отступлений от религиозных догм, допущенных некоторыми христианскими учеными, высказался за размышления и дискуссии по поводу эволюции. От нападок на эволюционное учение воздерживалась православная церковь в СССР, где дарвинизм считался естественнонаучной основой марксизма и атеизма. Несмотря на официальную поддержку лысенкоизма большинство российских биологов-эволюционистов во главе со своими научными лидерами — В.Н. Сукачёвым и И.И. Шмальгаузенем, по существу также были сторонниками СТЭ, именуя ее современным дарвинизмом.

Вскоре, однако, СТЭ в частности и эволюционизму вообще был брошен вызов со стороны евангелистов. В 1961 г. выходит книга теолога Дж. Уиткомба и бывшего инженера-гидравлика Г.М. Морриса «Происхождение потока», озаменовавшая начало «научного креационизма» (Whitcomb, Morris, 2003). Предпринятая ими попытка доказать существование всемирного потопа как главной причины современного состава флоры и фауны была подвергнута критике со стороны геологов и палеонтологов. Тем не менее, в США усиливалось противодействие теории эволюции со стороны фундаменталистов (Полянский, Колчинский, Орлов, 1991). В 1963 г. было создано Общество и Институт креационных исследований в Сан-Диего (Калифорния) под руководством Морриса. Вскоре это движение вышло за границы США, превратившись в общемировой феномен, захвативший Латинскую Америку, Африку, мусульманский мир и страны западноевропейской цивилизации, включая англоговорящие государства — Канаду, Австралию, Новую Зеландию и даже

Англию, считавшуюся до 2002 г. цитаделью эволюционизма (Numbert, 2011, p. 136–138). В начале 2000-х гг. выяснилось, что только 48% англичан верят, что теория эволюции лучше, чем креационизм, описывает происхождение и развитие жизни на Земле, а в Западной Европе естественнонаучное объяснение эволюции живого разделяют 40% опрошенных, а среди остальных: 21% — сторонники теистической эволюции, 20% верят в уникальный акт творения, а 19% не имеют собственного мнения (Ibid).

Практически сразу после падения Берлинской стены, распада социалистического лагеря и краха СССР креационизм стал рассматриваться в этих странах как способ достижения академической свободы и освобождения от научной ортодоксии, навязанной государством. Антидарвинизм как «симптом интеллектуальной деградации» части российского общества (Марков, 2009) ныне объединяет поклонников Т. Д. Лысенко, сторонников «шестоднева» — ортодоксальных фундаменталистов и особенно ярких неофитов. Если верить результатам опроса Всероссийского центра исследований общественного мнения, проведенного в дни празднования 150-летия со дня выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина (20–21 ноября 2009 г.) в 140 населенных пунктах 42 субъектов Российской Федерации, то действительно многие россияне, скорее всего, черпают «сенсационные» сведения из псевдонаучно-популярных книг и статей, не утруждая себя изучением сложных концепций современной науки⁴. Многочисленные грубые фактические ошибки (точнее, извращение фактов) они, не будучи биологами, просто не в состоянии заметить, но, опираясь на сведения, полученные от авторов, которые стремятся самоутвер-

⁴ По данным ВЦИОМ, 44% опрошенных ответили, что являются сторонниками сотворения мира, а 35% — теории Ч. Дарвина (Дарвинисты... 2009). Неудивительно, что сторонниками теории эволюции Дарвина были прежде всего столичные жители (55%), неверующие (54%) и высокообразованные респонденты (45%). Концепции божественного сотворения мира придерживались, как правило, селяне (50%), верующие (48%) и малообразованные россияне (50%). Но оказалось, что среди так называемых креационистов в изначальное совершенство мира верит только 58%. Большинство из них признают борьбу за существование и естественный отбор в качестве важных факторов эволюции в прошлом и настоящее время (52%), не отрицают влияния глобальных катастроф на изменение мира (69%) и исчисляют возраст Земли в миллиардах лет (67%), а часть из них или принимают наличие общего предка у человека и обезьяны (8%), или затрудняются с ответом на этот вопрос (5%). Опрос выявил неоднозначную связь между религиозными убеждениями, креационизмом и дарвинизмом. Из респондентов, позиционирующих себя как верующие, только чуть больше половины принимают концепцию божественного происхождения человека (52%), в то время как более трети (36%) уверены в существовании общего предка человека и обезьяны. Практически нет расхождений между верующими и неверующими в принятии градуального или скачкообразного характера эволюции, ее восходящего или нисходящего характера. С библейской датировкой возраста Земли в несколько тысяч лет согласны лишь 13% верующих, а 15% затруднились с ответом на этот вопрос. Все эти данные свидетельствуют о том, что вопреки громадным усилиям креационистов и поддерживающих их средств массовой информации большинство респондентов фактически согласны с главными положениями дарвинизма. Более того, еще раз было подтверждено отсутствие однозначной корреляции между религиозными убеждениями и креационизмом. И в этом отношении Россия остается гораздо ближе к европейским странам, Японии и Китаю, чем к США и мусульманскому миру.

даться за счет концепций прошлого, выдаваемых за якобы придуманные ими новые парадигмы, всерьез заявляют, что «Дарвин опровергнут». Если растущий отрыв научной картины мира от «обыденного массового сознания», питающегося суевериями, ложными идеями и вымышленными фактами, достоин сожаления, то «научные» публикации в так называемых ВАКовских журналах, подписанные порой биологами — членами Российской академии наук, которые предлагают отказаться от всей современной биологии и вернуться к сочинениям отцов церкви в области охраны природы, экологии, систематики и т. д. (Жиров, 2008), выглядят угрожающе. Правда, налицо некоторый прогресс. Т. Д. Лысенко свои домыслы называл «новыми», а современные авторы именуют их «новейшими».

Во всем мире интенсивно идет институционализация креационизма, учреждаются центры, институты и музеи креационистских исследований, академии и общества креационистов, журналы. Новые структуры развернули активную публикационную деятельность, выпуская ежегодно десятки брошюр и книг, красочно оформленных и продаваемых по низким ценам. В них доказывается, что современное естествознание якобы подтвердило библейские сказания о сотворении Вселенной и человека несколько тысяч лет назад. Атаки со стороны «научного креационизма» были продиктованы сугубо идеологическими соображениями, подробно разобранными и отвергнутыми в трудах П. Китчера, Н. Д. Ньюела. М. Рьюза и др. Тем не менее, к ним подключились многие философы, журналисты, популяризаторы науки, опубликовавшие огромное количество статей и книг с опровержением устаревшего, по их мнению, дарвинизма.

Гораздо серьезнее оказались выступления против СТЭ ряда молодых биологов и палеонтологов, разочаровавшихся в ее исследовательском потенциале в связи с потерей натуралистами лидирующих позиций в изучении живого. Популярным стал лозунг «Дарвинизм мертв», так как новейшие открытия в области молекулярной биологии, клеточной биологии и цитологии, кариосистематики, биологии развития и палеонтологии не вписываются в рамки СТЭ. Раздавались призывы избавиться от ряда постулатов, препятствующих новому синтезу, авторы которых ратовали за новый синтез эволюционных знаний, призванный заменить устаревшую СТЭ (Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1979; Gould, 1983; Eldredge, 1985; Кимура, 1985; Reid, 1985; Красилов, 1986; Futuyma, 1988; Gutmann, 1989; Воронцов, 1999; Гродницкий, 1999; 2001 и др). Вопросы эволюции вновь вышли на страницы популярных изданий и стали широко обсуждаться в образованных кругах. Аргументы, выдвинутые биологами-эволюционистами против СТЭ, были следующими: 1) данные современной молекулярной биологии несовместимы с дарвинизмом; 2) новые концепции эволюции (нейтральной эволюции, прерывистого равновесия, эпигенетической теории эволюции и т. д.) несовместимы с СТЭ; 3) из-за своего редуционизма СТЭ неспособна объяснить роль онтогенеза в эволюции; 4) СТЭ, принимающая индивида за основной объект естественного отбора, неспособна объяснить эволюционные процессы, протекающие на надындивидуальных уровнях организации живого; 5) панадаптациялизм и ультраселекционизм СТЭ, связанные с отрицанием роли стохастических процессов, не дают возможности объяснить новые феномены в эволюции.

Первоначально расшифровка в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком структуры ДНК, а затем и открытие принципов генетического кода воспринимались как

подтверждение СТЭ, поскольку гены — это различные нуклеотидные последовательности ДНК, а мутации — их изменения. Постепенно стала формироваться молекулярная теория микроэволюции, описывавшая динамику природных популяций на уровне аминокислотной последовательности белков и нуклеотидной последовательности кодирующих их генов. В 1960-х 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 и с близкими в систематическом отношении таксонами от империи до штаммов бактерий, рас рыб, человека и т. д. (Белозерский, Медников, 1972). Тем самым молекулярная эволюционная биология, занимаясь археологией и структурой генома существующих организмов и реконструируя филогенетические связи (молекулярную систематику или геносистематику), столкнулась с проблемами молекулярных основ адаптаций, видообразования и мегаэволюции (Lenski, Trivisano, 1994; Elena et al., 1996; Golding, Dean, 1998; Elena, Lenski, 2003; Lenski et al., 2003; Meyer, Zardoya, 2003). Их решение многие стали искать вне рамок СТЭ.

Одной из первых попыток пересмотреть положения СТЭ с позиций молекулярной биологии стала теория нейтральной эволюции (Kimura, 1983; Кимура, 1985). Ее сторонники показали, 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. Актуальным оказался и вопрос, является ли большинство фенотипических вариаций результатом отбора или же нейтральных генетических изменений.

Всё это вызвало длительные дискуссии между сторонниками и противниками нейтральной эволюции, которая детально была рассмотрена в ряде работ (Page, Holmes, 1998). Если следовать теории нейтральной эволюции, то большинство различий между видами по ДНК (и белкам) есть результат случайного генетического дрейфа и мутаций, а не позитивного естественного отбора (Futuyma, 1998). В то же время исследования биохимического полиморфизма показывали, что позитивный отбор ответствен за белковую эволюцию у рыб, дрозофил и др. видов (Fay et al., 2002). Результаты этих и других исследований во многом оказались несовместимы с теорией нейтральной эволюции, так как свидетельствовали о наличии естественного отбора на молекулярном уровне (Кирпичников, 1972; Bell, 1997).

Противоречия между представлениями об адаптивной эволюции организма и нейтральными структурами консервативных генов в значительной степени были преодолены гипотезой С. Оно (1972) о механизме становления новых генов,

которую первоначально также рассматривали как опровержение СТЭ. Со временем выяснилось, 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.

Одним из множества открытий, сделанных благодаря молекулярной эволюционной биологии, стало понимание того, что многие эволюционные инновации появились благодаря модификациям (мутациям) регуляторных, а не структурных генов (Doebley, Lukens, 1998). Дубликация генов, ведущая к дивергенции функций и появлению новых, играет важную роль в объяснении появления и дивергенции в ходе эволюции бактерий, архей и эукариот (Page, Holmes, 1998; Zhang, 2003). На основе сходного набора генов в ходе эволюции возникало удивительное разнообразие форм и функций, что говорит в пользу предположения 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, приводят к инновациям, лежащим в основе различий крупных таксонов.

Это убедительно показали сравнительные исследования последовательностей аминокислот в белках и полинуклеинов в генах шимпанзе и человека. Из их общих белков 80% 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. Тем самым идея о дубликации генов как источнике исходного материала для эволюции, получила сильную поддержку в молекулярных исследованиях. Вместе с тем многие базовые вопросы так и остались без ответа, несмотря на множество открытий за последние два десятилетия.

Одним из главных достижений СТЭ считалось опровержение ламаркистской концепции наследования приобретенных признаков. Однако недавно ламаркистские взгляды на наследственность появились вновь в контексте изучения различных форм эпигенетического наследования, под которым понимают наследуемые изменения в функции генов, которые не могут быть объяснены изменениями в последовательностях ДНК (Epigenetic... 1996). Эпигенетические изменения сохраняются в ряде клеточных митотических делений и могут передаваться следующим поколениям при

мейозе. Классическими примерами эпигенетических изменений стали метилирование ДНК и деацетилирование гистонов, приводящие к подавлению экспрессии генов. К ним порой относят и генетический «сплайсинг», играющий важную роль в эмбриогенезе растений и животных. Множество факторов внешней среды может влиять на интенсивность метаболизма ДНК. В рамках эпигенетики исследуются такие процессы, как парамутации, генетический букмаркинг, геномный импринтинг, инактивация X-хромосомы. Одним из примеров эпигенетического наследования является увеличение глаза и мозга у эмбрионов позвоночных, управляемое гидростатически. Механизм увеличения глаза и мозга в конечном счете связан с работой генов, но конкретные причинно-следственные связи здесь отсутствуют. Эти и другие выявленные примеры эпигенетического наследования явно вступали в противоречие с одним из основных положений СТЭ, связанным с признанием последовательности нуклеотидов *sensu stricto* единственной наследственной информацией (Kakutani, 2002).

Удивительным казалось открытие белковых инфекционных агентов, которые размножаются без участия нуклеиновых кислот, осуществляя тем самым передачу наследственной информации от белка к белку. Эти агенты, названные С. Прузинером прионами, представляют собой неправильно свернутые молекулы прионного белка PrP, способные «размножаться», превращая нормальные молекулы PrP в подобие самих себя. Это также противоречило основному постулату классической генетики, на которой базировались архитекторы СТЭ. Не случайно эти итоги изучения эпигенетической наследственности и прионов стали главными аргументами к пересмотру СТЭ (Developmental... 1991; Sapp, 2003; Jablonka, Raz, 2009; Оловников, 2009).

Они вновь подняли вопрос о молекулярно-генетических основах наследования приобретенных признаков. Так, О. Ландман в качестве механизмов его реализации называет: 1) наследование измененных структур клеточной оболочки или кортекса; 2) эпигенетические изменения без каких-либо модификаций ДНК; 3) наследование ДНК-модификаций, т.е. клонально передаваемых изменений в характере локального метилирования ДНК; 4) индуцированную утрату либо приобретение факультативных элементов генотипа (Landman, 1991). Пикантность ситуации заключается в том, что на этот раз сами генетики инициировали обсуждение проблемы возникновения адаптивных, или отбор-зависимых «направленных» мутаций (Дж. Кэйрнс, Б. Холл, Дж. Шапиро) (см. подробнее: Голубовский, 2000), что дало возможность говорить о том, что молекулярная биология доказала историческую правоту гипотезы наследования приобретаемых признаков. Появилось даже выражение «молекулярный ламаркизм». В 2009 г. в Иерусалиме состоялась представительная конференция с целью выяснить, как в свете современной эволюционной теории выглядят основополагающие идеи Ж.-Б. Ламарка, в том числе и наследование приобретаемых признаков, через 200 лет после выхода в свет «Философии зоологии» (Transformations... 2011).

Вместе с тем современные дискуссии о эпигенетической наследственности и взаимодействие облигатных и факультативных ДНК- и РНК-носителей по сути дела не имеют ничего общего с рассуждениями и опытами ламаркистов. Молекулярные исследования не подтверждают идею Ламарка, что морфологические изменения, приобретенные в течение жизни животного или растения, могут переноситься через зародышевые клетки в следующее поколение. Эпигенетический феномен

включает новые свойства генома и реакцию генома на условия окружающей среды, но и то и другое наследуется и подвержено действию мутаций. Более того, недавно было экспериментально показано, что у прионов есть нечто похожее на наследственную изменчивость, позволяющую им эволюционировать под действием естественного отбора. Таким образом они приспосабливаются к разным типам клеток и даже вырабатывают устойчивость к лекарствам (Li et al., 2010).

С 1970-х гг. усилилось противопоставление биологии развития и СТЭ, к архитекторам которой упорно не причисляли ни И. И. Шмальгаузена, ни К. Уоддингтона (Gould, 1977; Шишкин, 1981). Утверждалось, что эмбриологи всегда были критично настроены по отношению к СТЭ, так как в ней не учтены пути реализации генетической программы в онтогенезе, в результате чего сохранялся разрыв между эволюцией на генетическом и фенотипическом уровнях. В нашей стране усиленно пропагандировалась идея необходимости создания некоей общей теории эволюции, в которой на базе эпигенетической теории М. А. Шишкина (1981) были бы объединены ламаркизм, номогенез и неodarвинизм (Гродницкий, 1999; 2001; Васильев, 2005, с. 8).

Вместе с тем за последние два десятилетия биология развития и эволюционная теория уже объединились, сформировали новую ветвь знаний, называемую эволюционной биологией развития, или «Evo-Devo» (Hall, 1999). Фактически вслед за И. И. Шмальгаузенем и К. Уоддингтоном исследуется вопрос, как эволюционируют процессы индивидуального развития и как, в конечном счете, получаются различные планы тела у существовавших ранее и у нынешних организмов. По словам Артура (Arthur, 2002), важнейшим фактором синтеза биологии развития и эволюционной теории стало открытие в 1984 г. семейства регуляторных генов, названных гомеозисными Нох-генами. Они кодируют ДНК-связывающие белки (факторы транскрипции), сильно влияющие на эмбриональное развитие. Например, подавление развития брюшных конечностей у насекомых определяется функциональными изменениями в белке, называемом Ultrabithorax, который кодируется Нох-геном (Ronshaugen et al., 2002). Семейство Нох-генов идентифицировали у артропод (насекомые, ракообразные, хелицеровые, мириаподы) и хордовых (рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие) и нашли аналоги у растений и дрожжей. Следовательно, это исключительно древняя и, несомненно, высококонсервативная структура, имеющая большое значение для эволюции механизмов и паттернов эмбриогенеза (Meyer, 1998; Hall, 1999; Arthur, 2002; Gilbert, 2003).

Были открыты формы обмена генетической информацией в мире прокариот (трандукция, трансформация и т.д.). Горизонтальный перенос генов был впервые описан в 1959 г. благодаря открытию передачи резистентности к антибиотикам не только между разными видами рода *Shigella*, но и штаммами *Shigella* и *E. coli* (Akiba et al., 1960). Впоследствии путем пересадки целого генома удалось превратить один вид бактерий в другой (Lartigue et al., 2007). Но долгое время считали, что подобный механизм внезапного превращения видов возможен только у бактерий, хотя горизонтальный перенос генетической информации между серебрябрюшковыми рыбами и биолюминесцирующими бактериями, обнаруженный в 1981 г. Дж. Мартино и И. Фридовичем, стимулировал дискуссии 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.). Р. Б. Хесин (1984) одним из первых дал подробный анализ данных по переносу генов между прокариотами и эукариотами, как и возможных случаев естественного «горизонтального переноса».

Отталкиваясь от идей российских биологов-эволюционистов (А. С. Фаминцына, К. С. Мережковского, Б. М. Козо-Полянского) и опираясь на результаты собственных цитологических, микробиологических и палеомикробиологических исследований, Линн Маргулис выдвинула гипотезу о симбиотической эволюции митохондрий и хлоропластов, ставшую поворотным моментом в развитии представлений о симбиогенезе, и превратила эти представления из экстравагантной гипотезы в хорошо обоснованную научную концепцию (Margulis, 1970; Margulis, Sagan, 2002; Margulis et al., 2005; 2006). Маргулис представила эволюцию первых эукариот как результат постоянного включения в клетку хозяина-прокариота вначале автономных, физиологически отличных прокариотических клеток. В соответствии с этой концепцией, митохондрии эволюционировали из каких-то форм древних аэробных бактерий, а хлоропласты из каких-то прокариот, похожих на цианобактерии. Когда обитатели клетки хозяина получили в ней постоянное место жительства, они продолжили функционировать и размножаться таким образом, чтобы, когда клетка хозяина делилась, получались производные сообщества клеток. В этих работах отвергались представления о градуальном характере эволюции, идущей по пути усиления дифференциации, которые Л. Маргулис назвала ультра-неодарвинизмом, и всесторонне обосновывалась гипотеза о происхождении эукариотической клетки путем кооперации ее структур, существовавших ранее в качестве самостоятельных организмов. Тем самым дарвиновский механизм эволюции, построенный на отборе мелких мутаций, ставился под сомнение.

Высказанные Маргулис идеи далеко не сразу были приняты мировым научным сообществом, но в дальнейшем они были поддержаны многими исследователями и признаны важной вехой в развитии теории эндосимбиогенеза и всей эволюционной биологии (Martin et al., 2001; Martin, Russell, 2003). Концепция симбиогенеза эукариотической клетки внесла существенные изменения и в представления о ранних этапах эволюции биосферы. Маргулис существенно дополнила гипотезу «Геи», выдвинутую Дж. Ловелоком, представив первичную биосферу как общепланетарную экосистему, состоящую из множества подсистем, компоненты которых связаны между собой разными формами симбиотических отношений. Будучи одним из авторов названия таксона-империи Eukaryota-Whittaker & Margulis, Маргулис много сделала для разработки представлений о пяти основных царствах жизни, коренным образом изменивших вековые традиции систематики (Margulis, Schwartz, 1998). Недавно была сделана попытка обобщить идеи симбиогенеза и горизонтального переноса генов для выделения в качестве основной единицы отбора не организма, а аутоценоза как самоуправляемой системы хозяин-симбионты, тогда соответственно единицей эволюции признается система аутоценозов, или демоценоз (Савинов, 2012).

Изучение нуклеотидного состава целых геномов, начавшееся в конце 1970-х гг., открыло новые перспективы для выяснения филогенетических отношений (Gaudil-

liere, Rheinberger, 2004; Suarez-Diaz, Anaya-Munoz, 2008; The Handbook for Genetics... 2009; Suarez-Diaz, 2010). В их развитии особую роль сыграл проект, связанный с расшифровкой «кода кодов» — генома человека (The Code... 1992). Благодаря геномике и биоинформатике 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 отмечает 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.

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. Были построены различного рода «рибосомальные» и «белковые древа». Геномика показала, что повышение сложности и размера генома у многоклеточных эукариот не столько результат увеличения их адаптивности, сколько последствия 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 царств 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 используют только для графического изображения отдельных генов и родственных групп организмов. Тем очевидней стала необходимость создать не столько общую, сколько частные теории эволюции, учитывающие особенности действия общих причин эволюции в отдельных крупных таксонах (Завадский, Колчинский, 1977).

В 1970-х гг. усилились нападки на СТЭ и группы палеонтологов, возглавляемых авторами концепции прерывистого равновесия С. Гоулдом и Н. Элдриджем (Колчинский, 2002, с. 448–455), которые указывали, что в палеонтологической летописи невозможно найти переходы не только между крупными таксонами, но даже между видами. В то же время палеонтологические находки в Китае, Пакистане и по всему миру исчислялись сотнями, с огромной скоростью заполняя пробелы в палеонтологической летописи, особенно среди основных классов, отрядов и семейств позвоночных животных. Были 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.

Проблема эволюции надвидовых уровней организации жизни, по мнению многих критиков СТЭ, также не укладывалась в ее рамки, как и разного рода гипотезы о неदारвиновских формах отбора (кин-отбор, многоуровневый отбор видов, консорций биоценозов и т. д.) (Hamilton, 1964; 1975; Maynard Smith, 1964; Trivers, 1971; Wilson, 1975; Okasha Samir, 2005). На новый всеобъемлющий синтез в эволюционной теории претендовал автор объемистой и амбициозной книги «Социобиология» (Wilson, 1975), вызывавшей бурные дискуссии в течение почти десятилетий. Годом позже вышла ультраселекционистская концепция эгоистического гена К. Р. Доукинса, который основной единицей отбора считал не организм, а ген, что также выходило за рамки теоретических представлений СТЭ (Dawkins, 1976). Неоднократно предпринимались попытки связать эволюцию всех уровней организации живого в некий единый иерархический процесс, управляемый общими законами, в разных организменных, системных, информационных и термодинамических «теориях» эволюции и т. д. (Riedl, 1975; Wuketits, 1989; Reid, 1985; Gutmann, 1989; Edlinger et al., 1991; Weingarten, 1992, 1993; Depew, Weber, 1995; Sapp, 1999). Было и немало работ, в которых критиковалась нечеткость и полисемантическая многих понятий и положений, базовых для СТЭ: отбор, приспособленность, ген и т. д. (Van der Steen, 2000; Keller, 2010).

1.6. Несостоявшаяся смена парадигм

При всем многообразии попыток создать некий новый эволюционный синтез, не связанный со СТЭ, их авторы остаются в явном меньшинстве в мировом научном сообществе. Истина, конечно, не определяется большинством голосов, но и выводы о крахе СТЭ выглядят преждевременными. Это признают и ее российские критики, не раз констатировавшие, что СТЭ до сих пор остается наиболее целостной и доминирующей эволюционной концепцией в биологии (Гродницкий, 2001). Новые «синтетические концепции», как правило, вызывали резкую дискуссию, а их авторы или находили пути к включению своих идей в научно-исследовательскую программу СТЭ, как это сделали Э. О. Уилсон, М. Кимура, Л. Маргулис, С. Гоулд, Р. Доукинс, или становились маргиналами в мировом научном сообществе. Это, прежде всего, относится к разнообразным вариантам российских ниспровергателей СТЭ, труды которых остаются совершенно неизвестными за пределами русскоязычного пространства. Но и самые известные варианты «нового синтеза» со временем теряли популярность, а их авторы идентифицировали себя как сторонников усовершенствованной версии неodarвинизма или «плюралистического дарвинизма».

В этом отношении характерен творческий путь одного из крупнейших современных палеонтологов-эволюционистов, историка и философа науки С. Гоулда, избранного в 1989 г. в Национальную академию наук США и возглавлявшего в 1999–2001 гг. Американскую ассоциацию содействия прогрессу науки. Ученик сторонника неокатастрофизма Н. Ньюлла и поклонник О. Шиндевольфа, Гоулд вместе с Н. Эддриджем в 1970-х гг. выступил с концепцией прерывистого равновесия, в которой энергично критиковал СТЭ, доказывая резкую неравномерность темпов эволюции, ее многоуровневый характер и наличие надындивидуальных форм

отбора, неадаптивность видообразования и многих эволюционных новшеств (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977). Эта концепция оказалась в центре многочисленных дискуссий, а труды самого С. Гоулда на долгое время стали наиболее цитируемыми, конкурируя в общепалеонтологической литературе с Ч. Дарвином, а в палеонтологической — с Дж. Г. Симпсоном. Вместе с тем составленные по пятилеткам с 1966 по 1994 г. таблицы цитируемости трудов Гоулда свидетельствовали о том, что пик популярности его работ по концепции прерывистого равновесия был пройден в середине 1980-х гг., а затем снизился в несколько раз (Ruse, 1999, p. 146–152). При этом четко различается цитируемость работ Гоулда как палеонтолога и биолога-эволюциониста и как автора концепции прерывистого равновесия. Хотя публикационная активность Гоулда с годами снизилась, количество ссылок на его специальные палеонтологические статьи неуклонно росло. В период пика интереса к трудам Гоулда в 1980–1984 гг. на его труды в журналах «Paleobiology» и «Evolution» ссылались 70 раз, а в 1990–1994 гг. — 111, что равно почти трети всех ссылок на них за 30 лет. В то же время на концепцию прерывистого равновесия ссылок в 1980–1984 гг. было 64, а 10 лет спустя — 24. Причем общее соотношение положительных, отрицательных и нейтральных ссылок оставалось практически неизменным: соответственно 16:15:33 и 7:4:13. Еще внушительнее данные по цитируемости книг Гоулда. Его специальная книга «Онтогенез и филогенез» (Gould, 1977), где ни слова не было сказано о концепции прерывистого равновесия, по-прежнему принадлежала к числу наиболее цитируемых (соответственно 259 в годы пика общественного интереса к концепции прерывистого равновесия в 1980–1984 гг. и 348 в первые годы 1990-х гг.).

В разгар дискуссии вокруг концепции прерывистого равновесия сам С. Гоулд и его единомышленники (Е. Врба, Н. Элдридж, Д. Рауп, Дж. Сепкоский, С. Стэнли, Т. Шопф и др.) многократно заявляли о начале нового эволюционного синтеза, но оказалось, что отстаиваемые ими основные концепции и факты, включая периферийное видообразование, иерархичность эволюции, эволюционный стазис, были почерпнуты в трудах С. Райта, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Л. Стеббинса и не противоречат СТЭ. По мнению английского генетика и эволюциониста Дж. Майнарда Смита (Maynard Smith, 1984), Гоулд лишь модифицировал неodarвинизм. Майр также считал, что в основе расхождений Гоулда, Элдриджа и их сторонников с архитекторами СТЭ лежат не столько реальные, сколько семантические проблемы, обусловленные различным пониманием неонтологами и палеонтологами таких понятий, как фенотип, модификации, запрограммированность онтогенеза, генетическая революция, видообразование, мгновенность, темп эволюции и т. д. (Maug, 1982b; 1993). В конечном счете Майр рассматривал концепцию прерывистого равновесия как одну из стадий в развитии неodarвинизма, связанную с концентрацией внимания на проблемах эволюции видов (*speciational evolution*), а не соотношений микро- и макроэволюции (Maug, 1991, p. 144).

С такой трактовкой фактически согласился сам Гоулд в своей последней книге «Структура эволюционной теории», насчитывающей почти полторы тысячи страниц большого формата (Gould, 2002). В ней он обсуждает три основных положения классического дарвинизма (естественный отбор действует на организмы, а не на уровне генов или видов; эволюция всегда адаптивна; эволюция всегда градуальна) и рассматривает их критику в свете современных представлений. Свою

концепцию он рассматривал прежде всего как реформирование и дальнейшее развитие дарвинизма, проведенное с учетом особого внимания к факторам и формам видообразования, которым не уделялось до этого должного внимания в трудах последователей Ч. Дарвина, отождествлявших процессы микро- и макроэволюции без учета фактора геологического времени (Gould, 2006, p. 259–260). Гоулд неоднократно подчеркивал, что концепция прерывистого равновесия не претендовала на новый взгляд на механизмы и формы видообразования и макроэволюции, а используя модель аллопатрического видообразования Э. Майра, лишь разъясняла ее действие в масштабах геологического времени при участии видового отбора. Он уверял, что его критика никогда не была направлена против дарвинизма и СТЭ как его современной формы, а была вызвана абсолютизацией градуализма и селекционизма в трудах Э.Л. Уилсона, Д. Деннета, К. Р. Доукинса, Р. Фишера и др., чреватой возвратом к социал-дарвинизму и расизму (Gould, 2006).

Причины сдержанного отношения большинства биологов к антиселекционистским трудам новых «синтетистов» — сторонников прерывистого равновесия — можно понять. Ни один из них не дал ответа на старые вопросы. Как объяснить внезапное появление таких сложных органов, как глаз, сердце, рука или человеческий мозг? Как согласовать постулат об их внезапном возникновении с данными об их последовательном становлении в филогенезе и постепенном формировании в эмбриогенезе? Как согласуются представления о целостной реакции генотипа на возможность внезапного возникновения не отдельного признака, сколь бы ни был он важен в таксономическом отношении, а нового типа организации? Почему организмы столь удивительным образом приспособлены к среде обитания и чем объяснить скоррелированность всех их структур и функций? На все эти вопросы пытался ответить еще Ч. Дарвин, полевой натуралист и тонкий экспериментатор, в то время как его оппоненты, будь то родоначальник сальтационистского направления в дарвинизме Томас Гексли или же его соперник за лидерство в британском биологическом сообществе, один из основателей теологического сальтационизма Р. Оуэн, будучи больше морфологами и палеонтологами, нежели полевыми натуралистами, не слишком задумывались о причинах адапциогенеза. Так и в наши дни данные молекулярной биологии, свидетельствующие о существовании системных мутаций, еще не раскрывают механизмы их включения в систему корреляций организма, закрепления их носителей в экосистемах и основания ими устойчивых репродуктивных систем.

Не нашли поддержки в мировом научном сообществе и притязания Э. Уилсона на новый всеобъемлющий эволюционный синтез, который он страстно отстаивал более тридцати лет, провоцируя постоянные дискуссии. Вскоре после публикации его главного труда «Социобиология» (Wilson, 1975) против него выступила группа биологов, антропологов и медиков, опубликовав резкое коллективное письмо, в котором указывала на научную несостоятельность и социально-политическую опасность попытки объяснить всё поведение человека и этические нормы факторами биологической эволюции (Allen et al., 1975). Как пародию на дарвинизм охарактеризовал претензии Уилсона один из ближайших учеников Ф.Г. Добржанского и бывший сотрудник Э.О. Уилсона Р. Левонтин (Lewontin, 1976). С резкой критикой социобиологии не раз выступал С. Гоулд (Gould, 1980b). При этом одни критики отвергали неоредукционизм Уилсона, связанный с признанием генов как

главных единиц естественного отбора, другие, напротив, холизм — абсолютизацию целостности надиндивидуальных систем и группового отбора. Недавно сам Уилсон вместе с коллегами выступил против концепции отбор-сородичей (kin-selection), игравшей ключевую роль в создаваемом им синтезе (Nowak, Tarnita, Wilson, 2010), что вызвало огромное удивление в среде как сторонников, так и противников социобиологии. Как указывает А. Гибсон (Gibson, 2013), за два года появилось более ста публикаций, авторы которых считали, что без теории кин-отбора социобиология теряет всякий смысл. Подробный анализ истории группового отбора в социальном и когнитивном контекстах доминирования СТЭ недавно был дан в книге «Эволюционные ограничения» (Borello, 2010).

В последние 10–15 лет в русскоязычном пространстве активно пропагандируется новый синтез на базе эпигенетической теории эволюции палеонтолога М. А. Шишкина (1981; 1987), в которой эволюция трактуется как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде за счет генетической ассимиляции морфозов. Хотя автор уверяет, что опирается на идеи И. И. Шмальгаузена о стабилизирующем отборе и К. Уоддингтона, но в отличие от них Шишкин постулирует первичность фенотипических изменений, рассматриваемых в СТЭ как обусловленные генетической нормой реакции, и их обратное влияние на генотип. Проблемы, обсуждаемые в эпигенетической теории эволюции, оказались близки к тематике эволюционной биологии развития, бурно прогрессирующей в западных странах в рамках изучения соотношения онтогенеза и эволюции (Evo-Devo) (Integrating... 2007; From Embryology... 2007; Воробьева, 2010). Это дало основание представить эпигенетическую теорию эволюции как новое направление эволюционной биологии, призванное заменить устаревшую СТЭ (Гродницкий, 1999; 2001; Васильев, 2005). При этом, как показали статьи в специальном выпуске журнала «Генетика», посвященном эпигенетике, она трактуется весьма неоднозначно (Корочкин, 2006; Чадов, 2006; Чураев, 2006), а работы приверженцев эпигенетической теории эволюции, как справедливо отметил А. Б. Савинов (2007, с. 60), перегружены тяжелыми и малопонятными абстракциями типа «эпиген», «ячейка функциональной памяти».

Притязания сторонников эпигенетической теории эволюции на создание нового синтеза нельзя считать обоснованными. Основные компоненты предлагаемой ими эволюционной модели достаточно хорошо известны и активно обсуждаются в зарубежной литературе. Однако авторы, экспериментально изучающие стабилизацию и дестабилизацию онтогенеза, ассимиляцию морфозов, не строят каких-то концепций эволюции, альтернативных СТЭ. К сожалению, ссылки на новейшие труды в области эволюционной биологии развития, как правило, отсутствуют в отечественных публикациях, авторы которых претендуют на новый синтез или даже на создание некоторых «новейших концепций эволюции». Трудно не согласиться с мнением Л. П. Татарина (2007, с. 167), отмечавшего, что на современном этапе развития биологической науки для объяснения эволюции механизмов индивидуального развития уже недостаточно одних лишь общих рассуждений о целостности организма — необходим синтез эпигенетического видения эволюции с молекулярно-генетическим, так как процессы эпигенеза носят не первичный характер, а надстраиваются на молекулярно-генетическом базисе. Сходной позиции придерживается А. А. Поздняков, признающий, что способы решения актуальных проблем, поднимаемых в рамках

эпигенетической теории эволюции (чередование фаз дестабилизации и стабилизации в процессе эволюции, целостность организма в онтогенезе и филогенезе, значение фенотипа в эволюции) оставляют желать лучшего (Поздняков, 2009).

В связи с открытием горизонтального переноса генов медицинский генетик из Киева В. А. Кордюм (1982) предложил «информационную концепцию» эволюции, согласно которой в биосфере находится громадное количество генетической информации, которая различными способами постоянно обрушивается на организмы. Перенос целых геномов позволяет видам быстро обрести новые признаки, на что в соответствии с СТЭ требовались бы миллионы лет. Предположив наличие широкого обмена информацией между столь отдаленными таксонами, как бактерии и млекопитающие, Кордюм признал реальной единицей эволюции не вид, а биосферу в целом, в совокупном генофонде которой собирается, перетасовывается, обновляется и перераспределяется генетическая информация. По мнению автора, эта концепция также должна была стать основой нового эволюционного синтеза, однако после короткой дискуссии она оказалась забыта.

Открытие горизонтального переноса генетической информации между разными, подчас очень отдаленными организмами, также не снимает вопроса о механизмах, обеспечивающих стабильность видов в условиях проникновения в их генофонд перемещающихся генетических элементов других видов (внутрихромосомных транспозонов и им подобных сегментов ДНК, внехромосомных плазмид). Полевому биологу, исследующему живые организмы в природе, а не многократные повторы нуклеотидных последовательностей в хромосомах или многообещающих монстров в лабораториях, не уйти от вопроса об их значимости с точки зрения адаптациогенеза.

К сожалению, эта фундаментальная проблема эволюционной теории фактически не учитывается авторами историко-научных обзоров, доказывавших необходимость заменить утративший силу дарвинизм неким «беспредельным сальтационизмом» (Palmer, 1998; Schwartz, 1999) или приступить к созданию нового синтеза или новой эволюционно-биологической парадигмы на базе информатики, термодинамики, синергетики, структурализма, организма и т. д.

Эволюционная биология за последние десятилетия развивалась столь быстро, что ее вряд ли удастся втиснуть в рамки какой-либо из альтернативных концепций, формируя некие новые постулаты и парадигмы. Сейчас трудно сказать, действительно ли грядет новый синтез, призванный заменить СТЭ. Прогнозы в науке столь же точны, как и в астрологии. В силу специфики и многообразия органического мира эволюционные теории неизбежно были, есть и будут синтетическими, примером чего служат труды всех крупнейших эволюционистов, начиная с Дарвина. Немало их было и в период создания СТЭ, но лишь немногие из них внесли свой вклад в познание эволюции.

Их неудачи отнюдь не свидетельствуют о необходимости искать некий новый набор постулатов, учитывающий все существенные достижения современной биологии (Воронцов, 1999, с. 606). Такие постулаты уместны при написании учебников, но малополезны при характеристике доминирующих парадигм или стилей мышления. Как констатировал в начале 1970-х гг. Ф. Добржанский в письме к К. М. Завадскому, их взгляды были сходны на 90%, а что касается остальных 10%, то когда и где среди ученых можно было найти идентичных близнецов? (Колчинский, 2013,

с. 242). Опыт дискуссий последних десятилетий показал, что и оставшиеся 10 % могут оказаться столь существенны, что разведут эволюционистов по разным сторонам баррикады. В то же время встает вопрос не только о возможности, но и о необходимости создавать некую новую целостную эволюционную теорию. Эволюция протекает на разных уровнях организации живого (молекулярном, организменном, популяционном, видовом, экосистемном и биосферном), на каждом из которых могут действовать свои факторы и закономерности. К тому же они были специфическими на разных этапах истории органического мира и эволюции в крупных таксономических группах (Завадский, Колчинский, 1977; Колчинский, 1990б). И скорее всего, был прав Л. П. Татаринов в рецензии на книгу Н. Н. Воронцова «Развитие эволюционных идей в биологии»: «Единую теорию эволюции, в равной мере охватывающую все уровни, уже невозможно создать» (2001, с. 886).

Эволюция — столь сложный процесс, что человек, возможно, в принципе не сможет втиснуть ее в прокрустово ложе подобной теории. И в этом нет ничего трагического, ведь отсутствие единой теории поля не остановило прогресс физики. Восприятие эволюционных событий у сторонников тезиса о том, что «первая птица вылупилась из яйца рептилий», вряд ли со временем будет усвоено теми, кто стремится найти не только механизмы появления системных мутаций, но и объяснить адаптивное значение крупных новообразований, а также причины резких изменений биоразнообразия. Споры сторонников разных концепций эволюции обуславливают прогресс в области эволюционной биологии в течение почти двух столетий, демонстрируя плодотворность выдвинутого С. В. Мейеном «принципа сочувствия» к взглядам оппонентов. Альтернативные концепции всё реже воспринимаются как ересь. И лишь следующие поколения будут решать, кто был прав в современных дискуссиях.

В то же время существуют определенные запреты на всякого рода синтезы. Вряд ли стоит ожидать, что будущая общая теория эволюции будет создана путем объединения столь разнообразных концепций, как эпигенетическая теория эволюции с включением элементов «неодарвинизма, ламаркизма и ортогенеза» (Васильев, 2005, с. 8). Всё многообразие эволюционных концепций обусловлено многовариантностью познавательной деятельности и разными путями продвижения вперед. В силу психологической предопределенности авторского выбора в пользу той или иной темы всегда будут существовать приверженность к альтернативным концепциям (интегрализм–элементаризм, номогенез–стахигенез, телеология–селекционизм, преформизм–эпигенез, сальтационизм–градуализм и т. д.). Но каждая исторически преходящая форма их концептуальных воплощений обусловлена научными и другими культурно-интеллектуальными ресурсами общества. Наши предшественники не оставляли нам недостроенных зданий и незавершенных ансамблей, как вслед за А. А. Любищевым часто повторяют в нашей литературе. Они не хуже нас чувствовали ответственность перед научным сообществом своего времени и перед потомками. Напротив, как правило, эти здания были не только завершены, но тщательно отделаны в деталях в соответствии со стилем и модой своего времени, или, как сейчас принято говорить, эпистемой. Изложенные там идеи получали определенное звучание лишь в рамках доминировавшего тогда естественнонаучного дискурса. Они строились на определенном эмпирическом и концептуальном фундаменте. Новый синтез в эволюционной теории вряд ли можно создать, апеллируя к теологическим и телеологическим концепциям, которые к концу XIX и к середине XX в.

соответственно потеряли свой научный статус. Пристрастие к подобным концепциям в настоящее время уже вне исследовательского поля когнитивной истории науки. Скорее, это прерогатива специалистов по психологии и социологии личности.

Знаменитый американский историк и философ биологии Д. Деннет, признанный Американской гуманистической ассоциацией человеком года в 2004 г. и ставший лауреатом премии Эразма в 2012 г., свой бестселлер середины 1990-х гг. «Опасные идеи Дарвина. Эволюция и смысл жизни» начал с того, что всю жизнь находил удивительным, сколь велико разнообразие мыслителей, которые не могли скрыть чувство дискомфорта от теории Дарвина (от брюзжащего скептицизма до открытой враждебности) (Dennet, 1995, p. 12). Главный итог его фундаментального труда заключается в том, что дарвиновская революция всё еще продолжается, вызывая яростное сопротивление людей, приверженных архаичным, мифологическим формам мышления. Вместе с тем Д. Деннет пытается убедить читателя, что эта революция не несет в себе ничего опасного. Напротив, дарвиновские идеи не только доказали свою мощь на протяжении более ста пятидесяти лет, но способствовали выработке оптимистического воззрения на сущность жизни, ее значение и эволюцию, завершившуюся созданием человека, с его разумом, языком, религией, моралью, этикой, искусством и наукой и другими формами культуры, коренным образом отличающимися *Homo sapiens sapiens* от всех прочих животных. И в этом долгом процессе становления человека реализовались самые разнообразные формы эволюции от суммирования мелких изменений до крупных сальтационных перестроек. И это вряд ли можно сейчас ставить под сомнение. Еще более разнообразные формы эволюции реализовывались на протяжении почти 4 млрд лет существования жизни на Земле. Сложность и неоднозначность истории жизни отражаются в плюрализме эволюционных концепций, синтез которых идет в наше время, зачастую вопреки намерениям приверженцев той или иной точки зрения.

1.7. Эволюционный синтез в разделенном мире и его архитекторы

В историко-научной литературе не раз отмечалась неоднозначность терминологии при описании современного эволюционного синтеза, выполненного на принципах селекционизма (см., например: Юнкер, Хоссфельд, 2007, с. 142). Почти в одном и том же значении употребляются понятия «неодарвинизм», «современный дарвинизм», «синтетическая теория эволюции», «эволюционный синтез». Сложившаяся ситуация сходна с тем, что было в конце XIX в., когда в единый лагерь дарвинистов зачисляли А. Уоллеса, Э. Геккеля, Т. Гексли, К. А. Тимирязева, А. Вейсмана и др. сторонников гипотезы естественного отбора, по-разному трактующих его роль в эволюции. Нередко дарвинистами называли вообще всех эволюционистов, включая ламаркистов, ортогенетиков, неокатастрофистов.

Особенности личного и профессионального опыта вели к нечеткости терминологии и в период формирования эволюционного синтеза в 1930–1950-х гг., характеризующийся плюрализмом позиций в области эволюционной биологии. Так, Л. Плате относил свой синтез к стародарвинизму (Plate, 1932–1936). А. Ремане называл синтез генетики с дарвинизмом «мутационной теорией как легальной последовательницей теории естественного отбора Дарвина» (Remane, 1941, S. 112), О. Шиндевольф — «очищенной формой дарвинизма» (Schindewolf, 1950a, S. 381).

Для другого противника СТЭ, палеонтолога Л. Ш. Давиташвили (1966, с. 89), она была «постнеодарвинизмом», в то время как подлинным дарвинизмом ему казались только взгляды Ч. Дарвина в интерпретации Т. Д. Лысенко. Чтобы разграничить дарвинизм XX в. и его исторических предшественников, французский историк биологии Жан Гайон предпочитает использовать термин «генетический, или менделистский дарвинизм» (Gayon, 1998, p. 320).

По-разному его называли и создатели синтетической теории эволюции. Для Дж. Хаксли она была «заново рожденным дарвинизмом» и «современным синтезом» (Huxley, 1942). Ее дарвинистский характер признавал и Дж. Г. Симпсон, но, стремясь подчеркнуть ее оригинальность и отличие от взглядов Ч. Дарвина, предпочитал именовать «общей теорией эволюции» или «новой синтетической теорией» (Simpson, 1944; 1949b). После Второй мировой войны в Германии дарвинизм в значительной степени ассоциировался с расовой теорией и идеологией национал-социализма, и немецкий протагонист СТЭ В. Циммерман стал избегать понятия «дарвинизм» (Zimmermann, 1954a; 1967). Благодаря Э. Майру в широкое употребление вошел термин «эволюционный синтез», временные рамки которого он ограничивал 1936–1947 гг., когда, по его мнению, произошла «вторая дарвиновская революция» (Mayr, 1991, p. 144). При такой характеристике вне рамок эволюционного синтеза оказывается большое число выдающихся биологов-эволюционистов, стоявших на позициях теории естественного отбора, а тем более авторы и сторонники альтернативных синтетических концепций эволюции.

Учитывая всё вышесказанное, при анализе эволюционного синтеза в разделенном мире в середине XX в. далее будут учитываться не только книги Добржанского (Dobzhansky, 1937a), Хаксли (Huxley, 1942), Майра (Mayr, 1942), Симпсона (Simpson, 1944), Ренша (Rensch, 1947), Стеббинса (Stebbins, 1950), но и серия широких обобщающих трудов Шмальгаузена (1938; 1939a; 1946a).

Для выяснения степени влияния на них национальных традиций будут проанализированы и предшествующие попытки эволюционного синтеза в разных странах (Ч. Дарвин, Р. Оуэн, Э. Геккель, А. Вейсман, А. Виганд, Г. Осборн), а также труды тех авторов, которые готовили грядущий синтез (А. С. Фаминцын, А. Н. Северцов, Р. Фишер, Дж. Б. С. Холдейн, Н. И. Вавилов, С. Райт) или внесли свой вклад в синтез теории естественного отбора с той или иной отраслью биологии и в ее развитие (Г. Ф. Гаузе, С. А. Северцов, Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. Л. Тахтаджян, Г. Геберер). Конечно, их число слишком велико, и основное внимание будет уделено наиболее характерным фигурам, чьи заслуги перед СТЭ недостаточно оценены или малоизвестны мировому научному сообществу.

Кроме того, будет дан анализ работ некоторых архитекторов недарвиновских синтетических концепций эволюции (Э. Даккэ, Л. С. Берга, Д. Н. Соболева, К. Бойрлена, А. Ремане, Р. Гольдшмидта, О. Шиндевольфа). 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.

Таким образом, в дальнейшем мы будем использовать термины «синтетическая теория эволюции» и «современный дарвинизм» как синонимы, а альтернативные им концепции рассматривать как недарвиновские.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ В СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНОМ КОНТЕКСТЕ XX в.

XX в. пережил несколько глобальных социально-политических катастроф, затронувших все страны, ученые которых активно участвовали в создании эволюционного синтеза, и прежде всего Россию, Германию, Англию и США. Как и другие отрасли знания, эволюционная теория испытала на себе социальные катаклизмы, произошедшие в этих странах между двумя мировыми войнами. Россия после Первой мировой войны, революций 1917 г. и Гражданской войны прошла через ускоренную индустриализацию и коллективизацию, сопровождавшиеся массовыми репрессиями. Германия испытала все тяжести поражения в войне, не справилась с политической демократией и попала под диктатуру национал-социализма, приведшего ее к сокрушительному поражению. США и Англия пережили «всемирный экономический кризис», в годы которого в западных странах предлагали «объявить науке выходной» и наложить мораторий на исследования. Иначе было в Советском Союзе и нацистской Германии, где часть научного сообщества пыталась убедить власти, что будущее зависит от особых наук: «пролетарской» или «арийской» (см. подробнее: Колчинский, 2007а).

Эта тенденция ярко проявилась в эволюционной теории (Наука... 2003). Вместе с другими биологическими науками она оказалась сильно подвержена политическому влиянию, и не раз предпринимались попытки на ее основе создать «идеологически корректную» науку (Science... 2003, р. 35–65). Власти стремились заставить исследователей работать над нужными им проблемами, требуя «идеологически корректной» науки, в которой бы открыто декларировалась верность строю, государственной политике, идеологии и философии. Пересмотр взаимодействия науки, общества и власти завершали выработкой новых конфигураций их отношений, форм организации науки, изменением общественного статуса ученых, модификацией тематики и языка научных исследований, ритуалов научных мероприятий, традиций и этики научного сообщества. Новые формы не всегда оказывались долговечными. В условиях неустойчивости обострялась конкуренция внутри научного сообщества; борьба идей приобретала идеологический и политический оттенок; разрешение внутринаучных конфликтов шло с привлечением властных структур, что для научного сообщества всегда было чревато новыми потрясениями.

«Пролетарская», «диалектическая» биология в СССР и расовая биология в Германии — примеры попыток диалога науки и власти на базе общей идеологии. Чрезмерная восприимчивость биологии к идеологическим и политическим влияниям породила множество мифов о «мягко» и «жестко» идеологизированных науках, о «героях и злодеях науки», о биологах — «жертвах», «пособниках» и «инициаторах» преступлений режима, о биологах «под Гитлером», «при Гитлере», «с Гитлером» и т. д. (Deichmann, 1992). Остается неясным, почему биологи, в том числе и пер-

вокласные, охотно шли на сотрудничество с властью, участвуя в псевдонаучных проектах. Обширный архивный и литературный материал, многочисленные беседы и интервью с активными участниками «диалектизации» биологии позволили интерпретировать поиски «союза» биологии с официальной философией, характерные для СССР 1920-х — начала 1930-х гг., а также для Веймарской и нацистской Германии как один из способов наладить диалог ученых с властями в периоды кризисов. Биологи обеих стран знали, сколь опасна выжидательная позиция. Они активно занимались научной политикой: выступали с проектами и предложениями, боролись за свой статус, вели переговоры, шли на компромиссы, совершали сделки, обзаводились патронами среди политической элиты, используя их для решения организационных и финансово-административных вопросов, участвовали в создании идеологизированных вариантов естественнонаучных концепций, подаваемых как союз биологии и философии. Вместе с тем поиски «союзов» биологии и философии в Германии и СССР протекали в различных социально-культурных контекстах.

2.1. Эволюционная биология между наукой, властью и идеологией

Из естественных наук биология в наибольшей степени испытала воздействие жесткого административно-государственного управления и оказалась восприимчива к различным политическим и идеологическим влияниям. Расовая гигиена¹ и расовая антропология в Германии и мичуринская биология в СССР показали, как ради политических целей отдельные фрагменты научного знания идеологизировали и возводили в ранг веры, что в конечном счете превращало науку в ее противоположность. Стремление понять механизмы подобного превращения и мотивы поведения ученых в этот период породили обширную литературу о биологии в нацистской Германии и сталинском Советском Союзе (см. подробнее: Колчинский, 1997; 1999; 2007а; б).

Применительно к СССР в подобных трудах, как правило, основное внимание уделяли деятельности Т.Д. Лысенко и ее связи с общей партийно-государственной политикой, обусловившей подъем лысенкоизма и его процветание. События обычно освещали с позиции одной из групп участников дискуссий тех лет, деля их на правых и виноватых. Биологическое сообщество представляли жертвой лысенковщины, порожденной сталинским режимом. Попытки некоторых авторов возложить часть вины за лысенкоизм на самих ученых с негодованием отвергали. Правда, доминировавшую в отечественной литературе апологетику сотрудничества ученых с советской властью в годы перестройки заменили поиском только негативных его последствий. В первые десятилетия после войны биологов Германии также принято было изображать жертвами нацистов.

Между тем всё было не так просто. Многие ученые двух стран, пережившие бойню Первой мировой и ужасы Гражданской войн, инфляцию, массовую безработицу,

¹ Несмотря на близость многих исходных положений расовой гигиены и евгеники принято различать их — считать последнюю ненационалистической, нерасовой, нацеленной преимущественно на позитивную селекцию, подчеркивающей добровольность стерилизации, отрицающей умерщвление носителей патологических заболеваний и отдающей приоритет воспитательно-просветительской работе, а также социальным реформам.

позор Брест-Литовского и Версальского мирных договоров и неустойчивость послевоенной Германии, были деморализованы, что сказывалось на их отношениях с властями. Непокойно было и в странах западной демократии, что побуждало часть ученых в англоамериканском языковом пространстве ратовать за консервативные ценности, за правый радикализм, за максимальное вмешательство государства в процессы финансирования науки и за выработку научной политики.

Но не только социально-политическая нестабильность толкала ученых на тесное сотрудничество с государством. Уже в годы Первой мировой войны наука превратилась в государственно важное дело, от успехов которого зависят ключевые задачи любой власти. У ученых появился шанс использовать мощные государственные ресурсы для реализации своих научных планов и притязаний на активное участие в разработке и принятии правительственных программ. И они были искренне уверены, что только прогресс науки обеспечит будущее процветание их стран.

Причины лысенкоизма как общественно-политического явления в науке XX в. не сводятся лишь к пристрастиям и вкусам руководителей советского государства. Подобное объяснение неприменимо и к арийской биологии в Германии. В трагических событиях истории двух стран сталкивались противоречивые тенденции, в которых нашли выражение интересы весьма неоднородных социальных групп с разным уровнем образования, нравственного сознания и с разным представлением о гражданском долге. В условиях крайней социальной мобильности победители в политике, экономике, культуре, науке сами нередко становились гонимыми, зачастую подвергаясь также жестоким репрессиям. Для создания более или менее объективной реконструкции важно исследовать разные аспекты социально-политических и нравственно-психологических составляющих борьбы идей в науке, проходившей в условиях бюрократической регламентации научной жизни, административной системы управления наукой, гитлеровского вождизма, сталинских репрессий и волюнтаризма Н. С. Хрущева. Как показывают дискуссии последних лет, связанные с попытками реабилитировать Т. Д. Лысенко, объективная реконструкция недавних событий затруднена тем, что они не только сохраняются в памяти их участников, но и вызывают эмоциональное отношение у историков науки².

В годы создания современного синтеза многие его архитекторы были представителями тех отраслей биологии, которые оказались в центре бушевавших тогда дискуссий и интенсивно использовались в идеологии и политике. Не случайно в последние годы умножились попытки вести анализ социально-политических и идеологических факторов в отрыве от реальных проблем науки, бывших предметом дискуссий. В то же время, несмотря на встречающиеся порой броские характеристики типа «сталинская наука», «великая сталинская наука», «национал-социалистическая наука», наука в Англии и США, считавшихся либеральными, и в гитлеровской Германии, и в сталинском СССР в конечном счете была одна и та же. Это справедливо и относительно эволюционной теории, в том числе и СТЭ. Труды, написанные ее создателями в Англии (Дж. С. Хаксли), США (Ф. Г. Добржанским, Э. Майром и Дж. Г. Симпсоном, Дж. Л. Стеббинсом), Германии (Г. Геберером,

² Об этом подробно говорится в моей статье, находящейся в печати: Current attempts at exonerating 'Lysenkoism' and their causes // The Lysenko Controversy as a Global Phenomenon / Eds. W. de Jong-Lambert, N. L. Kremensov. New York: Palgrave Macmillan, 2015.

Б. Реншем, В. Циммерманом, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, В. Людвигом), СССР (Г. Ф. Гаузе, Н. П. Дубининым и И. И. Шмальгаузенем), лежали в рамках единой парадигмы. Будучи одной из наиболее идеологизированных наук, эволюционная теория развивалась сходно в различных социально-культурных условиях, и по сути дела давала одинаковый набор конкурировавших концепций: неокатастрофистские концепции К. Бойрлена и О. Шиндевольфа в Германии, Д. Н. Соболева в СССР, Р. Гольдшмидта в США; номогенез Л. С. Берга в СССР и Д. Розы в Италии, неолармаркизм Л. Плате в Германии, Т. Д. Лысенко в СССР и т. д. Ввиду многомерности идеологизации эволюционно-биологических исследований существуют различные направления в изучении ее когнитивных, социально-психологических, социально-антропологических, политических, экономических, институциональных, семантических, семиотических и символических аспектов (The Evolutionary... 1980; Развитие... 1983; Die Entstehung... 1999; Weiner, 1999; Im Dschungel... 2000; Junker, 2004; The Reception... 2008; The Literary... 2014).

Во многих работах было показано, что научное сообщество СССР, оказавшееся в условиях, когда только государство предоставляло средства для осуществления грандиозных научных проектов, вынуждено было тесно сотрудничать с властями в стране, где науку еще многие воспринимали как некое экзотическое растение, насильственно пересаженное волей Петра Великого из-за рубежа на российскую почву (Романовский, 2004). Для ее выживания всегда требовалась поддержка государства, а сами лидеры научного сообщества были убеждены, что без мощного государственного финансирования и создания им особых благоприятных условий ее развитие невозможно.

Диалог российских ученых с властями в первое десятилетие после революции вселял немало надежд, так как советское правительство именно в науке видело средство выжить, преодолеть послевоенную разруху и модернизировать экономику. Власть стремилась убедить научное сообщество направить свои усилия прежде всего на достижение общенациональных целей, побуждая ученых вести преимущественно прикладные исследования, не особенно считаясь с их личными интересами. Аналогичная история произошла со сторонниками арийской физики и биологии. Нуждаясь в их поддержке в первые годы гитлеровского режима, власти уже вскоре не захотели считаться не только с их притязаниями на участие в управлении обществом, но даже на свободу творчества. Они хотели знать, чем арийская физика может быть полезнее Третьему рейху, чем критикуемая ее сторонниками Ф. Ленардом и Й. Штарком теория относительности. И безжалостно расставались со своими верными союзниками, если их исследования имели меньшее значение для промышленных и военных нужд Германии, чем труды приверженцев релятивистской и квантовой физики. В поиске новых форм взаимоотношений науки и государства каждая из сторон старалась с максимальной выгодой для себя использовать неустойчивость ситуации. Но государство при этом руководствовалось сиюминутными утилитарными соображениями военно-оборонного, социально-экономического или идеолого-политического порядка, а научное сообщество каждой страны в целом старалось остаться в русле мировой науки. Конфликт между интересами властей и ученых по-разному решался в каждой стране и на каждом этапе их развития.

Для достижения своих целей ученые старались убедить власти в необходимости финансировать научные проекты, подогревая их утилитаристские настроения.

Поскольку государственный бюджет становился главным источником финансирования фундаментальных научных исследований, конкуренция внутри научного сообщества за покровительство властей предрешающих обострилась, а лоббирование научных проектов во властных структурах стало необходимым. Неизбежными становились этические и политические компромиссы. Приходилось забыть и о свободе научного поиска. Научное сообщество должно было принимать любую идеологическую риторику и служить власти, требуя от нее взамен финансово-материальных ресурсов и, по возможности, невмешательства в саму науку. Хотя ученые были подвержены идеологическим влияниям, но в своей научной практике они даже в Третьем рейхе и в СССР следовали стандартам мировой науки. Даже эволюционная теория, став наиболее идеологизированной областью естествознания, в целом развивалась в этих странах в направлении, соответствовавшем мировым тенденциям.

В свою очередь режим вынужден был терпеть идеологическое инакомыслие и идти на уступки тем ученым, которых считал полезными для себя (И. П. Павлов, В. И. Вернадский в СССР), или закрывать глаза на их неарийское или ненемецкое происхождение (О. Г. Варбург и Н. В. Тимофеев-Ресовский в Германии). В условиях идейно-политического контроля со стороны государства борьба представителей различных концепций приобретала идеологический и политический оттенок; разрешение внутринаучных конфликтов шло с привлечением властных структур, но навязываемые ими решения научное сообщество не всегда принимало, и мнимая стабилизация оказывалась чреватой новыми кризисами во взаимоотношениях ученых с властью. Поэтому формы организации науки, выработанные в процессе ее «советизации» и «нацификации», в конечном счете были недолговечны, в отличие от функционирования науки в Англии и США.

Вопросы общественно-политической ориентации, социального статуса, профессиональной деятельности, образа жизни, эмоционально-психологического состояния и менталитета научной интеллигенции особенно важны для изучения действовавших сил при идеологизации и политизации науки. В силу своего положения в обществе ученые участвовали в решении актуальных социально-экономических и политических проблем. Воспринимая себя как носителей национального разума, способных создать рациональные формы общественной жизни, ученые претендовали на активное участие в управлении государством и выработке стратегических решений. Между двумя полюсами в научной интеллигенции — олицетворяющими эту власть и противостоящими ей — находились многочисленные группы, различные по политическим симпатиям и нравственным убеждениям, социальным ориентирам. В поведении научной интеллигенции наиболее ярко выражалось личностное отношение к событиям, поскольку происходившее было прямо связано не только с их материальным положением и социальным статусом, но и с нравственным самосознанием, миром моральных и этических ценностей. Научная интеллигенция, адаптируясь к тоталитарным режимам, решала на первый взгляд трудно совместимые задачи: с одной стороны, стремилась усилить свою профессиональную независимость; а с другой — получить большую финансово-материальную поддержку от властей и обеспечить приток талантливой молодежи в науку. Власть же за предоставляемые ресурсы требовала не только, а иногда и не столько практических результатов, сколько идейно-политической поддержки.

«Советизация» науки в СССР и «нацификация» науки в Германии прошли несколько этапов. Уже перед революцией значительная часть научного сообщества была в оппозиции к правительству и добивалась создания плюралистической системы частных и государственных научных учреждений. В годы Гражданской войны во взаимоотношениях науки и власти возник глубокий кризис, который власть пыталась сначала ликвидировать репрессиями: арестами, расстрелами, голодом, обысками, уплотнениями и конфискацией имущества. Временным выходом из этого кризиса, разразившегося в годы революции и Гражданской войны, стала сложная система финансирования науки, существовавшая в 1922–1928 гг., когда научные учреждения могли получать множественную поддержку из разных источников. Но эту систему разрушили в годы «культурной революции» (1929–1933). Вместо нее была создана жестко регулируемая централизованная наука. Биологам-эволюционистам, как и другим советским ученым, пришлось осмысливать и заново формулировать представления о своем месте в национальном строительстве и об ответственности государства за развитие науки. Судебными процессами и ссылками их приучали к абсолютной лояльности по отношению к властям. Но эволюционная теория выжила и даже была провозглашена одной из главных естественнонаучных основ государственной идеологии.

В 1934 г. Москву провозгласили «центром мировой науки», а пропаганда достижений советской науки стала одним из способов подогревания националистических настроений и воспитания патриотизма. Это сказалось на развитии биологии. Была создана мощная сеть научно-исследовательских институтов биологического профиля в АН СССР, ВАСХНИЛ, а затем и в АМН СССР. Для развития эволюционной теории особое значение имели институты, созданные в первые годы советской власти: Институт экспериментальной биологии (1917), Биологический институт им. К. А. Тимирязева (1923), Физиологический институт им. И. П. Павлова (1925). На базе Бюро прикладной ботаники, генетики и селекции Министерства земледелия образовался Институт прикладной ботаники, генетики и новых культур, преобразованный в 1929 г. во Всесоюзный институт растениеводства. Вскоре в системе ВАСХНИЛ был создан и Всесоюзный институт защиты растений. В 1928 г. в Одессе образуется Генетико-селекционный институт. Дальнейшая ускоренная институционализация эволюционно-биологических исследований связана с «великим переломом» и «культурной революцией» (Колчинский, 1997; 1999).

В системе АН СССР создаются заново или в результате коренной реорганизации ранее существовавших учреждений десятки институтов, руководителями которых как правило назначались крупные эволюционисты — А. А. Борисяк (Палеонтологический институт), Н. И. Вавилов (Институт генетики), В. И. Вернадский (Биогеохимическая лаборатория), Н. К. Кольцов (Институт экспериментальной биологии), Б. А. Келлер (Ботанический институт), Л. А. Орбели (Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности и Институт физиологии), А. Н. Северцов (Институт эволюционной морфологии животных), И. И. Шмальгаузен (Институт зоологии и биологии в Киеве). В ведущих университетах и др. высших учебных заведениях страны формировались кафедры, лаборатории, разрабатывавшие проблемы как самой эволюционной теории, так и тесно связанных с ней биологических дисциплин. К началу 1930-х гг. дарвинизм стал обязательным предметом во многих высших учебных заведениях, где изучалась биология, а его основы

излагались во всех учебниках по марксистской философии. Был налажен выпуск новых биологических журналов, уделявших большое внимание проблемам эволюции. Эволюционная проблематика занимала видное место и в периодических изданиях, основанных в 1920-х гг. для пропаганды марксистской философии: «Под знаменем марксизма», «Естествознание и марксизм», «Проблемы марксизма» и др.

Переводились на русский язык и публиковались книги зарубежных генетиков и эволюционистов: П. Каммерера, Ш. Депере, Г. де Фриза, Т. Моргана, Л. Плате, Р. Гольдшмидта, Дж. Хаксли, переиздавались труды многих эволюционистов XIX в., включая апостолов дарвинизма А. Уоллеса, Т. Гексли, Э. Геккеля, А. Вейсмана и К. А. Тимирязева. С 1935 г. стало публиковаться Собрание сочинений Ч. Дарвина в 10 томах. Текущая научная литература на главных европейских языках, по свидетельству Ф. Г. Добржанского, читалась в СССР систематичнее, чем в США (Adams, 1980a, p. 222). Интенсивно шло создание нового эволюционного синтеза. Когда большинство биологов в Англии и США мало интересовались проблемами эволюции, их русские коллеги всячески старались подчеркнуть эволюционную значимость своих исследований. В СССР уже формировались первые блоки будущей СТЭ, и прежде всего популяционная генетика С. С. Четверикова, а в других странах еще доминировали недарвиновские концепции эволюции. Особенно популярными в США были воззрения знаменитого палеонтолога Г. Осборна, в Англии — У. Бэтсона, в Германии — Л. Плате и К. Бойрлена, в Австрии — О. Абеля и П. Каммерера.

Вместе с тем сохранялись контакты между учеными разных стран, шел обмен идеями, методами, концепциями. Советское правительство отправляло в длительные научные командировки прежде всего генетиков, получивших высшее образование после революции (И. И. Агола, В. Н. Слепкова, А. Р. Жебрака, С. Г. Левита и др.) и изначально воспринимавших философию марксизма как единственно верную. По линии фонда Рокфеллера в США работали Ф. Г. Добржанский, ставший инициатором эволюционного синтеза в США, а также М. С. Навашин и В. В. Алпатов, которые вернулись в СССР, импортируя последние достижения американской науки в области цитогенетики и экологии. Сциентистская политика советского правительства в 1920–1930-х гг. привлекала внимание крупных зарубежных эволюционистов и генетиков. В СССР приезжали патриарх генетики У. Бэтсон, С. Харланд, ученики Т. Моргана Г. Дж. Мёллер и К. Бриджес, в том числе и будущие архитекторы СТЭ из Англии и США.

В 1931 г. АН СССР пригласила делегацию английских биологов и медиков, в составе которой был Дж. Хаксли. В ходе поездки, которая была организована и курировалась Н. И. Бухариным, Дж. Хаксли встретился со многими ведущими советскими дарвинистами, включая Н. И. Вавилова, что положило начало их длительному сотрудничеству в области эволюционного синтеза. По возвращении в Англию Хаксли (Huxley, 1932a) подчеркивал, что Советская Россия имеет ряд преимуществ перед другими странами и что их правительствам неплохо было бы поучиться у большевиков, как надо заботиться о науке. Вскоре Хаксли принял участие в создании неправительственной планирующей организации. Другой архитектор СТЭ, Дж. Г. Симпсон провел несколько месяцев в Москве в 1920-х гг., посвятив этому несколько страниц в своих воспоминаниях (Simpson, 1978, p. 76–78). До 1927 г. в СССР жил и работал главный инициатор СТЭ Ф. Г. Добржанский,

который позднее писал о том, как интенсивно в СССР развивалась популяционная генетика (Dobzhansky, 1980a), ставшая краеугольным камнем СТЭ.

Тесные связи советское правительство старалось поддерживать с дарвинистами, придерживавшимися марксистских взглядов. Здесь особое место занимал видный генетик и эволюционист Дж. Б. С. Холдейн. Будучи членом коммунистической партии в Англии, он написал книгу «Марксистская философия и наука», в которой значительное место уделил вопросу об использовании марксизма в современном дарвинизме (Haldane, 1938a). Его книга «Факторы эволюции» (Haldane, 1932a) была издана в СССР фактически сразу после публикации в Англии. Холдейн был убежден, что марксизм особенно полезен при решении комплексных проблем, когда необходимо осуществлять синтез данных различных наук. Марксистских воззрений придерживался и будущий лауреат Нобелевской премии Г. Дж. Мёллер, автор открытия радиационного мутагенеза. Он проработал в СССР несколько лет, безуспешно пытаясь убедить Сталина в необходимости осуществлять евгенические мероприятия. В СССР эмигрировал и работал до конца Второй мировой войны крупный болгарский генетик Д. Костов.

На восприятие советскими биологами дарвинизма большое влияние оказали также немецкие биологи-марксисты, эмигрировавшие в СССР: бывший военный комиссар Баварской республики М. Л. Левин и один из последних учеников Э. Геккеля крупный эмбриолог Ю. Шаксель (Музрукова, 2013). Его называли обычно «первым марксистом среди биологов и первым биологом среди марксистов» (Stolz, 1987, S. 9). Считается, что идеологическая воинственность и «бескомпромиссность» первого поколения советских биологов-марксистов в какой-то степени — следствие свойственной их учителям-немцам прямолинейности и твердости в идеологии и политике (Музрукова, Чеснова, 1994, с. 48).

Особый вред развитию эволюционной теории в СССР нанес «железный занавес», прервавший процесс нормального взаимодействия научного сообщества СССР с мировой наукой. В развязанных властями массовых репрессиях погибло немало ученых, а тотальный контроль над идеологизированной наукой привел к доминированию в официальной эволюционной теории построений Т. Д. Лысенко.

Великая Отечественная война (1941–1945) на некоторое время вывела советскую науку из состояния изоляции, восстановила контакты советских и англо-американских ученых и завершила формирование большой науки как важнейшего фактора национальной безопасности. Вышли на русском языке переводы книг Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (1947) и Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1948). Уже в корректуре находился перевод книги Дж. Хаксли «Эволюция: новый синтез». Однако в Холодной войне, начавшейся в 1946 г. и достигшей апогея в последние годы жизни И. В. Сталина, сотрудничество советских ученых с коллегами из Англии и США прекратилось. Недавние союзники превратились в потенциальных врагов. Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. на десятилетие сделала невозможным нормальное развитие эволюционной теории в СССР, как и научные контакты с создателями и лидерами СТЭ.

В СССР была предпринята грандиозная попытка создания некоей особой «советской» биологии, коренным образом отличавшейся от западной. В условиях жесткой конкуренции между западным и восточным блоками система взаимоотношений науки и государства, сложившаяся до войны в СССР, была укреплена и ужесточена.

Советская биология была всецело подчинена задаче победы в Холодной войне, что подразумевало ее изоляцию от научного сообщества Запада. «Железный занавес» и идеология «особости» советской науки обусловили постоянное вмешательство партийно-правительственных структур в организацию и функционирование научного сообщества, в том числе и в эволюционно-биологические исследования до середины 1960-х гг., которое более или менее сошло на нет только после свержения Т. Д. Лысенко.

Несколько иначе идеологизация эволюционной теории и связанных с ней дисциплин развивалась в Германии. Немецкие ученые перед Первой мировой войной заняли консервативные позиции, активно участвуя в формировании имперского национализма. Война почти всех их превратила в ультрапатриотов, а поражение Германии и Ноябрьскую революцию 1918 г. большинство из них восприняли как трагедию. И на протяжении всей Веймарской республики они враждебно относились к демократическому строю, грезя утраченным имперским могуществом. Уже в 1920-х гг. некоторые биологи встали под знамена национал-социализма. Гитлер оценил готовность к сотрудничеству и предоставил в распоряжение ученых значительные финансовые и материальные ресурсы, что еще сильнее связало их с нацистским правительством.

В отличие от СССР в Германии репрессии против науки имели ясно очерченный вектор. Из университетов изгоняли и отправляли в концлагеря либо «расово неполноценных» ученых, либо открытых политических противников. По политическим и расовым мотивам из Германии были вынуждены эмигрировать первоклассные биологи-эволюционисты Ф. Вайденайх, В. Гамбургер, Р. Гольдшмидт, В. Йоллос, Ю. Шаксель, К. Штерн. Зоолог В. Арндт — коллега Б. Ренша и Э. Штреземана по Берлинскому музею естественной истории — был казнен по приговору народного трибунала в 1944 г. в тюрьме Берлин-Гёрден. В концентрационном лагере погиб знаменитый ламаркист, австрийский зоолог-экспериментатор Г. Пржибрам, известный также как учитель П. Каммерера.

При этом истинные арийцы не возражали против того, чтобы им доставались освобождавшиеся места в университетах и научных институтах, и, как правило, не предпринимали никаких действий в защиту своих коллег. В годы Второй мировой войны они активно участвовали в разграблении захваченных территорий, в вывозе научного оборудования и специалистов в Германию. Многие из них в качестве экспертов содействовали массовым расстрелам евреев, цыган и др. народов, подлежащих истреблению якобы по биологическим показателям. С крахом гитлеризма они все стали изображать жертв нацизма и, сохранив ведущие позиции в биологическом сообществе, в течение нескольких десятилетий способствовали процветанию мифа о страданиях немецких биологов при нацистах и о своей оппозиционности режиму³. Особенно сильно этот миф культивировался в ГДР. В то же время ГДР ока-

³ В этом отношении показательны судьбы директоров и ведущих сотрудников главного академического учреждения по расовой биологии в Третьем рейхе — Института антропологии, генетики человека и евгеники Общества кайзера Вильгельма (КВГ). В ФРГ расовые гигиенисты О.Ф. фон Фершуйер, Ф. фон Ленц, Г. Нахтсхайм и др., расовые антропологи и биологи-эволюционисты В. Гизелер, Г. Вайнерт, Г. Геберер, а также их ученики и последователи занимали кафедры генетики человека и антропологии в ведущих университетах, возглавляли основные журналы и научные сообщества (Kröner, 2000, S. 653–666).

залась одной из немногих стран социалистического блока, которой удалось воспрепятствовать усиленному насаждению мичуринской биологии и сохранить мировой уровень исследований в генетике и эволюционной теории.

В предыдущих публикациях я старался показать, что появление Т. Д. Лысенко и его сторонников в высших эшелонах науки было закономерным итогом многочисленных попыток в 1920-х — начале 1930-х гг. создать некую «пролетарскую» или «диалектическую» биологию (Колчинский, 1997; 2012а; Kolchinsky, 2009; 2014а; b). В те годы не только и даже не столько политическое руководство, сколько сами ученые были инициаторами идеологизации и диалектизации естествознания. Начинаящие диалектизаторы биологии, среди которых впоследствии оказалось немало жертв сталинских репрессий, активно способствовали созданию первых научных марксистских организаций, печатались в идеологических журналах, активно участвовали в многочисленных дискуссиях о соотношении марксизма и различных естественнонаучных концепций. Важной предпосылкой для появления лысенкоистского варианта «советской биологии» была деятельность в годы «культурной революции» (1928–1932 гг.) марксистских организаций в Ленинграде, которые возглавлял И. И. Презент, ставший затем правой рукой Т. Д. Лысенко и его главным идеологом. Деятельность этих организаций позволяет лучше понять констелляцию институциональных, социально-культурных, политико-идеологических факторов, действовавших в СССР в 1922–1932 гг. и сыгравших важную роль в появлении лысенкоизма.

В этих организациях и выпускаемых ими журналах отражалась борьба внутри биологического сообщества, реакция различных групп ученых на попытку насильственной диалектизации и пролетаризации биологии, воздействие этих попыток на тематику и язык биологических исследований, на ритуал научных мероприятий (конференций, съездов, обществ), на идеи, ценности, традиции научного сообщества, на его взаимоотношения с властями, на стиль поведения ученых. Особенно интересными оказались следующие вопросы: Насколько эффективна была деятельность Презента и его окружения в годы культурной революции? Какова социальная динамика этой группы? И что заставило его искать союза с Лысенко и ему подобными?

Сходные вопросы возникают при исследовании развития биологии в Германии, где, правда, не было общепризнанных лидеров национального масштаба, как в СССР. Вместе с тем процессы «нацификации» биологии охватили там гораздо более широкие круги биологического сообщества, поставив под сомнение возможность говорить об этике и ценностях научных исследований во многих ее отраслях.

2.2. Социальная история эволюционной теории и ее методология

Банальное изречение, что старые идеи не умирают, а исчезают из обихода науки вместе со своими сторонниками, поколеблено опытом развития науки XX в., когда на протяжении научной карьеры ученый не раз сталкивается с новыми фундаментальными открытиями. Лишь в архиве науки сохранились гипотезы, которые сошли со сцены, растеряв своих приверженцев. Обычно это концепции не очень высокого теоретического уровня, не касающиеся мировоззренческих и методологических проблем естествознания. Дискуссии же по фундаментальным вопросам длятся иногда многие столетия. Часто участникам дискуссии кажется, что она уже

закончена и одному из конкурирующих направлений обеспечена окончательная победа. Но повергнутая концепция возрождается во всем блеске новых теоретических аргументов и фактов. Это случалось и с эволюционными концепциями, которые к тому же многократно использовались политиками разных стран для обоснования своих программ и их реализации.

В полной мере это относится и к дарвинизму, от имени которого в XX в. были предприняты попытки реализовать на практике концепции: преобразования природы и подчинения ее целям человека; достижения расовой чистоты за счет уничтожения межрасовых гибридов и подбора партнеров для репродукции; предотвращения физической и психической дегенерации человека; улучшения его природы путем различных способов социальной и биологической селекции; ликвидации преступности путем биологической селекции или, напротив, социальными мерами и т. д. Авторы подобных концепций порой даже не подозревали, что по крайней мере за 2,5 тыс. лет до них Сократ и Платон также рекомендовали практические меры по улучшению природы человека.

Многие теоретические и практические проблемы эволюции невозможно понять вне рамок тематического анализа науки Дж. Холтона (1981). Хотя диапазон в решении большинства проблем эволюции предопределен совокупностью социальных и политических интересов, мировоззренческих ценностей и научных практик, выбор того или иного подхода к их трактовке зависит от личностной мотивации. Творческое воображение ученого в моменты выбора макрометодологии своего исследования детерминировано его личной, как правило, неявной даже для него самого приверженностью к определенным темам, число которых невелико и которые объединены в устойчивые структуры, составленные из противостоящих друг другу элементов типа: атомизм–непрерывность, простота–сложность, анализ–синтез, селекция – прямое приспособление, жесткая или статистическая детерминация, неизменность–эволюция–катастрофизм и т. д. Холтон предлагал называть их диадами или триплетами.

Эти структуры воспроизводятся на протяжении практически всей интеллектуальной истории человечества и сохраняют своих сторонников даже в период научных революций или смены парадигм, по Т. Куну (1975). Господствующая парадигма и социально-культурные факторы оказывают влияние лишь на количественное соотношение приверженцев той или иной темы, ядро которых в каждой группе составляют люди, чьи убеждения не могут поколебать никакие когнитивные или идеолого-политические аргументы. В зависимости от уровня развития науки, ее последних открытий и их интерпретации, социально-культурного контекста и моды большая часть научного сообщества примыкает к одной из альтернативных точек зрения. Вопреки банальному изречению в дискуссиях по этим темам истина и не рождается, и не умирает. В лучшем случае каждый остается при своем мнении.

Дискуссии вокруг арийской биологии в нацистской Германии и пролетарской биологии в СССР, а также борьба различных школ и направлений в эволюционной теории в США показали, что если в тоталитарных государствах оппонентов стараются наставить на путь истинный при помощи партийно-правительственных органов и репрессивного аппарата, то в США имеются не менее эффективные методы контроля над не укладывающимися в мейнстрим. В их число входят отрицательные рецензии на вышедшие книги и рукописи статей, неизбрание в престижные

научные общества и т.д. В то же время никакие идеологические проработки и репрессии не смогли искоренить в СССР сторонников номогенеза, механоламаркизма, неокатастрофизма или СТЭ, приверженцев евгеники и расологии, защитников окружающей среды и т.д. Столь же безуспешными были попытки искоренить ламаркизм в Третьем Рейхе или воспрепятствовать идеям Б. Мак-Клинтон о мобильных генах или Л. Маргулис о симбиотическом происхождении эукариотической клетки.

Приверженность ученого к подобным всеобъемлющим темам определяется неким психологически обусловленным выбором, который, в конечном счете, служит главным источником его творческой энергии, побуждающей к созданию нового знания или отстаиванию своей позиции даже в тех случаях, когда ее не разделяет большинство ученых. Выбор темы зачастую мало зависит от когнитивной научной деятельности. Его нередко детерминируют события, происходившие еще в детстве, задолго до профессионализации ученого. В основе когнитивной деятельности лежит некое неявное знание, которое невозможно ни доказать, ни поколебать какими-либо рационалистическими или эмпирическими приемами (Полани, 1986). Иногда его нельзя даже облечь в вербальную форму и передать другому, что обуславливает ожесточенность дискуссий и затрудняет поиск консенсуса в науке по этим проблемам. Тематическая привязанность вносит существенные поправки в чисто инструменталистские или утилитарные установки науки.

Наряду с другими социолого-психологическими, политическими и практическими мотивами, оказывающими значительное влияние на ход развития науки в целом и эволюционно-биологических дискуссий в частности, личное убеждение включено в контекст научных исследований, наполняя ученого чувством глубокого удовлетворения в связи с постижением неких глубинных сфер бытия. Ученый в принципе не может отказаться от своего выбора, а способен лишь под влиянием социально-культурного контекста имитировать согласие с трактовкой, расходящейся с его личным мнением, демонстрируя своего рода научную мимикурию. Набор этих тем ограничен, так как наши когнитивные способности оставляют нам мало вариантов допустимых трактовок реальности. В результате каждая из тем переживает периоды подъема и упадка, заброшенности и возвращения, искоренения из господствующих парадигм и нового возрождения. При этом даже смена эпистем по М. Фуко (2004) не оказывала существенного влияния на структуру тематических диад и триплетов. Устойчивость тематических структур на протяжении всей интеллектуальной истории позволяет историкам науки избежать, казалось бы, неразрешимого противоречия антикваризма–презентизма. Объединяя внешне несоизмеримые и конфронтирующие теории, они дают возможность в концепциях разных эпох, цивилизаций и школ выявлять черты постоянства, обеспечивая тем самым диалог ученых прежних эпох с современными исследователями.

Самые последовательные поклонники релятивизма У. Куайна (2010) или эпистемологического анархизма П. Фейерабенда (1986) вынуждены признать существование в науке этих надысторических и не связанных культурными рамками концептуальных подходов к объяснению познаваемого объекта. Между тем они в значительной степени предопределили историю формирования традиций и школ в эволюционной теории, генетике, евгенике, антропологии и экологии, оказали влияние на дискуссии о границах применения на практике биологических знаний,

в ходе которых научные оппоненты не слышали и не желали слышать аргументы друг друга. Это дает возможность политику по своему вкусу выбирать то или иное решение, опираясь в любом случае на авторитет науки.

Однако только индивидуальными пристрастиями ученых трудно объяснить периодическое оживление тех или иных концепций, становящихся иногда модными и излюбленными сюжетами не только научных сообществ, но и широкой публики. Это в какой-то степени объясняется господствующим в обществе менталитетом. Так, например, эволюционные концепции номогенеза Л. С. Берга и филогенетического преформизма А. А. Любищева, предложенные в начале 1920-х гг. в СССР, сразу были атакованы с разных сторон, прежде всего по биологическим, а затем уже по идеолого-политическим соображениям. Как новую вылазку антидарвинизма их оценивали биологи старшего поколения — В. М. Шимкевич, Б. М. Козо-Полянский, А. М. Никольский, В. И. Талиев и др., без всякого идеолого-политического давления извне. Лишь в дальнейшем к ним присоединились юные биологи-марксисты И. И. Агол, Б. П. Токин, И. И. Презент и др. Хотя идеи, близкие к номогенезу, можно было впоследствии встретить в сочинениях В. Н. Беклемишева, А. А. Заварзина, П. Г. Светлова, в целом они оказались забыты не только отечественными, но и зарубежными биологами. Ссылки на книгу Берга «Номогенез» (1922) были крайне редки в крупнейших сводках по теории эволюции, опубликованных за рубежом в 1930–1990-х гг., несмотря на то что книга трижды — в 1926, 1969 и 1971 гг. — переиздавалась в Англии и США, где не было никакого политического давления на биологические дискуссии, а предисловие к третьему изданию написал Ф. Г. Добржанский.

Иной была судьба трудов Берга в СССР. В начале 1970-х гг., когда интеллектуальная оппозиция марксизму в нашей стране стала усиливаться, интерес к идеям Берга резко возрос. Некоторые из его главных эволюционных трудов были переизданы в 1977 г. Это стало возможно лишь потому, что переиздание активно поддерживали М. С. Гиляров, П. М. Жуковский, К. М. Завадский и Ю. И. Полянский, которые, будучи убежденными селекционистами, считали необходимым познакомить советского читателя с лучшей из антидарвиновских концепций эволюции в русском языковом пространстве. В большой ввводной статье к этому изданию К. М. Завадский и А. Б. Георгиевский (1977) подробно рассмотрели дискуссии вокруг идей Берга, а также их значение для понимания проблемы ограничений эволюции и ее направленности.

Главные труды А. А. Любищева по систематике, морфологии и эволюции были также переизданы в начале 1980-х гг. Публикации этих работ вызвали новую полемику вокруг идей Берга и Любищева. Одни ученые их не приняли, другие частично поддержали, третьи старались далее развивать в своих трудах. Но многие увидели в этих концепциях в первую очередь альтернативу селекционизму, официально поддерживаемому, и пропаганда их стала своеобразной формой безопасного диссидентства. Появились даже попытки отнести «творческий дарвинизм» к селекционизму, а августовскую сессию ВАСХНИЛ 1948 г. объявить кульминацией процесса огосударствления дарвинизма. Делались прогнозы о схождении дарвинизма «с исторической сцены». На него возлагалась главная вина за отставание и кризис советской биологии.

Теперь же идеолого-политическая составляющая дискуссий вокруг дилеммы номогенез–селекционизм сошла на нет. И выяснилось, что слухи о смерти дарви-

низма явно преувеличены. В странах Западной Европы и США эволюционные работы, выполненные с позиций теории естественного отбора, по-прежнему доминируют над работами, базирующимися на других концепциях эволюции. Биологи на Западе всё чаще выступают с резкой критикой книг по истории и философии эволюционной теории, в которых содержатся нападки на дарвинизм, где забыты реальные проблемы биологии и доказывається научный статус метафизических концепций, отвергнутых предшествующим развитием науки. Примером может служить рецензия В. Бока на книгу М. Т. Гизелина «Метафизика и происхождение видов» (Ghisellin, 1997). Известный орнитолог указал, что принимаемые метафизические концепции зависят от взгляда научного сообщества на природу. По его мнению, в век популяционной биологии нет нужды возвращаться к типологической концепции вида, построенной на недоказуемом тезисе о реальном существовании неких идеальных прообразов, определяющих суть всех вещей. Бок пишет: «Метафизика, принимаемая Гизелином, была сформирована более 2000 лет тому назад греческими философами, когда было мало что известно о науке и ничего об эволюционной биологии», и удивляется, как архаичные взгляды можно пропагандировать в конце XX в. (Bock, 2000, p. 604). В защите Дарвина и дарвинизма активно участвовали и философы (Ruse, 1999; Radick, 2000; Science... 2000). Подавляющее большинство статей в международных историко-биологических периодических изданиях, таких как «Журнал истории биологии», «История и философия наук о жизни», «История и теория биологии», «Историко-биологические исследования» и др., также написаны с позиций селекционизма.

В какой-то степени это связано с тем, что биологи лучше стали понимать опасность, идущую со стороны креационистов. Выше мы подробно говорили о том, что к концу жизни С. Гоулд старался доказать, что его взгляды не имеют ничего общего с критикой СТЭ (Gould, 2002; 2006). В значительной степени это связано с тем, что его беспокоило использование креационистами его критики дарвинизма. К такому выводу пришли Р. Мур и М. Деккер — авторы фундаментальной энциклопедии «Больше чем Дарвин», посвященной двухвековому противостоянию эволюционизма и креационизма. В ней подчеркивается, что Гоулд с удивлением обнаружил, что развязанная им полемика скорее способствовала оживлению неокреационистских умонастроений, чем прогрессу знаний в области эволюции (Moore, Decker, 2009, p. 145–148).

Сегодня дискуссии по реальным проблемам эволюции на Западе исчезли со страниц научно-популярных периодических изданий и ведутся на языке, понятном и интересном лишь специалистам. Странников недарвиновских концепций среди биологов и палеонтологов мало. Спор идет главным образом о границах применимости теории отбора и механизмов его взаимодействия с другими факторами эволюции, представления о которых существенно перестраиваются. Одним из мотивов более строгого отношения к вновь выдвигаемым концепциям стала активность фундаменталистов. Под влиянием достижений эволюционной биологии папа Иоанн Павел II 23 октября 1996 г. в послании «Истина не может противоречить истине» признал, что в свете новых знаний теория эволюции перестала быть просто одной из гипотез, и стимулировал тем самым поиск приемлемых для католической церкви интерпретаций эволюции.

Только в России сегодня выходят труды биологов «Эволюция не по Дарвину», «Ортогенез против дарвинизма», «Науки о развитии жизни» и др., где под видом

критики «устаревшего» дарвинизма гальванизируют лысенкоистские представления об изначальной целесообразности живого, прямом формообразующем влиянии среды, эволюции без отбора, скачкообразном появлении новых видов и т. д. В них, как справедливо отметил А. В. Куприянов, в десятый раз пережевываются мнимые проблемы вымышленного уродливого «дарвинизма» — следствие интеллектуальной изоляции и провинциализма (Куприянов, 2009). К удивлению всего образованного мира, для которого лысенкоизм стал символом псевдонауки, а Н.И. Вавилов — верности науке, в России многотысячными тиражами издаются и переиздаются книги, восхваляющие Т. Д. Лысенко и повторяющие клевету на одну из главных наук XX века — генетику. Вот название некоторых из них: «Продажная девка генетика. Познание мира или кормушка?» или «Генетическая бомба. Тайные сценарии наукоемкого биотерроризма». Эти сочинения обсуждаются не только средствами массовой информации, но даже в академических журналах.

Всё это закономерно для общества, где полуобразованные круги не желают утруждать себя чтением специальной литературы, но охотно принимают на веру измышления авторов «новейших» теорий эволюции, известность которых ограничена пределами Садового кольца в Москве и прилегающих к нему окрестностей. Подобная ситуация выдается за свободу слова, а отечественная околонукальная, а теперь нередко и научная литература превращается в некий Гайд-парк. Но в отличие от последнего, здесь можно не только нести что угодно, но и найти поддержку со стороны властных структур, рекомендующих «подобные труды» в качестве учебной литературы для вузов. Уже не маргинал, а член-корреспондент РАН, директор Полярно-Альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН в научном ВАКовском журнале печатает статью «Человек и биологическое разнообразие: православный взгляд на проблему взаимоотношений» (Жиров, 2008). В ней декан геозкологического факультета Мурманского государственного технического университета предлагает отказаться от интеллигентного язычества, отягощенного знанием современной биологии (систематики, экологии, генетики, эволюционной теории и т. д.), и, создавая православную биологию (мало нам было пролетарской, диалектической, советской и т. п. биологий), строить природоохранную деятельность на базе высказываний ветхозаветных пророков о «способности людей высокой духовности к онтологическому творчеству в отношении живых тварей» (Жиров, 2008, с. 613). По его мнению, надо создавать экосистемы, где в соответствии с пророчеством святого Исаи о грядущем царстве не будет отвратительных гадов, а волк будет пастись с ягненком, корова — с медведицей, «барс лежать вместе с козленком», лев питаться соломой и т. д. (там же, с. 615), так как хищничество и паразитизм есть результат грехопадения, а растения, возникшие на третий день Творения, интимно связаны с человечеством и безгрешны. По сравнению с подобными взглядами представления Т. Д. Лысенко — «свет разума в царстве тьмы». Тот по крайней мере оперировал научными ресурсами XVIII в.⁴ К удивлению всех помнящих уроки

⁴ Правда, современные «лысенковеды» также погрузились в глубь веков в поисках библейских корней лысенкоизма, забыв, что в СССР его пропагандировали как воплощение диалектико-материалистического мировоззрения в биологии. В предисловии к сборнику «Два мира — две идеологии», изданному при финансовой поддержке Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям в рамках Федеральной целевой программы «Культура

лысенкоизма, большая часть академического сообщества безмолвствовала, расценивая происходящее как чудачество одного из своих сочленов, перепутавшего — исключительно из-за глубокой веры — Ветхий завет с учебником по общей биологии, и в мае 2013 г. переизбрала Жирова на новый директорский срок, незадолго до того, как все академические институты РАН были переподчинены ФАНО⁵.

Иначе ведет себя западное научное сообщество. Выступления сторонников концепции разумного замысла встречают жесткое и успешное противодействие со стороны научного сообщества (Pennock, 2001; Shanks, 2004; Numbers, 2006). Биологов поддержали ученые других специальностей. В 2006 г. академии наук 68 стран, включая 27 стран Европы, подписали обращение, осуждавшее попытки навязать креационизм системе светского образования, а на следующий год уже Парламентская ассамблея Совета Европы приняла резолюцию «Опасность креационизма для образования». В мае 2009 г. к обращению академий наук присоединилась и Российская академия наук.

В Европе и в США все попытки внедрить концепцию «разумного творения» в школьные программы не закончились ничем. Хотя в США их поддерживал бывший президент Дж. Буш, Верховный суд запретил преподавать в общественных школах любые концепции, построенные на религиозных, а не на научных доктринах. Популярность креационизма в США и исламских государствах объясняют падением уровня школьного образования, а в России — еще и недавней настойчивой пропагандой дарвинизма как естественнонаучной основы марксизма, а также стремлением обрести идентичность общества путем его клерикализации (Levit I. et al., 2007).

Разница отношения общества к дарвинизму в западных странах и в России сильно сказалась в юбилейный 2009 год — год Ч. Дарвина. Подавляющее большинство международных общенаучных, историко-научных и биологических журналов, включая «Nature», «Science», «Science News», «Isis» и др., посвятили юбилею целые номера. В Англии, Германии, США увидели свет десятки книг, посвященных и самому юбилею, и современному состоянию эволюционной биологии, ее мировоззренческому и культурному значению. Весь год Дарвин и его теория находились в центре внимания средств массовой информации этих стран, объективно освещавших юбилейные мероприятия и, как правило, признававших значение дарвиновской революции для развития человечества.

Иначе дело обстояло в нашей стране. Критикой дарвинизма здесь занялись многие историки и философы науки и даже биологи. И дело здесь не только в извечном стремлении представить Россию «родиной слонов» и выдвинуть собственных пророков, провозглашающих особый путь развития российской науки. Антидарвинизм и борьба против парадигм, принятых в международном сообществе биологов,

России» (2012–2014) и подготовленному на базе статей доктора сельскохозяйственных наук, профессора, лауреата Государственной премии (2003) и премии Правительства РФ П. Ф. Конюкова, составитель Г. В. Смирнов (2014, с. 14) узрел за материалистической формой изложения взглядов Т. Д. Лысенко «влияние православного богословия».

⁵ Вопросы, связанные с публикацией статьи В. А. Жирова и реакцией на нее научного сообщества, включая лиц, причастных к ее появлению в ВАКовском журнале и в Интернете, неоднократно остро обсуждал известный ботаник А. А. Оскольский // <http://asafich.livejournal.com/38342.html>; <http://asafich.livejournal.com/48214.htm> (дата обращения 10 января 2015).

здесь — следствие доминирования в обществе антизападных настроений и недавней истории противостояния генетиков и дарвинистов взглядам Т. Д. Лысенко. Во времена усиленной пропаганды советского творческого дарвинизма десятки миллионов учащихся на школьной скамье знакомились с биологией и эволюционной теорией по учебникам В. А. Алексеева, Е. А. Веселова, В. А. Дворянкина, Н. В. Лебедева и др., а также с фальсифицированным изложением взглядов И. В. Мичурина и К. А. Тимирязева, объявленных предтечами «советского творческого дарвинизма». К тому же философское образование советские биологи в 1930–1950-х гг. получали на базе трудов В. М. Каганова, В. И. Колодяжного, И. И. Новинского, Г. В. Платонова, И. И. Презента, Д. М. Трошина, представлявших собой смесь цитат из 4-й главы «Краткого курса ВКП(б)», написанного И. В. Сталиным, и простого комментирования работ Т. Д. Лысенко, В. Р. Вильямса и О. Б. Лепешинской, провозглашенных корифеями «передовой агробиологической науки». Труды советских «агробиологов», преподносимые как новейшие достижения биологии и философской мысли, с середины 1940-х гг. критиковали многие видные зарубежные биологи (Sax, 1944; 1947; Dobzhansky, 1946a; b; Huxley, 1949).

Зная о критике этих трудов со стороны лидеров СТЭ, многие отечественные биологи не приемлют современный дарвинизм, который для них ассоциируется с взглядами Т. Д. Лысенко, преподносимыми в годы их первоначального знакомства с биологией как творческое развитие учения Ч. Дарвина⁶. Другие, не принимая СТЭ как стохастическое и градуалистическое учение, порой не замечают, что их доводы в какой-то степени базируются на положениях лысенкоистов о науке как враге случайности, о строгой закономерности эволюции, о единстве организма и среды, о целесообразности как исходном свойстве живого, о наследственности как свойстве всей клетки, о системно-целостной реакции организма на воздействие внешней среды, о скачкообразном порождении видов и более крупных таксонов и т. д. Конечно, большинство из них знают, что лысенкоизм не был научным направлением, но тем не менее именно с его философских установок они непроизвольно пытаются осмыслить данные современной биологии.

Лысенкоизм представлял собой мешанину элементов науки, не связанных друг с другом, и донаучных верований. Среди них можно найти фрагменты номогенеза Л. С. Берга, исторической биогенетики Д. Н. Соболева и филогенетического преформизма А. А. Любищева. Например: закономерность (номогенез), «наука — враг случайности» (лысенковщина); массовая переканка особей на больших территориях (номогенез), массовая переделка особей под влиянием внешней среды и воспитания (лысенковщина); эволюция идет массовыми скачками (номогенез), внезапное порождение новых видов (лысенковщина). Общность признания наследования приобретаемых признаков, а также отрицание творческой роли борьбы за существование и отбора порождали иллюзию сходства номогенетических концепций с лысенкоизмом. На самом же деле вышеупомянутые авторы осознавали антинаучный характер последнего. И в борьбе с лысенкоизмом вместе были дарвинист

⁶ Длительный отрыв от развития эволюционной теории также не прошел бесследно. Появившиеся после 1964 г. учебники по эволюционной теории в лучшем случае были написаны на уровне ее развития в середине 1940-х гг. В них практически не учитывались достижения молекулярной биологии.

В. Н. Сукачѳв и антидарвинист А. А. Любищев, а лысенкоисты били одновременно номогенетика Л. С. Берга и дарвиниста Н. К. Кольцова.

В то же время сходство лысенкоизма и номогенеза обусловлено рядом эвристических установок и приверженностью критиков селекционизма к определенным фундаментальным темам. Различные судьбы концепций Берга и Любищева в нашей стране и за рубежом наглядно демонстрируют, как многообразие эвристик и индивидуальных склонностей к определенным темам сложно взаимодействует с идеолого-политическими и социально-культурными факторами, влияющими на ход научных дискуссий.

Сказанное справедливо и относительно судьбы неокатастрофизма. Как показал В.-Е. Райф (Reif, 1999), расцвет циклических сальтационистских концепций в эволюционной теории и палеонтологии в первой половине нашего столетия связан не столько с естественнонаучными традициями идеалистической морфологии, сколько с господствовавшим в Западной Европе, особенно в Германии, представлением О. Шпенглера о цикличности культур, изложенным в его труде «Закат Европы», многократно переиздаваемом. Немецкие сторонники циклического неокатастрофизма как парадигмы XX в., в которой тесно переплелись естественнонаучные и мировоззренческие положения, субъективно осознавали себя историками органического мира и его эволюции, восприняв методологию биоморфной истории О. Шпенглера. В их трудах отчетливо прослеживается извечный конфликт между «структуралистской» и «функционально-исторической» биологией, окрашенный глобальным пессимизмом, порожденным реалиями Веймарской республики.

Социально-культурные факторы играли определенную роль и в неприятии концепции Р. Гольдшмидта биологическим сообществом США в 1940-х гг., хотя вряд ли его неудачу стоит объяснять лишь социально-психологическими или политическими причинами (Воронцов, 1999, с. 509). В предисловии к переизданию книги Гольдшмидта С. Гоулд, пересказывая воспоминания американских профессоров об их реакции на идеи Гольдшмидта в бытность студентами, проводит аналогию с «двухминутками ненависти» из романа Дж. Оруэлла «1984» (Gould, 1982). Якобы тысячи рядовых американских биологов, не знавших о том, что Гольдшмидт как еврей эмигрировал из нацистской Германии, воспринимали его книгу «Генетические основы эволюции» как выступление представителя немецкой науки против выдающихся достижений в США школы Т. Моргана и создателей СТЭ.

Подобные «национально-патриотические» трактовки причин неудач Гольдшмидта в 1940–1950-х гг. оставляют без объяснения тот факт, что и в самой Германии подобные взгляды не пользовались популярностью, что хорошо видно на примере авторитетного авторского коллектива фундаментального труда «Эволюция организмов», подготовленного во время Второй мировой войны под редакцией Г. Геберера. А ведь в нем участвовали лучшие немецкие генетики, зоологи, ботаники, палеонтологи и антропологи. Конечно, оставаясь в рамках социально-психологических объяснений, причину можно найти в неприятии нацистами (а большинство авторов этой книги состояли в нацистских организациях СА, СС и НСДАП), идей Гольдшмидта — антифашиста, эмигранта и к тому же еврея. Но доводы против гольдшмидтовских «перспективных монстров» даны и в первом издании книги «Эволюция организмов», вышедшем в разгар Второй мировой войны, и в ее

последующих переизданиях. Схожие с Гольдшмидтом взгляды пропагандировал убежденный нацист, палеонтолог К. Бойрлен, а специалисты в области биологии развития А. Дальк и К. Уоддингтон, типичные представители французской и английской науки, поддержали их вскоре после войны.

Гипотеза Гольдшмидта была отвергнута научным сообществом США не по политическим или национальным мотивам. Гольдшмидт, как и другой «еретик», еврей В. Йоллос, также бежавший из нацистской Германии, могли скорее рассчитывать на сочувствие в США. Их гипотезы были отвергнуты научным сообществом США прежде всего из-за того, что противоречили фактам популяционной генетики и вступали в конфликт с доминирующим, популяционно-генетическим, стилем мышления (Dietrich, 1995; 1996; Маут, 1997). Их «американизация» была возможна лишь при условии модификации их стиля в сторону адаптации к существующему. Поскольку этого не произошло, то пришлось ждать, когда модифицируется стиль самого биологического сообщества. Но прежде всего были необходимы радикальные изменения в представлениях об организации генетической информации и ее реализации в онтогенезе.

Если отвлечься от психологических особенностей ученого, определяющих его выбор из тематических конфигураций «целое–часть», «непрерывность–дискретность», то причины поведения научного сообщества следует искать в самой науке или, точнее, в доминирующей в данный момент парадигме, которой, бесспорно, с конца 1930-х гг. и по настоящее время остается СТЭ. Недавний анализ протагонистов СТЭ и их трудов в нацистской Германии убедительно показал, что в немецкоязычном пространстве параллельно (приблизительно с 1935 г.) и частично независимо, накануне и во время Второй мировой войны, создавался и утверждался «современный синтез» (Хоссфельд и др., 2000; Junker, 2004). Одновременно то же самое происходило и в СССР, хотя со второй половины 1930-х гг. сторонники творческого дарвинизма явно пользовались поддержкой властей (Развитие... 1983).

Не отрицая национальные особенности СТЭ в США, Англии, Германии и СССР, следует признать, что сам синтез, и основные положения и методы СТЭ формировались одновременно сходным образом в разделенном мире: и при национал-социализме, и при коммунизме, и при либерализме (Колчинский, 2007а; b). Современный эволюционный синтез был международным феноменом (The Evolutionary... 1998). И в либеральной Америке, и в национал-социалистической Германии книга Добржанского «Генетика и происхождение видов» была началом современного синтеза. Благодаря деятельности Н. В. Тимофеева-Ресовского в Берлине и немецкому переводу книги Добржанского несомненно прямое влияние «русской генетической (биологической) школы» на немецкое биологическое сообщество (Юнкер, Хоссфельд, 2007, с. 145–148).

Биологи Б. Ренш, Г. Геберер, В. Циммерман и Н. В. Тимофеев-Ресовский с полным правом относятся к сооснователям «современного синтеза», а книга В. Циммермана «Наследование приобретенных признаков и отбор» (1938), коллективная монография «Эволюция организмов» (1943) под редакцией Б. Ренша, «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (1947) были важными вехами создания СТЭ не только в Германии, но и в мировой науке. Точно так же книги И. И. Шмальгаузена, прежде всего «Факторы эволюции» (1946), изданные в СССР, считались в то время основополагающими для СТЭ. Вместе с тем признание в ан-

глоязычном мире получил лишь труд Б. Ренша, который вышел после войны и переиздавался дважды (в 1954 и 1972 гг.) и по рекомендации Ф.Г. Добржанского был переведен на английский язык. В 1960 г. книга Ренша вышла под заголовком «*Evolution above the Species Level*», и с тех пор во всем мире она считается одной из основополагающих для современного синтеза. Что же касается книги «Эволюция организмов», несмотря на два ее послевоенных переиздания, она практически не цитировалась в англоязычной литературе (Hoffeld, 1997).

Аналогичной была и судьба труда И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции», опубликованного в США по инициативе Добржанского на следующий год после августовской сессии ВАСХНИЛ (Schmalhausen, 1949). В западной литературе его редко упоминают как работу, лежавшую в основе СТЭ. Между тем именно в ней с наибольшей четкостью была поставлена проблема выяснения роли онтогенетических изменений в эволюции, ставшая центральной в эволюционной биологии развития. Не случайно в недавнем переводе на немецкий язык книги И.И. Шмальгаузена издатели назвали его русским Дарвином (Schmalhausen, 2010).

Невключение Г. Геберера в число архитекторов СТЭ в принципе можно объяснить социально-политическими причинами. Ученые США и Англии, вероятно, помнили о его активной деятельности в период национал-социализма, членстве в главных нацистских организациях и защите «арийской биологии». Отстаиваемая им расовая наука детерминировалась тремя идеологемами: мировая история обусловлена развитием рас; раса индогерманцев предназначена господствовать; биологические и антропологические исследования должны помочь в сохранении чистоты расы. Эти идеологемы были неприемлемы для большинства ученых в послевоенной Англии и США. В результате книга, в подготовке трех изданий которой участвовали самые компетентные немецкие ученые, представлявшие различные отрасли биологии, за исключением таких противников «современного синтеза», как палеонтологи О. Шиндевольф и К. Бойрлен, оказалась фактически проигнорированной в мировой науке. Несмотря на издание в 1949 г. в США и положительные рецензии архитекторов СТЭ книга Шмальгаузена также не пользовалась популярностью в англоязычном пространстве.

Подобное замалчивание роли монографий «Эволюция организмов» и «Факторы эволюции» в создании и утверждении СТЭ трудно объяснить с позиций господствовавшей парадигмы. Ведь их авторы явно писали свои труды в рамках современного синтеза, а немецкие биологи даже в условиях войны с США и Англией опирались на достижения и теории англоязычного научного сообщества (см. указатели литературы). В числе немецких национальных особенностей этого синтеза называют несоизмеримость «веса» генетики и палеонтологии при обсуждении эволюционных процессов в 1930-х гг.; дебаты о понятии «тип» и соотношении причин микро- и макрофилогении, а также микро- и макроэволюции; фактическое отсутствие популяционной генетики как основы создаваемого синтеза и одновременное сильное развитие ее математических моделей; недооценку исторической роли и значения систематики в познании эволюции; особое внимание к специфике эволюционного процесса у растений, животных и человека и т.д. Среди российских особенностей — подчеркивание экологических аспектов эволюции, роли борьбы за существование, модификационной изменчивости, активности организма в эволюции и т.д.

Предлагаемый синтез считали универсальным и интернациональным, так как в конечном счете тематическая постановка вопросов и контекст их обсуждения ни в коем случае не были только национальной проблемой. И в Германии исходили из классического труда Добржанского, опирались на него и использовали его в качестве основы для дальнейших исследований, хотя коллективный труд, подготовленный Геберером, представлял собой инновационный вклад в развитие эволюционной биологии. С одной стороны, его с самого начала задумывали оригинальным как по содержанию, так и в дидактическо-методическом отношении, и этим он выделялся из ряда предыдущих немецкоязычных публикаций. С другой стороны, коллективный труд незначительно отличался по своему общему замыслу и структуре от книги Дж. С. Хаксли «Эволюция. Современный синтез», так как оба труда преследовали одну и ту же цель и тем самым идеально дополняли друг друга.

Кроме того, нужно подчеркнуть, что такие недарвиновские теории, как ортогенез, ламаркизм, идеалистическая морфология и сальтационизм, всё еще отчасти популярные тогда, были оставлены по научным соображениям и в немецком языковом пространстве именно благодаря статьям, вошедшим в данную коллективную монографию. Это еще раз доказывает, что в споре между приверженцами «социального конструктивизма» и их противниками каждая из сторон может почерпнуть немало аргументов в истории.

2.3. Историко-сравнительный анализ: перспективы и итоги

Суть любого историографического сравнения точно выразили Г.-Г. Гаупт и Ю. Кока в редакторском введении к книге «История и сравнение» (Geschichte... 1996). По их определению, его задачей является «систематическое изучение двух исторических феноменов с выявлением их сходства и различия, чтобы описать и объяснить их как взаимосвязанные и взаимозависимые, а также сформулировать некоторые обобщающие положения об исторических событиях, процессах, институтах и структурах» (Ibid, S. 6). Сам жанр подобного исследования известен давно, по крайней мере со времен сравнительных жизнеописаний выдающихся деятелей Древней Греции и Древнего Рима в трудах Плутарха. Но в историю науки он пришел значительно позднее.

Историко-сравнительный анализ развития науки в разных странах стал интенсивно развиваться с начала 1960-х гг., когда запуск первого спутника Земли вызвал смятение в американской науке и политике, а также чувство страха, что СССР опередил США в освоении космоса. К лихорадочным поискам средств ликвидации отставания в этой области были подключены социологи науки, науковеды и историки науки, пытавшиеся выяснить причины неожиданного преимущества тоталитарного режима в чрезвычайно важной сфере научно-технического прогресса. Одним из первых Дж. Бен-Давид попытался в результате сравнительного социального анализа развития науки в западных странах и СССР выяснить причины, благоприятствовавшие и препятствовавшие победе в конкуренции ученых разных стран (Ben-David, 1984). С тех пор произошел настоящий бум литературы подобного жанра. В сравнительном плане анализируют поведение отдельных выдающихся ученых разных стран, отдельные науки, например евгенику (Graham, 1977; Kevles, 1985;

The Welborn... 1990; Eugenics...1996) или науку в целом в экстремальных условиях тоталитарных государств в XX в. и т. д. (Terroristischen... 1996; Stalinism... 1997; Im Dschungel... 2000; Josephson, 2005).

При этом выяснилось, что при сравнении наук или ученых из разных политических систем важны по меньшей мере два обстоятельства. Во-первых, общая подготовка, международные коммуникации, конкуренция и единые цели неизбежно обуславливают гомогенизацию научных исследований и единый вектор их развития в разных странах. Во-вторых, индивидуальные особенности поведения ученых по отношению к режиму, от коллаборационизма до диссидентства, ценности определенной культуры и конкретного политического режима, накладываясь на личностные особенности ученых и их познавательные установки, определили широкий веер научных направлений и школ в разных государствах.

Оказалось, что в XX в. не было стран, в которых бы доминировала единая, официально признанная концепция. В итоге происходит постоянное и бесконечное противодействие факторов, обеспечивающих единство и дифференциацию науки. В результате внимание исследователя не должно ограничиваться выяснением вопроса о сходстве и различии наук и ученых сравниваемых стран, но также включать выявление политических и культурных факторов, которые могли воздействовать на поведение ученых. Важно выяснить, какие силы действовали в сторону гомогенности науки, делая ученых бескомпромиссными в сфере своей специальности, а их науки — не подверженными идеолого-политическим влияниям, и какие факторы заставляли ученых быть сговорчивыми, а науку — пластичной. Особенно интересно узнать, как и почему это происходило?

К настоящему времени сложилось несколько путей историко-сравнительного анализа. Чаще всего он осуществляется небольшим коллективом, где каждый автор описывает хорошо известный ему случай, не пытаясь сделать сколь-нибудь серьезное сравнение с аналогичными ситуациями в других странах. Сравнение обычно содержится в предисловии редактора, или его предлагают сделать самому читателю. Другой путь предполагает выработку общего теоретического подхода до подготовки текста и прочтения его рукописного варианта с целью обеспечения перекрестных ссылок между главами. В данном случае каждый автор, участвуя в сравнительном анализе наук в разных странах, неизбежно опирается на источники, хорошо ему известные, а остальные сведения берет из вторых рук, полагаясь на мнение общепризнанных экспертов. Третий путь связан с разбивкой авторского коллектива на несколько групп, члены каждой из которых выступают соавторами единого раздела, обсуждая не только общую концепцию, но и в деталях сравниваемые области знания или институты. При этом всё равно трудно добиться единой позиции и избежать сборного характера труда. Наконец, существуют попытки, когда один автор берет на себя смелость и всю ответственность за проведение сравнительного исследования, при котором неизбежно значительная часть материала почерпнута из литературы, но зато обеспечено единство концепции. Каждый из этих подходов, обрисованных схематично, со всеми их минусами и плюсами, не раз был реализован во многих международных проектах, в том числе и в тех, в которых я участвовал в качестве автора, соавтора, руководителя, соруководителя (Im Dschungel... 2000; За «железным занавесом»... 2002; Наука... 2003; Grunden et al., 2005; Наука, техника... 2007; Колчинский, 2007а; Создатели... 2012).

Существуют разнообразные типы сравнений локальных групп, регионов, наций, стран, империй, культур и даже цивилизаций. Сопоставление двух или более наций преобладает, но их глобальные сравнения редки. Чаще они реализуются через анализ отдельных параметров: социальных структур (учреждений, партий и т.д.); культурных феноменов (семьи, религии, идеологии и т.д.); социальных групп (интеллигенции, рабочих, крестьянства, служащих, учащихся); институтов (школ, университетов, академий, музеев, театров и т.п.); специфических регионов (например индустриальных, сельскохозяйственных, научных); профессий (ученых, инженеров, шахтеров и т.п.). Во временном аспекте возможны диахронические сравнения (разные периоды в истории одной и той же страны), синхронические сравнения различных географических регионов и несинхронические сравнения, например история возникновения науки в разных цивилизациях и странах.

Историки науки довольно часто сравнивают историю отдельных отраслей знания на протяжении длительного времени. История научных идей, экспериментальных и методологических традиций нередко мало различается в разных национальных культурах и государствах, что не раз было показано на примере развития астрономии, физики и математики. Поэтому в многочисленных работах на подобные темы сравнивали скорее не само знание, которое в целом было инвариантно в разных странах, а социально-культурный контекст его развития. Сопоставление наук в разных странах и культурах имплицитно реализовали путем объединения различных «case studies», как это было в серии сборников под редакцией Р. Портера (Scientific... 1992; Nature... 1997), объединенных общей темой, но без всяких попыток проанализировать их сходство или различие в отдельных очерках.

Дальше сравнения в редакторских введениях не идет анализ и в сборниках «case studies», посвященных истории евгеники в Германии, Франции, Бразилии и России, вкладу науки США, Канады, Австралии и Японии и др. стран в исход сражений на Тихоокеанском театре войны (Science and the Pacific... 2000), а также роли науки в создании мировых империй (Science and Empire... 2001).

В книге «В джунглях власти», в которой сравниваются образованные круги в сталинском СССР и гитлеровской Германии, недостаток попыток сравнения в главах, посвященных научным структурам (Академии наук СССР, Институту красной профессуры) и отдельным наукам и искусствам (сельскохозяйственной науке, биологии, физике, языкознанию, литературе и т.д.), компенсирован подробным анализом в редакторском введении Д. Байрау положения интеллигенции в двух странах и ее взаимоотношений с тоталитарной властью (Weuga, 2000), а также кратким, но очень содержательным заключением «Об отношении национал-социалистического государства и СССР к науке: сравнение» в статье К. Фишера «Репрессии и привилегии: Научная политика в Третьем рейхе» (Fischer, 2000). В эту коллективную монографию вошли также анализ деформации истории в двух странах в статье Б. Фауленбаха (Faulenbach, 2000) и сравнение расовой генетики в Третьем рейхе и евгеники в СССР в статье Г.-В. Шмуля (Schmuhl, 2000). Особенно интересна работа Шмуля, который сравнил евгенику в двух странах как социальную сеть, как научную парадигму и как практику. Но и здесь повторена ошибка предшествовавших исследований, начинавших отсчет развития евгеники в России только с работ Н. К. Кольцова и Ю. А. Филипченко.

Между тем еще в 1860-х гг. в России были сделаны первые шаги по изучению наследственности человека, наследственной обусловленности его болезней и выработке мер по охране наследственного здоровья человечества. Эти проблемы активно обсуждали и разрабатывали на протяжении всех предреволюционных десятилетий медики, биологи, экономисты, демографы, философы, писатели, дилетанты, сочинения которых в России, как и за рубежом, приобретали порою откровенно расистский характер (Русская... 2004). Это ярко продемонстрировано в книге «Расология» (Авдеев, 2005). К сожалению, этот материал до сих пор не стал предметом профессионального анализа. Практически неисследованным остается и зарождение евгеники в дореволюционной России (Фельдер, 2012).

Относительно редко историки пытаются провести систематическое сравнение науки в различных национальных и культурных контекстах. Дж. Харвуд с успехом сделал это применительно к отдельной дисциплине — генетике, сравнивая не только немецких генетиков с их американскими конкурентами, но и различные группы биологов внутри генетического сообщества Германии (Harwood, 1993). Автор дал подробный анализ институционализации генетики, структуры и финансирования учреждений, в которых проводили генетические исследования, доминировавшие темы исследований и т. д. Классическими считаются работы Ф. К. Рингера, выполнившего сравнительные исследования высшего образования и академических сообществ Германии и Франции (Ringer, 1969; 1979; 1992). В рамках «Библиотеки сравнительных исследований» под общей редакцией Ю. Шривера на английском, французском и немецком языках опубликован сборник «Социальное пространство и академические культуры» (Sozialer... 1993). Позднее он вместе с Г. Кэлбле редактировал книгу «Дискурс и пути развития: сравнение обществ в исторических социальных науках», в которой обсуждение методологии сравнительного анализа разных цивилизаций сопровождается исследованием процессов модернизации в Японии, Европе, поисков национальной идентичности у разных народов и т. д. (Diskurse... 1999).

Падение Берлинской стены и крах социалистического лагеря в Европе вызвал волну сравнительных работ, например таких как «Академия в кризисах» (Academia... 2000) и «Захваченные университеты» (Connolly, 2000). Одним из итогов двух исследований истории высшего образования и академической науки в странах социалистического лагеря, крупных международных конференций в Галле (Германия) в 1996 и 1998 гг., организованных М. Хайнеманом, стала книга о науке в СССР, в ряде статей которой предпринята попытка сравнить процессы идеологизации и политизации науки в разных странах (За «железным занавесом»... 2002). Ренессанс сравнительного изучения диктатур Германии и Советского Союза первоначально продолжал питаться концепцией тоталитаризма, сформулированной в конце 1920-х гг. для характеристики фашизма и большевизма, а затем примененной для анализа национал-социализма, но получившей широкое распространение в 1950-х гг. в разгар Холодной войны благодаря политически ангажированным трудам Х. Арендт, К. Фридерихса и З. Бжезинского. В ее рамках пытались найти черты сходства и различий в поведении научного сообщества в целом, его разных групп и отдельных ученых в условиях политической диктатуры (Винер, 1995; Weura, 1994; Rabkin, 1995; Josephson, 2005). Особое внимание привлекал вопрос, почему ученые охотно шли на сотрудничество с тоталитарными правительствами, нередко участвуя в псевдонаучных процессах.

В то же время многие исследователи культивировали наивную, самоуспокаивающую веру в процветание науки только в условиях западной либеральной демократии. Этот лозунг, выдвинутый в июле 1945 г. В. Бушем (Bush, 1960) — главным координатором научной политики США во Второй мировой войне, — долгое время не подвергали сомнению. Хотя космические успехи СССР существенно поколебали доверие к нему, американские ученые, пережившие эпоху маккартизма, педалировали идею Буша о пагубности тоталитаризма для развития науки и, следовательно, безопасности самого государства, чтобы напомнить властям об отсутствии иммунитета к авторитаризму даже у общества с демократическими традициями. Наиболее последовательно эту позицию защищал С. Гаудсмит; он призывал ученых и власти США помнить об уроках нацистской Германии, где благодушие и оппортунизм ученых закончились тем, что политики стали вмешиваться в дела самой науки, а партийных бонз назначали на руководящие посты в науке (Goudsmit, 1947, p. XII–XIII).

Со временем стало ясно, что с позиций концепции тоталитаризма трудно объяснить такие существенные моменты в национал-социалистической Германии и сталинском СССР, как экстренная модернизация экономики, быстрое и коренное преобразование социальной структуры общества, подготовка новой элиты во всех сферах общественной жизни, массовая поддержка политики правящей партии, внедрение коллективистских форм поведения и т. д. (Maier, 1996; Kershaw, Levin, 1997; Der Nationalsozialismus... 1997; Schmiechen-Ackermann, 2002). В ней не учитывался тот факт, что современный тоталитаризм является эпизодом в вечном бунте против свободы и разума и что со времен Древней Греции тирания при поддержке большей части населения нередко приходила на смену демократии. Исследования, выполненные с позиций тоталитаризма, были изначально отягощены политическими и идеологическими пристрастиями, под влиянием которых еще до начала анализа дискредитировали объект сравнения. Ведь сами понятия «диктатура», «тоталитаризм», «геноцид» и т. д. в западной цивилизации воспринимают негативно, в то время как для некоторых других цивилизаций авторитаризм, ненависть к инородцам и иноверам составляют неизбежный элемент организации и функционирования любой социальной структуры, включая государство.

Со второй половины 1990-х гг. начался поиск новых путей для сравнительных исследований в области науки, выходящих за пределы мифов и легенд Холодной войны с их жестко дихотомическим делением на положительные (демократия) и отрицательные (тоталитаризм) примеры воздействия политической системы на развитие науки. Американский историк советской науки Л. Грэхем, сравнивая состояние науки в СССР и на постсоветском пространстве, показал, что наука, достигшая громадных успехов при сталинской диктатуре, быстро погибла в демократической России (Graham, 1998). Еще раньше М. Б. Адамс, сравнивая пути евгеники в разных странах, пришел к выводу об ошибочности доминирующего в США убеждения, что развитие их науки было главным в мире и задавало стандарты исследований (Adams, 1990, p. 221).

Становилось ясно, что недостаточно изучить, как политика влияла на науку или как наука воздействовала на политику. Более перспективным оказался анализ того, в какой мере наука и политика являлись ресурсами друг для друга, или в какой мере ученые и политики использовали друг друга для достижения собственных целей

(Колчинский, 1999; 2007а). Как справедливо отметил М. Аш, «Автономии науки и ее интеграцию в политическую систему ни в коем случае нельзя оценивать как несовместимые вещи, напротив, обе они не только взаимообусловлены, но и эффективно используют друг друга. Распределение сфер влияния между ними можно рассматривать как обычное разделение труда с целью наибольшей эффективности в достижении общих целей. Однако основа торга и соглашений может измениться не только из-за того, что утверждался новый режим. В новых условиях нередко вставал вопрос о целесообразности фундаментальных исследований, о быстрой практической пользе, как это произошло при национал-социализме в Германии» (Ash, 2002, p. 50–51). К сказанному остается добавить, что в современной России после краха коммунистического режима академическая наука неожиданно для ученых оказалась не востребованной ни экономикой, ни обществом, ни властью. Приспособление научного сообщества к новой ситуации идет столь тяжело, что его результаты и их последствия для отечественной науки и российского государства предсказать невозможно. Хорошим примером преодоления мифов Холодной войны в истории науки стала изданная в 2003 г. в Германии книга об отношениях университетов и диктатур в XX в. (Zwischen... 2003). Но сравнительный анализ в ней свели в основном к редакторским размышлениям М. Грютнера, сделавшего попытку преодолеть разрыв между общей историей и историей науки.

Свидетельством укоренения новой методологии историко-научных сравнительных исследований стали вышедшие в том же 2003 г. в России и в США книги, которые явились результатами крупных международных проектов.

В первой из них, «Наука и кризисы» (2003), в рамках общей теоретической программы проанализированы взаимоотношения науки, государства и общества в периоды крупных социально-политических экономических кризисов от Английской революции XVII в. до «культурной революции» в КНР в XX в. Особое внимание авторы уделили проблемам выживания ученых и реформирования научных учреждений во время Великой французской революции, в Российской империи и СССР, Веймарской республике и национал-социалистической Германии, а также во время Великой депрессии в США, Второй мировой войны и Холодной войны в Германии, Японии, США и СССР. В книге было показано, что сохранение науки в кризисной динамике общества и государства обеспечивается реконструкцией их взаимоотношений, которой нередко сопутствуют репрессии против несговорчивых ученых, ликвидация или трансформация нежелательных научных институтов. В итоге создается новая конфигурация отношений науки к власти, организации науки, изменяется общественный статус ученых, модифицируется тематика и язык научных исследований, ритуалы научных мероприятий, традиции и этика научного сообщества.

Особенностью данного исследования стало использование как диахронического, или «вертикального» (т.е. сопоставления науки той или иной страны в разные периоды и при разных режимах), так и синхронического, или «горизонтального» (сравнения наук в разных странах в один и тот же период), анализов. Это дало возможность проследить временные и национальные особенности адаптации и выживания научных сообществ в разных социально-политических режимах.

Во второй книге — «Наука и идеология» (Science... 2003), подготовленной под редакцией М. Уолкера — участника коллективной монографии «Наука и кризисы»,

также использованы приемы как «горизонтального», так и «вертикального» сравнения ученых, институтов, взаимодействия науки, политики и идеологии в Германии, Китае, СССР, США, Франции и Японии. Предметом сравнения, как правило, избирали науку XX в., явившую столь различные облики — от бескорыстного поиска истины на благо человечества до прямого пособничества государственной политике, направленной на достижение мирового господства, символом которого стал концентрационный лагерь Освенцим и ядерная бомбардировка Хиросимы и Нагасаки. При подготовке этой книги было проведено сравнение внутри каждой главы, соавторами которых были ученые из разных стран, эксперты по данному вопросу. Это позволило с максимальной эффективностью использовать преимущества сравнительного анализа и свести к минимуму разнообразие авторских подходов и стилей. Примером этого могут служить главы об «идеологически корректной науке» во Франции, СССР, Германии, Японии и Китае, о развитии теории информации и кибернетики в США, Франции и СССР, о научной политике в послевоенной Германии и Японии и др.

По этой же модели Комиссия по истории Общества кайзера Вильгельма (КВГ) при национал-социализме в 2005 г. издала книгу под редакцией К. Саксе и М. Уолкера, в которой отдельные институты и программы КВГ сравнивают с аналогичными структурами в Италии, Норвегии, США, СССР, Франции, Швейцарии, Японии (Politics... 2005). В основном все главы новой книги были синхронно организованы и сфокусированы на событиях, происходивших в научных сообществах разных стран во Второй мировой войне.

В 2007 г. был выполнен комплексный историко-сравнительный анализ институциональных, социально-культурных и политико-идеологических факторов развития биологии в России и Германии в конце XIX — первой половине XX в. (Колчинский, 2007а). Это позволило раскрыть динамику взаимодействия науки, власти и общества в ходе «пролетаризации», «ариизации», «нацификации» и «милитаризации» биологии, а также рассмотреть эволюцию политики правящих элит по отношению к биологии; обрисовать борьбу внутри биологического сообщества и выяснить реакцию различных групп ученых двух стран на создание «идеологически корректной биологии» (Gordin et al., 2003). Была выяснена роль биологии в модернизации двух стран, в установлении и функционировании тоталитарных режимов, а также прослежены изменения ценностных ориентаций и традиций биологического сообщества, тематики и дискурса биологических исследований, их философских и идеолого-политических оснований. Полученные результаты позволили выяснить механизмы самомобилизации, выживания, функционирования науки в условиях глобальных социально-политических и экономических кризисов. Разработанная тогда методология стала основой данной работы.

Но в ней в качестве объекта исследования выбрана только эволюционная теория, что позволило уделить большее внимание содержательной стороне ее развития. При этом существенно расширены рамки проводимого анализа. Помимо Германии и России здесь анализируется развитие этой теории и в англоязычном пространстве. Это позволяет охарактеризовать главные события эволюционного синтеза XX в. До этого подобное исследование было предпринято лишь в 1980 г., когда Э. Майр попытался сравнить, как шел эволюционный синтез в разных странах, каковы были его предпосылки и кто в нем участвовал (The Evolutionary... 1980). Поскольку

в проекте помимо Майра участвовали многие архитекторы СТЭ, то была представлена достаточно объемная панорама и получены важные сведения от непосредственных участников формирования СТЭ. Но воспоминания каждого из них были достаточно субъективны. К тому же, они почти не касались социально-политических, институциональных и культурных аспектов создания эволюционного синтеза, а говорили в основном о его когнитивных сторонах. Поскольку сам сравнительный анализ, как обычно, выпал на долю инициатора и руководителя проекта, то, естественно, во введении синтез представлен так, как он виделся самому Э. Майру.

Вопросы сравнения эволюционного синтеза в разных странах, особенно в России, Германии и Франции, не раз поднимались во многих докладах на русско-немецких (1998–2002) и русско-французских конференциях по истории биологии в двух странах (2010–2012), но попыток создать целостную картину никто не предпринимал. В недавно опубликованной коллективной монографии «Создатели современного эволюционного синтеза» (2012) авторы, как правило, старались дать сравнительный анализ творчества ученых разных стран, занимавшихся сходными проблемами. Но при этом никто из них не ставил задачу провести сравнение эволюционной теории в разных странах с целью выделения черт их сходства и различия в разных национальных контекстах.

Несмотря на трудности сравнительного анализа, он лучше всего применим для разрушения мифов, бытующих в истории национальных научных сообществ, зачастую передающихся из поколения в поколение при подготовке научной смены.

2.4. Основные этапы эволюционного синтеза

«Происхождение видов» Ч. Дарвина занимает особое место в истории биологии. Его публикация в 1859 г. означала поворотный момент в развитии всей биологии, связанный с крушением господствовавшей ранее концепции постоянства органических форм. Отныне эволюционная идея укоренилась в биологии, что привело к возникновению новых отраслей наук, основанных на применении исторического метода. Сформировалась особая отрасль биологии — эволюционная. Ее основой стала эволюционная теория, предметом которой стало изучение факторов, движущих сил и закономерностей развития живой природы.

Сформулированные ранее гипотезы эволюции Э. Дарвина, Ж.-Б. Ламарка, Р. Чемберса и других не только не завоевали признания среди биологов, но, напротив, вызывали у них скептическое или отрицательное отношение к самой эволюционной идее. Тем не менее накопление прямых и косвенных доказательств реальности процессов органической эволюции в систематике растений и животных, морфологии и эмбриологии животных, биогеографии и палеонтологии не наносило существенного ущерба господствовавшим метафизическим и креационистским концепциям в додарвиновской биологии. Фундаментальные открытия в области биологии во второй половине XVIII — первой половине XIX в. лишь подготавливали почву для будущего эволюционного учения, создавая научные предпосылки для первого синтеза знаний в области эволюции органического мира.

Проблема периодизации возникновения и развития синтетических теорий как систем знания берет начало от времени оформления эволюционной биологии в самостоятельную отрасль биологии после 1859 г. Для выделения главных этапов ее

развития критериями должны служить прежде всего капитальные открытия и обобщения в познании факторов, движущих сил и закономерностей органической эволюции, а также переломы, связанные с внедрением новых методик исследования. При этом необходимо учитывать определенные изменения ее проблематики, обусловленные сложными процессами дифференциации и интеграции отраслей знания внутри биологии. Часть проблем, связанных с изучением отдельных сторон эволюционного процесса и его факторов, со временем становилась предметом самостоятельных дисциплин. Возникали новые проблемы, составляющие разделы эволюционной теории, например эволюция надвидовых форм организации жизни, включая биосферу, изменения в процессе эволюции ее факторов и движущих сил, управление эволюционным процессом в современных условиях. Доказательство же факта эволюции утратило свое научное значение, превратившись в проблему преимущественно учебную и идеологическую.

Развитие эволюционной теории в значительной степени зависело от прогресса исследований в других отраслях эволюционной биологии. Теория Дарвина послужила мощным толчком для формирования таких наук, как экология, биоценология, эволюционная морфология, а в XX в. генетика, затем геномика, биоинформатика, в которых быстро стали накапливаться данные об отдельных факторах и закономерностях эволюции. Глубокое изучение каждого фактора эволюции в отдельности, достигнутое с помощью особых методик, естественно, не могло не влиять на развитие общих представлений о каузальных основах и закономерностях эволюционного процесса в целом, на их уточнение и углубление.

Дарвин создал теорию эволюции благодаря синтезу данных из современных ему отраслей биологии, показав, что ее дальнейший успех зависит от всестороннего учёта биологических знаний. Это положение было осознано далеко не всеми биологами, занимавшимися после Дарвина разработкой теории эволюции. В условиях нарастающей специализации и дифференциации наук объять все отрасли биологических знаний одному человеку становилось затруднительно. Новые открытия в отдельных отраслях биологии на первых порах противопоставлялись учению о естественном отборе и порождали ошибочные гипотезы, в которых односторонне выделялась роль какого-нибудь фактора эволюции (например, мутационная или модификационная изменчивость, миграция, изоляция, дрейф генов, горизонтальный перенос генов, эпигенетика и т. д.). Всё это подчас порождало кризисные явления в эволюционной теории.

При периодизации истории эволюционной теории необходимо учитывать и большое разнообразие гипотез, число которых резко возрастало в отдельные периоды. Большинство из них претендовало на роль «новой теории эволюции», призванной окончательно опровергнуть дарвинизм и заменить его как якобы устаревший. Эти гипотезы различались между собой по трактовке движущих сил эволюции (автогенез, эктогенез, селектогенез); по истолкованию факта направленности эволюции (адаптациогенез, ортогенез, инерциогенез, финализм); по величине элементарного эволюционного изменения (градуализм, неокатастрофизм, мутационизм); по характеру исходных преобразований (гибридогенез, симбиогенез, сегрегациогенез, теория эмерджентной эволюции). Обилие различных гипотез в области эволюционной теории, противоположных друг другу в том или ином отношении, свидетельствует об объективных трудностях познания, многие из которых в дальнейшем

были преодолены. Однако и сейчас встречаются попытки гальванизировать уже давно отвергнутые концепции эволюции.

Всё это порождает дополнительные сложности при выделении главных периодов в развитии эволюционной теории за 150 лет ее существования. Их подробный разбор дан К. М. Завадским в монографии 1973 г. (с. 44–52). Критически проанализировав преимущества и недостатки ранее предложенных классификаций в трудах Ю. А. Филипченко (1923), Н. И. Вавилова (1932), Э. О. Додсона (Dodson, 1960) и др., он предложил выделить пять этапов развития эволюционной теории в последарвиновский период: 1) 1859–1864 гг. Борьба за утверждение идеи эволюции; 2) 1865–1900 гг. Формирование дарвинизма и др. направлений эволюционной мысли; 3) 1900 — начало 1920-х гг. Кризис теоретических основ эволюционного учения; 4) 1920-е — конец 1930-х гг. Разложение генетического антидарвинизма и формирование предпосылок перехода к популяционному мышлению; 5) конец 1930-х — начало 1940-х гг. (современность). Формирование и развитие синтетической теории эволюции (Завадский, 1973, с. 50).

Десять лет спустя, в книге «Развитие эволюционной теории в СССР» эта классификация была мной существенно уточнена и дополнена (Завадский и др., 1983, с. 11). К выделенным ранее периодам были добавлены еще два: 1) вторая половина XVIII — первая половина XIX в. — характеризовался накоплением разрозненных доказательств эволюционного процесса и формированием отдельных эволюционных представлений; и 2) вторая половина 1950-х гг. — современность, во время которого по нарастающей шло использование молекулярно-генетических методов исследования эволюции.

Практически одновременно с этой книгой вышла фундаментальная монография Э. Майра «Рост биологического знания», в которой предлагались примерно те же этапы: 1) «Происхождение без эволюции» (до начала XIX в.); 2) «Эволюция до Дарвина» (начало XIX в. — 1859 г.); 3) «Эволюционный синтез в трудах Ч. Дарвина и дискуссии по проблемам эволюции» (вторая половина XIX в.); 4) «Биоразнообразие и синтез эволюционных идей» (конец XIX в. — конец 1940-х гг.); 4) «Постсинтетическое развитие» (с 1950-х гг.) (Мауг, 1982а). Примерно этой же периодизации Майр с У. Провайном придерживались в книге, посвященной созданию современного эволюционного синтеза на принципах селекционизма (The Evolutionary... 1980).

Позднее, обдумывая развитие эволюционной теории в конце XX в. в связи с дискуссиями вокруг концепции прерывистого равновесия, нейтральной эволюции, социобиологии, полового отбора и т. д., Майр (Мауг, 1991, р. 141–164) охарактеризовал начало 1980-х гг. как новый этап в развитии эволюционного синтеза. В целом он был прав, но реальные границы нового синтеза стали более или менее вырисовываться лишь после 2000 г., а точнее в годы, непосредственно предшествовавшие 150-летию юбилею со дня выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина.

Дал Майр (Мауг, 1991, р. 144) и детальную схему событий в модификации дарвинизма: 1883 и 1886 гг. — «неодарвинизм А. Вейсмана», конец представлений о слитной наследственности, установление диплоидности и генетической рекомбинации; 1900 — «менделизм», открытие устойчивости дискретных генетических элементов; 1918–1933 — «фишеризм», трактовка эволюции как изменения частот генов даже при незначительном коэффициенте отбора; 1936–1947 — «эволюционный синтез», внедрение популяционного мышления, интерес к эволюции биоразнообразия, географическое видообразование и неравномерность темпов эволюции;

1947–1970 — «постсинтез»; признание организма главной единицей отбора, усиление холистического подхода, признание большого значения стохастических процессов в эволюции, а также эволюционных запретов; 1954–1972 — «прерывистое равновесие», усиление внимания к эволюции видов; 1969–1980 — «переоткрытие полового отбора», подчеркивание особого значения репродуктивного успеха для отбора. Однако это скорее схема развития эволюционных представлений самого Э. Майра, чем эволюционного синтеза.

Большинство зарубежных историков эволюционной теории придерживаются взглядов Майра на периоды в развитии эволюционного синтеза и, как правило, предпочитают вслед за ним говорить только о двух дарвиновских революциях: о создании учения о естественном отборе и синтетическом дарвинизме, т. е. СТЭ (Junker, 2004; Юнкер, Хоссфельд, 2007). По их мнению, развитие дарвинизма должно быть разделено на три этапа: 1) классический дарвинизм, т. е. теория самого Ч. Дарвина; 2) неodarвинизм А. Вейсмана и А. Уоллеса, которые противостояли стародарвинизму Э. Геккеля и Л. Плате, построенному на синтезе ламаркизма и дарвинизма; 3) синтетическая теория эволюции, или современный синтез как некий постнеodarвинизм, связанный с возвращением на новом этапе к плюралистической, многофакториальной модели самого Ч. Дарвина. Учитывая, что стремление к синтезу во второй половине XX в. стало характерным для всей эволюционной биологии и наряду с селекционистским имелись ламаркистский, сальтационистский, холистский и др. синтезы, Т. Юнкер (2013, с. 16) предложил использовать термин «синтетический дарвинизм». По его мнению, это позволит лучше подчеркнуть исторические традиции, мировоззренческое направление и содержание концепции, которую принято называть СТЭ в силу ряда научно-политических соображений.

Мы предлагаем выделить следующие этапы в развитии эволюционного синтеза.

Первый период: вторая половина XVIII — первая половина XIX в., характеризовался постепенным накоплением разрозненных доказательств эволюционного процесса и формированием отдельных эволюционных представлений. В середине этого периода в 1809 г. была создана первая целостная концепция эволюции Ж.-Б. Ламарка.

Второй период: 1859 — конец 1890-х гг. начался с публикации «Происхождения видов» Дарвина и стал временем революционного перелома в интеллектуальной истории человечества, связанного с утверждением эволюционной идеи в биологии, в течение которого борьба шла между сторонниками идеи постоянства видов и еще немногочисленными эволюционистами. Со второй половины 1860-х гг. эволюционная идея уже доминирует в биологии, а рецидивы креационизма становятся редким явлением и, как правило, не рассматриваются в ее рамках. Однако с 1865 г. начинается борьба между сторонниками разных эволюционных концепций. На основе эволюционной идеи возникает целый комплекс наук эволюционной биологии (филогенетическая систематика, эволюционная морфология и анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная биогеография, эволюционная палеонтология). Идея развития становится отправным пунктом множества конкретных исследований, превратившись в руководящий метод научной работы биологов. Вместе с тем экспериментальное исследование отдельных факторов эволюции только начиналось. Биология XIX в. почти ничего не знала о генетической изменчивости, экологических факторах, внутривидовых отношениях, структуре вида и типах видообразования.

Третий период, начавшийся переоткрытием законов Г. Менделя (1900), продолжался более двух десятилетий и отличался крайней противоречивостью. С одной стороны, началось систематическое экспериментальное изучение отдельных факторов и движущих сил эволюции, а с другой — наметился кризис эволюционизма, столкновение новых данных и обобщений генетики с ламаркизмом и с учением о естественном отборе. Сформировался генетический антидарвинизм, резко усилились нападки на дарвинизм со стороны авторов неоламаркистских, неокатастрофистских и телеологических концепций эволюции. В конце этого периода происходило создание новых направлений генетики и экологии, в рамках которых шел синтез этих наук с учением о естественном отборе. Этими направлениями стали генетика популяций, эволюционная цитогенетика, генэкология и геногеография, исследование эволюционного значения малых мутаций, отдаленной гибридизации и полиплоидии, исследование разных форм изоляции, экспериментальное изучение и математическое моделирование борьбы за существование и естественного отбора, детальное изучение генетической и экологической структуры вида и т. д. Однако всё еще были широко распространены концепции, отрицавшие творческую роль естественного отбора.

Четвертый период: с конца 1930-х до второй половины 1950-х гг., время формирования и развития «синтетической теории эволюции» (СТЭ), которую часто называли современным дарвинизмом. СТЭ формировалась трудами многих ученых из разных стран путем интеграции знаний о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции, добытых в разных отраслях эволюционной биологии. Учение о естественном отборе как движущей силе эволюции и о популяции как элементарной единице эволюционного процесса стало теоретическим стержнем этого синтеза. В этом отношении СТЭ отличалась от всех предшествующих теорий эволюции, признававших элементарной единицей эволюции особь, индивид.

Начало пятого периода в развитии эволюционной теории может быть датировано 1960-ми гг. Он связан с фундаментальными открытиями в изучении биохимических и молекулярно-генетических основ эволюции, широким применением математических и кибернетических методов для изучения органической эволюции, разработкой учения об основных уровнях организации живых систем, их соподчинении и сопряженной эволюции. Многие из этих открытий противопоставлялись теории естественного отбора, и на их базе формировались альтернативные СТЭ концепции: «прерывистого равновесия», «нейтральной эволюции», «социобиологии», «симбиогенеза» и т. д. Характерной чертой этого периода является также разработка новых разделов эволюционной теории, посвященных эволюции биосферы и биогеоценозов, эволюции факторов, движущих сил и закономерностей самой эволюции и создание частных теорий эволюции, учитывающих своеобразие эволюционного процесса у отдельных крупных таксонов. Важнейшей задачей эволюционной теории становится изучение особенностей эволюционного процесса в условиях научно-технической революции, когда деятельность человека стала главным фактором преобразования биосферы. Как отмечалось выше, в настоящее время идет новый синтез в области знаний эволюционной теории, связанный с интерпретацией последних открытий в молекулярной биологии, геномике, биоинформатике, биологии развития, палеонтологии, антропологии, этологии и экологии с позиций селекционизма (см. подробнее гл. 1.5). Правильнее всего именовать этот период

«расширяющимся синтезом», к этому термину мы пришли с немецкими коллегами в совместной монографии (Эволюционный синтез... 2013).

В данной работе в центре нашего внимания находятся периоды развития эволюционной теории в последарвиновское время, в ходе которого вызревали предпосылки для формирования СТЭ в странах, сыгравших особо важную роль в ее становлении, т. е. в Англии, США, СССР и Германии. При этом следует учитывать, что на протяжении почти всего XX в. синтез шел в очень различных социально-политических и идеологических условиях. В англоязычных странах не происходило крупных социально-политических потрясений: сохранялась либеральная политическая модель с высокой степенью независимости науки от власти и от господствующей идеологии. Иная картина была в Германии и особенно в России, где на протяжении всех лет формирования и укрепления СТЭ господствовал режим, старавшийся регулировать все сферы общества, включая и интеллектуальную жизнь. Многие отрасли естествознания, особенно эволюционная теория, оказались зажаты в жесткие идеологические рамки, заставлявшие ученых делать выбор между верностью мировой науке и лояльностью власти или, точнее, между наукой и идеологией.

И хотя в целом ученым обеих стран удалось выдержать это испытание, попытки идеологизировать и политизировать эволюционно-биологические исследования наложили свой отпечаток на формы и темпы создания эволюционного синтеза. Наблюдается параллелизм, в том числе и хронологические совпадения в этом развитии, что свидетельствует о неких закономерностях в использовании биологического знания для решения социально-политических проблем. Значительное сходство во времени, формах и тенденциях в Германии и России в отличие от Англии и США связано прежде всего с тем, что независимо от различий в идеологии и политике обе страны решали одни и те же задачи ускоренной модернизации и милитаризации. Поражение в Первой Мировой войне, а затем выход из всемирного экономического кризиса путем жесткой диктатуры и национализма обусловили и другие общие черты. В обеих странах установление «союза» между теоретической биологией и философией шло противоречиво и неравномерно. Периоды бурного обновления доминировавших концепций сменяли длительные десятилетия стагнации и канонизации отдельных положений и концепций.

Вместе с тем, несмотря на социально-культурные и политико-идеологические особенности разных стран собственно эволюционный синтез определялся прежде всего уровнем развития самой биологии, а конкуренция и смена парадигм происходила всегда в недрах самой эволюционной теории и поэтому не может быть объяснена «прививками» извне. Однако данная закономерность сказывается лишь на крупных этапах истории науки. В пределах же относительно коротких периодов удельный вес социально-экономических, общеполитических и общенаучных факторов был достаточно велик. В СССР более полувека шла насильственная диалектизация естествознания, и культивировались жесткие административные способы управления наукой. Поэтому следует учитывать следующие переломные моменты в идеологизации эволюционной теории в России/СССР, так или иначе оказавшие влияние на ее развитие в русскоязычном пространстве: 1860–1917 гг.; 1918–1928; 1928–1932; 1932–1939; 1939–1948; 1948–1964; 1964–1989 гг.

В период реформ при Александре II многие воспринимали естествознание как основу мировоззрения, призванную заменить религию и обеспечить коренное преобразование общества на принципах рациональности и справедливости. Тысячи

людей пришли в университетские аудитории, чтобы не только получить знания, но и использовать их на благо страны и народа. Новейшие концепции естествознания примеряли для решения актуальных социально-политических проблем. За развитием биологии следили все образованные слои общества, дискуссии вокруг ее важнейших проблем печатали в популярных литературных и общественно-политических журналах. Оппозиционные партии, прежде всего социалистического направления, видели в них естественнонаучную основу своих планов.

После Октябрьской революции биологическое сообщество в целом не приняло большевистский режим. Занятые Гражданской войной руководители Советской России основное внимание уделяли задачам административного подчинения научных и учебных заведений и не принимали серьезных мер для установления идеологического контроля над естествознанием. С началом нэпа были основаны марксистские журналы и учреждения, в задачи которых входило установление провозглашенного В. И. Лениным «союза воинствующих материалистов с естествоиспытателями». Сначала поисками этого «союза» занялись люди, имевшие смутные представления о современной биологии, но вскоре к ним подключились биологи, по разным причинам воспринявшие философию диалектического материализма и старавшиеся внедрить эту методологию в научные исследования. Задачи философии в биологии понимали как внедрение диалектико-материалистической методологии в ее исследования и борьбу с различными проявлениями метафизики, механицизма и идеализма.

В начале 1925 г. была создана Секция естественных и точных наук при Коммунистической академии (Комакадемия), возникли различные кружки и общества, призванные объединить марксистов-естественников. Это ввело новый параметр в борьбу между сторонниками различных направлений в биологии. Всё чаще диалектическую фразеологию использовали для опровержения взглядов оппонентов. Делались попытки запретить некоторые направления в эволюционной теории, психологии. При этом философии отводили роль обобщения основных результатов теоретической биологии. Утверждали, что тем самым обогащается содержание таких категорий, как причина и следствие, необходимость и случайность, прогресс, целесообразность и т. д.

Первые шаги в разработке философских проблем биологии с позиций диалектического материализма совпали с преодолением кризиса в эволюционной теории, обусловленного успехами в познании законов наследственности и изменчивости, на первых порах противопоставленных дарвинизму. Поиск методологических путей преодоления этого кризиса, философское осмысление сложного процесса складывающегося синтеза генетики и дарвинизма предопределили содержание большинства философских работ данного периода. В них делались попытки раскрыть философские основы конкурировавших эволюционных концепций в биологии. В эти же годы предлагали диалектико-материалистические трактовки таких фундаментальных проблем, как сущность и происхождение жизни, многоуровневый характер организации жизни, особенности пространства и времени в биологических системах, биосоциальная сущность человека и многое другое.

Начавшаяся в 1929 г. «культурная революция» и последовавший вскоре «великий перелом» коренным образом изменили ход диалектизации биологии. Были попытки положить конец относительной свободе дискуссий по философским вопросам биологии. Создавались массовые марксистские организации, призванные

внедрить диалектический материализм в практику биологических исследований и подчинить их задачам социалистического строительства. Однако к лету 1932 г. становится очевидным провал этих планов, что побудило одного из главных «диалектизаторов» этого периода, И. И. Презента, выбрать Т. Д. Лысенко в качестве лидера задуманной им «мичуринской» биологии.

В последующие предвоенные годы в условиях бюрократизации всех сфер общественной жизни, беззакония и массовых репрессий шло усиление антинаучных тенденций в биологии, выразителями которых стали Т. Д. Лысенко и его сторонники. Их взгляды всё чаще объявляли воплощением диалектико-материалистического метода в биологии. К концу этого периода генетика была провозглашена буржуазной наукой, а многие ее выдающиеся представители погибли.

Великая Отечественная война на время отодвинула на второй план противостояние сторонников и противников Лысенко, но уже вскоре после ее окончания в биологии утвердилась его безраздельная монополия. Она была частью похода И. В. Сталина против советской науки и культуры с целью отгородить их от остального мира и преобразовать в соответствии со своими взглядами и вкусами. Для биологии Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. стала решающим моментом этого плана. На ней причудливую смесь механоламаркизма, телеологии и сальтационизма провозгласили концепцией эволюции, всецело соответствующей диалектическому материализму. Генетику заклеили как лженауку, вредную для строительства коммунизма, и дальнейшие генетические исследования были запрещены. Серьезный удар был нанесен по научным исследованиям во всех разделах биологии. Не меньший вред развитию биологии нанесла и «Павловская сессия» АН СССР и АМН СССР (1950 г.), посвященная физиологии, а также насильственное внедрение «клеточной теории» О. Б. Лепешинской в цитологию и медицину.

Частичное преодоление лысенковщины стало возможно только в ходе ожесточенных дискуссий, в которых участвовали генетики, экологи, геоботаники, систематики, показавшие фактическую и философскую несостоятельность «советского творческого дарвинизма». В октябре 1964 г. монополии Т. Д. Лысенко в биологии был положен конец, и исследования по философским вопросам биологии сконцентрировались на мировоззренческих и методологических аспектах эволюционной теории, генетики, молекулярной биологии, биофизики (Колчинский, Орлов, 1990). Проблемы сущности и происхождения жизни, системного характера организации живого, взаимодействий между процессами, протекающими на разных уровнях жизни и т. п. стали предметом большого числа философских работ. Предполагалось, что на базе единой методологии и единого мировоззрения должны быть синтезированы данные разных наук. Интеграция биологических наук всё чаще выходит за пределы самой биологии, вовлекая в синтез данные и обобщения других отраслей естествознания, а также общественных и даже технических наук.

Крах коммунистической системы в конце 1980-х гг. привел к всеобщему отказу от диалектического материализма как одной из идеологических основ прежнего режима. Вместе с диалектико-материалистической методологией, охаянной в первую очередь ее недавними приверженцами, исчезли работы, связанные с философским осмыслением биологии. Образовавшийся вакуум быстро заполнили спиритуалисты, экстрасенсы, уфологи, сторонники реинкарнации и им подобные. На постдиалектико-материалистическом пространстве недавние атеисты занялись наведением

мостов между естествознанием и православием, а книжный рынок заполнили переводные труды «научных креационистов» и их отечественных эпигонов.

В немецкой эволюционной теории этапы ее идеологизации и политизации также в какой-то мере совпадали с развитием политической системы: 1870–1918 гг.; 1919–1932; 1932–1938; 1939–1945; 1945–1949; 1950–1991 гг.

Еще до Первой мировой войны немецкие биологи способствовали формированию идеологии имперского национализма (Weindling, 1991). В 1900 г. патриарх немецкого эволюционизма Э. Геккель организовал конкурс на лучшее сочинение на тему о целесообразности использования дарвинизма для внутривнутриполитического развития государства. Приз за доклад «Наследственность и отбор в жизни людей» получил В. Шальмайер, которого вместе с А. Плётцем считают основателем расовой гигиены, построенной на применении концепции естественного отбора для решения проблем демографии и здравоохранения. Оба они не были откровенными расистами и говорили не столько о превосходстве своей нации над другими, сколько о более или менее «совершенных» людях во всех нациях, призывая совершенствовать население Германии путем роста рождаемости «высших» немцев и устранения от размножения носителей наследственных болезней. Их, как и будущих расовых гигиенистов, пугал низкий уровень рождаемости в Германии, ведущий к «расовому суициду», т.е. к подавлению немцев более плодовитыми расами. В эпоху колониализма они, как и ученые других европейских стран, верили в превосходство белых, но отнюдь не были антисемитами. Их склонность к евгенике объяснялась скорее угрозой ускоренного размножения низших классов по сравнению с высшими, чем расовыми предрассудками.

Расовые концепции в немецкой биологии стали более экстремистскими в Веймарской республике, сотрясаемой кризисными последствиями проигранной войны, Ноябрьской революцией, гиперинфляцией, спадом производства, безработицей и предчувствиями дегенерации общества (Forman, 1971; Harwood, 1996; Уолкер, 2000; Наука... 2003). Некоторые биологи связали себя с зарождавшимся национал-социалистическим движением (Weingart et al., 1988, S. 381–390; Schmuhl, 1987, S. 115–126). Врач Ф. фон Ленц, генетик Э. Баур, психиатр Э. Рюдин, антрополог О. Фишер и многие другие публиковали труды и учебники по расовой гигиене и евгенике, принесшие им популярность в обществе, а некоторым заодно и кафедры в престижных университетах. В главном научном учреждении Германии — Обществе кайзера Вильгельма — антрополог О. Фишер создал Институт антропологии, генетики человека и евгеники, а Э. Рюдин в 1917 г. возглавил Отдел генеалогии и демографии в Немецком научно-исследовательском институте по психиатрии в Мюнхене, а с 1928 г. — Институт психиатрии Общества кайзера Вильгельма в Мюнхене.

Противоречия между первыми представлениями о генетическом здоровье человечества и ценностями гуманизма, выявившиеся еще в последние десятилетия XIX в. в трудах основоположников социал-дарвинизма, евгеники и расовой гигиены (Ф. Гальтона, Г. Спенсера, Э. Геккеля, К. Пирсона, Ч. Девенпорта, А. Плётца и др.) в разных странах, в Веймарской республике сказались на программах всех политических партий. В результате до сих пор не прекращаются попытки найти естественнонаучные корни расизма национал-социалистов в либерализме и социализме, когда уравниваются взгляды Г. Спенсера, Э. Геккеля и А. Гитлера (Hawkins, 1997).

В последний год существования Веймарской республики (1932) в Рейхстаг был представлен подготовленный учеными закон о стерилизации людей с физическими

или умственными недостатками, если они или их опекуны давали согласие, т.е. в либерально-демократическом государстве расовые гигиенисты и евгеники предлагали еще сохранить принцип добровольности. Проведение этих мер, доказывали ученые, будет способствовать возрождению утраченного Германией величия, заменяя военнополитическую мощь здоровьем нации. И в этом ученых поддерживали и правые, и левые. Профессор Берлинского университета Ф. фон Ленц тогда открыто высказывался в пользу концепции превосходства нордической расы и национал-социалистического мировоззрения. К национализму немецких биологов толкала не столько ностальгия по утраченной мощи, сколько чувство униженности от бойкота со стороны международного научного сообщества, исключившего их из всех международных организаций после Первой мировой войны.

Поэтому не только расовые гигиенисты, для которых победа национал-социалистов открывала возможности для практической реализации их научных взглядов, но и специалисты из других отраслей биологии вступали в ряды национал-социалистической немецкой рабочей партии (НСДАП и СА) еще во времена Веймарской республики. Одним из первых биологов стал членом НСДАП в 1930 г. эволюционный морфолог В. Франц. Осознавая, что политико-экономические последствия поражения и репараций могут покончить с процветающей наукой, и стремясь преодолеть международную изоляцию, он и другие биологи-нацисты, например К. Бойрлен, ратовали за воссоздание сильной власти и приветствовали занятие Гитлером поста канцлера, оценивая происходящее как «национальную революцию» и «духовное возрождение нации». Вместе с Нобелевскими лауреатами в физике Ф. Ленардом, Й. Штарком, математиками Л. Бибербахом, Т. Валеном, химиком К. Вейгандом некоторые биологи-эволюционисты (К. Бойрлен, Э. Леман, Г. Геберер и др.) призывали обратиться к «арийской» науке, часто не поясняя, что понималось под этим, и лишь указывая на ее соответствие духу немецкого народа, нацеленность на решение «национальных задач» и на «служение народу» (Lundgreen, 1985, S. 14).

В первые годы нацизма они старались максимально использовать сложившуюся политическую ситуацию, претендуя на роль лидеров немецкой биологии и сводя счеты с оппонентами. Однако вожди Третьего рейха быстро поняли, что за призывами создать арийскую биологию скрывалось лишь стремление изменить профессиональную иерархию. Нацистское государство само положило конец карьере идеологов «арийской» науки: Ф. Ленарда и Й. Штарка в физике, Л. Бибербаха в математике, Г. Фебера в технике, Э. Лемана в биологии. Сроки и жесткость принятых мер варьировали, но не было прямых репрессий. Протагонистов арийской науки не постигла судьба вождя штурмовиков Э. Рёма или инициаторов «диалектизации» биологии в СССР, но их профессиональное и политическое влияние постепенно сошло на нет.

Руководители Третьего рейха быстро убедились, что сторонники арийской биологии не нужны самой биологии, в полезности которой они не сомневались. Биология в Германии отличалась от физики тем, что в ней не было единой отрасли типа релятивистской физики или группы ученых, которых можно было уличить перед властями как «евреев» или, по меньшей мере, как «евреев по духу». Власть не собиралась менять саму биологию; она желала ее очистить от индивидов, ненадежных политически и нежелательных в расовом отношении. И традиционное биологическое сообщество продемонстрировало готовность содействовать целям и задачам

национал-социализма и приняло основные составляющие его идеологии: народность, расизм, антисемитизм, милитаризм, пангерманизм и вождизм.

Национал-социализм для многих германских ученых был своего рода политической религией отчетливо мессианского характера. В Третьем рейхе интеллектуалы, молодые ученые — биологи, врачи, юристы, историки, филологи — легко вступали не только в нацистские организации, но даже в карательные органы, осуществлявшие массовые убийства. Были и попытки создать комплексные идеологизированные научные учреждения, примером чего может служить фонд «Наследие предков» (AЭ, Ahnenerbe — АЕ), связанный с попыткой Г. Гимmlера установить духовный контроль над обществом, конструируя ценности и нормы на базе «традиций» древних германских племен (Kater, 1997). Идеология «крови и почвы» («Blut und Boden»), сформулированная в рамках Нордического круга (Nordischen Ring) и подхваченная Союзом борьбы за немецкую культуру (Kampfbund für Deutsche Kultur), должна была служить интеграционным механизмом всей духовной жизни немецкого научного сообщества, о чем постоянно напоминала пропаганда Третьего рейха (Eidenbenz, 1993, S. 1).

Впервые это словосочетание употребил О. Шпенглер в отрывке «О борьбе крови и почвы». Постепенно оно стала лозунгом националистических кругов. Особую роль в его пропаганде сыграл Р. В. Даррэ, который в июне 1930 г. сделал доклад «Кровь и почва как основа Третьего рейха» на первом Всегерманском заседании Союза борьбы за немецкую культуру, возглавляемого А. Розенбергом. На этом заседании присутствовали Г. Геринг, Й. Геббельс, Ф. Заукель. В брошюре Даррэ «Кровь и почва. Основа немецкого будущего», распространенной осенью 1933 г., Гитлер был назван борцом за государственную идею «крови и почвы».

Многие понятия эволюционной теории (наследственность, раса, чистые линии, гибридизация, отбор и борьба за существование) стали существенными элементами идеологии «крови и почвы», к которой некоторые биологи апеллировали, чтобы сохранить или повысить свой статус, ускорить карьеру, добиться финансирования, защититься от нападков или убрать конкурентов. Степень «зараженности» той или иной дисциплины идеологией нацизма определялась прежде всего ее включенностью в решение проблем расологии (Rassenkunde), так или иначе связанных с изучением органической эволюции. В зависимости от профессиональной принадлежности биологи сильно различались по степени интегрированности в политические структуры, по времени вступления в ту или иную организацию, по использованию идеологием и языка нацистов в специальных сочинениях и т. д. Но эволюционисты наряду с генетиками лидировали в этом списке.

В этих условиях часть биологов (около 8%) эмигрировала по расовым, политическим или профессиональным соображениям. Но у большинства не было серьезных осложнений по идеологическим причинам, а власти, в свою очередь, не имели проблем с «подбором и расстановкой» кадров. Найти квалифицированную и приемлемую в политико-идеологическом и расовом отношении замену изгнанным и уехавшим было нетрудно. Антропологи, расовые гигиенисты, генетики, биологи-эволюционисты активно участвовали в принятии законов о стерилизации, эвтаназии и их реализации, проводили опыты над заключенными. Их деятельность обеспечивала «расовое здоровье» общества, а заодно освобождала койки в больницах для жертв приближающейся войны. Они служили «расовыми экспертами» в селекции и оценке жертв на оккупированных территориях, помогая различать «арийцев» и «неарийцев»,

участвовали в разграблении селекционных станций и биологических институтов в захваченных странах, в «германизации» их учреждений, в организации и функционировании лагерей смерти (см. подробнее: Колчинский, 2007б). Со временем число наций, подлежащих уничтожению, резко увеличилось, в него были включены многие славянские народы, в первую очередь поляки и русские. Таким образом, евгеника, антропология и эволюционная биология в Германии прошли путь от идей превосходства белых и улучшения собственной расы к немецкому национализму, а затем к оголтелому расизму, антисемитизму, антиславянизму, русофобии и т. д.

В то же время «союз» национал-социалистической идеологии и биологии для многих ученых был лишь способом диалога с лидерами Третьего рейха, идеологической адаптацией к его реалиям. Труды одних и тех же авторов, опубликованные в специальных журналах «Успехи ботаники», «Успехи зоологии» и т. д. и в нацистских периодических изданиях, адресованных широкой публике, — «Биолог», «Народ и раса», «Цель и путь», «Национал-социалистический ежемесячник», — резко различались по языку и идеологическим комбинациям. С началом Второй мировой войны идеологизация науки явно отходила на второй план, уступая место функциональной полезности. В научные издания всё реже включаются высказывания в духе национал-социализма и даже биологические понятия, вошедшие в его язык (отбор, борьба за существование). В то же время возрастает частота использования идеологически нейтральных или даже чуждых терминов (миграция, дрейф генов, гибридизация, макромутации и т. д.).

Симпатии биологов к национал-социализму слабели с приближением поражения, которое обозначило конец нацистской биологии. Ученые, в том числе и протагонисты «арийской» биологии, начали говорить, что их заставили вступить в национал-социалистические организации, что они пошли туда, чтобы бороться с крайностями расизма и сохранить традиции в науке (Lehmann, 1947). И в этом многие из них были правы. Верность науке порождала пластичность в адаптации к политико-идеологической среде и позволяла продолжать научные исследования при всех режимах от империи до объединенной Германии. Практически все биологи-эволюционисты — основные протагонисты современного синтеза в немецкоязычном пространстве, могли плодотворно работать несмотря на политико-идеологические пертурбации (О. Абель, Г. Бауэр, Г. Геберер, К. Лоренц, А. Ремане, Б. Ренш, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Циммерман, О. Шиндевольф, Э. Штреземан и др.). Сама денацификация в области биологии была проведена поверхностно. Она неизбежно была формальной, так как почти все крупные биологи официально приняли идеологию нацизма. В зонах, оккупированных западными державами, практически активные деятели нацистской биологии сохранили свои кафедры и руководство институтами. Не слишком сильно отличалась ситуация в Восточной Германии. Победителей везде интересовали специалисты, их научная классификация и труды, а о военных преступлениях, а тем более о политическом коллаборационизме забывали, если ученые были нужны новому порядку.

Таким образом, в дальнейшем наш историко-сравнительный анализ будет построен на рассмотрении трех главных этапов в становлении СТЭ, связанных с развитием эволюционной теории в последарвиновский период, формированием эволюционных предпосылок для нового синтеза и созданием СТЭ. При этом будут учитываться особенности темпов и форм синтеза в рамках четырех главных национальных сообществ — английского, американского, российского (включая советский период) и немецкого.

Часть 2
**ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ
В АНГЛОАМЕРИКАНСКОМ ЯЗЫКОВОМ
ПРОСТРАНСТВЕ**

Глава 3
«РОДИНА ДАРВИНИЗМА» И «ЗАПОВЕДНИК КРЕАЦИОНИЗМА»

3.1. Дарвиновский синтез в социально-культурном контексте XIX в.

Формирование круга научных интересов Ч. Дарвина в значительной степени произошло во время трех лет обучения в Крайст-колледже Кембриджского университета (Wyhe, 2009), которые он сам оценивал как «самые радостные в моей счастливой жизни» и впоследствии даже рассматривал возможность стать профессором в этом университете и послал учиться туда троих своих сыновей. Тем не менее покидал свою «альма матер» Дарвин убежденным креационистом и сторонником концепции естественной теологии У. Пейли (McGrath, 2011).

Большинство современных историков науки убеждены, что Дарвин не был эволюционистом во время своего пятилетнего кругосветного путешествия на корабле «Бигль» и стал им только после возвращения в Англию и консультаций с палеонтологом Р. Оуэном и орнитологом Дж. Гулдом (Sulloway, 1982a; b; 2009; Oldroyd, 1984; Desmond, Moore, 1991; Browne, 1995; 2006). Тем не менее, есть и те, кто считает, что Дарвин «пересек границу между творением и эволюцией на последнем этапе своего кругосветного путешествия, хотя его новый взгляд на виды стал убеждением после консультаций с экспертами-натуралистами» (Kohn et al., 2005, p. 645). При этом чаще всего указывали на палеонтологические находки Ч. Дарвина в Южной Америке (Eldredge, 2006; Brinkman, 2010a).

Не вдаваясь в эту дискуссию, во время которой за полтора века накопилась огромная литература, следует признать, что к концу многолетнего турне у Дарвина зародилось сомнение в постоянстве видов, а само путешествие способствовало тому, что его теория с самого начала приобрела синтетический характер (Darwin's notebooks, 1960–1961). За пять без малого лет он провел естественноисторическое и геологическое обследование островов и архипелагов Атлантического и Тихого океанов, берегов Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии, ознакомился с богатством природного разнообразия в тропиках, сложностью биогеографического распределения современных животных и их связей с ископаемыми. Для его будущей теории особенно важным оказалось посещение архипелага вулканического происхождения Галапагосские острова, формирование которого продолжается и в наши дни. Разнообразие местной флоры и фауны поразило Дарвина. Как подчеркивается в исследованиях последних лет, Дарвин, несомненно, обладал богатым художественным воображением и литературным талантом, что помогло ему не только образно воспринять природу как целостную систему, но и точно зафиксировать это в дневниках, записных книжках и письмах (Bradley, 2011).

Пять лет тому назад Дж. Чэнселлор вместе с Джоном ван Вайем (Chancellor, Wyhe, 2008) опубликовали первое полное собрание записных книжек Ч. Дарвина за время его кругосветного путешествия в 1832–1837 гг. Они хорошо отражают круг его интересов и действий, непосредственные результаты исследований и наблюдений в области геологии, зоологии, ботаники, экологии, метеорологии, этнографии, археологии, лингвистики. Эти научные записи даны вместе с картами, рисунками, финансовыми расчетами, списками покупок, выписками из прочитанных книг, очерками и заметками о ежедневных встречах. Это, пожалуй, одна из редких возможностей для историка науки проследить повседневную деятельность будущего знаменитого ученого во всем ее многообразии и полноте. Некоторые открытия и наблюдения, сделавшиеся впоследствии известными благодаря публикациям самого Дарвина, приведены в «Записных книжках» в своем первичном, необработанном виде. Обширные комментарии объясняют каждый этап его деятельности, фокусируя внимание на моментах, заставивших Дарвина задуматься об эволюции Земли и ее обитателей. Ход его мыслей позволяют реконструировать и письма Дарвина с борта судна (Charles Darwin: The Beagle... 2008).

Из них видно, что во время пребывания на Галапагосских островах Дарвин еще не задумывался об эволюции, трактуя собранные им факты как свидетельства многократного творения видов или внутривидового разнообразия и оставаясь приверженцем униформизма, креационизма и естественной телеологии. Лишь узнав от английского орнитолога Дж. Гулда, что собранные им выюрки принадлежат к разным видам, Дарвин задумался о возможности их происхождения от единого вида в результате адаптивной радиации. С июня 1837 г. Дарвин начал вести систематические записи по эволюции, фиксируя в кратких отрывках зарождавшиеся у него сомнения в постоянстве видов и факты в пользу эволюции (Charles Darwin's... 1987). Помня о презрительном отношении научного сообщества к эволюционным воззрениям его деда Эразма Дарвина и французского естествоиспытателя Жана-Батиста Ламарка, Дарвин не афишировал свои изыскания в этом направлении. Вместе с тем он был охвачен открывшимся ему новым, динамическим взглядом на живую природу.

В интенсивных интеллектуальных поисках причин эволюции он в 1837–1844 гг. перебрал фактически все варианты будущих гипотез эволюции от креационистского сальтационизма, постулирующего многократное творение видов, до прямого приспособления организмов к изменениям среды (Ospovat, 1981; Oldroyd, 1984; Галл, 1993; Hodge, 2008; 2009). Важным фактором в формировании гипотезы естественного отбора стало чтение разнообразной литературы не только по естественной истории, domestikации животных и растений, но и по социологии, демографии, статистике, философии науки и особенно политэкономии (Browne, 1995; 2003; 2006). Недавно Т. Пирк (Pearce, 2010) показал, что представления К. Линнея и Ч. Лайеля об экономии и политике природы, особенно их концепции положения (station) и места (place) в природе, играли важную роль в формировании Дарвином ключевых понятий своей теории адаптации, дивергенции и биоразнообразия. Более того, по мнению автора, они были необходимы для правильного восприятия идей Т. Мальтуса.

Знакомство с идеями английских экономистов и особенно Т. Мальтуса (28 сентября 1838 г.) о росте популяции человека в геометрической прогрессии и нехватке ресурсов как причине высокой смертности, болезней, войн, а также А. Смита о разделении труда как основе богатства нации позволило ему сформулировать гипотезу

о том, что борьба за существование и естественный отбор могут вести к дивергенции видов, обеспечивающей рост биоразнообразия и наиболее полное использование ресурсов среды. Подобные представления согласовывались с доминировавшими в естественной истории со времен К. Линнея представлениями об экономике природы и балансе видов. Тем самым Дарвин не отвергал теоретический каркас биологии того времени, а подводил под него причинное объяснение. Искусственный отбор послужил Дарвину моделью для демонстрации возможностей естественного отбора, действовавшего благодаря неопределенной изменчивости, геометрической прогрессии размножения и борьбе за существование.

Суть дарвиновской гипотезы состояла в признании неслучайной выживаемости организмов (сохранение наиболее приспособленного и его преимущественное размножение) и возможности возникновения новых адаптаций путем стохастически вероятностного механизма суммирования изменений, оказавшихся случайно полезными по отношению к изменяющейся среде. В 1842 г. Дарвин подготовил краткий набросок, а в 1844 г. — подробный очерк по происхождению видов, в котором сформулировал основные положения своей концепции. Но, полагая, что общество не готово ее принять, он не стал спешить с публикацией незрелой гипотезы, а положил рукопись в конверт, указав на нем, чтобы вскрыли только после его смерти.

Вопрос, почему Дарвин более 20 лет не публиковал свою гипотезу, почти 150 лет волнует историков науки, но современная трактовка событий, по мнению Дж. ван Вайя (Wyhe, 2007), стала складываться только в 1940–1950-х гг., когда историки приступили к анализу огромного массива архивных материалов, позволивших подробно проследить разработку Дарвином эволюционной концепции от зарождения идеи эволюции до публикации «Происхождения видов». И теперь вряд ли можно сомневаться в том, что действия Дарвина были совершенно логичны, он просто считал необходимым представить публике концепцию в форме, соответствовавшей требованиям науки викторианской Англии. Именно поэтому с момента написания краткого очерка об эволюции до выхода в свет книги прошло почти 20 лет, в течение которых непрерывно совершенствовался понятийный аппарат теории, ее методология и аргументация. Разрасталась и эмпирическая база теории, для доказательства которой Дарвин копил факты из самых различных отраслей биологии и палеонтологии. Всё это и придало его теории характер огромного синтеза.

Цели и задачи этой повседневной работы были известны только самому Дарвину. Не только научное сообщество, но и ближайшие родственники, друзья, учителя и коллеги Дарвина долгое время ничего не знали о созданной им концепции, которой предстояло переменить не только биологию, но и все прежние представления о мире. Для них Дарвин был прежде всего зоологом, геологом и палеонтологом, готовящим к изданию полевые материалы, собранные во время кругосветного путешествия.

Вернувшись в Англию, Дарвин в течение трех лет жил в Лондоне, исполняя в 1838–1841 гг. обязанности секретаря Лондонского геологического общества. В 1842 г. из-за хронической неизлечимой болезни, приобретенной Дарвином в путешествии, семья поселилась в имении Даун в графстве Кент, в 50 милях от Лондона. Здесь Дарвин безвыездно прожил до конца своих дней, занимаясь в качестве частного ученого естественноисторическими и экспериментальными исследованиями и исполняя обязанности церковного старосты местного прихода.

На выделенные правительством средства Дарвин для обработки собранных им коллекций привлек крупнейших специалистов: по современным и ископаемым млекопитающим (Р. Оуэн и Г. Р. Уотерхауз), птицам (Дж. Гулд), рептилиям (Ч. Белл) и рыбам (Л. Дженинс). Итоги совместной работы были опубликованы под редакцией Дарвина в пяти томах («Зоология путешествия “Бигля”» (1839–1843)). Он лично подготовил биогеографические разделы и кроме того опубликовал «Дневник геологических и естественноисторических исследований различных стран во время путешествия на “Бигле”» (1839).

Опираясь на униформизм Ч. Лайеля и используя метод актуализма, Дарвин доказал связь островных вулканов с крупными разломами земной коры, объяснил колебаниями земной коры и выветриванием происхождение «ступенчатых равнин» Патагонии, морских террас Южной Америки. Особое значение имела выдвинутая им гипотеза о происхождении коралловых рифов и атоллов. Трилогия Дарвина «Строение и распределение коралловых рифов» (1842), «Геологические наблюдения над вулканическими островами» (1844) и «Геологические исследования в Южной Америке» (1846) завершила формирование исторической геологии и принесла ему репутацию крупнейшего геолога XIX в. К наукам о земле относится и последняя прижизненная публикация Дарвина о роли дождевых червей в почвообразовании (1881). Широкое признание получили также его палеонтологические (гигантские броненосцы и ленивцы, копытные — токсодон, макраухения) и зоологические (мелкорослый страус — нанду Дарвина, антарктический волк, разнообразные гигантские черепахи и «дарвиновские выюрки» на Галапагосском архипелаге) открытия. Дарвин определил вселенцев из Северной и Центральной Америки (очковый медведь, гривистый волк, пампасный олень и др.). Многолетняя работа по систематике современных и вымерших форм усоногих была завершена им в середине 1850-х гг. публикацией двух фундаментальных томов «Усоногие раки» (1851–1854).

В дни недавнего юбилея Дарвина палеонтолог М. Бойльтер, специалист по проблеме вымирания, посвятил свое исследование тому, как домашняя обстановка в имени Даун и выбранные Дарвином объекты исследования предопределили эволюцию его взглядов на возможность скачкообразного видообразования (Boulter, 2009). Автор пришел к выводу, что одни объекты, прежде всего знаменитые орхидеи, доставляли Дарвину примеры «перспективных монстров», другие вынуждали его принять градуализм. По мнению генетика Ст. Джонса, фауна и флора Англии сыграли более важную роль в формировании взглядов Ч. Дарвина, чем Галапагосский архипелаг (Jones, 2009). Он напоминает, что Дарвин провел на Галапагосских островах только пять недель, в кругосветном путешествии пять лет — и пятьдесят лет жил и работал в Дауне. Именно исследования местных насекомых, голубей, усоногих и т. д. легли в основу многих его рассуждений и выводов. При этом особую роль в его исследованиях занимал не столько искусственный отбор, сколько техника скрещивания (Theunissen, 2012).

Вот почему только в 1854 г. Дарвин приступил к систематическому сбору материала по изменчивости, наследственности, динамике численности диких видов, а также методам селекции домашних животных и культурных растений, готовя многотомный труд «Естественный отбор». Работа была рассчитана на несколько лет. Но обстоятельства заставили Дарвина поспешить с публикацией своей гипотезы. 18 июня 1858 г. Дарвин получил от натуралиста А. Уоллеса, работавшего

в Малайзии, рукопись статьи с просьбой представить ее к публикации. С удивлением и тревогой Дарвин увидел, что Уоллес самостоятельно сформулировал аналогичную теорию естественного отбора. С одной стороны, возникала угроза потери приоритета в теории, на разработку которой он потратил более 20 лет. С другой стороны, не выполнив просьбу молодого натуралиста, Дарвин нарушил бы долг ученого, выше всего ценящего истину, и этику джентльмена. Выход был подсказан его друзьями Ч. Лайелем и Дж. Гукером, которые из разговоров и писем знали в основных чертах теорию Дарвина (Johnson, 2007). Они предложили, чтобы статья Уоллеса и краткое извлечение из очерка Дарвина от 1844 г. вместе с его письмом Гукеру, в котором Дарвин знакомил коллегу со своей гипотезой задолго до получения статьи Уоллеса, были доложены совместно 1 июля 1858 г. на заседании Лондонского Линнеевского общества и опубликованы 20 августа того же года в трудах Общества. Обе публикации остались незамеченными.

Неожиданный поворот событий заставил Дарвина отложить неоконченный труд о естественном отборе, который был опубликован только в 1975 г. (Charles Darwin's Natural... 1975). Вместо него Дарвин в сжатые сроки подготовил резюме, которое вышло в свет 26 ноября 1859 г. под названием «О происхождении видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Книга была раскуплена в тот же день и сразу стала бестселлером, потрясшим весь мир. Вскоре книга была переведена на основные европейские языки (The Reception... 2009). Сам Уоллес признал дарвиновский приоритет и был в числе тех, кто поддержал предложение Т. Гексли называть эволюционную теорию дарвинизмом. Правда, свои взгляды Уоллес предпочитал называть уоллесизмом (walleseism), подчеркивая расхождение с Дарвином по многим ключевым вопросам.

Дарвинизм был типичным гипотетико-дедуктивным построением. Хотя Дарвину не было известно ни одного реального случая отбора в природе, собранные им факты в пользу эволюции, удачная аналогия с искусственным отбором, данные его полевых и экспериментальных исследований по наследственной изменчивости, экологии и биогеографии многих видов, а также потенциальная возможность экспериментальной проверки гипотезы естественного отбора убедили биологов в перспективах естественнонаучного объяснения эволюции живого. Сформулированный им принцип дивергенции объяснял биоразнообразие, иерархию таксонов и позволял провести их филогенетическую классификацию. Отдавая дань традициям естественной теологии, Дарвин завершил труд хвалами Творцу, вдохнувшему жизнь в ограниченное число первичных форм и давшему законы эволюции, но, считая проблемы происхождения Вселенной и жизни недоступными рациональному решению, он следовал традициям не столько деизма, сколько агностицизма, характерного для многих английских естествоиспытателей.

В 1860–1870-х гг. Дарвин продолжал разработку концепции естественного отбора, объяснял происхождение разнообразных адаптаций животных и растений, ставил эксперименты по широкому кругу вопросов: от причин изменчивости у растений до выражения эмоций у животных и человека, обобщал практику селекции домашних животных и культурных растений (Evolution: Selected Letters... 2008). Книги «Приспособление британских и зарубежных орхидей к оплодотворению насекомыми и благотворное воздействие перекрестного опыления» (1862), «Действие перекрестного опыления и самоопыления в царстве растений» (1876) и «Различные

формы цветов у растений одного и того же вида» (1877) выяснили биологическое значение цветков, взаимной приспособленности насекомых и растений. Два труда — «Движение и повадки лазящих растений» (1865) и «Способность растений к движению» (1880) — были посвящены роли отбора в формировании приспособлений растений для обвивания чужих стеблей, для прицепки к стенам и т. п. Дарвин окончательно доказал существование плотоядных растений в книге «Насекомоядные растения» (1875) и объяснил происхождение многих их адаптаций. В 1868 г. он напечатал огромный труд по теории искусственного отбора «Изменение домашних животных и культурных растений».

В 1871 г., когда общество было ознакомлено с доводами Т. Гексли (1863), К. Фогта (1863) и Э. Геккеля (1866) о животном происхождении человека от обезьян, Дарвин опубликовал книгу «Происхождение человека и половой отбор», в которой становление интеллекта и морали объяснял действием отбора, сохранявшего признаки, повышающие шансы на репродуктивный успех, но полезные и другим особям данной группы, укрепляя сотрудничество между ними и повышая заботу о потомстве и его воспитании. Этой же проблематике была посвящена книга «Выражение эмоций у человека и животных» (1872). В обеих книгах была ярко выражена либерально-гуманистическая позиция автора теории естественного отбора. В последней книге знаменитых английских историков науки А. Десмонда и Дж. Мура «Святое дело Дарвина. Раса, рабство и поиск происхождения человека» (Desmond, Moore, 2009) доказывается, что идеи освобождения человечества от рабства и искоренения расового неравенства лежали в основе всей творческой деятельности Дарвина, приведшей его к созданию эволюционной концепции. Она диктовалась необходимостью доказать единство человечества с целью выбить всякое естественнонаучное обоснование для оправдания рабства как неизбежного следствия биологического неравенства. Доказательство единства человека со всем миром животных в его глазах было бы важнейшим шагом в этом направлении. Для него эволюция означала эмансипацию рабов в США.

При всей спорности подобной трактовки книга явно способствует восстановлению моральной справедливости по отношению к ученому, зачастую обвиняемому в освобождении человечества от морали и этики, в насаждении социал-дарвинизма и даже национал-социализма и коммунизма. Представление Дарвина как великого гуманиста, глубоко усвоившего в юности нормы христианства, позволяет лучше понять ту удивительную смесь его личных побуждений, колебаний и научного радикализма, приведшего, наконец, в 1871 г. к изданию книги «Происхождение человека».

Всего при жизни Дарвина вышло 16 фундаментальных томов, большинство из которых выдержало сотни изданий на многих языках мира, в том числе неоднократно на русском языке (Конашев и др., 2009). Более четверти века ушло на подготовку и издание 9-томного академического собрания сочинений (Сочинения... 1935–1959). Огромное историко-научное и культурное значение имеет эпистолярное наследие Дарвина, из которого на сегодняшний день издано 18 томов (The Correspondence... 1985–2009).

Воздействие трудов Дарвина на различные сферы науки, общественной мысли, культуры и политики принято именовать «первой дарвиновской революцией» (Ghiselin, 1969; Маур, 1991). При этом сам Дарвин не участвовал в дискуссиях между сторонниками и противниками эволюции, но внимательно анализировал возра-

жения против концепции естественного отбора, искал контраргументы, вносил необходимые уточнения и изменения в свои рассуждения. В связи с возражениями Ф. Дженкина о невозможности аккумуляции полезных изменений из-за нивелирующего эффекта скрещивания он стал допускать прямое влияние среды, а также упражнение и неупражнение органов с последующим наследованием приобретенных признаков в качестве факторов, способствовавших возникновению и аккумуляции полезных признаков. Эти уступки механоламаркизму проявились в его трудах по селекции и в 6-м издании «Происхождения видов» в 1872 г.

Энциклопедичность Дарвина, его высокая репутация как естествоиспытателя, почтительность по отношению к старшим коллегам, корректность и дипломатичность в дискуссиях, умение привлекать на свою сторону авторитетных ученых, внимание к критикам и возражениям в немалой степени способствовали быстрому распространению и утверждению идеи эволюции в научном сообществе. Дарвин был интеллектуальным центром целой эпохи (Bowler, 1990). Однако он был лишен внешнего блеска, никогда не изображал из себя рыцаря или героя науки, будоражащего публику якобы сенсационными открытиями и экстравагантными концепциями. Этот скромный труженик науки изо дня в день, из года в год пробирался через толщу запутанных проблем биологии, которые трудно было решить без генетики, экологии, палеонтологии, эмбриологии. Тем не менее, он оказался прав, выдвигая, проверяя и отбрасывая десятки гипотез, если не мог их подкрепить фактами и экспериментами. «Даунский отшельник», как нередко именовала его пресса, к его собственному удивлению более 20 лет руководил научной мыслью мира.

Крупнейший историк эволюционной теории Питер Бойлер опубликовал недавно книгу о том, каков бы был мир, если бы Ч. Дарвин не предложил свою теорию (Bowler, 2013). Вопрос более чем актуальный в наши дни, так как за последние десять лет вышло немало прекрасных работ о биологах — современниках Дарвина, внесших огромный вклад в формирование эволюционных представлений, начиная от соавтора теории естественного отбора А. Уоллеса и кончая его оппонентом Р. Оуэном (Raby, 2001; Slotten, 2004; Natural Selection and Beyond, 2008; Cosans, 2009; Rupke, 2009). Почти все они в силу разных причин оказались как бы в тени Ч. Дарвина, и только в последнее время стало ясно, что благодаря им эволюционная идея скорее всего укоренилась бы в биологии, хотя и приобрела несколько другие формы. Так, например, Бойлер полагает, что без Дарвина в ней бы больше внимания уделялось феномену эволюции, чем ее механизмам, сильнее бы подчеркивалась связь онтогенеза и филогенеза, большое влияние имели бы положения о целях эволюции, вплоть до признания ее творца.

Но история науки, как и история вообще, не имеет сослагательного наклонения. Не современникам Ч. Дарвина, а именно ему пришлось осуществить первый и наиболее глубокий синтез знаний об эволюции органического мира. Лауреат Нобелевской премии Дж. Уотсон, расшифровавший вместе с Ф. Криком строение ДНК, выступил недавно в роли редактора и автора кратких комментариев к книге «Дарвин. Неизгладимая печать — эволюция одной идеи», в которой помещены четыре главных труда Ч. Дарвина, знаменующих главные этапы эволюции его идей (2005): «Путешествие на корабле “Бигль”» (1839); «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859); «Происхождение человека и половой отбор» (1871); «Выражение эмоций у человека и животных» (1872). В первых строках своего предисловия

Уотсон пишет: «Эволюция является великим принципом, объединяющим всё живое. Она предлагает обоснование и способ глубокого понимания жизни» (Watson, 2005, p. VII). Эти слова одного из самых знаменитых биологов XX в. точно выражают суть доказанного Дарвином принципа и не нуждаются в комментариях.

За научные заслуги Ч. Дарвин был награжден золотой медалью им. Г. Копли Лондонского королевского общества (1864), прусским орденом «За заслуги» (1867), а также избран членом Лондонского королевского общества (1839), Императорской Санкт-Петербургской Академии наук (1867), Королевской Прусской в Берлине (1878) и Парижской (1878) академий наук, почетным доктором Боннского, Бреславского, Лейденского и Кембриджского университетов, почетным членом или членом-корреспондентом 57 зарубежных ведущих научных обществ.

Умер Чарльз Дарвин 19 апреля 1882 г. Вопреки первоначальным планам семьи, собиравшейся похоронить его в Дауне на погосте местной церкви, по инициативе Лондонского Королевского общества, поддержанной премьер-министром Великобритании У. Э. Гладстоном и двадцатью членами Палаты общин, было принято решение о погребении Дарвина в Вестминстерском аббатстве рядом с могилами других выдающихся ученых Англии (астрономов У. и Дж. Гершелей, физиков И. Ньютона, М. Фарадея и Дж. Максвелла). В день похорон говорили, что «это место стало самым великолепным собранием интеллекта, которое когда-либо было в Англии». На похоронах присутствовали представители многих университетов и научных обществ, крупные общественные деятели, дипломатические представители России, Франции, Италии, Германии и Испании. Как справедливо отметила одна из самых авторитетных современных исследователей творчества Дарвина Дж. Браун (Browne, 2008), само погребение Ч. Дарвина 26 апреля 1882 г. в Вестминстерском аббатстве было попыткой убедить общество в том, что наука, одним из главных символов которой в то время уже стал Ч. Дарвин, не только не является угрозой для моральных ценностей общества, но, напротив, чрезвычайно важна для его стабильности.

Немногие научные теории распространялись так быстро, как теория естественного отбора, названная Т. Гексли дарвинизмом уже в 1860 г. С тех пор этот термин обычно употребляли как синоним эволюционной идеи. Книга «Происхождение видов», ставшая квинтэссенцией дарвинизма, в течение 10 лет выдержала около 10 изданий в Англии и США, а также 15 переводов: в Германии, Голландии, Франции, Дании, Италии, России и Швеции, как правило сопровождавшихся обширными комментариями, дополнениями и критикой (The Reception... 2008, p. XXIX–XXXV). Благодаря этому люди во многих странах мира практически сразу получили возможность читать дарвиновский труд на родном языке и включиться в первую подлинно международную научную дискуссию (Browne, 2001, p. 496). Дарвиновская теория стала частью культуры образованных кругов, обитавшей вне рамок научных журналов и профессиональных сообществ. Его идеи волновали образованные круги, представители которых прислушивались к научным дебатам и воспринимали их в соответствии с собственным пониманием. Формируя представление о дарвинизме из популярных изданий, художественной, философской и религиозной литературы, музыкальных произведений и изобразительного искусства, а также политических доктрин (Ellegard, 1990; Smith, 2006 (2007); Dawson, 2008; Endless... 2009; Gordon, 2009; Graham, 2008), люди эмоционально реагировали на сугубо научные

идеи, об истинности или ложности которых они ничего не могли сказать в силу своей некомпетентности.

Неоднозначным было отношение различных конфессий и к дарвинизму, и к самому Ч. Дарвину, прошедшему в духовном развитии путь от приверженца естественной теологии к агностицизму (Darwin, 1958). Правда, М. Б. Конашев (2012а, с. 10) считает, что Дарвин шел «от веры к сомнению, от сомнения к знанию». Но вряд ли агностицизм можно оценить как знание. В отличие от некоторых своих последователей он никогда не выступал с критикой церкви, причисляя себя порой даже к деистам (Дарвин, 1991, с. 419). На просьбы высказаться ясно об отношении к религии Дарвин отвечал отказом, считая свои взгляды в этом вопросе сугубо личным делом и отговариваясь некомпетентностью, занятостью, болезнью и даже нежеланием причинить боль близким. Более откровенным он бывал в переписке со своими коллегами Т. Гексли, А. Греем, Дж. Гукером, Л. Дженингом, Ч. Лайелем, Дж. Фордайсом, Дж. Макинтошем, но и здесь соблюдал большую осторожность (The Correspondence... 1985–2009). Формально он всегда был приверженцем англиканской церкви, окончил теологический факультет в Крайст-колледже (христианский колледж) в Кембридже, на воротах которого установлен его барельеф, готовился к духовной карьере, а затем до конца дней исполнял обязанности церковного старосты при местной церкви Св. Марии вблизи Дауна. Тем не менее именно со стороны англиканской церкви Дарвин впервые столкнулся с резким неприятием своих взглядов. Через несколько месяцев после выхода «Происхождения видов» в Оксфорде произошел диспут архиепископа С. Уилберфорса и Т. Гексли, после которого оба участника считали себя победителями. И до конца жизни Дарвина приверженцы англиканской церкви клеймили его «аморальную» теорию как подрывающую основы религии и пытались найти естественнонаучные аргументы против нее.

Диаметрально противоположные оценки дарвинизма с религиозной точки зрения были сделаны и в США. Христианский ортодокс, ботаник А. Грей уже в 1860 г. был убежден, что благодаря Дарвину стало известно, как Бог осуществлял творение видов (Gray, 1963, p. 130). Одновременно знаменитый палеонтолог Ж. Л. Агассис был не согласен с удалением Бога из процесса смен целых флор и фаун в геологическом прошлом (Agassiz, 1860). Профессор теологии Принстонского университета Ч. Ходже, принимавший сам факт эволюции, безапелляционно заявлял по поводу дарвинизма: «Это атеизм» (Hodge, 1874, p. 174).

3.2. Английский неodarвинизм

Возникновение неodarвинизма традиционно связывают с именем А. Вейсмана, который выступил в 1880-х гг. против концепции наследования приобретаемых признаков и постулата о всемогуществе естественного отбора как главной причины эволюции, получив поддержку со стороны Ф. Гальтона и А. Уоллеса. Вместе с тем двух последних правильнее было бы считать не сторонниками, а по крайней мере протагонистами неodarвинизма. Оба они были ключевыми фигурами в научном сообществе викторианской Англии и внесли весомый вклад в утверждение и развитие дарвинизма в период первого эволюционного синтеза.

Основатель евгеники, биометрии, географ, метеоролог, создатель близнецового метода в генетике, Гальтон разработал метод составного портрета — предшественника

современного фоторобота, разработал методы дерматоглифики, предложил количественный метод оценки интеллектуальных способностей, разрабатывал проблему наследования таланта (Galton, 1869; 1871; 1876; 1889; 1892 etc.).

Уже в первой работе «Наследственность характера и талант» (Galton, 1865) Гальтон занял позицию, выходящую за рамки классического дарвинизма. В отличие от Дарвина он отрицал возможность наследования приобретенных признаков, отводя наследственности главную роль в детерминации физических, психических и интеллектуальных свойств человека. Естественный отбор для него был решающим фактором развития не только самого человека, но и общества, включая высшие формы общественного сознания, мораль, религию и т. д. Соображения о наследственности и отборе, как и данные психологии и статистики, привлекались им для постановки и решения проблемы усовершенствования человеческого рода.

Этому вопросу всецело была посвящена его знаменитая книга «Наследственный гений: исследование его законов и следствий» (Galton, 1869). Гальтон был уверен, что положил начало обсуждению вопроса о наследственной природе гениальности на базе научной методологии, изучая проблему «статистически и выражая результаты числами, полученными благодаря применению к наследственности закона уклонения от средних величин Кетле» (Ibid, p. 2). Для проверки гипотезы Дарвина о том, что все особенности организма, в том числе и приобретенные в онтогенезе, передаются потомству через мельчайшие частицы (пангены) посредством крови, Гальтон занялся переливанием крови у кроликов разной окраски (черной и белой) (Galton, 1871). Он исходил из предположения, что носители цвета шерсти (пангены) должны быть в крови и что при смешивании крови кроликов разной окраски будут всякие помеси цвета шерсти. Опыты дали отрицательный результат, убедив Гальтона в неверности гипотезы пангенезиса Дарвина. Фактически эти опыты стали первой экспериментальной проверкой наследования приобретаемых признаков, для обоснования которого Дарвин и предложил концепцию пангенезиса.

Закономерным итогом этих опытов стало создание Гальтоном собственной теории наследственности, согласно которой наследственные частицы сосредоточены в половых клетках и почках растений и предопределяют возникновение всех признаков зародыша (Galton, 1876). Но на построение зародыша идет лишь малая часть наследственного вещества, а остальная в покоящемся состоянии переходит в его половые клетки и предопределяет образование следующих поколений. Гальтон рисовал образ массы наследственного вещества, скрытой в половых клетках, подобно корневищу многолетних растений, дающему из года в год начало новым побегам, отмирающим ежегодно. Очевидно, эта гипотеза, названная впоследствии «теорией корня», в какой-то степени предвосхищала идею Вейсмана о «зародышевом пути». В результате уже в середине 1870-х гг. Гальтон полностью отказался от ламаркистских принципов прямого влияния среды и наследования приобретенных признаков. Не принял он, однако, и концепцию постоянного изменения вида под действием естественного отбора. По его мнению, вид в течение долгого времени остается неизменным, а эволюционирует путем периодических скачков.

Для теории естественного отбора большое значение имели работы Гальтона в области биометрии. Он предложил первый способ точного измерения величины корреляции и разработал графический способ корреляции количественных признаков (Galton, 1889). Введя понятия «корреляции» и «коэффициента корреляции»

в биологическую статистику, Гальтон разработал корреляционный анализ, обосновал «закон регрессии» и «закон анцестральной наследственности», позволившие определить степень передачи таких свойств, как рост, размер, вес и т. д. Этим вопросам Гальтон посвятил специальную монографию по теории наследственности (Galton, 1889), подменяя порой биологический смысл эксперимента статистикой и сводя наследственность к корреляции между степенью схожести и степенью родства. Это дало повод для критики его биометрики со стороны первых генетиков, которые подчеркивали значение биологического эксперимента, прежде всего генетического анализа, используя статистику только как метод оценки полученного результата и доказывая реальность дискретных носителей наследственной информации. Но Гальтон на критику не отвечал. За него это с энтузиазмом делали его ученики и последователи, прежде всего К. Пирсон.

Вскоре после смерти А. Уоллеса его ученик и друг Э. Б. Паультон охарактеризовал его как «биолога в тени Дарвина» (Poulton, 1913, p. 347), в то время как на самом деле сооткрыватель теории естественного отбора был не только одним из самых выдающихся натуралистов, но и мыслителем, оказавшим огромное влияние на развитие мировоззрения современного человечества. Трудно сказать, насколько слова Паультона о некоторой недооцененности Уоллеса являются справедливыми. Ведь именно при жизни А. Уоллес был удостоен единственной золотой медали Линнеевского Лондонского общества, названной медалью Дарвина–Уоллеса и учрежденной в честь одновременного зачитывания их с Дарвином статей в 1858 г. Его всегда считали и продолжают считать не только соавтором теории естественного отбора, но и одним из создателей биогеографии, эволюционной систематики, астробиологии, эволюционной антропологии. С его именем многие связывают выделение антропоцена как особой стадии в эволюции живого. Особое место занимал Уоллес в интеллектуальном пространстве России (Levit, Polatayko, 2013; Levit et al., 2013). Его основные труды неоднократно издавались на русском языке. Их активно использовали дарвинисты, антидарвинисты и популяризаторы науки, особенно в дореволюционной России. Многих в его трудах привлекала его отличная от Дарвина позиция в вопросе происхождения человека, а также склонность к спиритизму. Аргументы Уоллеса использовали и для опровержения эволюционного учения, и для укрепления православного богословия.

В любом случае за последнее десятилетие Уоллес не только «вышел» из тени Дарвина, но и стал предметом ряда монографий и десятков статей (Wilson, 2000; Raby, 2001; Shermer, 2002; Camerini, 2002; Infinite... 2002). В 2013 г. в Мексике состоялась конференция, посвященная А. Уоллесу. В том же году вышел специальный выпуск журнала «Теория биологии» — «Альфред Рассел Уоллес (1823–1913): Человек в тени Дарвина». В предисловии редакторы выпуска подчеркнули, что Уоллес был сооснователем не только дарвинизма, но и неodarвинизма А. Вейсмана, а также одним из родоначальников биогеографии, астробиологии и эволюционной антропологии (Kutschera, Hofffeld, 2013). В то же время отмечена его вера в атеистический спиритуализм, из-за чего он нередко путал факты со всякого рода спекуляциями. К тому же, Уоллес пытался как-то совместить селекционизм с финализмом (Smith, 2013).

В отличие от Дарвина Уоллес всегда отрицал идею наследования приобретенных признаков (Wallace, 1858; 1889; 1910). Различались и их взгляды в вопросах

видовых критериев. В то время как Дарвин уверял, что невозможно провести четкое различие между видом и разновидностью, Уоллес сформировал по сути дела биологическую концепцию вида. На базе своих работ в области энтомологии и орнитологии он пришел к выводу, что видом следует признать группу организмов, которая в природных условиях не скрещивается с близкородственными формами, обитающими в том же ареале (Wallace, 1865, p. 12). Вместе с тем он прекрасно понимал, как трудно определить видовой статус у изолированной группы (Wallace, 1870). В серии работ он продемонстрировал, сколь плодотворна комбинация биогеографических и эволюционных исследований при объяснении биоразнообразия целых фаун, миграции которых препятствуют различного рода географические барьеры (Wallace, 1869; 1876; 1880). Наилучшей иллюстрацией этого стала так называемая «линия Уоллеса» — западная граница переходной биогеографической зоны, отделяющей южноазиатскую фауну от австралийской и проходящей между островами Бали и Ломбок, Борнео и Сулавеси. Здесь было показано, как благодаря колебаниям уровня океана и миграциям животных в прошлом можно объяснить различие фаун на разных островах Индонезии.

Уоллес одним из первых принял идею Вейсмана о непрерывности зародышевой плазмы, как и его идеи о том, что, именно перекомбинация наследственных детерминантов при половом размножении является главным поставщиком изменчивости для естественного отбора (Wallace, 1889). В книге «Дарвинизм», опубликованной в 1889 г., он фактически изложил уже версию неодарвинизма с его постулатом о всемогуществе естественного отбора. Немало времени он потратил и на то, чтобы доказать, что ссылки на искусственный отбор мало помогают понять эволюцию, так как селекция domesticiрованных организмов затрагивает второстепенные признаки и легко обратима. В последнее время расхождения между Ч. Дарвином и А. Уоллесом стали предметом нескольких исследований (Fagan, 2007).

По существу английские соратники Дарвина вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» встали на путь переосмысления ряда ключевых положений теории естественного отбора, оказав влияние на подготовку нового синтеза.

3.3. Первые попытки синтеза катастрофизма, эволюционизма и теологии в Англии

Реакция научного сообщества на дарвиновский синтез была весьма неоднозначной. Многие авторитетные ученые не согласились с теорией естественного отбора, подрывавшей прежние парадигмы в биологии (The Cambridge Companion... 2008). Ее противниками выступали крупные палеонтологи (Ж.Л. Агассис, Р. Оуэн) и биологи (Р. Вирхов, П. Флуранс и др.). Немало было тех, кто, защищая идею эволюции, считал себя дарвинистом, хотя не принимал положение о ведущей роли отбора в эволюции, например Т. Гексли в Англии или А. Грей в США. В спорах с антиэволюционистами они не касались вопроса о причинах эволюции, сосредоточившись на доказательствах ее реальности. Креационизм быстро потерял свои позиции в биологии (Ghiselin, 1969; Mayr, 1991). Однако отсутствие знания законов наследственности, связей эволюции с индивидуальным развитием организмов и особенно экспериментальных доказательств естественного отбора послужило основой для роста критического отношения к самому дарвинизму. По мнению Питера Бойлера, в биологии

на самом деле шла «недарвиновская революция» как противоречивый процесс согласования идеи эволюции с доминировавшими парадигмами (Bowler, 1988). Ряд ученых и религиозных мыслителей, вводя идею эволюции в теологическое или телеологическое мировоззрение, считали, что Дарвин неверно указал причины эволюции, и выдвигали собственные концепции. Различия в отношении к дарвинизму обуславливались и национальными традициями (The Darwinian... 1985; The Comparative... 1988; Disseminating... 1999; Die Rezeption... 1995; The Reception... 2008).

Быстро началась дифференциация взглядов внутри самого дарвинизма. В середине 1870-х гг. возникло эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом — так называемый спенсеровский, или геккелевский дарвинизм. Его лидером в Англии был философ Г. Спенсер, который считал, что наследование приобретаемых признаков в ходе прогрессивной эволюции становится более важным фактором, чем отбор. Как реакция на него в 1880-х гг. возник неodarвинизм, горячим сторонником которого в Англии был А. Уоллес, объяснявший все морфофизиологические признаки организмов действием естественного отбора, но допускавший участие некой высшей силы в творении психики и разума человека. Немало было приверженцев различного рода недарвиновских концепций эволюции (неоламаркизм, телеогенез, неокатастрофизм), авторы которых или отвергали реальность естественного отбора, или отводили ему функцию элиминации нежизнеспособных особей и видов (Lightman, 2009).

Однако наибольшую популярность в англоязычном пространстве получили попытки объединить идеи теологии, катастрофизма и эволюционизма, что придало эволюционной мысли в Англии и США по сравнению с континентальной Европой ряд специфических черт, связанных не только с особенностями додарвиновского эволюционизма в этих странах, но и их социальной организацией, а также общекультурными традициями (Gillispie, 1967; 1996; Harris, 1999). Естественнонаучные теории в Англии и Северной Америке в XIX в. несли значительную теологическую нагрузку. Особенно широкое распространение получили идеи «естественной телеологии», согласно которой целевой причиной объясняли не только приспособленность организмов к условиям существования, но и явное их усложнение в ходе сменявших друг друга геологических эпох. Серьезные затруднения, возникшие к середине XIX в. при попытках совместить теологические догматы с данными естествознания, были характерны не только для геологии (Gillispie, 1996), но и для биологии (Richards, 1997). Постепенно назревала необходимость отказа от непосредственного проецирования в науку идеи неограниченного и постоянного вмешательства конечной причины в реальный ход природных процессов. На смену ей постепенно приходят «вторичные причины».

После выхода в свет книги Дарвина быстро выяснилась бесперспективность опровержения идеи эволюции с позиции теологии фундаменталистского толка, т. е. путем буквального толкования Библии. Итоги знаменитого спора епископа Уилберфорса с Гексли показали, насколько уязвимыми оказываются доводы, не подкрепленные научными фактами. Более того, всё прочнее укоренялся тезис, высказанный еще философами Нового времени, о принципиальном различии задач, средств и методов убеждения в религии и науке как специфических областях духовной деятельности человека. Вместе с тем возникло стремление как-то объединить идею эволюции с теологическими представлениями о боге как о первоначальной причине

и цели всей органической эволюции. Для многих это оказалось совсем не трудно, так как креационистский катастрофизм немало сделал для сбора научных фактов и обобщений, в том числе и использованных позднее для обоснования эволюционизма. Достаточно вспомнить труды французских основателей палеонтологии — Ж. Кювье и А. Броньяра.

В авангарде этого духовного движения шли ученые-протестанты из англосаксонского мира, где в течение долгого времени господствовали идеи естественной теологии, экономии природы, баланса видов и т. д., в свою очередь непосредственно связанные с экономическими концепциями А. Смита и Т. Мальтуса о разделении труда и конкуренции как регуляторе развития экономики. Англия и США были наиболее развитыми капиталистическими странами. Поэтому не случайно, что здесь и начались попытки истолковать естественную теологию с эволюционных позиций с использованием моделей экономического развития. При этом не возникало серьезных коллизий между эволюционными и религиозными представлениями отдельных ученых. Оказалось, что, придерживаясь эволюционных взглядов, вполне можно было считать, что: 1) явления и процессы действуют по принципам, установленным в дни Творения и действовавшим впоследствии без всякого вмешательства сверхъестественных сил; 2) время от времени происходит непосредственное вмешательство Творца; 3) все изменения происходят благодаря постоянному воздействию верховной силы (Gray, 1963, p. 130).

Еще ранее к выводу о совместимости естественной теологии с трансмутацией видов стал склоняться Ч. Лайель, который после обсуждения с Дарвином 16 апреля 1856 г. его гипотезы эволюции (McKinney, 1966) в течение нескольких лет многократно обращался к этому вопросу в беседах с С. Миллем, Т. Гексли, Дж. Гукером, С. Карпентером, Ч. Банбэрром и др. (Lyell, 1970), а также в переписке со многими из них в период с 1856 по 1859 г. (Lyell, 1881). Однако отсутствие промежуточных форм и разрывы в ископаемых остатках по-прежнему удерживали его от принятия эволюционизма. Находки археоптерикса и неандертальца существенно поколебали представления Лайеля, которые он отстаивал более 30 лет. Он признал ранее игнорируемые им выводы Ф.-Ш. Шмерлинга и Ж. Буше де Перта о подлинности остатков древнего человека и следов его жизнедеятельности. В книге о геологических доказательствах древности человека (Lyell, 1863) Лайель дал удивительный пример научной честности, признав научную ценность тех идей, против которых он боролся в течение десятков лет. Он счел возможным соединить идею трансформизма видов с естественной теологией.

Однако для многих представителей додарвиновского катастрофизма разрывы в палеонтологической летописи и строгая запрограммированность онтогенеза казались необъяснимыми с позиций борьбы за существование и селекционистских объяснений целесообразности. Идею эволюции со многими оговорками они принимали, но только в рамках прежних теологических представлений. Дарвин оказался Коперником, а не Ньютоном биологии. Его теория встретила многочисленных оппонентов не только в континентальной Европе, но и в англосаксонском мире. Американские эволюционисты всегда обращали меньше внимания на адаптивный характер эволюции.

Авторы многочисленных недарвиновских концепций эволюции руководствовались различными религиозными, методологическими и даже философскими моти-

вами. В трудах каждого из них можно проследить влияние социально-культурной среды, традиций научного сообщества и организаций, семейного воспитания, общения с друзьями, коллегами и т. д. В то же время их эволюционные воззрения определялись прежде всего их отношением к теоретическим парадигмам, сложившимся к тому времени в биологии. Суть каждой из них сводится к следующим положениям: 1) виды неизменны, резко разграничены друг от друга, и каждый вид обладает идеальной сущностью (концепция постоянства видов); 2) существует ограниченное число неизменных «идей», «типов» или «планов строения», а также причин и целей материальных явлений (типологические теории); 3) систематическая близость видов определяется их родственными связями (концепция происхождения видов); 4) новые типы (виды) возникают спонтанно, скачкообразно, без всяких переходов, а периодические обновления флоры и фауны идут за счет «массовых переканок» предшествующих форм (сальтационизм) или глобальных катастроф, освобождавших жизненное пространство для новых групп (неокатастрофизм); 5) виды формируются медленно, постепенно, путем суммации мелких изменений, а их дальнейшая трансформация и дивергенция определяет биологическое разнообразие (градуализм); 6) адаптациогенез идет путем естественного отбора на базе неопределенной, ненаправленной изменчивости (селекционизм); 7) целесообразность является неотъемлемым свойством живого, и адаптациогенез обеспечивается за счет наследования приобретенных признаков, возникающих под прямым влиянием внешней среды, упражнения и неупражнения органов или волевого усилия (механо- и психоломаркизм); 8) эволюция целенаправленна, причем цель выступает и главной причиной эволюции (телеологические эволюционные теории); 9) эволюция, подобно онтогенезу, строго запрограммирована (онтогенетическая парадигма); 10) законы и причины эволюции неизменны (униформизм); 11) законы и причины, действовавшие в прошлом, резко отличаются от современных (катастрофизм); 12) эволюционировали сами законы и причины эволюции (вариалегизм).

Многим участникам недарвиновской эволюции было неясно, как филогенез связан с онтогенезом, а идея эволюции — с запрограммированностью индивидуального развития. Решение этого вопроса оказалось нелегким даже для Т. Гексли, который, по общему признанию историков науки, вплоть до 1868 г. не принимал идею эволюции, хотя яростно защищал Дарвина и выпустил в 1863 г. первую книгу о морфологических, эмбриологических и палеонтологических доказательствах сходства человека и человекообразных обезьян. П. Боулер даже назвал Гексли псеводарвинистом за его приверженность додарвиновским традициям морфологии и эмбриологии (Bowler, 1988, p. 72–77).

Одной из причин, побудивших Ч. Дарвина летом 1844 г. не спешить с публикацией своих взглядов, многие считали выход в свет в том же году анонимной книги «Следы естественной истории творения». Секрет авторства был раскрыт только через 40 лет. Выяснилось, что книга была написана Робертом Чемберсом (1802–1871), известным издателем и публицистом. И вопреки расхожему мнению она пользовалась успехом, выдержав 11 изданий с общим тиражом более 23 000 экземпляров. Суть изложенных в ней взглядов можно свести к нескольким положениям (Chambers, 1844). Во-первых, единственной причиной событий, наблюдаемых в неорганическом и органическом мире, является божественная предопределенность. Она реализуется не через постоянное вмешательство Творца в ход событий, а задана раз

и навсегда в момент творения мира, в который была заложена способность к развитию. Эта способность — таинственный, непознаваемый, непосредственно Богом данный закон, который по отношению к Творцу выступает как вторичная причина. Во-вторых, действие этого закона неизбежно приводит к постепенному усложнению организации живых существ. Чемберс считал возможным говорить не только об общей прогрессивной направленности в появлении различных групп организмов, но и о наличии ряда прогрессивных переходов внутри каждой такой группы. В-третьих, всеобщность прогресса предопределяет наличие переходов между видами. Наконец, в-четвертых, масштабы различий между родственными видами свидетельствуют о том, что прогрессивные изменения совершаются в целом незначительными шагами.

Книга Чемберса вызвала оживленную дискуссию, сравнимую до некоторой степени с развернувшимся позднее обсуждением «Происхождения видов» (см. Ellegard, 1990). Характерно наличие нескольких точек зрения в зависимости от того, какой компонент концепции Чемберса выдвигался на первый план. Дарвин сближал взгляды Р. Чемберса и Ж.-Б. Ламарка и высказывал сомнение в их научной состоятельности. А. Уоллес, напротив, считал, что знакомство с книгой Чемберса, как и с теорией Ламарка, в значительной мере стимулировало его собственный интерес к проблеме постепенной трансформации видов (Wallace, 1905, p. 255, 362). Р. Оуэн также в целом сочувственно отнесся к взглядам Чемберса, но уже по другим основаниям, отметив в своем письме к нему, что «открытие всеобщих вторичных причин, ответственных за появление организованных существ на этой планете, должно не только быть приветствуемо, но в нем, вероятно, состоит конечная цель лучших анатомов и физиологов» (Owen, 1894, p. 249–250). В то же время он критиковал Чемберса за использование данных эмбриологии для обоснования вывода о внезапном порождении одних видов другими (Owen, 1860).

Гексли же отрицательно встретил появление работы Чемберса. Он писал: первое знакомство с ней «если и произвело на меня какое-то влияние, то скорее настроило против эволюции» (Huxley, 1887, p. 192). Позднее он опубликовал разгромную рецензию на 10-е издание «Следов творения», рассматривая его как ярчайший пример псевдонаучного теоретизирования (Huxley, 1854). Гексли не мог принять выкладки о законе развития как о надприродной сущности; для него предпочтительнее была скептическая позиция относительно возможностей познания эволюции. С утверждением о том, что всякое появление в геологических отложениях представителей нового крупного таксона «есть неопровержимое доказательство нового и отдельного акта творения», выступили геологи Р. Мурчисон (Murchison, 1854) и А. Седжвик (Sedgwick, 1845). Но наиболее отчетливо сформулировал противоречие, возникшее в связи с концепцией Чемберса, У. Уэвелл: «либо мы должны принять доктрину трансмутации видов и допустить, что виды из одной геологической эпохи преобразуются в виды, представленные в другой, под влиянием долговременного действия естественных причин, либо напротив мы должны верить в множество последовательных актов творения и исчезновения видов, актов, которые правильно было бы назвать чудесными» (Whewell, 1847, p. 624). Сам Уэвелл предпочитал верить в чудо.

Р. Оуэн, принимая положение Чемберса о том, что смена одних организмов другими в ходе геологической истории и постепенное их усложнение подчинены

не прямому вмешательству творческой силы, а «вторичным причинам», испытывал затруднения в понимании характера их действия. Во втором издании книги «Палеонтология, или Систематический обзор вымерших животных и их геологических отношений» (Owen, 1860) Оуэн предложил собственную версию проблемы вымирания и возникновения видов, уверяя при этом, что «о проблеме вымирания видов может быть сказано очень немного, еще более загадочным является их появление» (Ibid, p. 397–398). Ограничивая роль человека в процессе вымирания видов, Оуэн полагает, что разумнее обратить внимание на постепенное изменение условий существования как на основную причину их исчезновения.

Конечной причиной вымирания видов для него было отсутствие достаточно внутреннего потенциала изменчивости. Подобная трактовка феномена вымирания видов служит основой для понимания причин их изменения. Трансформация видов есть, по его мнению, результат точно такого же взаимодействия внутренних и внешних факторов, причем первым принадлежит главенствующая роль. И хотя процесс возникновения нового вида недоступен непосредственному наблюдению, верить в его реальность заставляет единство плана строения, свойственное различным группам, сходство эмбриональных стадий развития высших организмов с взрослыми особями низших организмов и, наконец, данные палеонтологии, свидетельствующие о последовательном появлении всё новых видов, об их ограниченном во времени существовании и вымирании. Эти же данные свидетельствуют, по Оуэну, в пользу признания постоянного действия «вторичной творческой силы», обуславливающей замену одних видов другими (Ibid, p. 407).

Надприродная сущность этой творческой силы не вызывала у Р. Оуэна сомнений, так как попытки найти ее естественный аналог, действующий столь же постоянно и неизменно, осуществленные в рамках униформизма, неминуемо приводили к допущению вторичного возникновения одних и тех же видов, что было характерно в частности для Ч. Лайеля. Между тем этому противоречили данные палеонтологии. «С таким же успехом можно встретить живого ихтиозавра в современном Тихом океане, с каким современного кита в виде ископаемой формы из лиаса¹», — замечает в связи с этим Оуэн (Ibid, p. 411). Отказываясь от такого понимания, Оуэн в качестве единственного конечного объяснения самих вторичных причин называет Великую Причину, т. е. божество, постоянная манифестация активности которого и вызывает трансформацию видов (Ibid, p. 412–413).

В 1868 г. в третьем томе «Зоологии позвоночных», вышедшем уже после главной книги Ч. Дарвина, Оуэн предложил новую редакцию своих взглядов. Среди интересовавших его на протяжении многих лет вопросов он выделил следующие: «Единство плана или конечная цель как руководящее условие органического развития? Серии видов — непрерывные или разделенные промежутками? Вымирание — катастрофическое или нет?» (Owen, 1868, p. 787).

Разрабатывая теорию архетипа, он пришел к «отрицанию принципа непосредственного вмешательства Творца в процессы природы или чудесного Творения и к признанию естественного закона вторичной причины, под руководством которого

¹ Устаревшее название одного из геологических периодов, для которого было характерно образование отложений слоев преимущественно из красного мергеля, красного песчаника, соли и гипса.

виды возникают в должной последовательности и прогрессивно» (Ibid, p. 789). Анализ палеонтологических данных, в частности обширного ряда от палеотериума до современной лошади, убедил его в том, что переходы между отдельными видами «должны быть внезапными и значительными: это противоречит идее о медленности и постепенности трансмутации видов. Он показывает также, что виды могут возникать независимо от действия какой бы то ни было внешней причины» (Ibid, p. 795).

Вымирание видов, напротив, совершается в целом медленно и постепенно под влиянием охарактеризованного Дарвином процесса борьбы за существование в изменяющихся условиях среды. Ошибка Дарвина состоит лишь в том, что он пытается распространить действие этой силы и на возникновение видов, а не только на их вымирание (Ibid, p. 797–798). Истинной же и единственной причиной, вызывающей возникновение новых видов, является, по Оуэну, «закон деривации» или уклонения от предкового вида, — этот термин кажется ему более предпочтительным, чем эволюция.

Оуэн отвергает как дарвиновское, так и ламарковское объяснение причин развития органического мира. В соответствии с гипотезой деривации изменения вначале охватывают структурные признаки живых организмов, изменения в поведении и привычках обнаруживаются гораздо позднее. В целом же «соответствующий определенной цели ход развития и изменения, корреляции и взаимозависимости, демонстрирующий разумную Волю, определенным же образом выражается в последовательности рас, равно как в организации и развитии особи. Поколения изменяются не случайно, не в любом направлении, но предустановленными, определенными и согласованными путями» (Ibid, p. 808).

Следует отметить чрезвычайную запутанность изложения гипотезы Оуэна. В этом отношении справедлив Дарвин, отметивший, что отдельные работы Оуэна являются «малопонятными и трудно между собою примиримыми» (Дарвин, 2001, с. 17). Тем не менее, именно гипотеза деривации в том виде, который она приобрела в 1868 г., была одной из первых попыток не только превратить трансформистскую теорию в эволюционную концепцию, но и синтезировать теологию, сальтационизм и дарвинизм. На примере этого превращения хорошо видно, что для совмещения идеи действительного развития органического мира с допущением его предопределенности в духе божественной предначертанности не было иного пути, кроме признания скачкообразности этого процесса. Важно отметить, что для многих эволюционистов последующего времени восприятие эволюционизма шло скорее благодаря учению Оуэна об архетипе, а не дарвиновской гипотезе естественного отбора (Ruse, 1999, p. 72). К такому же выводу пришли многие современные биологи — эволюционисты и историки науки. А. Десмонд, С. Гоулд, Д. Освопат, Р. Ричардс единодушно подчеркивали громадный вклад Оуэна в теорию архетипа позвоночных. М. Рупке посвятил ему два фундаментальных труда (Rupke, 1994; 2009). Благодаря ему, а также Хр. Косансу (Cosans, 2009) ушли в прошлое представления об Оуэне как о неудачливом оппоненте Т. Гексли. Вновь стало ясно, почему его уже в 1850-х гг. называли английским Кювье. Недавно было выпущено факсимильное издание книги Р. Оуэна «О природе конечностей» (Owen, 2007), где впервые была в целостном виде изложена теория архетипов.

Следующий шаг в направлении недарвиновского синтеза сделал С. Майварт. Его книга «О порождении видов» (Mivart, 1871) стала первым полным сводом воз-

ражений против теории естественного отбора Дарвина с позиций эволюционизма. Корни его отрицательного отношения к концепции Дарвина следует, видимо, искать в религиозном мировоззрении, убежденным сторонником и защитником которого он являлся. Однако было бы неверно считать его просто ортодоксом религиозных догм. Ему было свойственно стремление согласовать религию и данные естествознания. На этом пути он полностью соглашался с руководством католической церкви. За шесть недель до смерти почетный доктор теологии был отлучен от церкви. Однако до этого ничто не предвещало такого трагического для Майварта финала.

Заголовок, который он дал своему труду, — «On the Genesis of Species» — явно перекликается с английским названием первой книги Ветхого завета — «Книги Бытия» — «The Genesis». В ней рассказывается о сотворении мира и живых существ. Майварт был убежден, что быстрое распространение эволюционного подхода «не должно никого встревожить, так как эта теория, вне всякого сомнения, полностью согласуется со строгой и наиболее ортодоксальной христианской теологией» (Ibid, p. 5). Отмечая растущую популярность дарвинизма, Майварт указывал, что новое учение позволяет удовлетворительно объяснить целый ряд явлений: особенности географического распространения видов животных и растений, специфику островной флоры и фауны по сравнению с континентальной, причину существования и сохранения рудиментарных органов, строение гомологичных органов у разных видов организмов, некоторые случаи мимикрии. Поэтому «вне зависимости от того, истинна или ложна эта теория, все истинные ценители естественных наук должны испытывать чувство глубокой благодарности Дарвину и Уоллесу, исходя из ее несомненной полезности. Но полезность теории ни в коем случае не предполагает ее истинности» (Ibid, p. 11).

Столь же неверно было бы считать теорию истинной только потому, что она оперирует такими простыми и понятными причинами, как борьба за существование и естественный отбор. Достаточно вспомнить, замечал Майварт, насколько привлекательны были в свое время для широкой публики гидропатия и френология, с легкостью и достаточно просто объясняющие сложнейшие явления. Между тем легко показать, что существует ряд вопросов, которые трудно разрешить исходя из теории естественного отбора. Даже «a priori ясно, что изменчивость подчиняется некоторому закону и, следовательно, естественный отбор сам по себе должен быть подчинен более общему закону; автор убежден также, что a posteriori очевидно, что действие естественного отбора, по крайней мере, дополняется и усиливается действием какой-то другой причины» (Ibid, p. 22–23). Для доказательства этого тезиса Майварт формулирует следующие положения, которые он намерен рассмотреть: «Что естественный отбор не может объяснить существование начальных стадий полезных органов. Что он противоречит существованию сходных по строению органов различного происхождения. Что есть основания рассматривать различия между видами как внезапно, а не постепенно возникшие. Что до сих пор сохраняет силу утверждение о пределах изменчивости, хотя и различных для разных видов. Что в ископаемом состоянии отсутствуют переходные формы, которые должны были бы наличествовать. Что некоторые особенности географического распространения усиливают другие затруднения. Что до сих пор не разрешены затруднения, проистекающие из физиологических различий между расами и видами. Что в органическом мире

существует множество явлений, которые естественный отбор вообще не объясняет, но понимание которых, если оно возможно, может пролить свет на возникновение видов» (Ibid, p. 24–25).

Таким образом, Майварт отвергал не эволюционное объяснение вообще, а лишь предложенное Дарвином. Он не ограничивался, как многие критики до него, разрозненными контраргументами, а стремился привести их в систему, доказывая, что естественный отбор не может объяснить начальных стадий полезных особенностей строения, так как если признать справедливость утверждения Дарвина о накоплении мелких изменений, то начальные стадии развития полезного признака не обладают приспособительной ценностью, делающей их объектом действия естественного отбора. Если первоначальные изменения незначительны, то отбор не может их суммировать в нечто большее, чем они есть. Допуская дарвиновскую неопределенную изменчивость, идущую по всем направлениям, приходится признать, что незначительные изменения нейтрализуют друг друга. Майварт приводит в поддержку своего мнения достаточно большое число примеров, показывая, что трудно понять образование удлиненной шеи жирафа, строение цедающего аппарата у усатых китов, перемещение глаз на одну сторону тела у камбал, развитие млечных желез у сумчатых и млекопитающих, если в качестве исходных рассматривать незначительные по масштабу и не направленные определенным образом индивидуальные различия организмов. Об этом же свидетельствует, по его мнению, и совершенство покровительственных форм и окрасок у многих видов насекомых.

Столь же непонятно, как постепенно могли образоваться такие признаки, как «погремушка» гремучих змей или капюшон кобры, которые с точки зрения естественного отбора не только не полезны, но, наоборот, вредны, так как отпугивают потенциальную жертву этих хищников. Чтобы избежать такого рода трудностей, остается только один путь — допустить, что исходная изменчивость носила определенный характер и была достаточно резко выражена. Тем самым, полагал Майварт, мы с необходимостью приходим к выводу, что существуют непознанные еще естественные законы, действие которых не учитывается в теории естественного отбора. Точно так же заставляет сомневаться в вездесущности естественного отбора конвергентное сходство или, как называет его Майварт, существование у представителей различных групп организмов сходных структур и органов. Майварт согласен с тем, что теория естественного отбора удовлетворительно объясняет многообразие приспособлений для выполнения одной и той же функции у организмов, не связанных близким родством. Таковы, например, многочисленные приспособления для полета и парения у насекомых, рептилий, рыб, птиц и млекопитающих. По его мнению, трудно понять, как в результате отбора случайных, ненаправленных и незначительных изменений у таких неродственных организмов, как, например, собака и сумчатый волк, оказываются удивительно сходными моляры или же как достигается значительное сходство челюстного аппарата некоторых африканских насекомоядных млекопитающих и австралийских сумчатых. Непонятно и сходство в строении скелета вымерших морских рептилий, в частности ихтиозавров, и современных китообразных. Число подобных примеров, приводимых Майвартом, довольно велико. Широкое распространение явлений конвергенции, по его мнению, свидетельствует о наличии у организмов тенденции изменяться во вполне определенном направлении, контролируемом особым законом или законами.

Эти соображения побуждают Майварта рассмотреть специально вопрос о характере возникновения нового вида во времени. Предложенное им решение в корне отличается от дарвиновского: «Новые виды время от времени внезапно обнаруживают себя в результате сразу происходящих модификаций (столь же значительных по степени, как те, которые отличают гиппариона от лошади), в интервалах между такими модификациями виды остаются стабильными: под стабильным их существованием понимается наличие только малых вариаций в различных направлениях, подобных осцилляции в стабильном равновесии» (Ibid, p. 109). Заимствуя у Дарвина изрядное число примеров о резких наследственных отклонениях в строении растительных и животных организмов при введении их в культуру, Майварт отмечал: «...значительные модификации могут развиваться либо под воздействием условий существования, либо под влиянием таинственных внутренних причин» (Ibid, p. 115).

В качестве одного из таких примеров он рассмотрел происхождение крыла птиц. Скелет крыла сравнительно со скелетом конечностей наземных позвоночных организован значительно проще. Представить себе постепенную адаптивную редукцию числа костей в конечности наземных организмов трудно. Проще допустить, что крыло было образовано в результате резкой и глубокой перестройки плавника морских рептилий, число костей в котором также редуцировано.

В пользу внезапного образования видов приводятся и другие доводы. Так, «если принять гипотезу постепенных и незначительных модификаций, то последовательность организмов на этой планете должна явиться в виде прогресса от более общих к более специализированным формам, нет сомнения в том, что мы наблюдаем это в значительном числе случаев. Однако нельзя отрицать, что некоторые из сравнительно недавно вымерших организмов обладают более генерализованным строением, чем формы, им предшествовавшие, а среди последних могут быть наиболее специализированные из существовавших когда-либо существ» (Ibid, p. 123). Трудно отрицать, например, что по степени дифференциации зубного аппарата махайродус превосходит любого современного плотоядного хищника. Процесс перехода от одной видовой формы к другой может быть уподоблен движению многогранного сфероида, помещенного на плоскость. Приведенный в движение, он переходит из одного состояния равновесия в другое, последовательно замирая на каждой из своих граней. Поэтому основной своей задачей Майварт считал доказательство того, что «образование новых видов происходит по определенным направлениям, в соответствии с законами, но не путем совершенно незначительных, неопределенных и случайных изменений» (Ibid, p. 143).

Окончательный вывод Майварта звучит следующим образом: «новые формы животной жизни всех степеней сложности возникают время от времени с относительной внезапностью, эволюционируя в соответствии с законами, отчасти опирающимися на внешние условия, отчасти на внутренние — подобные внутренним условиям кристаллического роста» (Ibid, p. 162).

Таким образом, согласно Майварту, эволюция живого должна совершаться путем относительно быстрых и значительных по масштабу переходов одних видов в другие. Переходы эти должны к тому же быть направленными и подчиняться действию строгих законов, но не такой случайным образом оперирующей силы, как естественный отбор. Среди выделяемых им законов внешних и внутренних условий развития «внутренняя сила является более сильным, может быть, главным,

детерминирующим агентом», а законы внешних условий могут лишь усилить или ослабить ее влияние, чем и объясняется чередование в геологической истории Земли периодов интенсивности видообразования. Одну из относительно спокойных стадий мы наблюдаем в настоящее время. Внутренний закон обеспечивает гармоничность новых форм. Наследственность преобразуется таким образом, что новое поколение существенным образом отличается от родительских форм и оказывается идеально приспособленным к отличным от прародительских условиям существования. Подобная согласованность и гармоничность перестройки организации живых существ может быть понята только в том случае, если законы эволюции, как внутренние, так и внешние, являются проявлением творческой воли высшего начала, главенствующего над природой.

В концепции Майварта нашел завершенное воплощение теологический катастрофизм, прошедший в своем развитии стадию трансформистской гипотезы и превратившийся в эволюционную концепцию. Его работа — исчерпывающий синтез теологии, номогенеза и сальтационизма в последарвиновский период. Развивать ее дальше в том же направлении невозможно, так как она исчерпала свои возможности. Но большая часть аргументов, приведенных им против теории естественного отбора, используется и по сей день.

3.4. Эволюционный синтез Г. Спенсера

Особое место в интеллектуальном сообществе Европы занимал Г. Спенсер — автор очень популярной синтетической философии, в которой он в рамках единой системы пытался осветить разные аспекты развития природы и общества. Сейчас его труды редко цитируются, и за последние годы вышло лишь несколько работ, посвященных жизни и творчеству Г. Спенсера (Beck, 2005; Francis, 2007), но еще недавно он считался одним из родоначальников эволюционизма, и его взгляды детально анализировались в сотнях книг и статей. И, вероятно, можно согласиться с Ричардом Мильнером в том, что во времена Дарвина он был не менее, а скорее более известен в англоязычном мире, чем автор теории естественного отбора (Milner, 2009, p. 356). Мильнер объяснял это тем, что публику всегда больше интересует, как наука поможет решению проблем голода, бедности, индустриализации, войн и поднятия уровня жизни, а не то, как можно объяснить происхождение вьюрков на Галапагосском архипелаге или ископаемых ленивцев.

Но вряд ли этим вызвано забвение в истории биологии того, кого в конце XIX в. считали величайшим западным философом эволюционизма. Скорее, ему не могли простить, что автор определения естественного отбора (*survival of the fittest*) в полемике с А. Вейсманом заявил о недостаточности естественного отбора (Спенсер, 1894). Неодарвинисты записали Спенсера в ренегаты, причислили к механоламаркистам, а его труды постарались забыть. Вместе с тем по ряду вопросов эволюции живого Спенсер высказал немало чрезвычайно ценных мыслей, многие из которых не потеряли своего значения в наши дни (Колчинский, 1972; Завадский, Колчинский, 1977, с. 167). Как справедливо отметил К.М. Завадский (1973), приходится удивляться обилию в работах Г. Спенсера, прежде всего в его фундаментальной монографии «Основания биологии» (Спенсер, 1870), мыслей и идей, получивших признание и развитие буквально в наши дни. Это идеи о неразрывности формы

и функции, об усилении в ходе эволюции интеграции отдельных организмов и «целых агрегатов живых существ» (лишайниковый симбиоз, симбиоз губок или червей с водорослями, отношения насекомых с цветковыми растениями и т. д.) (Спенсер, 1870, с. 230–234). Именно Спенсер дал определение естественного отбора как выживания наиболее приспособленного, признаваемое каноническим вплоть до момента возникновения СТЭ. С его именем связано и укоренение современного использования термина «эволюция» в значении исторического развития живого. Он впервые высказал идею об «эволюции эволюции», в которой учитывались и изменения форм и функции естественного отбора.

В работах Спенсера отмечалось, что такие факторы, как колебание численности вида, т. е. волны жизни и уровень плодовитости, подчинены действию естественного отбора и сами являются результатами эволюции. Если существует «избыточная плодовитость», то через перенаселение возникает отбор на снижение плодовитости и тем самым временно устраняется дисгармония, возникшая между численностью вида, его плодовитостью и смертностью. При низкой степени организации особи смертность очень велика, так как организм еще слабо сопротивляется совокупности неблагоприятных условий. В этих условиях высокая плодовитость компенсирует высокую смертность из-за несовершенства организации индивида. Практически Спенсер первым дал основные характеристики К-отбора и r-отбора как различных стратегий размножения и выживания организмов в зависимости от уровня их организации и приспособленности. Высокая плодовитость, по Спенсеру, всегда связана с примитивной организацией, часто с малыми размерами тела и краткостью срока жизни особи: существует противоречие между плодовитостью и энергетическими затратами на развитие особи, между плодовитостью и двигательной активностью организма. Спенсер обратил внимание, что в процессе эволюции от низших форм жизни к высшим наблюдается колоссальное уменьшение плодовитости, что у максимально интегрированных и дифференцированных организмов резко возрастает способность к самосохранению и соответственно падает плодовитость.

К важным положениям следует отнести мысль Спенсера о неуклонном возрастании влияния биотических факторов на эволюционный процесс. Он считал, что на начальных этапах истории органического мира изменения в сочетаниях внешних абиотических факторов (астрономических, климатических и геологических) были единственными факторами эволюционных преобразований. С усложнением организмов и с возрастанием разнообразия живой природы абиотические факторы оказывают все меньшее влияние на ход эволюции, и соответственно взаимодействия между биотическими факторами превращаются в главные и единственные движущие силы эволюции (Спенсер, 1870, с. 350–351).

За семь лет до публикации «Происхождения видов» Ч. Дарвина Спенсер опубликовал статью «Гипотеза развития», в которой доказывал эволюцию живого как важный этап космической прогрессивной эволюции, связанной с интеграцией материи и переходом ее из состояния бессвязной однородности в определенную, связную разнородность. Согласно Спенсеру, живые существа, как и все вещи, имеют общее происхождение, и через наследование черт, приобретенных в процессе адаптации к окружающей среде, происходит их дифференциация. В конечном итоге всякая вещь стремится достигнуть состояния полной адаптированности к своему окружению, однако такое состояние неустойчиво. Поэтому последняя ступень

в эволюции — не что иное, как первая ступень в процессе нового цикла. Признавая приспособительный характер эволюции как процесса уравнивания организмов со средой, Спенсер вместе с тем отмечал принципиальную недостижимость полного равновесия.

Если в первых работах по эволюции живого Спенсер в основном опирался на телеологические и механистические компоненты эволюционных представлений Ж.-Б. Ламарка и К.Э. фон Бэра, то впоследствии в свой синтез он включил естественный отбор как главный фактор на низших стадиях эволюции. С возрастанием же активности и целостности организмов отбор, по Спенсеру, превратился в элиминирующий фактор, поддерживающий общую жизнеспособность организмов и удаляющий нежизнеспособных особей. Творческая же роль в эволюции переходила к наследованию приобретенных признаков, а также к упражнению и неупражнению органов.

Таким образом, попытка Г. Спенсера синтезировать классический дарвинизм и механоламаркизм стала источником ряда оригинальных идей, плодотворность которых стала очевидной лишь недавно.

3.5. Креационизм, неоламаркизм и неокатастрофизм в американском эволюционизме второй половины XIX — начале XX в.

В момент утверждения идеи эволюции научное сообщество в Северной Америке еще только вступило в завершающую стадию своего формирования. Оно было свободно от интеллектуальной традиции, связанной с обсуждением вопросов, порожденных коллизиями 'катастрофизм—униформизм', 'градуализм—сальтационизм', 'типологизм—трансформизм' и т.п. К тому времени в науке практически была разрешена дилемма 'эволюционизм—креационизм'. Последний в той или иной степени впитал в себя эволюционную составляющую. Показательно, что Ж.Л. Агассис, внесший значительный вклад в развитие зоологии и палеонтологии в Америке, не имел здесь учеников, разделявших его антиэволюционные взгляды, в то время как ранее в Европе ему удалось создать такую школу. Наконец, научное сообщество Америки испытывало, если можно так сказать, весьма ощутимый «теологический прессинг». Он объясним тем, что формирование новой социальной общности — американского народа, объединившего в себе представителей многих конфессий, сопровождалось широким обсуждением вопросов, казалось бы, чисто религиозного характера, но влиявших и на обсуждение проблем науки. Характерно, например, что антидарвиновская работа С. Майварта, часто оцениваемая в Европе как своеобразное порождение ортодоксального католицизма, никогда не рассматривалась в таком плане в Америке. В условиях складывавшейся мировоззренческой религиозной системы — фундаментализма — обсуждение многих проблем науки о живом часто приобретало спиритуалистический оттенок.

Вместе с тем широкое распространение получили попытки как-то соединить духовное начало с действием селективных сил. В этих условиях противники эволюционизма хотя и наделали немало шума, вскоре оказались в явном меньшинстве в американском биологическом сообществе (Numbers, 1992; 1998). Среди протестантов всё чаще стали встречаться попытки как-то соединить библейский креационизм с эволюционной концепцией (Livingstone, Nol, 2000). При этом дарвиновская

теория вызывала существенные изменения в их вере в духовную уникальность человека и американцев как Богом избранной нации.

На восприятие дарвинизма в США значительное влияние оказывали грандиозные социальные и экономические изменения, связанные с ускоренной индустриализацией, капитализацией, нарастанием классовых различий, а также с массовой миграцией католиков и евреев из Европы. Всё это угрожало позиции англосаксонской протестантской элиты. Многие из них находили утешение в эволюционной концепции Г. Спенсера, которую воспринимали как вариант ламаркистской концепции об эволюции как целенаправленном, прогрессивном процессе. Подобные умонастроения нашли отражение в эстетических взглядах и произведениях многих американских художников и писателей.

Вместе с тем именно в США зародилось фундаменталистское движение, сторонники которого попытались доказать библейский креационизм при помощи данных современной науки. Как показано в десятитомной книге «Креационизм в Америке XX века», до начала 1960-х гг. фундаменталисты составляли в Америке ничтожное меньшинство (Creationism in... 1995). Позднее они явно активизировались, их общества насчитывают десятки миллионов человек. Однако им противостоят многочисленные антиклерикальные сообщества типа Общества гуманистов, Международного этического союза, отстаивающие свободомыслие и атеизм.

Распространение эволюционной идеи в американской биологии в значительной степени было связано с расцветом палеонтологических исследований и их популярностью в обществе. Здесь прочные позиции имело и учение Ч. Лайеля, а наиболее видные американские эволюционисты того времени — А. Гайетт, Э. Коп, О. Марш, Г. Осборн — были палеонтологами. Своеобразным исключением в этом ряду был только ботаник А. Грей. К оценке его взглядов обратимся вначале, чтобы лучше понять тот научный контекст, в рамках которого развивался американский эволюционизм.

Грей принадлежал к лидерам американского научного сообщества, внесшим весомый вклад в развитие ботанико-географических исследований. Однако в историю науки он вошел главным образом как ревностный пропагандист дарвинизма. Привычной стала оценка его как «американского Гексли», — очевидно, потому, что творчество последнего и особенно общественная деятельность несравненно лучше изучены. Труды же самого Грея обстоятельно рассмотрены только А. Дюпре (Dupree, 1959), который подготовил переиздание книги Грея «Дарвиниана», впервые увидевшей свет в 1876 г. (Gray, 1963). О содержании работы красноречиво говорит ее название. Грей объединил в ней публикации по проблемам эволюции, которые считал наиболее существенными. Хронологически они распадаются на два временных отрезка: 1860–1863 и 1872–1875 гг. И это не случайно. Первый период связан с началом обсуждения «Происхождения видов» Дарвина, второй же — со временем, когда критическое отношение к теории естественного отбора возобладало в американском эволюционизме.

Грей был чрезвычайно близок в понимании органической эволюции к Дарвину. Именно Грею Дарвин изложил в сжатом виде основные положения своей теории. Это письмо, датированное 5 сентября 1857 г., служило документом для доказательства его приоритета в разработке концепции естественного отбора. Впервые к вопросам дарвинизма Грей обратился вскоре после выхода в свет книги Дарвина.

8 марта 1860 г. в Бостонском научном клубе он прочитал доклад, посвященный аксиоме «*Natura non facit saltus*» (см. подробнее: Dupree, 1959, p. 285). Хотя доклад не был опубликован, высказанные в нем мысли Грей использовал в выступлении на специальном собрании Американской академии наук, состоявшемся 27 марта того же года и посвященном обсуждению дарвиновской теории отбора. Только двое из ораторов — Агассис и Грей — были биологами. Кроме них выступили профессор философии и богословия Гарвардского университета Ф. Боуэн и профессор права Т. Парсонс. Агассис и Боуэн отстаивали идею абсолютной устойчивости видовых признаков, полагая, что индивидуальные отличия либо поглощаются при скрещивании, либо в случае резкой выраженности влекут смерть организмов. Следовательно, невозможен постепенный переход от одного вида к другому — он может осуществиться только как разовое событие под контролем первичных причин.

Парсонс придерживался иной точки зрения. Он пытался осуществить своего рода синтез идей Агассиса и Дарвина, допустив возможность образования одних видов из других в результате внезапных и масштабных отклонений, подобных уродствам. Они могут явиться результатом воздействия каких-то неизвестных факторов, стимулирующих изменчивость, на оплодотворенную яйцеклетку. Так, например, волчица, гиена или лисица могут выносить и произвести на свет щенка собаки. Грей решительно возражал против такой интерпретации трансформизма, отстаивая принцип постепенности перехода от одного вида к другому. Одновременно он выражал сомнения в дарвиновской трактовке неопределенной изменчивости как основного материального источника эволюции. Он полагал, что и причины изменчивости, и ее границы предустановлены, а не являются случайными. Это расхождение казалось Грею важным, но не настолько, чтобы не согласиться с Дарвином в основных выводах. Сам же Дарвин относился к разногласиям иначе, отметив в письме к Грею от 5 июня 1861 г.: «предначертанное изменение, как мне кажется, делает излишним мое божество, “естественный отбор”» (1950, с. 49–50).

Характерно, что в обзоре «Происхождения видов», опубликованном в 1860 г., Грей прибегает к сравнению идей Дарвина, Агассиса и Ламарка. Он, с одной стороны, подчеркивает, что «теория Агассиса истолковывает возникновение видов и их современное распределение по земной поверхности как совершенно неисторические и совершенно сверхъестественные события, теория же Дарвина — как исторические и совершенно естественные события» (Gray, 1963, p. 11). Дарвин же развитие органического мира рассматривает с научных позиций. В этом плане он преодолевает недостатки, присущие взглядам Ламарка, который «принимал отчасти фантастические, отчасти ложные причины» (Ibid, p. 19). В целом же «естественный отбор, объясняя факты, объясняет к тому же многие такие их совокупности, которые нельзя объяснить с помощью тысячекратно повторяемых независимых актов творения, но можно лишь превратить их в еще более таинственные» (Ibid, p. 49). Однако Грей не только воспроизводил выводы Дарвина — он стремился их уточнить. В серии статей, опубликованных в том же 1860 г., он пытается доказать совместимость теории естественного отбора с теистическим мировоззрением. Внутривидовая изменчивость не имеет, по его мнению, случайного и ненаправленного характера; напротив, она ограничена и направлена действием вторичных причин. И постепенность соответственно не означает абсолютно непрерывных переходов. Здесь видно, что уступка теизму в форме признания целевых причин в эволюционном процессе,

в конечном счете, оказалась безразлична для истолкования вопроса о характере развития живого даже у сторонников дарвинизма.

Грей и позднее сохраняет верность этой точке зрения. В 1874 г. он по-прежнему задает вопрос: «Были ли многочисленные формы живых организмов прошлого и настоящего созданы посредством множества специальных актов творения в различные эпохи? Или же они возникли под воздействием причин столь же естественных, как размножение и рождение и не более того, путем вариаций и преобразования предшествующих видов в последующие?» (Ibid, p. 224). Дилемма ‘катастрофизм–градуализм’ всё еще осмысливается здесь Греем как антиномия ‘креационизм–эволюционизм’. Он словно бы не замечает, что эволюционизм 1870-х гг. — это зачастую сальтационистский эволюционизм, а креационизм вообще уже утратил право на существование. Это тем более странно, что Грей специально рассматривал работы, в которых данная концепция усиленно пропагандировалась, в частности книги Дж. У. Доусона и Д. Ле Конта (Ibid, p. 203–206, 216–218). Оставляя в стороне вопрос о реальности скачкообразных изменений живого, Грей отмечает, что приверженность данных авторов религиозным принципам носит радикальный характер. Доусона она даже заставляет сбиться с пути, которого должен придерживаться истинный ученый.

Грей, пожалуй, был единственным, кто старался совместить в рамках науки селекционизм с верой в религиозные догматы. Он принимает тезис Вольтера о том, что если даже Бога нет, то его стоит придумать. По его мнению, «всегда было можно и всегда будет можно придерживаться атеистического взгляда на Природу, но гораздо разумнее принять взгляд теистический, он единственно реален с точки зрения науки и философии» (Ibid, p. 206).

Грей как сторонник постепенности и медленности преобразований органического мира противостоял не столько креационистскому катастрофизму минувших дней, сколько подходу к решению вопросов теории эволюции с позиций неоламаркизма, который получил широкое распространение среди американских биологов во второй половине XIX в. Его крупнейшими представителями были А. Гайетт и Э. Коп, превратившие ламаркизм в знамя антидарвинизма, в удобную платформу, объединившую различных противников естественного отбора. Алфрей Гайетт был звездой первой величины в палеонтологии беспозвоночных, особенно головоногих. Он был основателем и редактором «The American Naturalist» — первого американского журнала в области биологии, а также одним из инициаторов и первым президентом Американского общества естествоиспытателей. В отличие от Гайетта Коп прославил себя, прежде всего, в области палеонтологии позвоночных, особенно ископаемых динозавров, а также установлением нескольких закономерностей макроэволюции, названных его именем (Osborn, 1931; Davidson, 1997; Wallace, 1999).

Возникновение неоламаркизма как направления эволюционной мысли связывают либо с докладом «О параллелизме между различными стадиями жизни индивида и таковыми у всей группы моллюсков отряда Tetrabranchiata», прочитанным А. Гайеттом в 1866 г. (Hyatt, 1866–1867) в Бостонском обществе естественной истории, либо с опубликованной практически одновременно статьей Э. Копы «Возникновение родов» (Cope, 1868). Оба выступления имели далеко идущие последствия, так как благодаря им «неоламаркизм в различных формах получил широкое распространение сначала среди американских, а затем и среди европейских

палеонтологов» (Степанов, 1988, с. 58). Насчет американских палеонтологов Степанов, видимо, прав, а вот европейские палеонтологи обращались к идеям Ламарка не столько вслед за американскими, сколько параллельно с ними, в частности, как будет показано, под влиянием работ лидера филогенетического направления Э. Геккеля. Интерес к ламаркизму стимулировали и те критические обзоры дарвинизма, с которыми выступали в это время европейские ученые, особенно С. Майварт и Г. Спенсер. Свою роль сыграли, конечно, и уступки в пользу признания прямого влияния среды и наследования приобретенных признаков, на которые вынужден был пойти Дарвин в 1860-х гг. под влиянием «кошмара Дженкина».

С конца 1860-х гг. неоламаркистские взгляды быстро завоевывали поклонников в США, и в течение последующих 15 лет это направление возобладало. Лидирующее положение продолжали занимать Гайетт и Коп. Среди активных сторонников неоламаркизма следует назвать энтомолога А. Паккарда, палеонтолога У. Долла, ботаника Т. Михэна, орнитолога Дж. Аллена. Разделяли эту точку зрения и авторитетные геологи, например, К. Кинг и Д. Ле Конт. В начале своей научной карьеры к неоламаркизму примкнул и ученик Э. Копы, знаменитый палеонтолог Г. Осборн. Быстрому распространению неоламаркизма в Америке способствовало то обстоятельство, что в распоряжении его сторонников оказались некоторые научные журналы, в частности такое влиятельное издание, как «Американский натуралист», редакторами которого начиная с 1867 г. были Гайетт, Паккард и Коп, занимавшие к тому же ведущее положение в ряде научных обществ — Американском философском обществе, Американском обществе натуралистов, Академии естественных наук Филадельфии, Бостонском обществе естественной истории и некоторых других. Эти обстоятельства обеспечивали активную пропагандистскую поддержку данной системе взглядов.

Для понимания специфики американского неоламаркизма важно подчеркнуть, что многие его сторонники получили первое представление об учении Ж.-Б. Ламарка из вторых рук, а также из работ Агассиса, прямыми учениками которого были Гайетт, Паккард, Долл и Ле Конт. Позднее они не раз подчеркивали, что непосредственное знакомство с трудом Ламарка произошло значительно позднее, нежели выработка концепции, сходной с его взглядами. Отрекаясь от антиэволюционизма своего наставника, в атмосфере развернувшейся в 1860-х гг. ожесточенной критики теории Дарвина они обратились к эволюционной концепции Ламарка. Переход этот был для них существенно проще, чем принятие селекционизма, поскольку и Ламарк, и Агассис, пусть по-разному, но использовали в своих построениях принцип целевой причинности, который Дарвин исключал. Не вдаваясь в споры о том, кто впервые предложил термин «неоламаркизм» — А. Паули, Р. Франсэ, А. Вагнер или А. Паккард, отметим, что пальма первенства чаще всего отдается последнему из них. Концептуальная общность взглядов большинства американских эволюционистов и Ламарка стала видна со всей отчетливостью после того, как в 1888 г. была переведена и опубликована в «Американском натуралисте» седьмая глава его «Философии зоологии», содержащая изложение его законов о влиянии употребления и неупотребления органов на их размеры и передачи по наследству благоприобретенных признаков.

Ламарка как сторонника теистического подхода в Америке противопоставляли Дарвину, стороннику материалистического подхода к эволюции органического

мира (см.: Packard, 1901, p. 374). Если Э. Геккель высоко ценил в деизме Ламарка материалистические элементы, то для американских неоламаркистов ламаркизм трансформировался в теизм — платформу, на которой можно свести воедино религию и науку, к чему многие из них осознанно стремились. Неоламаркисты в США отказались от униформизма Ж.-Б. Ламарка, который не располагал, по их мнению, достаточными данными палеонтологии и исторической геологии, могущими убедить его в том, что за периодами покоя неминуемо следуют периоды геологических кризисов, во время которых одни организмы сметаются с земной поверхности, а другие быстро изменяются (см.: Packard, 1901, p. 242). В их глазах униформизм оказался исторически преходящей составной частью ламаркизма. В составленной Э. Копом таблице выделены различия между дарвинизмом и неоламаркизмом (Cope, 1904, p. 13–14):

Неоламаркизм	Дарвинизм
1. Изменения происходят в определенных направлениях	1. Изменения разнородны и разнообразны
2. Причиной изменения является взаимодействие живого существа со средой	2. Изменения являются «врожденными» или вызываются смешением мужской и женской гермоплазмы
3. Приобретенные изменения могут наследоваться	3. Приобретенные изменения не могут наследоваться
4. Изменения сохраняются в непосредственной зависимости от приспособленности к изменениям среды (естественный отбор)	4. Изменения сохраняются в непосредственной зависимости от приспособленности к изменениям среды (естественный отбор)
5. Движения организма обусловлены и руководимы ощущением или другими сознательными агентами	5. Движения организма не обусловлены ощущением или сознательным агентом, а отбираются естественным отбором из многих движений
6. Привычки животных проистекают из сознательного опыта	6. Привычки животных формируются естественным отбором
7. Умственная деятельность развивается из опыта посредством памяти и ее передачи потомству	7. Умственная деятельность развивается путем естественного отбора разнообразных проявлений сознания

Из таблицы видно, что в решении вопроса о характере эволюционных изменений натуралисты Нового и Старого света существенным образом разошлись. Идея постепенности эволюции была для них непривлекательна. Даже такой правоверный сторонник Дарвина, как Грей, пытался разложить эту постепенность на совокупность шагов, пусть и небольших, но четко различимых. Американские неоламаркисты пошли в этом отношении гораздо дальше — от признания неравномерности темпов эволюции к допущению полной ее скачкообразности. В этом проявилась одна из особенностей американского эволюционизма, характерными представителями которого были Гайетт и Коп.

Основной идеей, пронизывающей теорию Гайетта, является мысль о принципиальном сходстве индивидуального и филогенетического развития. По его мнению, «общее соответствие между жизнью особи и жизнью группы очевидно и не нуждается в пространственных объяснениях» (Huatt, 1866–1867, p. 195). Оно заключается не только в подобии законов, их регулирующих, но и в параллели между стадиями развития организма и группы, к которой он принадлежит. Гайетт сформулировал представление о расчлененности онтогенеза и филогенеза на четыре стадии, универсальные практически для всех организмов. Позднее (Huatt, 1894; 1897) число стадий филогенеза было доведено им до пяти, а число основных этапов, которым

они соответствуют, до трех. При этом Гайетт полагал, что каждый этап может быть рассмотрен как с точки зрения характера структурных изменений, претерпеваемых организмами — соответственно: филанаплазис, филометаплазис и филопараплазис, так и с точки зрения зрелости филума — соответственно: эпакме (становление и юность группы), акме (расцвет и зрелость) и паракме (закат, приводящий к вымиранию).

Подобно тому, как жизнь особи (онтоцикл) характеризуется большей изменчивостью на начальных стадиях, особенно эмбриональной, так и эволюция группы (филоцикл) характеризуется большей пластичностью на первом этапе. Гайетт утверждает, что «группы возникают внезапно и распространяются с большой быстротой». Это справедливо для большинства крупных таксонов беспозвоночных и позвоночных животных. Поэтому в качестве закона эволюции он формулирует вывод: «В момент своего возникновения типы эволюционируют быстрее, и между группами, их составляющими, формируются большие структурные различия, чем те, которые появляются позднее. В начальный период эволюции быстро возникают различия или вариации фундаментальных структурных признаков... позднее же быстро изменяться могут только внешние признаки» (Hyatt, 1894, p. 371). Данный закон, по Гайетту, приложим только к двум первым этапам филоцикла — эпакме и акме. На последнем его этапе проявляются противоположные тенденции. Срок жизни таксона и скорость преобразований предопределяются этапом их возникновения. Первичные формы, возникшие на этапе эпакме, «обнаруживают большее безразличие к геологическим изменениям, персистируют со сравнительно неизменными признаками в течение периодов времени более длительных, чем группы, появляющиеся в акме» (Hyatt, 1897, p. 222). Еще менее продолжительно существование групп, возникающих на закате филума в паракме.

Темпы эволюции, по Гайетту, весьма различны для разных геологических эпох. Так, в палеозое они были значительно выше, чем в мезозое. Это объясняется тем, что палеозой — время появления всех основных форм организмов, которые активно осваивают новые пространственные зоны, не конкурируя друг с другом. В мезозойскую же эпоху такого обилия свободных местообитаний уже нет, поэтому затрудняется и быстрая эволюционная экспансия группы. Вместе с тем он считает нужным заметить, что о «внезапном» появлении групп организмов следует говорить только в вышеуказанном смысле, отличая его от тех случаев «внезапности», которые связаны с перерывами в седиментационном процессе или с миграцией группы за пределы данной провинции. Именно так он интерпретирует выражение «эволюция путем скальятий», используемое некоторыми исследователями (Hyatt, 1897, p. 224). Таким образом, «внезапность» Гайетта отлична от того содержания, которое вкладывали в этот термин многие геологи и палеонтологи.

Взгляды Копа на эволюцию во многом совпадали с выводами Гайетта. Это отметил сам Коп, констатируя, что они независимо друг от друга «предприняли первую попытку показать на конкретных примерах природных таксонов, что изменения, лежащие в основе эволюции, являются не беспорядочными и неопределенными, но определенными и направленными, в противовес тому методу мышления, который не видит другого источника изменений, кроме естественного отбора» (Cope, 1904, p. 9). Гайетту Коп посвятил свою книгу «Возникновение наиболее приспособленного», в которой были представлены основные его теоретические работы. Как

и Гайетт, Коп принимал гипотезу полного подобия онтогенеза и филогенеза. Жизнь индивидуального организма характеризуется той особенностью, что «в развитии всех животных существуют хорошо известные периоды, когда в чрезвычайно короткие промежутки времени совершается большинство важных изменений, тогда как другие изменения занимают длительные периоды» (Cope, 1887, p. 78). По мнению Копы, этот вывод должен быть естественным образом продолжен: «Превращения родов могли быть быстрыми и внезапными, а промежуточные периоды постоянства очень длительными, поскольку применительно и к материи, и к разуму всегда истинно, что макрокосм параллелен или повторяет микрокосм. Можно добавить: таково и развитие всего мира организованных существ» (Ibid, p. 79). Таким образом, эволюционный процесс и в целом, и в отдельных филумах совершается неравномерно. При этом наблюдается некоторое типичное распределение скоростей — высокие в «стартовых точках», они имеют тенденцию к снижению. Данная схема нашла применение при реконструкции филогенеза многих групп позвоночных (Cope, 1904).

Говоря о причинах, влияющих на эволюцию живого, Коп утверждает: «Для того чтобы обеспечить переживание нового признака, а тем самым нового типа организмов, нужно, чтобы изменение появлялось у большого числа особей и последовательно. Чрезвычайно вероятно, что именно так всё и происходило в прошедшие геологические времена. Необходимо, следовательно, найти причину, действующую одинаково и продолжительно на множество организмов. Таковые причины обнаруживаются в изменяющихся геологических условиях, которые сменяли друг друга в прошлой истории нашей планеты и благодаря этому вызывали изменения функций живого» (Ibid, p. 475–476). Из этого следует, что именно в вопросе о причинах эволюции Коп расходится с Гайеттом. Уже в действии физических факторов среды он видит присутствие разумного начала. В органическом же мире сознательный фактор становится полностью преобладающим. Данному аспекту Коп уделяет чрезвычайно большое внимание и разрабатывает его во многих работах (Cope, 1887; 1904). При этом его телеологические изыскания порою смыкаются с откровенно телеологическими суждениями.

Авторитетный представитель американского неоламаркизма и первый его историк, Альфеус Паккард, эклектически сочетал элементы, присущие взглядам Гайетта и Копы. Безоговорочно приняв мысль о том, что переход от одной видовой формы к другой совершается быстро и не может быть растянут во времени, он противоречиво высказывался о его причинах. С одной стороны, он подчеркивал, что возникновение новых родов приурочено главным образом к периодам усиления активности геологических факторов (Packard, 1898). С другой, — утверждал важность принципа употребления и неупотребления органов, как и присущих живым организмам активных внутренних стремлений. В случае перехода к жизни в пещерах, например, в действие вступают именно эти факторы, и виды практически сразу утрачивают органы зрения в силу их функциональной бесполезности (Packard, 1901). Таким образом, и родо-, и видообразование происходят быстро, почти мгновенно, но под контролем различных причин.

Для ботаника Томаса Михэна привлекательность неоламаркизма заключалась именно в сальтационизме. Он настойчиво подчеркивал, что эволюция обычно происходит путем значительных скачков, и поэтому бессмысленны поиски переходных

форм (Meehan, 1876). Михэн полагал, что приняв это допущение, можно обрести основу для согласования взглядов Агассиса и Дарвина. Нужно лишь интерпретировать акты творения, на которых настаивал Агассис, как мгновенные переходы одних видов в другие. Они могут быть обусловлены совпадением активности действия внешних и внутренних факторов в силу присущей организмам способности целесообразно реагировать на средовые изменения.

Палеонтолог и геолог Уильям Долл отсутствие связующих звеньев в палеонтологической летописи связывал с тем, что эволюция происходила «посредством прыжков, разрывов, скачаний независимо от того, как мы называем такие события» (Dall, 1877, p. 135). Он был убежден, что такие скачки действительно имели место и что объяснение их причин может быть достигнуто в ходе детального исследования эволюции живого. В качестве аналогии он использовал следующий пример: вода в пруду, кажущемся абсолютно спокойным, может при определенных обстоятельствах незаметно размывать берег и бурным потоком хлынуть внезапно в другой водоем, после чего уровень ее вновь стабилизируется. В данном случае отчетливо видно присущее многим неоламаркистам убеждение, возникшее не без влияния теории Г. Спенсера, что процесс эволюции является результатом взаимодействия двоякого рода сил. Одни производят изменения, другие же стремятся сохранить уже достигнутое устойчивое состояние. Пока эти силы находятся в состоянии равновесия, органический мир достаточно стабилен, но когда тенденция к изменению обладает, как правило, в результате внешних возмущений, идет чрезвычайно быстрый переход к новому состоянию равновесия.

Глубокий интерес американских палеонтологов к эмбриологии не только отличает их от европейских коллег, но и позволяет лучше понять установившиеся в США эволюционно-морфологические традиции (Rainger, 1981). Типичный пример, использовавшийся неоламаркистами для доказательства реальности разовых крупных эволюционных изменений, — метаморфоз аксолотля. Нормально размножающийся половым путем на стадии личинки, он может при изменении условий пройти полный цикл превращений, утратить наружные жабры, превратиться в амбистому и уже на этой стадии размножаться. Представляя историческое развитие видов как некую проекцию индивидуального развития, неоламаркисты, естественно, допускали и фактически мгновенное возникновение различий даже не видового, а родового ранга. Внешние условия при этом выступали как первичные, но не решающие факторы, они лишь пробуждали активность внутренних потенций к изменению (подробнее об этом аспекте рассмотрения взаимоотношения индивидуального и исторического развития в работах американских биологов см.: Gould, 1977).

В пользу теории скачаний недвусмысленно высказался профессор геологии и естественной истории Калифорнийского университета Джозеф Ле Конт. В обращении к Национальной академии наук (Le Conte, 1877) он говорил о критических периодах в истории Земли, каждый из которых знаменует собой начало новой геологической эпохи. В течение этих периодов быстрые и масштабные изменения условий существования обуславливают столь же быстрые и значительные изменения органического мира. Возникающие в результате многочисленные новые формы организмов в последующем, вероятно, претерпевают лишь относительно медленную и постепенную трансформацию, не выходящую за рамки видовых различий и продолжающуюся до наступления очередного критического периода, когда эволюция

вновь «несколькими решительными шагами» продвигается вперед. По мнению Ле Конта, принятие такой точки зрения позволяет раз и навсегда разрешить проблему существования разрывов в геологической летописи, а также снять с обсуждения вопрос о том, была ли история Земли достаточно длительной для осуществления эволюции.

Ученик Агассиса, Ле Конт принял эволюционную идею и, подобно Грею, поверил в ее совместимость с религиозной доктриной. Содержание же эволюционных изменений он истолковывал в спенсеровском духе — как процесс растущей дифференциации живого, в ходе которого органическая природа, хотя и не в каждой своей составляющей, прогрессивно совершенствуется благодаря интегрирующему влиянию изначально включенного в нее духовного фактора. Для понимания концепции Ле Конта весьма важен «закон циклического движения» (Le Conte, 1891). Согласно этому закону, руководящему эволюционным прогрессом, последний осуществляется в виде серии циклических волн, каждая из которых соответствует конкретной геологической эпохе. Каждый цикл характеризуется определенным доминирующим типом организмов и отличается от других только ему присущим механизмом эволюционного развития. Тем самым он существенно модифицировал концепцию Г. Спенсера об эволюции факторов эволюции, которые зависят от совершенства субстрата эволюционных изменений — живых организмов.

Основных факторов эволюции, согласно Ле Конту, шесть. В качестве исходного он выделяет ламаркистские принципы прямого влияния условий существования и формообразующего воздействия упражнения органов. Данный фактор действует самостоятельно лишь на самых первых, начальных ступенях эволюции, которая происходит медленно и постепенно. С появлением второго фактора — сексуальной репродукции, картина меняется. Масштабы изменчивости организмов в результате скрещивания значительно расширяются. Растет и скорость эволюции. Увеличение разнообразия организмов создает условия, вызывающие к жизни третий фактор — дарвиновский естественный отбор, способный значительно ускорить эволюцию. Формируются группы близкородственных организмов. Их скрещивание может благодаря заболачивающему эффекту ограничить масштабы изменчивости, но это устраняется введением в действие четвертого фактора — физиологического отбора. От него осуществляется переход к следующему фактору — половому отбору, в действии которого впервые в полной мере выявляется эволюционное значение психики. Венчается этот процесс появлением человека, а с ним и последнего из факторов — сознательного. Первые пять факторов действуют, не устраняя, а лишь подчиняя друг друга. Последний же снимает в себе все ему предшествующие. Вступление в действие каждого нового фактора происходит в результате скачкообразного перехода от одного эволюционного цикла к другому.

Эти интересные идеи об историческом изменении законов эволюции были мистифицированы Ле Контом, так как сам процесс является лишь манифестацией деятельности Творца, контролирующего и направляющего эволюцию (Le Conte, 1874). Последовательные ее стадии есть не что иное, как ступени всё более отчетливого проявления разумного начала, всегда присущего жизни, а возникновение человека есть лишь эпоха полного торжества боговдохновенного духа над косной материей. Суть своей теории Ле Конт отразил в недвусмысленном суждении: «Современное состояние геологических знаний, несомненно, свидетельствует в пользу

определенной степени внезапности и против малых градаций... Биология сегодняшнего дня показывает, что виды обретают существование внезапно и в полностью совершенном виде, остаются реально неизменными в течение всего времени своего существования и сходят с арены, не утратив своего совершенства. Другие виды занимают их место в результате не трансформации, а субституции. В таком случае меня можно спросить: «Отрицаете ли вы доктрину эволюции? Не допускаете ли вы прямого творения видов без вмешательства вторичных сил и процессов?» Я отвечаю: «Нет!» Наука ничего не знает о явлениях, которые не были бы обусловлены вторичными причинами и процессами. Она не отрицает существования других явлений, поскольку истинная наука не догматична, она хорошо осознает, что, углубляясь в явление, переходя от причины к причине, мы неизбежно столкнемся с более отчетливым действием Первой Причины... Сейчас из всех мыслимых вторичных причин и процессов, посредством которых, на наш взгляд, возникали виды, гораздо предпочтительнее других выглядит именно эволюция от других видов» (Le Cont, 1874, цит. по: Gray, 1963, p. 216). В такой трактовке совершенно двусмысленное значение получает сам термин «эволюция», а эволюционная теория становится лишь преходящей стадией в истинном постижении деятельности всемогущего божества. Временным, очевидно, является и ее преимущество перед креационизмом.

Таким образом, некоторые американские неоламаркисты далеко ушли от взглядов Гайетта и Копа. Оформилось своеобразное течение — ламаркосальтационизм, получивший сочувственный отклик со стороны Джона Уильяма Доусона, авторитетного канадского геолога и палеонтолога. Об уважении, которым он пользовался в научном сообществе, свидетельствует то, что он был единственным, кому довелось одновременно возглавлять и Американскую, и Британскую ассоциации содействия развитию науки. Доусон был среди тех, кто крайне неприязненно встретил теорию Дарвина, и отказ от неприкрытого антиэволюционизма происходил для него с трудом. Уступая веяниям времени, он только в начале 1870-х гг. вынужден был допустить, что «человек был сотворен опосредованно в результате действия сил, участвовавших в создании и других животных» (Dawson, 1873, p. 320). Его новый подход «в определенной степени даже не исключает эволюцию или деривацию» (Ibid, p. 341). Использование термина Р. Оуэна очень характерно, оно отражает минимальность уступок, на которые был способен Доусон. Позднее он всё же принял эволюционную теорию. Однако из всего разнообразия концепций его устраивает только сольтационизм.

Определенную роль в этом сыграли и профессиональные интересы Р. Оуэна, диктующие особое внимание к прерывности изменений органического мира. Он исходит из непреложного, по его мнению, утверждения: «В соответствии с принципами библейского теизма можно заключить, что Бог создал все живые существа согласно их родам или видам, но со способностью к вариации или изменению по законам, которыми он их наделил» (1890, цит. по: Dawson, 1977, p. 20). Законы же эти требуют, чтобы всякий сколько-нибудь значительный эволюционный сдвиг совершался в виде резкого скачка. Принять дарвиновские принципы объяснения истории органического мира значит, по Доусону, «возвести на престол случайность или вероятность в качестве Владыки и Творца, свести мир к сплошному медленному течению, в которое мы вовлечены как бы на корабле без капитана, команды, руля и компаса и без какой-либо возможности воспользоваться указаниями карты или звезд» (Ibid,

р. 27). Есть только один путь, чтобы избежать этого: «...отвергнуть дарвиновскую идею медленных изменений, тянущихся в геологическом времени, и обратиться к учению о внезапном появлении новых форм <...>, случившимся преимущественно в начале, а не в конце истории животных и растительных типов, в более древние моменты геологического времени, нежели близкие к современности. Это учение о критической или спазматической эволюции... приближается к тому, что можно назвать опосредованным творением или творением посредством закона природы» (Ibid, р. 34). При этом Доусон прямо указывает на вдохновляющий пример американских неоламаркистов, разрабатывающих такие представления, хотя и полагает, что истинная теория эволюции должна отличаться и от неоламаркизма, и уж тем более от дарвинизма.

Самое интересное для нас — сближение до почти полного совпадения двух направлений в развитии научной мысли. Первое связано с движением некоторых эволюционистов от деистической к теологической концепции. Второе — с постепенным компромиссным переходом некоторых креационистов на позиции ограниченного эволюционизма. При всем различии в деталях взгляды Доусона и отдельных неоламаркистов, Ле Конта например, в существенных моментах поразительно сходятся. Таковую общность, возникшую из разных источников, объяснить одними только внутринаучными факторами невозможно. Следует принять во внимание специфику взаимодействия науки и религии как форм общественного сознания и общественной практики в ту эпоху.

Таким образом, в США уже в XIX в. наблюдались разнообразные попытки биологов синтезировать креационизм с эволюционизмом, градуализм с сальтационизмом, телеологию с теологией, а дарвинизм с ламаркизмом. При этом часть эволюционистов склонялась к принятию неокатастрофизма и сальтационизма. Это было непосредственно связано с усилением элементов идеализма и теизма в эволюционных построениях ряда американских биологов. Складывается ситуация, в какой-то мере противоположная тому, что происходило в Европе, где катастрофистские и сальтационистские гипотезы эволюционировали от откровенно теологических концепций к телеологическим построениям, достаточно далеко отстоящим от собственно религии. Здесь же, напротив, «умеренный теизм» эволюционировал в сторону «радикального теологизма», параллельно с этим катастрофистские и сальтационистские высказывания становятся всё более однозначными, вплотную подходя к эклектическому совмещению принципов эволюционизма и креационизма.

Установленный нами ряд от А. Грея до Дж. У. Доусона через неоламаркизм как промежуточное звено является не генетическим, а лишь сравнительным. И всё же он объективно отражает ситуацию, сложившуюся в американском эволюционизме. Нужно уточнить устоявшиеся оценки неоламаркизма как направления эволюционной мысли, так как в американском варианте он был чрезвычайно далек от градуализма. Последний скорее был свойствен для такого «дарвиниста», как Грей. Говоря о перспективах дальнейшего движения эволюционной мысли к синтезу, нужно отметить следующее. Во-первых, последствия теологизации эволюционной теории в Америке оказались долговременными. Во-вторых, не получает распространения точка зрения, сводящая эволюцию к постепенности, пусть и ограниченной. В-третьих, в ламаркистских концепциях продолжает бытовать утверждение о внезапном

характере изменений органического мира независимо от того, идет ли речь о механоламаркизме, либо о психоламаркизме. В-четвертых, наиболее продуктивным оказался подход, не связанный жестко с абсолютным принятием или полным отрицанием идеи постепенности. Намеченный работами Гайетта и Копа, он был далее развит Осборном и его последователями, но уже с теоретических позиций, отличных от тех, на которых был основан американский неоламаркизм XIX в.

3.6. Кризис дарвинизма

Переоткрытие в 1900 г. законов Г. Менделя, установившего дискретный характер наследственной изменчивости, объективно устранило одно из важнейших возражений против теории естественного отбора о «заблачивающем» эффекте скрещивания. Особенно важно, что Мендель впервые сформулировал строгие правила проведения генетического анализа: скрещивание линий одного вида, контрастно различающихся по стабильным признакам, учет признаков в первом и последующих поколениях гибридов, а главное — количественный учет полученных результатов. Г. Мендель сформулировал рабочую гипотезу, которая была доступна для экспериментальной проверки. Ее сущность заключалась в рассмотрении стабильных наследственных факторов, которые объединяются при оплодотворении, расходятся и комбинируются при последующем образовании половых клеток и вновь объединяются при оплодотворении, дающем начало гибридам следующего поколения. Мендель впервые заговорил о дискретных наследственных единицах, которые позже получили название генов. Всё это выгодно отличало Менделя от его предшественников, часто работавших с межвидовыми гибридами, но не проводивших количественного учета своих результатов и не имевших столь четкой гипотезы.

Тем не менее, работу Менделя современники не оценили, хотя ссылки на нее были в авторитетных изданиях, включая Британскую энциклопедию 1881–1885 гг. в статье по гибридизации. Не учитывалась она и в первых экспериментальных исследованиях по естественному отбору, проведенных зоологами США и Англии буквально накануне переоткрытия законов Менделя.

Биометрически обработав морфологические данные о погибших и выживших после сильной снежной бури домашних воробьях *Passer domesticu*, американский зоолог Г. Бемпас показал, что в среднем выживали более мелкие экземпляры с относительно более мощной грудной мышцей (Vumpus, 1897; 1899). Недавняя проверка выводов Г. Бемпаса, построенная на проверке нескольких признаков (общие размеры, размеры ног, размеры головы и т. д.), выявила, что размеры крыльев у обоих полов в наибольшей степени влияли на гибель и выживание (Bruce, Pugesek, Tower, 1996).

В 1898 г. У. Ф. Р. Уэлдон опубликовал результаты многолетнего изучения популяции крабов *Carcunus taenos* в бухте Плимус. Оказалось, что после постройки мола ширина головогруды крабов достоверно уменьшилась. По мнению автора, это объяснялось избирательной гибелью крабов, вызванной загрязнением жаберной полости донным илом, поднимаемым винтами пароходов и застаивающимся в огражденной бухте. Год спустя английские зоологии Э. Паультон и С. Сандерс сообщили о первых опытах с моделированием естественного отбора

на бабочке-крапивнице *Vanessa urticae* (Poulton, Sanders, 1899). Регистрация истребления птицами ее гусениц, разложенных на различные субстраты, однозначно свидетельствовала о том, что покровительственная окраска гусениц, оказавшихся на крапиве, защищала их.

Значение труда Менделя стало очевидным только в 1900 г., когда аналогичные результаты получили трое исследователей из немецкоязычного пространства — Г. де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. фон Чермак-Зейзенегг в Австрии. Вскоре английский генетик Р.К. Пеннет, имя которого носит двухмерная таблица сочетаемых аллелей, предложил термин «менделизм». Особая роль в развитии менделизма принадлежит англичанину У. Бэтсону (Bateson, 1928), который учился в 1884 г. в Северной Каролине (США) у морфолога У.К. Брукса — учителя основателя хромосомной теории Т.Г. Моргана. В 1900 г. Бэтсон впервые прочел работу Менделя в поезде, направляясь читать лекцию из Кембриджа в Лондон, и был столь восхищен ею, что тут же включил в предстоящее выступление.

Бэтсон сам был близок к переоткрытию менделевских закономерностей. К тому времени он издал фундаментальную монографию «Материалы к изучению изменчивости», обратив особое внимание на прерывистость в происхождении видов (Bateson, 1894). В ней было приведено почти 600 примеров, иллюстрирующих широкую распространенность резкой, внезапной изменчивости, служащей, вопреки мнению Дарвина, основным источником образования отличий между видами. Эту книгу редко вспоминают в трудах по истории эволюционного синтеза, рассматривая Бэтсона прежде всего как проповедника менделизма в Англии и антидарвиниста. Между тем в этой работе Бэтсон еще не позиционировал себя как антидарвиниста, скорее он старался занять нейтральную позицию в дискуссиях. Важно отметить, что работа сыграла важную роль для восприятия в Англии североамериканских идей сальтационизма, а также способствовала более серьезному отношению к эмбриологии как важному источнику познания механизмов эволюции (Peterson, 2008). В значительной степени благодаря особенностям биографии Бэтсона наука о наследственности сразу приобрела интернациональный характер, так как он был тесно связан с генетиками разных стран, объединив в своем творчестве изначально традиции ученых англоязычного пространства. Его взгляды сформировались под влиянием родоначальника евгеники англичанина Ф. Гальтона (Galton, 1889; 1892) и американского морфолога У.К. Брукса (Brooks, 1883), который стал ключевой фигурой в формировании новых исследовательских традиций в англоязычном пространстве.

Брукс, в целом разделявший идеи неоламаркизма о формообразующем влиянии внешней среды и о наследовании приобретенных признаков, опубликовал в 1883 г. монографию «Закон наследственности. Исследование причины изменения и возникновения живых организмов», специальная глава которой была посвящена эволюции посредством сальтаций. Опираясь на данные С. Майварта, Т. Гексли и Ф. Гальтона, он пришел к выводу, что многочисленные случаи внезапного изменения культурных форм животных и растений «показывают нам, что весьма значительные изменения могут появляться внезапно... что эти внезапные модификации могут быть наследственными и могут таким образом явиться источником для возникновения новых рас путем внезапного скачка» (Brooks, 1883, p. 301). Данный вывод распространялся им и на всю живую природу в целом.

С переоткрытием законов Менделя борьба между «неоламаркистами» и «неодарвинистами» потеряла актуальность в глазах большинства американских биологов в США (Lamarck's Life... 1902, p. 496; Conklin, 1912, p. 121). Оба лагеря оказались в затруднительном положении, так как не представили экспериментальных доказательств в пользу своих теорий. Как подчеркнул Генри Конн, неоламаркисты оказались неспособны получить «какое-либо ясное доказательство того, что приобретенные черты передаются по наследству», а возражения неодарвинистам «оказались столь серьезными, что убедили многих современных натуралистов в том, что естественный отбор прирожденных черт является недостаточным для объяснения процессов природы» (Conn, 1902, p. 819–820).

Тем не менее, нарастающий огонь критики был направлен против теории естественного отбора (см. напр.: White, 1905, p. 105; Morgan, 1903, p. 462 и др.). Биологи самых разных специальностей высказывали сомнения в ее истинности, так как дарвинисты старшего поколения не смогли решить проблему наследственности, изменчивости и видообразования, которые представлялись наиболее актуальными. Так, К. Уитмэн писал: «Проблемы наследственности и изменчивости являются фундаментальными, и, естественно, находятся в центре интересов» (Whitman, 1902, p. 505). Выдающийся натуралист Д. Джордан ставил решение проблемы видообразования в зависимость от ответа на вопрос о том, способны ли малые благоприятные изменения привести к таким эволюционным преобразованиям, в результате которых возникает форма, способная сосуществовать и конкурировать с родительским видом (Jordan, 1905a, p. 545).

Разочарование в описательных методах исследования привело к почти всеобщему убеждению в необходимости нового, экспериментального метода изучения эволюции и к формированию целой плеяды молодых ученых, сделавших указанный метод основным в своих исследованиях, — это Т. Г. Морган, Р. Гэйтс, У. Э. Кастл, Д. Мак-Дугал, Ч. Девенпорт, Дж. Харрис, Э. М. Ист, Г. С. Дженнингс, Р. Перль и др. (Cravens, 1978, p. 18–19). Распространению и утверждению экспериментального метода в исследовании эволюции способствовал резкий подъем системы высшего образования в США в течение первых двух десятилетий XX в., в особенности расширение и реорганизация биологических факультетов и отделений, а также сельскохозяйственных и научно-исследовательских экспериментальных станций. В результате уже в конце первого десятилетия в США по сравнению со странами Западной Европы сложилась более разветвленная, хорошо оснащенная оборудованием, с прекрасно подготовленными кадрами сеть научных центров (Provine, 1980a, p. 354).

Но применение экспериментального метода к изучению проблем эволюции не сразу дало желаемые результаты, а скорее усилило раскол среди эволюционистов. Большое число молодых американских ученых, ставших сторонниками экспериментального метода, в частности Т. Морган, У. Э. Кастл, Э. Б. Уилсон, Э. Конклин, Ч. Девенпорт, обучались как эмбриологи или морфологи, причем из только что названных все, кроме Кастла и Девенпорта, у У. К. Брука (Allen, 1979b). Влияние Брука на своих учеников, как показал Г. Аллен, было двойным. С одной стороны, он обратил их внимание на проблемы наследственности и адаптации. Но, с другой стороны, являясь приверженцем традиционных описательных методов, он пробудил у своих учеников критическое отношение к ним (Allen, 1969b). Еще более важным оказалось то, что, выясняя место той или иной группы в филогенетической

системе, Брук стоял на позициях организмоцентризма и исходил из сравнительно-анатомических и эмбриологических признаков индивидов, руководствуясь биогенетическим законом Э. Геккеля.

Организмоцентристский подход к проблемам эволюции усваивался и английскими, и американскими учеными в ходе практического знакомства и обучения экспериментальным методам в континентальной Европе. Многие молодые американские биологи работали на Неаполитанской биологической станции и усваивали экспериментальный метод там вместе со своими европейскими сверстниками. Типичным представителем этого поколения американских биологов стал Томас Гент Морган, которому вместе с учениками довелось сыграть особую роль в формировании предпосылок будущей СТЭ. Для Моргана работа под руководством немецкого эмбриолога Ганса Дриша стала переломным моментом в его становлении как биолога-эволюциониста (Allen, 1979a; Sunderland, 2010). Вслед за другим выдающимся немецким эмбриологом, Вильгельмом Ру, Дриш считал, что экспериментальный подход состоит в установлении факторов, определяющих развитие эмбриона, т. е. сводит целостное органическое явление к нескольким механическим причинам.

Такая установка совпадала с общим стремлением экспериментаторов к разложению целого на отдельные оставляющие и последующему изучению уже их. Она совпадала с ориентацией экспериментаторов-биологов на методологические нормы и принципы физики и химии (Allen, 1979a, p. 175). Эта ориентация была особенно сильна в США, где на биологов оказывал большое влияние Ж. Лёб, ставший близким другом Т. Г. Моргана. Лёб развивал «механистическую концепцию жизни», согласно которой все биологические процессы в конечном итоге сводятся к процессам физическим и химическим и их следует изучать с помощью количественного экспериментального метода. Фактически американскими биологами был принят на вооружение не экспериментальный метод вообще, а его конкретная форма, возникшая на соединении установок организмоцентризма и редукционизма (Конашев, 1984). При этом не имело значения, какой тип эксперимента использовался: качественный, количественный, мысленный эксперимент и т. д. Эти установки определяли постановку задач и интерпретацию результатов экспериментатором.

Большинство биологов, выступавших за экспериментальный метод, оказались сторонниками так называемой «прерывистой эволюции». Противостояние градуалистов и сальтационистов усилилось в начале XX в., так как ученые, переоткрывшие законы Менделя, были ее сторонниками. Они, а вслед за ними и американские сторонники микросальтационизма увидели в менделизме экспериментальное обоснование отстаиваемой ими концепции «прерывистой эволюции». В результате сторонники градуализма стали рассматривать менделизм в качестве доктрины, враждебной дарвинизму и неолamarкизму. Представление о ведущей роли в эволюции «прерывистой» изменчивости, казалось, подтверждала и мутационная теория Г. де Фриза (De Vries, 1901–1903; 1904; 1906), и концепция чистых линий В. Иоганнсена (Johannsen, 1903).

Особое значение имел тот факт, что они, казалось, удачно дополняли друг друга (Spillman, 1910a; b; 1911). Согласно мутационной теории де Фриза, виды систематиков и культурные формы являются смесями константных типов или «элементарных видов». В природе виды появляются не постепенно под влиянием среды и отбора, а внезапно, посредством мутаций, т. е. внезапных наследственных изменений

признаков вида, сразу создающих новые «элементарные виды», среди которых и действует отбор. Мутации возникают во время краткого мутационного периода, после которого вид долгое время не претерпевает эволюционных изменений. Такое представление совпадало с трактовкой Иоганнсена, в соответствии с которой любая популяция состоит из совокупности наследственно неизменных стабильных форм, т. е. чистых линий или генотипов.

Совпадали и выводы обеих концепций относительно роли изменчивости и отбора. По Г. де Фризу, «элементарные виды» отличаются по резко выраженным прерывистым признакам, которые и возникают посредством мутаций, тогда как непрерывная изменчивость является лишь временной флуктуацией, непосредственным ответом организма на воздействие среды. Соответственно, отбор на основе последней не может привести к каким-либо эволюционно значимым результатам. Аналогичная картина получалась и у Иоганнсена. Чистые линии, так же как «элементарные виды» Г. де Фриза, отличаются по прерывистым признакам. Отбор неэффективен в пределах чистых линий, при воздействии на непрерывную флуктуирующую изменчивость, он неспособен изменить чистую линию — с помощью отбора можно только выделить ее из популяции. Естественно было предположить, что именно в результате мутации происходит изменение чистых линий. Следовательно, эволюционное значение имеет только прерывистая изменчивость. Наконец, как прерывистые признаки «элементарных видов» Г. де Фриза, так и признаки, по которым различались чистые линии Иоганнсена, наследовались менделевским образом. В то же время менделисты в своих исследованиях именно для этих прерывистых, резко выраженных признаков доказали справедливость законов Менделя в первые годы после их переоткрытия.

Все три концепции опирались на сходные по своему характеру экспериментальные исследования, данные которых были получены с помощью гибридологического анализа. В результате указанных обстоятельств экспериментальный метод оказался оружием и знаменем не дарвинистов, а сторонников недарвиновских концепций эволюции (хотя некоторые из них и заявляли, что их идеи являются дополнением дарвинизма) и прежде всего сторонников мутационной теории Г. де Фриза (De Vriez, 1901–1903).

Первые шаги английских биологов-экспериментаторов связаны с именем У. Бэтсона, что определило их противостояние дарвинизму. В 1905 г. он дал название новой науке — генетика, ввел ее ключевые понятия: «аллеломорфы» «гомозигота», «гетерозигота», «гомеозис», «эпистазис», стал сооткрывателем «генетического сцепления». Под его влиянием шла институционализация генетики: он инициировал создание первой неформальной генетической школы в Кембридже, вместе с Р. Пеннотом основал знаменитый «*Journal of Genetics*» (1910), а позднее был одним из инициаторов организации Английского генетического общества (Richmond, 2006a). В 1904 г. ему присудили высшую награду Королевского общества Англии — медаль Чарльза Дарвина, которую ежегодно присуждают за достижения в областях биологии, в которых работал автор теории естественного отбора. Незадолго до этого Бэтсон, экспериментируя в области генетики животных (куры) и растений (душистый горошек), предложил правило чистоты гамет (1902), обобщавшее представления о существовании дискретных наследственных факторов, не смешивающихся при оплодотворении и разделяющихся в мейозе.

Вскоре им было сформулировано правило «присутствия-отсутствия» (1905), объясняющее явление доминирования. Развивая представления о мутациях как о неизбежных потерях генетического материала, Бэтсон пришел к парадоксальным эволюционным выводам (Bateson, 1914): более сложные, т. е. более эволюционно-продвинутое виды имеют более бедный генетический материал, нежели их эволюционные предшественники. В целом это был оригинальный вариант концепции гибридогенеза, согласно которой гибридизация, а не мутация является главным фактором эволюции. Таким образом, Бэтсон стал одним из главных оппонентов популярной мутационной концепции эволюции, выдвинутой голландским ботаником Гуго де Фризом (De Vries, 1901–1903; 1904; 1906), на которой мы остановимся позднее, так как его основные труды были опубликованы в немецкоязычном пространстве. Сходных с Бэтсоном взглядов придерживался другой голландский ботаник Ян Пауль Лотси (Lotsy, 1916), который также отрицал эволюционное значение мутаций и считал, что в основе эволюции лежит рекомбинация неизменных генов. Их воззрения представляли собой альтернативу дарвинизму, так как они, как и многие ранние менделисты, считали, что гибридизация создает новые виды без вмешательства естественного отбора.

Бэтсон не нашел общего языка и с влиятельной в Англии группой биометриков (Ф. Гальтон, К. Пирсон, У. Ф. Р. Уэлдон, Р. Фишер и др.), полемика с которыми носила острый, даже антагонистический характер. Биометрики составляли весьма разнородную группу, но все они были убеждены, что мелкие изменения, суммируемые естественным отбором, являются главными факторами эволюции, которую надо исследовать прежде всего в природе, а не в лабораториях. По их мнению, ученые, занимающиеся микрокопированием клетки, не могут ничего сказать о том, какая реальная информация в них содержится. С точки же зрения Бэтсона, исследования наследственности, производимые биометриками, служат лишь развитию теории статистики, всячески затемняя вопросы наследственности и получаемые генетиками данные.

К. Пирсон продолжил попытку Гальтона применить метод корреляционного анализа для изучения наследственности (Pearson, 1896). Его определение наследственности как корреляции между степенью сходства и родства или между предками и потомками, было положено в основу исследований школы биометриков. Как доказательство роли отбора они оценивали наследование в потомстве отклонений от средней нормы признака родителей. Подобное отклонение рассматривалось как результат последовательной аккумуляции отклонений в результате действия направленного отбора. Классическим примером роли отбора в сдвигах амплитуды изменчивости стали исследования У. Уэлдона, изучавшего коррелятивную изменчивость признаков у крабов *Carcinis moenas*. С принятием представления о дискретном характере наследственности стало ясно, что биометрики проигрывают в этом споре. Попытка одного из них, Г. Юла, в 1902 г. синтезировать программы биометриков и менделистов была проигнорирована обеими сторонами (Tabery, 2004), и биометриков в конечном счете признали неправыми, хотя корреляционный анализ широко использовался в эволюционной теории (Попов, 1973).

Известным «послесловием» этой полемики была статья Р. Фишера, ученика Ф. Гальтона, «Переоткрыты ли труды Менделя?» (Fisher, 1936), в которой автор указал на то, что Мендель получил слишком хорошее совпадение своих результатов

с теоретически ожидаемыми, в то время как согласно распределению χ^2 вероятность этого результата слишком низка.

Аналогичная ситуация складывалась и в США, где с большим энтузиазмом отнеслись к мутационной теории де Фриза, почву для которой в значительной степени подготовил У. Бэтсон. Учитывая этот факт, а также первоначальную распространенность неокатастрофистских объяснений макроэволюционных процессов, легко понять, почему менделизм, мутационная теория и исследования по изменчивости в чистых линиях стали основным предметом эволюционных дискуссий в первые десятилетия прошлого века в англоязычном пространстве. Как отмечал тогда же В. Келлог, «теория де Фриза была с приветствиями встречена как многообещающий способ избавиться от тех трудностей, с которыми сталкивались биологи при попытках удовлетворительно объяснить возникновение видов посредством дарвиновского отбора» (Kellog, 1907, p. 348). Такое особое внимание к теории мутаций объяснялось еще и тем, что в 1904 г. де Фриз выступил с лекционным курсом в Калифорнийском университете, опубликованным за 6 лет до появления английского перевода его основного труда (De Vries, 1904). В результате значительная часть американских биологов приняла его на вооружение (см. подробнее: Allen, 1969a). Итогом стало то, что «пропасть между менделизмом и дарвинизмом была в Соединенных Штатах шире, чем где бы то ни было» (Provine, 1971, p. 89). Потребовалось почти два десятилетия для того, чтобы ее преодолеть.

Ретроспективно известно, что дарвинизм получил в менделизме мощного союзника. Их острое столкновение было обусловлено несколькими причинами. Во-первых, экспериментальные методы генетики противопоставлялись спекуляциям эволюционистов. Во-вторых, ее данные первоначально истолковывались с позиции неизменности генов и их независимости от воздействий внешней среды. В-третьих, эксперименты В. Иоганнсена (Johannsen, 1903) показали бесплодность отбора в чистых линиях. Антидарвинистские истолкования генетики в первые два десятилетия ее развития породили ряд эволюционных концепций, названных К. М. Завадским (1973) генетическим антидарвинизмом.

Произошло усиление и прежних недарвиновских концепций. Большой популярностью по-прежнему пользовался механоламаркизм, продолжались попытки экспериментально доказать наследование приобретенных свойств через воздействие различными агентами на онтогенез. За наследование приобретаемых признаков в одних случаях принимался результат отбора в гетерозиготном материале, в других — отдельные мутантные формы, в третьих — длительные модификации. Многие опыты оказались просто невозпроизводимыми.

К началу 1910-х экспериментальные генетики-дарвинисты уже развернули свои исследования в Соединенных Штатах (У. Э. Кастл, Э. М. Ист, Г. С. Дженнингс) и Германии (Э. Баур, Р. Гольдшмидт), но в Англии не было ни одного экспериментального генетика, который был бы дарвинистом, и ни одного дарвиновского натуралиста, который включил бы новую науку наследственности в свое исследование. Более того, в Англии еще в 1920 г. процветала значительная группа неоламаркистов (Burkhardt, 1980). Наиболее известными среди нового поколения английских дарвинистов были энтомолог Э. Паультон и морфолог Э. С. Гудрич, которые были довольно узкими специалистами и не претендовали на какой-то синтез. Как вспоминал один из основателей экологической генетики Э. Б. Форд (Ford, 1980), в те

годы дарвиновские натуралисты в Англии не понимали значения генетики для изучения эволюции в природе. В книге «Очерки об эволюции» (Poulton, 1908) автор прямо заявлял, что менделизм бесполезен для эволюционной теории. Спустя тридцать лет Паультон одну из своих последних статей назвал «Адаптация насекомых как доказательство эволюции посредством естественного отбора» (Poulton, 1938). Но и в ней ничего не было сказано о вкладе Р. Фишера в дарвиновскую теорию мимикрии (Fisher, 1927), или об анализе Дж. Б. С. Холдейном распространения гена *carbonaria* у *Biston betularia* (Haldane, 1924), или о работе Э. Б. Форда по адаптации насекомых (Ford, 1931).

Паультон знал работы всех трех авторов, а о статье Р. Фишера по мимикрии даже докладывал на заседании Энтомологического общества Лондона, но он не считал нужным упомянуть хотя бы одного генетика в статье, которая была написана им для того, чтобы примирить некоторые наблюдения относительно жизни насекомых, которые, казалось, требовали дарвинистской и исключали ламаркистскую интерпретацию. Паультон не был противником менделизма, но искренне был уверен, что в трактовке адаптаций практически ничего нового не произошло после работ и выводов Г. У. Бэйтса, сделанных два года спустя после публикации «Происхождения видов» (Poulton, 1938, p. 1). В интерпретации Паультоном эволюции успехи генетики не имели никакого значения для познания причин возникновения адаптаций и видообразования.

3.7. Юбилей Ч. Дарвина как саморефлексия эволюционного сообщества

100-летие со дня рождения Ч. Дарвина и 50 лет с момента выхода в свет «Происхождения видов» отмечали в обстановке тотальной критики теории естественного отбора. Тем не менее во многих странах состоялись юбилейные мероприятия, призванные показать широту воздействия эволюционной идеи на все сферы человеческого духа, но особенно торжественно эти события отмечались англоязычным научным сообществом. Еще были живы многие представители второго и даже первого поколения дарвинистов, включая А. Уоллеса, Дж. Гукера, Э. Р. Ланкастера, которые хорошо знали Дарвина. Его сыновья Леонард, Фрэнсис и Джордж активно пропагандировали идеи отца. Поток дарвинистской литературы в Англии в 1909 г. указывал на то, что идеи Дарвина еще были живы и волновали многих. Энтомолог Э. Б. Паультон издал книгу «Очерки эволюции» (Poulton, 1908). Много других книг и бесчисленных статей по поводу этих юбилеев было опубликовано в Англии. Медаль Ч. Дарвина, учрежденная Лондонским королевским обществом в 1890 г., в юбилейный год была присуждена выдающемуся немецкому эволюционисту, основателю неodarвинизма А. Вейсману. К тому времени ее лауреатами были А. Уоллес, Дж. Гукер, Т. Гексли, Дж. Б. Грасси, К. Пирсон, Э. Геккель, Ф. Гальтон, У. Бэтсон и Г. де Фриз.

Старт юбилейным торжествам был дан 1 июля 1908 г. на торжественном заседании Линнеевского королевского общества, учредившего медаль Дарвина–Уоллеса в честь заседания 17 июня 1858 г., на котором были зачитаны их доклады. В адрес собравшихся поступили десятки поздравлений от английских и зарубежных научных обществ. Обладателем единственной золотой версии медали стал сам А. Уоллес. Кроме него награды были вручены Дж. Гукуеру, Э. Геккелю, А. Вейсману,

Э. Страсбургеру, Фр. Гальтону, Э.Р. Ланкастеру. Затем в честь медалистов и иностранных гостей состоялся банкет. В тот же день была открыта выставка и заслушаны короткие доклады об эволюции. В дальнейшем медаль Ч. Дарвина — А. Уоллеса вручали в 1958 и 2008 гг. самым выдающимся биологам-эволюционистам XX в. В течение восьми месяцев в Британском музее естественной истории функционировала большая выставка, посвященная Дарвину и вызвавшая огромный интерес публики.

22–24 июня 1909 г. 235 ученых из 167 разных стран и 68 британских учреждений, а также более 150 высокопоставленных лиц собрались в Кембридже для участия в юбилейных мероприятиях (Richmond, 2006b, p. 447; Wyhe, 2009, p. 58–59). Никогда ранее юбилей ученых не отмечали как событие мирового значения. Празднование началось вечером 22 июня с банкета, данного в Фитцвиллиамском музее в честь 1,5 тыс. делегатов и гостей Нобелевским лауреатом, ректором университета лордом Дж. У. Рэлеем от имени короля Англии Эдуарда VII². Он назвал Дарвина величайшим ученым, которого когда-либо знал мир (Darwin celebration, 1909, p. 3), а бывший премьер-министр Англии, лидер консервативной партии и президент Британской ассоциации науки А. Бальфур признал Дарвина «гордостью и украшением Кембриджского университета» (Ibid, p. 4). Не скупился на восторженные оценки и другие выступавшие на банкете — один из первых лауреатов Нобелевской премии Сванте Август Аррениус, старший сын Дарвина — Уильям и энтомолог Э.Б. Паультон. Все выступления на банкете практически сразу были изданы под редакцией сыновей Ч. Дарвина — Дж. и Фр. Дарвинов.

На следующий день в Сенате университета состоялось заслушивание приветствий и докладов. В кратком вступительном слове Рэлей вспомнил о потрясении в научном мире и английском обществе в ноябре 1859 г., вызванном выходом в свет книги Дарвина. Затем с приветствиями выступили выбранные делегаты: от Германии О. Гертвиг, от Франции и России И. И. Мечников, от США Г. Ф. Осборн и от Великобритании Э.Р. Ланкастер. Все говорили об огромном воздействии трудов Дарвина на их отрасли знания, а Ланкастер заявил, что основные принципы теории Дарвина согласуются с открытием Менделя. После докладов участники торжеств посетили Крайст-колледж, где был организован прием в саду, а вечером в новом Экзамнационном холле состоялся банкет в честь делегаций, на котором среди выступавших снова был У. Дарвин. 24 июня вручали почетные награды в Доме Сената, где с речью «Дарвин как геолог» выступил президент Лондонского королевского общества А. Гейки, а во второй половине дня дети Ч. Дарвина устроили прием в парке Тринити-колледжа. 23 и 24 июня гости могли посетить комнату Дарвина в Крайст-колледже. В его старой библиотеке была открыта выставка портретов, бюстов, записных книжек, писем и рукописей ученого, а также инструменты и приборы, использованные им во время путешествия на корабле «Бигль» (Darwin Centenary... 1909). Для визитеров доступны были библиотека Дарвина, хранящаяся в Ботанической школе, и коллекция минералов в геологическом музее имени А. Седжвика. В целом юбилейные торжества имели огромный успех, они широко освещались в мировой прессе и до сих пор остаются непревзойденными по масштабу и значимости среди юбилейных дат, посвященных ученым. Юбилейные торжества широко освещались

² Order of the proceedings at the Darwin celebration // <http://darwin-online.org>.

в мировой прессе и вошли в историю науки как одно из наиболее грандиозных событий подобного рода.

В юбилейный сборник «Дарвин и современная наука» (Darwin and Modern... 1909), подготовленный под редакцией А. Сьюарда, вошло 28 статей и письмо Дж. Гукера. Среди авторов были патриархи дарвинизма Э. Геккель и А. Вейсман, ведущие генетики и цитологи У. Бэтсон и Э. Страсбургер, экспериментальные биологи Д. Лёб и Г. Клебс, палеонтологи Д. Н. и У. Б. Скотт, антрополог Г. Швальбе и др. Часть статей была посвящена влиянию идей Дарвина на геологию, философию, физику, историю, социологию, религию, языковедение и различные отрасли биологии. Только А. Вейсман, Э. Геккель, Дж. У. Джэд, Ф. Дарвин, К. Л. Морган, А. Седжвик, Дж. А. Томсон обсуждали работы самого Дарвина и их влияние на биологию, остальные статьи были посвящены гуманитарным наукам или затрагивали вопросы, которыми сам Дарвин не занимался.

В США для празднования юбилея Дарвина был создан комитет, в который вошли крупнейшие биологи-эволюционисты и палеонтологи — Г. Бемпас, Ч. Девенпорт, Г. Э. Крэмpton, Т. Г. Морган, Г. Ф. Осборн, У. Б. Скотт и др. (Hovey, 1909). 12 февраля 1909 г. состоялось торжественное заседание в Американском музее естественной истории, где президент Нью-Йоркской академии наук Ч. Финней подарил директору музея Г. Осборну бронзовый бюст Ч. Дарвина. Были заслушаны доклады Дж. Дж. Стивенсона («Дарвин и геология»), Н. Бриттона («Дарвин и ботаника») и Г. Бемпаса («Дарвин и зоология»). Из 11 участников американского заседания только Э. Б. Паультон защищал «весь дарвинизм от всех его критиков», тогда как все американцы (Л. Т. Чемберлен, Э. Б. Уилсон, М. Мак-Дугал, У. Э. Кастл, Ч. Девенпорт, Г. Ф. Осборн и другие лица), отдав дань памяти Дарвина, в той или иной степени критиковали дарвиновское объяснение эволюции и предлагали иные ее трактовки. Итогом этого заседания стала книга «50 лет Дарвинизма» (Fifty years... 1909). С 15 февраля по 14 марта в залах музея была открыта выставка, посвященная Дарвину. Из юбилейных публикаций американских авторов особое значение для дальнейшего развития биологии имели книга американского энтомолога В. Келлога «Дарвинизм сегодня» (Kellog, 1907), а также статьи Т. Г. Моргана «За Дарвина» (1909) и «Случайность или намеренность в происхождении и эволюции адаптаций» (Morgan, 1910).

Ниже мы подробно остановимся на праздновании дарвиновского юбилея в Германии и России. Здесь отметим только, что в феврале 1909 г. во многих университетах, институтах и научных обществах России состоялись торжественные заседания, посвященные Ч. Дарвину. Например, в Московской сельскохозяйственной академии наряду с известными учеными Н. М. Кулагиным (доклад «Зоология после Дарвина») и Д. Л. Рудзинским («Дарвинизм и искусственный отбор») с первым своим докладом на эволюционную тему «Дарвинизм и эволюционная морфология» выступил Н. И. Вавилов. В 1910 г. был опубликован сборник «Памяти Дарвина» (1910), в котором участвовали И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, М. А. Мензбир, И. П. Павлов, Н. А. Умов и М. М. Ковалевский. К юбилею оказались приурочены исследования Н. В. Цингера о видообразовании с помощью естественного отбора, книга И. И. Мечникова «Этюды оптимизма», первый вариант теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова, а также публикации зоологов А. А. Остроумова и А. М. Никольского, ботаника В. И. Талиева и др. Торжественные заседания, посвященные

юбилею Дарвина, состоялись также во многих университетах континентальной Европы, включая Германию, где с речами выступали видные эволюционисты (The Literary and Cultural... 2014).

Приведенный материал не подтверждает мнение Дж. Браун, что юбилейные торжества 1909 г. были организованы небольшой группой натуралистов и членов семьи Дарвина, чтобы напомнить о теории естественного отбора и показать ее преимущества над другими эволюционными концепциями (Browne, 2008, p. 324). Вряд ли небольшой группе ученых удалось бы навязать свою волю научному сообществу столь различных стран, как Великобритания, США и Россия, и заставить проводить грандиозные юбилейные мероприятия. В то же время было бы неверно по размаху юбилейных мероприятий судить о прочных позициях дарвинизма на его родине. Третье поколение дарвинистов было малочисленнее двух предыдущих и представлено узкими специалистами типа энтомолога Э. Б. Паультона или морфолога Э. С. Гудрича, чьи представления об эволюционном процессе становились всё более фрагментированным. Они не занимались многими проблемами, которые обозначил Дарвин.

Причина фрагментарности их исследований не связана с образованием. По мере роста областей эволюционной биологии, стимулированных Дарвином, идей, способных стать материалом для синтеза нового знания, не появлялось. Дарвиновский синтез оставался идеалом, а специалистам в отдельных областях требовались новые концептуальные схемы. «Антидарвинист» Бэтсон был одним из немногих, кто понимал это, поэтому он сконцентрировался на изучении законов генетики и роли крупных мутаций в эволюции. Но английские натуралисты редко находили такие мутации в природе, и биометрики-дарвинисты К. Пирсон и У. Уэлдон неистово боролись с менделистами во главе с У. Бэтсоном. Палеонтологи и морфологи продолжали свои собственные специализированные направления исследований. Фактически произошла фрагментация дарвиновского синтеза в Англии, в то время как его центр явно перемещался в США.

В дни юбилея никто, конечно, не знал, что уже в ближайшие месяцы Т. Морган откроет мутацию «white» у дрозофилы, ставшую исходным пунктом в разработке хромосомной теории наследственности, важнейшего элемента синтеза генетики и дарвинизма, а вскоре Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт предложат математические теории естественного отбора. Юбилей, возможно, дал стимул к поиску выхода из кризиса дарвинизма путем объединения теории естественного отбора с новейшими открытиями в генетике.

Важно подчеркнуть корректный характер выступлений всех участников юбилейных мероприятий независимо от их эволюционных взглядов и отношения к самому Дарвину, и к созданному им учению. Ученые разных стран и разных поколений продолжали осознавать себя членами единого мирового сообщества, научные дискуссии не мешали сохранять дружеские отношения и не побуждали искать в науке вообще и в дарвинизме в частности виновника социально-экономических и политических катаклизмов, как стали поступать после Первой мировой войны и революционных потрясений, приведших к краху три европейские империи: Россию, Германию и Австро-Венгрию. Юбилейные торжества отражали, прежде всего, уважение общества к науке в предвоенной Европе.

Поэтому, на наш взгляд, в оценке юбилейных мероприятий ближе к истине М. Ричмонд, которая полагает, что ученые собрались не только для того, чтобы воз-

дать должное одному из своих «героев», но и еще раз оценить прочность его конструкции в критической ситуации (Richmond, 2006b). Юбилей показал, что даже на пике кризиса дарвинизма было немало биологов разных поколений, выступавших в его защиту и правильно оценивших его соотношение с менделизмом, мутационной теорией Г. де Фриза и открытием мейоза В. Сэттоном и Т. Бовери. Хотя среди участников юбилейных заседаний, посвященных 50-летию публикации «Происхождения видов», было много и тех, кто преследовал цель показать «величие Дарвина и слабость дарвинизма». Об этом свидетельствует большинство статей юбилейных сборников — американского «50 лет дарвинизму» и английского «Дарвин и современная наука». Отличие английского заседания от американского состояло лишь в большем числе участников, представлявших многие страны, и в большем разнообразии тематики.

Поиск новых путей выхода из кризиса стал задачей уже нового поколения дарвинистов, построивших математические модели естественного отбора (Р. Фишер, Дж. Б. С. Холдейн), а также сумевших использовать генетику для решения традиционных дарвиновских проблем: причин изменения видов, соотношения онтогенеза и филогенеза (Дж. Хаксли, Э. Б. Форд и др.). Они не были в числе главных участников происходящих торжеств, но могли их видеть и благодаря этому ощутить обаяние эволюционной теории и ее высокую социальную значимость. Как вспоминал Дж. Хаксли, именно в Кембридже в 1909 г. он решил, что все его исследования будут выполнены в духе дарвинизма и посвящены эволюции в природе и эволюции человека (Huxley, 1970a, p. 73). О решающем влиянии дарвиновского юбилея на выбор эволюционного поприща свидетельствует и другой ключевой участник синтеза в Великобритании, Р. Фишер (Fisher, 1978).

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПРЕДПОСЫЛОК ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА В 1901–1920 гг.¹**4.1. Первые итоги экспериментальной проверки мутационной теории**

Практически сразу после своего появления мутационная теория Г. де Фриза оказалась в центре внимания американских биологов. Из 28 публикаций по эволюционной тематике в журнале «Science» в 1905 г. 11 приходилось на долю мутационной теории. Проводились обсуждения мутационной теории: состоялся семинар зоологов в Колумбийском университете 23 апреля 1903 г., было организовано заседание Американского общества натуралистов 28 декабря 1905 г. и др. Основные положения мутационной теории как до публикации ее полного перевода в 1909–1910 гг., так и после излагались во многих статьях и докладах. Публиковались статьи Г. де Фриза и других европейских мутационистов (De Vries, 1914; 1918, Stomps, 1914). Г. де Фриз в 1904, 1906 и 1912 гг. приезжал в США, причем первое его посещение Соединенных Штатов значительно способствовало успеху мутационизма (Merriam, 1906; Harris, 1907a).

Мутационную теорию быстро признали наиболее крупной из всех новейших эволюционных концепций, а ряд авторов приравнивал ее по значению к дарвинизму (Vaughan, 1906; Davenport, 1905). При этом одни авторы рассматривали мутационную теорию как антидарвиновскую (Bailey, 1903; Cook, 1908; Bolley, 1908), другие как дополняющую дарвинизм (Castle, 1905; Cox, 1909; Gager, 1910). В то же время диапазон положительных оценок был довольно широк: от абсолютного признания до крайне осторожного одобрения, как, например, у крупного эколога Ф. Э. Клементса (Clements, 1908). В поддержку мутационизма высказываются биологи самых разных специальностей: от экологов до цитологов, палеонтологов и анатомов. При этом большинство экспериментальных биологов (Ч. Девенпорт, Т. Г. Морган, К. Гэйгер, Р. Гэйтс, Д. Мак-Дугал и др.) и значительная часть «натуралистов», главным образом ботаников (Ч. Уайт, Г. Хасс, Г. Гэйес, Э. Бейнхарт и др.), была на стороне мутационной теории. Зоологи более настороженно её встретили, так как они в гораздо меньшей степени, чем ботаники, готовы были признать главенствующее значение для эволюции прерывистой изменчивости (см.: Merriam, 1906; Harris, 1907b). В целом мутационная теория в США стала настолько распространенной, что излагалась даже в элементарных ботанических и зоологических курсах.

Главной причиной такого триумфа мутационной теории было то, что современникам она представлялась воплощением столь необходимого применения экспериментального метода к эволюционным проблемам. Мутационная теория, казалось,

¹ При написании 1–4 (с. 148–168) параграфов использован материал, подготовленный М. Б. Конашевым в рамках гранта РГНФ № 09-03-00166а, которым я руководил. Я благодарен М. Б. Конашеву за разрешение опираться на проделанную им работу.

решала сразу несколько проблем: проблему наследственности и изменчивости, так как только «прерывистые» сальтационные изменения признаков (мутации) наследуются и, следовательно, имеют эволюционное значение; проблему вида, поскольку такие изменения сразу дают новые элементарные наследуемые формы («элементарные виды»), являющиеся единственными реальными видами; проблему отбора, поскольку в этих условиях отбор теряет то значение, какое отводил ему Дарвин (Allen, 1969a, p. 58–59). Таким образом, мутационная теория разрешала дискуссию между сторонниками и противниками реальности вида в пользу вторых, так как «доказывала», что виды систематиков являются произвольными понятиями. Мутационная теория не предложила какого-либо оригинального решения проблемы, а лишь довела назревшие противоречия до апогея: либо «прерывистая» — либо «непрерывная» эволюция, либо «реальный» — либо «условный» вид, либо экспериментальный — либо исторический метод и т. д.

В то же время в результате проверки мутационной теории ее противниками и попыток дополнительного экспериментального обоснования ее сторонниками возникли и предпосылки для разрешения противоречий.

После появления мутационной теории английские и американские авторы высказали предположение, что энотера, на которой покоится экспериментальное обоснование мутационной теории, является гибридом (Bateson, Saunders, 1902; Vaughan, 1906). Среди ряда работ, доказавших правильность этого предположения, особое место заняли исследования Б. М. Дэвиса. Уже первые данные по скрещиванию некоторых форм энотеры показали, что поведение *Oenothera biennis* и *O. grandiflora* в первом поколении по ряду признаков сходно с *O. lamarckiana* (Davis, 1910). Позднее была получена гибридная форма с еще большим таксономическим и генетическим сходством с *O. lamarckiana* (Davis, 1911; 1912; 1913). Хотя эти результаты подверглись критике, они продемонстрировали возможный способ происхождения энотеры и ее «мутантов». В сочетании с аргументами, относящимися к истории появления энотеры в Европе (Davis, 1912; 1913; 1916), эксперименты Б. Дэвиса положили начало опровержению мутационной теории. После нескольких лет поиска соответствующих исходных форм Дэвис получил гибридную форму, названную им *neo-lamarckiana*, столь сходную по морфологическим признакам и генетическому поведению с *O. lamarckiana* Г. де Фриза, что её было практически невозможно отличить от последней с точки зрения систематики (Davis, 1916).

Кроме того, было показано, что «генетически чистая» *O. biennes* в действительности является полиморфным видом (Davis, 1913), а полиморфизм — следствие гибридного происхождения видов и у других растений (Brainerd, 1910). Дополнительным доказательством гибридного происхождения энотеры служила стерильность (в той или иной степени) некоторых ее форм (Jeffrey, 1914). Э. Джеффри указал на то, что среди *Onagraceae*, куда входит энотера, естественная гибридизация крайне распространена, и поэтому трудно было бы подыскать менее удачную группу растений для обоснования мутационной теории (Ibid, p. 490–491). Г. Дж. Мёллером было указано, что в генетическом отношении ряд форм энотеры крайне сходен со случаем сбалансированных летелей у дрозофилы (Muller, 1917; 1918). К концу второго десятилетия почти никто уже не сомневался, что мутационная теория является «бесполезной и может быть отправлена на склад отброшенных гипотез» (Jeffrey, 1914, p. 491; Babcock, 1918, p. 116).

Кроме того, уже к концу первого десятилетия XX в. была доказана принципиальная совместимость представлений о мутациях с дарвиновской неопределенной изменчивостью. Сначала А. Ортман, признавая, что «мутация есть особый и единственный вид изменчивости, способный в конечном итоге произвести истинно размножающиеся формы», показал, что различие между флуктуирующей, т.е. непрерывной, изменчивостью, и мутацией представляет собой лишь различие в степени отклонения от исходного типа (Ortmann, 1906). Он же и У. Спилмэн предложили классификацию типов изменчивости с учетом достижений генетики, которая, по их мнению, отвечала требованиям дарвинизма (Ortmann, 1906; Spillman, 1910c). Показательно, что такое понимание мутаций как дарвиновской неопределенной изменчивости, еще почти не имея экспериментального подтверждения, уже нашло своих сторонников среди практиков, занимавшихся выведением новых сортов растений и пород домашних животных (см., например: Bolley, 1908; Webber, 1912).

Ряд исследователей продемонстрировали принципиальную возможность сведения качественных различий в изменчивости признаков к количественным, показав, что «мутация <...> есть любое изменение, качественное или количественное, которое является зародышевым по своему характеру» (East, 1911, p. 162). Этот вывод позже получил подтверждение и в исследованиях мутаций дрозофилы. В результате к концу второго десятилетия часть генетиков признали, что генные и хромосомные мутации являются достаточной основой для объяснения всей эволюции. Оказалось ложным и противопоставление «прерывистой» и «непрерывной» изменчивости в эволюционном отношении.

4.2. Мутации дрозофилы и «генетическая теория эволюции»

Хотя в США экспериментальные исследования «мутабельности» энотеры продолжались и во втором десятилетии, основные усилия сторонников мутационизма были направлены на поиск и исследование мутаций у других организмов. Это было вызвано тем, что для утверждения общепризнанной значимости концепции Г. де Фриза необходимо было показать, что мутации представляют собой широко распространенное явление. Но несмотря на значительный масштаб поисков достичь намеченного не удалось. Так, У. Э. Кастл более десяти лет спустя после появления мутационной теории считал, что вряд ли мутации типа энотеры встречаются у других растений и животных, а мутации, найденные у дрозофилы, — «иного порядка» (Castle, 1915, p. 95). Действительно, Т. Г. Морган в поисках мутаций дефризского типа обнаружил у дрозофилы множество мутаций с малыми фенотипическими эффектами, которые могли составить основу для действия естественного отбора.

В течение почти всего первого десятилетия XX в. Морган был сторонником мутационной теории, что наиболее ярко проявилось в его книге «Эволюция и адаптация» (Morgan, 1903). В те годы формировалась и исследовательская программа школы Т. Моргана в области генетики (Музрукова, 2002). Стремясь показать ошибочность ламаркизма и дарвинизма и получить новые экспериментальные данные в пользу мутационной теории, Морган совместно со своим учеником Ф. Пэйном провел в 1906–1910 гг. две серии экспериментов на дрозофиле. Идея использования дрозофилы как удобного объекта для экспериментальных исследований была

высказана У. Э. Кастром (Allen, 1975). Вторая серия опытов была задумана под воздействием предположения Г. де Фриза о том, что мутации, вероятно, могут быть индуцированы с помощью рентгеновских лучей. Предположение было высказано Г. де Фризом во время его первого визита в США в 1904 г. (Shine, Wrobel, 1976, p. 62). В течение двух лет мушек подвергали воздействию рентгеновских лучей и других физических и химических агентов, но безуспешно — никаких мутаций (в смысле Г. де Фриза) замечено не было. Не обнаружили мутаций и другие ученые, исследовавшие в эти годы дрозофилу в лабораторных условиях. Скорее всего, они их просмотрели, так как мутации, которые появлялись в культурах, были «иного порядка», чем мутации Г. де Фриза. Только в мае 1910 г. был обнаружен такой мутант — *white* — самец с белыми глазами вместо красных. В течение нескольких последующих месяцев было обнаружено несколько мутантов по цвету глаз, а затем и мутанты других типов (Morgan, 1911a; b). До 1916 г. у дрозофилы было обнаружено свыше 150 мутаций самого разного характера практически всех степеней фенотипического проявления, часть которых, несомненно, являлась как раз теми малыми мутациями, о которых писали А. Ортман и У. Спилмэн. К началу двадцатых годов у дрозофилы было обнаружено и исследовано уже около 400 мутаций (Morgan, Bridges, 1916; Bridges, Morgan, 1919; 1923). Морган не только сумел оценить всё значение своего открытия, но и впоследствии выделял два очень важных с точки зрения развития эволюционной теории положения. Во-первых, он подчеркивал, что мутации, наблюдавшиеся у дрозофилы (по цвету глаз и других типов), составили весь спектр фенотипических проявлений. Во-вторых, он утверждал, что именно благодаря существованию «малых мутаций можно вновь признать справедливость теории Дарвина» (Morgan, 1925, p. 129–130).

Кроме того были обнаружены обратные мутации, значение которых состояло в том, что они доказывали отсутствие каких-либо непоправимых потерь или изменений в генетической конституции организма в результате мутации. Мутации оказались обычным явлением, так как ген мог мутировать в исходное состояние. Как подчеркивали позднее, возможно, с некоторым преувеличением сами генетики, «никакое иное открытие не имело большего значения с эволюционной точки зрения, чем явление обратных мутаций» (Johnston, Winchester, 1934, p. 351).

Убедившись в менделевском характере наследования мутаций дрозофилы, Морган не только признал менделизм и поверил в значение отбора в эволюции, но и изложил в книге «Критика теории эволюции» собственную «генетическую» теорию эволюции (Morgan, 1916), получившую широкое признание, особенно среди генетиков. По свидетельству Э. Джеффри, эта книга Моргана была очень популярна еще в 1920-х гг. (Jeffrey, 1925, p. 5). Второе ее издание появилось через 11 месяцев после первого, а третье — через три года. Согласно рекламе на суперобложке пятого издания 1932 г., являвшегося одновременно вторым изданием «Эволюции и генетики» (поскольку при подготовке четвертого издания Морган посчитал необходимым не только внести поправки и дополнения в текст «Критики эволюционной теории», но и изменить название), книга Моргана 1916 г. была встречена настолько положительно, что через 6 недель потребовался дополнительный тираж. Такому успеху книги способствовало и то, что к моменту создания «генетической» теории эволюции Морган уже был лидером экспериментального направления в американской биологии (см.: Allen, 1974, p. 525; Rosenberg, 1967, p. 42).

Но «генетическая» теория эволюции не стала «синтетической теорией эволюции» (Dobzhansky, 1980b, p. 451). Суть теории Моргана сводилась к тому, что отбор действует как сито, сохраняя редкие полезные мутации и элиминируя остальные. В такой трактовке действия отбора проявилась зависимость эволюционной концепции Моргана от тех теоретических и методологических посылок, руководствуясь которыми, американские биологи приступили к систематическому экспериментальному изучению проблем эволюции. Именно организмоцентризм и редукционизм Моргана привели его к указанной трактовке действия отбора. Признание индивида, а не популяции реальной единицей эволюции вело к представлению о том, что отдельных полезных мутаций достаточно для образования новой формы (типа). Все сложности, связанные с проблемой вида и видообразования, как она понималась натуралистами, Морган игнорировал, так как вид для него был условным понятием.

Исследования на дрозофиле позволили Моргану и его сотрудникам (К. Бриджес, Г. Дж. Мёллер, А. Стертевант) к 1915 г. создать хромосомную теорию наследственности (Morgan et al., 1915), принесшую Моргану всемирную известность и Нобелевскую премию. Однако хромосомная теория была принята не сразу. Только после острых дискуссий к середине 1920-х гг. она стала общепризнанной (Sturtevant, 1965, p. 49; Shine, Wrobel, 1976, p. 144). Соответственно, и новая «генетическая» трактовка эволюции, связанная с признанием корпускулярной природы наследственности, ставилась под сомнение (Walton, 1918, p. 521). Данные, получаемые на дрозофиле, объективно допускали двойкую трактовку, так как «малые» мутации составляли только часть всех обнаруженных мутаций. Поэтому они получали и мутационистскую интерпретацию (Hayes, Veinhart, 1914). Такая интерпретация, разделявшаяся не только сторонниками, но и некоторыми противниками мутационной теории (Shull, 1917; Jeffrey, 1925; 1927), сохранялась вплоть до искусственного индуцирования мутаций Г. Дж. Мёллером в 1927 г. и работ Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна и С. Райта, в которых математическая теория отбора была развита на основе достижений генетики (Fisher, 1930a; Haldane 1932a; Wright, 1931a). В «учебниках по генетике дрозофила занимает выдающееся положение и рассматривается как пример и доказательство происхождения видов посредством мутаций» (Jeffrey, Hicks, 1925, p. 418). Таким образом, исследования мутаций дрозофилы помогли прочно закрепить в представлении большинства натуралистов то «сальтационное» значение, которое вкладывалось в термин «мутация» мутационистами в первом и втором десятилетии.

Отождествлению «мутаций Г. де Фриза» и «мутаций Моргана» способствовало и то, что сам Морган называл свое понимание эволюции не иначе как «мутационной теорией эволюции» (Morgan, 1925, p. 37).

Против признания малых мутаций основой дарвиновской эволюции как натуралистами, так и экспериментальными биологами выдвигались возражения, перешедшие, так сказать, по наследству от мутационной теории (East, Hayes, 1914). Прежде всего, было указано на редкость возникновения мутаций. Сам Морган, подводя итоги первых попыток индуцирования мутаций посредством воздействия различных физических и химических агентов (температуры, кислот, эфира и т. п.), пришел к выводу, что «мутации являются редкими событиями, хотя общее количество наших мутантов теперь достаточно велико» (Morgan, 1914, p. 710). Первое измерение

частоты спонтанного мутирования (Muller, Altenburg, 1919) показало, что частота наиболее значительного по тогдашним представлениям типа мутаций, леталей, не превышает 2% и при такой частоте для повторной мутации единичного гена потребовалось бы 2000 лет. Это возражение было снято, после того как Мёллером и другими исследователями были искусственно получены большие количества мутаций у дрозофилы и других организмов (Muller, 1927; 1928 и др.), а Фишер, Холдейн и Райт доказали, что даже минимальная степень мутабельности достаточна для эффективного действия отбора (Fisher, 1930a; Haldane, 1932a; Wright, 1931a).

Второе возражение состояло в том, что мутации дрозофилы получены в искусственных условиях и не имеют отношения к эволюции в природе. Повод для такой точки зрения давали сами исследователи мутаций дрозофилы, когда утверждали, что неизвестно, чем обусловлен больший процент мутантов у одного исследованного вида дрозофилы по сравнению с другим: разной склонностью к мутабельности или различиями внешних условий, благоприятствующих мутационному процессу (Morgan, Bridges, 1916, p. 10). Как справедливо отметил Ф. Г. Добржанский, в 1920-х и даже в 1930-х гг. влиятельные биологи заявляли, что «мутации Моргана являются продуктами аномальных лабораторных сред и не встречаются в природе» (Dobzhansky, 1980b, p. 449).

Третье возражение заключалось в том, что поскольку большая часть обнаруженных мутаций значительно снижала жизнеспособность мутантов, то вероятность возникновения адаптивной мутации равна нулю. И в этом случае противники эволюционного значения малых мутаций опирались на данные и выводы школы Моргана. Так, например, Морган и Бриджес в работе, суммирующей данные по мутациям генов I хромосомы, писали: «Большинство мутантов дрозофилы обладают такими признаками, которые могут рассматриваться как несущественные, поскольку, имея эти признаки, мутанты всё же способны жить в той среде, которая создана для них в лаборатории. Но если бы они вступили в открытую конкуренцию с дикими формами, или, лучше сказать, если бы они были вынуждены сами пытаться выжить в природных условиях, то многие или большинство мутантов, без всякого сомнения, должны были бы вскоре погибнуть» (Morgan, Bridges, 1916, p. 14).

В середине 1920-х гг. Морган продолжал считать, что проблема неадаптивности большей части мутаций является одной из самых важных и трудных (Morgan, 1925, p. V). Он признавал, что аргумент неадаптивности, если бы он был доказан, явился бы «фатальным ударом по мутационной теории эволюции» (Ibid, p. 37). Против этого аргумента Морган со своей стороны смог выдвинуть только два возражения: указать на то, что часть малых мутаций (причем насколько велика эта часть — неизвестно) всё-таки адаптивна, и указать на то, что мутации дрозофилы еще практически не исследовались с точки зрения их эволюционного значения (Ibid, p. 37).

Отрицательное отношение к эволюционному значению мутаций вплоть до начала 1930-х гг. было обусловлено и тем, что применение экспериментального метода к изучению проблем эволюции основывалось на рассмотренных выше предпосылках. К тому же малые мутации было трудно обнаружить и сохранить в лабораторных условиях, и еще труднее — изучать. Но главная причина состояла в том, что редуccionистская и организмоцентрическая ориентация большинства экспериментаторов, исследовавших мутации дрозофилы, приводила к тому, что они изучали почти исключительно генетические аспекты проблемы мутаций. Для выяснения

эволюционного значения мутаций необходимо было исследовать мутационную изменчивость и в природных, и лабораторных популяциях. Такое исследование требовало иного, популяционного или системного подхода, который был противоположен редуccionистскому методу школы Моргана. В глазах Моргана и его ближайших сотрудников даже в начале 1930-х гг. эволюция оставалась, по свидетельству Добржанского, «последовательностью мутаций» (Dobzhansky, 1980b, p. 449).

Интерпретация эволюции как замещения отдельных мутаций подтверждалась результатами математического анализа действия отбора в менделевской популяции, выполненного в Англии Г. Т. Дж. Нортонном по просьбе Р. К. Пеннета. Результаты в форме таблицы были включены в книгу Пеннета по мимикрии у бабочек (Punnet, 1915). Упрощенному взгляду Моргана на эволюцию способствовал и его эмпиризм: «Для него мутации были наблюдаемыми фактами; он видел их в своих культурах, тогда как естественный отбор был всего лишь теоретическим выводом» (Dobzhansky, 1980b, p. 449). Это не позволило ему внести существенные коррективы в свою эволюционную концепцию 1916 г., так и оставшуюся пиком его эволюционных представлений.

Редактирование отражалось на названиях книг Т. Г. Моргана. В предисловии ко второй редакции «Эволюции и генетики» он отмечал, что изменение в названии книги отражает перестройку ее содержания, в которой больше внимания по сравнению с первой редакцией уделено «одному из наиболее спорных вопросов среди современных эволюционистов, а именно отношению современных открытий в генетике, в частности касающихся мутаций, к теории эволюции» (Morgan, 1925, p. IV).

Однако основные положения эволюционной концепции Моргана претерпели мало изменений. Хотя он расширил и перераспределил материал на 13 глав вместо 4, только две из них были полностью новые и ни одна из этих двух не содержала ничего оригинального с точки зрения эволюционной теории. В одной Морган показывал ошибочность концепции наследования приобретенных признаков, а в другой рассматривал вопросы наследования у человека, вызванные в основном дебатами в США о расовых различиях.

Морган придерживался прежних взглядов на возможности отбора, уверяя, что единственной основой для него служат мутации (Ibid, p. 136). Ссылаясь на исследования В. Иоганнсена и Г. С. Дженнингса по проверке концепции чистых линий, Морган не приводил никаких данных об эффективности действия отбора на основе мутаций, ограничиваясь, по собственному признанию, гипотетическими рассуждениями: «Эти теоретические размышления не более чем предположения относительно некоторых возможностей теории естественного отбора» (Ibid, p. 141).

В «Научных основах эволюции» (Morgan, 1932), получивших в русском переводе название «Экспериментальных основ эволюции» (Морган, 1936), сохраняется та же трактовка отбора и эволюционного процесса в целом. Отвечая в пятой главе «Приспособление и естественный отбор» на вопрос о том, является ли естественный отбор действующим фактором в эволюции, Морган не дает однозначного ответа. Хотя он и признает, что из всех предложенных к настоящему времени гипотез теория естественного отбора представляется наиболее верной, в заключении этой главы содержится вывод, что «естественный отбор не играет созидательной роли в эволюции», только освобождая место для более приспособленных (Морган, 1936, с. 106).

В последней, тринадцатой главе «Новейшие данные по теории эволюции» Морган главным образом приводит данные по теории гена (стабильность, мутабельность и т. д.), проблеме наследования приобретенных признаков, и только в одном последнем абзаце упоминает работы английских авторов математической теории отбора Дж. Б. С. Холдейна и Р. А. Фишера, видя их заслугу только в том, что благодаря математическому анализу появилась строгость в решении проблемы (там же, с. 226).

Проблемы вида в «Эволюции и генетике» Морган касается бегло, хотя формально посвятил ей целую главу «Происхождение видов посредством естественного отбора». По существу же проблема рассматривается только в первом параграфе «Диагностические признаки вида и происхождение видов», где, отмечая расхождение между систематическими и адаптивными признаками вида, Морган видит возможность его преодоления в том, что ген контролирует несколько признаков, и, следовательно, мутация, затрагивающая адаптивно значимый признак, меняет и систематический признак.

В «Экспериментальных основах эволюции» проблеме вида уделено еще меньше места, хотя, казалось бы, должно быть наоборот. Специальной главы, посвященной виду, нет. В главе «Изменчивость и искусственный отбор» Морган касается этой проблемы косвенно, рассматривая в самом общем виде явления инбридинга, гетерозиса, нескрещиваемости и стерильности гибридов. Более того, в некоторых существенных моментах трактовка Морганом эволюционного процесса, в особенности отбора, в «Научных основах эволюции» оказалась ближе к его трактовке в «Эволюции и адаптации» (Morgan, 1903), чем к «генетической» теории эволюции 1916 г.

Следует отметить, что «генетическая» теория эволюции сложилась у Моргана в значительной степени под воздействием его учеников, в особенности Г. Дж. Мёллера (Allen, 1968, p. 136–137; Shine, Wrobel, 1976, p. 56–58). Именно расхождение с учениками, а не преклонный возраст (Sturtevant, 1959, p. 297) или простая смена интересов (Allen, 1974, p. 524) явилось главной причиной отхода Моргана к 1928 г. от самостоятельных генетических исследований на дрозофиле, так как его позиция вступала в противоречие с тенденцией к проведению популяционно-генетических исследований.

«Генетическая» теория эволюции Моргана не смогла устранить раскол между экспериментальными биологами и натуралистами, получив разноречивые оценки даже со стороны представителей математического направления в популяционной генетике (см. Provine, 1971, p. 126).

4.3. Экспериментальное изучение естественного отбора

На пике кризиса дарвинизма убеждения во второстепенной роли естественного отбора как фактора эволюции были столь прочны, что «большинство биологов мало интересовались естественным отбором как научной проблемой» (Harris, 1911a, p. 314). Сторонники экспериментального подхода к эволюционным проблемам вообще не собирались исследовать отбор. Так, К. Уитмен, выдвигая проект «биологической фермы», которая бы позволила соединить полевые исследования с экспериментальными, настаивал на том, что «ферма» не должна «демонстрировать истинность теории эволюции или проверять теорию естественного отбора» (Whitman, 1902, p. 504). Даже те количественные исследования отбора, которые были

ранее выполнены Г. Бемпасом, У. Уэлдоном, А. Чеснолой и К. Пирсоном, были преданы забвению и даже не упоминались в то же время существовала противоположная точка зрения, согласно которой Дарвин столь всесторонне исследовал проблему отбора, что новые исследования немного могут добавить к ее решению (Copp, 1910, p. 424).

В результате все суждения о роли отбора до конца первого десятилетия опирались на косвенные данные, полученные еще в конце XIX в. при исследовании изменчивости тех или иных видов, родов и даже целых семейств, в том числе вымерших. Причем исследования биометрического характера, на которые в конце XIX в. возлагались большие надежды, давали противоречивые результаты. Так, например, в результате исследования изменчивости ряда признаков трутней, пчел и тлей В. Келлог утверждал, что у пчел внутривидовой отбор на основе непрерывной изменчивости отсутствует, тогда как у тлей он играет важную роль в видообразовании (Kellog, 1906). Противоречивость позиции Келлога связана с тем, что трудности, с которыми столкнулся дарвинизм, возникли «как в сознании врагов, так и друзей дарвинизма» (Copp, 1910, p. 424). Так, Д. Джордан, являясь сторонником теории отбора и признавая, что изоляция и отбор действуют совместно, в то же время ограничивал сферу приложения отбора одной адаптацией (Jordan, 1905a, p. 559). С другой стороны, О. Кук, выдвинувший собственную «кинетическую теорию эволюции» (Cook, 1901), называл естественный отбор «отцом адаптации», но утверждал при этом, что с эволюцией он связан только косвенным образом (Cook, 1906, p. 306).

Экспериментальное исследование отбора началось в связи с проверкой концепции чистой линии В. Иоганнсена (Johannsen, 1903). Как и мутационная теория Г. де Фриза, она быстро завоевала симпатии многих американских исследователей и благодаря американским генетикам Г. С. Дженнингу и Р. Перлю к 1910 г. была признана как в Европе, так и в Америке. В 1907–1908 гг. в опытах на простейших Дженнингс пришел к важным выводам (Jennings, 1908a; b): 1) отбор неэффективен при действии на флуктуирующую (т.е. модификационную) изменчивость и в пределах чистой расы (линии); 2) в смешанной популяции отбор действует эффективно, но только до определенного предела — выделения всё той же чистой линии. В последнем случае отбор «состоит просто в изоляции уже существующих рас и не производит ничего нового» (Jennings, 1909, p. 331).

Данные Дженнингса этого периода в действительности не подтверждали его вывод о выделении чистых линий и подверглись критике (Harris, 1911b). Однако вывод Дженнингса получил подтверждение в экспериментах Э. М. Иста и Р. Перля (East, 1910b; Pearl, Surface, 1909; 1910). На основе экспериментов по отбору на высокую яйценоскость у кур, проведенных в 1898–1907 гг. рядом исследователей, а в 1907–1908 гг. самим Перлем и его ассистентом Сёрфейсом, был сделан вывод, что опыты «не дали никакого доказательства того, что существует кумулятивный эффект отбора флуктуирующей изменчивости» (Pearl, Surface, 1909, p. 272). Эксперименты в 1908–1911 гг. показали, что эффективность отбора зависит «полностью от генотипического строения популяции. Если в ней представлены генотипы, обладающие высокой плодовитостью, то они могут быть изолированы. Если они не представлены, отбор высокояйценоских кур не изменит средней продуктивности» (Pearl, 1911, p. 338). В свою очередь Ист, убедившись, что длительный отбор не дает увеличения или уменьшения содержания масла и белка в кукурузе, также

сделал вывод о том, что в экспериментах были выделены константные чистые линии (East, 1910b). В результате эксперименты по проверке концепции Йоганнсена рассматривались многими американскими учеными как доказательство неэффективности отбора (Spillman, 1910c, p. 508; Morgan, 1910, p. 208; Osborn, 1912, p. 204).

Исходя из полученных результатов, Дженнингс подверг критике работы, в которых делался вывод об эффективности отбора, включая и работы, выполненные Г. Мак-Карди и У. Э. Кастлем на морских свинках *Cavia porcellus* и крысах (MacCardy, Castle, 1907). Во-первых, по Дженнингсу, ни один из исследователей не выделил в начале опыта чистые расы, и, следовательно, в ходе экспериментов просто имел место их отбор (Jennings, 1910, p. 138). Во-вторых, ни в одном из экспериментов не был достигнут сдвиг признака за крайнюю границу изменчивости этого признака, наблюдавшуюся в исходной популяции (Ibid, p. 140–142).

В то же время исследования показали, что отбор может создавать новое только в том случае, если в чистой линии изредка возникают наследственные изменения. Вероятно, исходя из этой возможности, Дженнингс отстаивал ту точку зрения, согласно которой негативные результаты не исключают редких случаев наследственного изменения в пределах чистой линии (Jennings, 1911, p. 87). Сам Дженнингс сообщил о случае, когда различия в скорости деления у простейших были обусловлены наследственными изменениями, возникшими «в пределах генотипа» (Ibid, p. 86). Этот случай, по Дженнингсу, позволил предположить, что подобные изменения могут происходить и с другими признаками (Ibid, p. 87). В 1911 г., когда Морган впервые сообщил о мутациях дрозофилы, предположение Дженнингса оправдалось.

В серии экспериментов по отбору среди капошонных крыс У. Э. Кастл показал, что механизм действия отбора именно таков. Еще в самом начале экспериментирования Кастл пришел к выводу, что его опыты говорят в пользу взгляда Дарвина на отбор (Castle, MacCardy, 1907, p. 4). Вывод Кастла раскритиковали приверженцы концепции чистой линии, и Кастл в 1907 г. начал новые эксперименты, продолжавшиеся до 1919 г. Эксперименты доказали справедливость вывода Кастла. В объемной монографии на базе исследований в 13 поколениях У. Кастл и Дж. Филипс показали, что отбор в сторону увеличения темной окраски меха (плюс-серия) и отбор в сторону уменьшения этой окраски (минус-серия) изменили среднее значение величины окрашенных участков и др. параметров (Castle, Philips, 1914). Они утверждали, что нет доказательств того, что «отбор станет неэффективен до получения в плюс-серии совершенно черной крысы и совершенно белой в минус-серии» (Ibid, p. 24). Кастл представил также дополнительные аргументы в пользу своей оригинальной идеи о том, что в процессе отбора происходит количественное изменение самих менделевских факторов (Castle, 1912). Многие генетики не согласились с этой гипотезой Кастла, а школа Т. Г. Моргана сосредоточилась на доказательстве ее ошибочности.

Продолжив эксперименты в течение еще трех поколений, У. Э. Кастл смог увеличить интенсивность окраски с +2,05 до +4,13 по условной шкале автора (Castle, Wright, 1916). В то же время только половина экспериментов, предложенных его соавтором С. Райтом для проверки гипотезы о количественном изменении менделевских факторов, подтверждала ее, и Кастл частично признал ее ошибочность (Castle, 1919a, p. 373). К тому времени отбор увеличил среднее значение окраски в плюс-серии до 4,61 по условной шкале и уменьшил в минус-серии до 2,70. Но Кастл был

осторожен в выводах: «Мои критики были неправы, когда настаивали на том, что отбор не может изменять расовые признаки, которые менделируют, причем изменять их постоянно, и когда на этом основании они отрицали то, что постепенное изменение путем отбора является важной частью эволюции признаков и, следовательно, рас. Но мои критики были правы, когда они настаивали на необходимости доказательства того, что изменения в *единичных генах* случаются не иначе как спонтанно, не подвергаясь влиянию систематического отбора» (Castle, 1919b, p. 3). При этом Кастл указывал на то, что победа концепции генов как реальных единиц наследственности, развивавшаяся Морганом, означает победу дарвинизма. В этом случае «генетическая изменчивость посредством мельчайших градаций является реальностью, точно так, как и предполагал Дарвин; это позволяет расам изменяться непоколебимо и непрерывно в результате отбора, либо естественного, либо искусственного, как опять-таки указывал Дарвин» (Ibid, p. 25).

Эти выводы Кастла получили подтверждение в экспериментах Дженнингса с *Diffugia corona*, поставленных в ответ на критику концепции чистой линии, а также экспериментов с несколькими разновидностями табака и в других исследованиях (см.: East, Hayes, 1914; Longley, 1917; Pearl, 1917).

Экспериментально проверяя концепцию чистых линий, американские генетики пришли к важному выводу о том, что как в природных, так и в лабораторных условиях, наибольшую часть материала для действия отбора составляет рекомбинационная изменчивость. Так, Дженнингс указывал, что если поместить в одну и ту же культуру два генотипа *Paramecium*, «то почти неизменно один расцветает, тогда как другой погибает. ...Это должно иметь место также в огромном масштабе в природе» (Jennings, 1911, p. 84). В смешанных популяциях, где постоянно при воспроизводстве соединяются генотипы, возникает огромное количество различных генотипических комбинаций, что значительно увеличивает изменчивость. Именно на этой основе и происходит борьба за жизнь и действует естественный отбор (Ibid, p. 87–88). Эти выводы Дженнингса также получили широкое экспериментальное подтверждение. Эффективность отбора, действующего на основе рекомбинационной изменчивости, была показана в экспериментах с кукурузой (Shull, 1911), табаком (East, Hayes, 1914) и в ряде других случаев.

Выводы Дженнингса об эволюционном значении рекомбинационной изменчивости подтверждались и исследованиями по проверке менделизма. Уже первые эксперименты генетиков растений — Нильса Германа Нильсона-Эле в Швеции и Г. Шелла в США — показали, что «гораздо большая часть изменчивости полевой пшеницы обусловлена тем, что мы имеем в различных индивидах почти бесчисленные комбинации менделевских признаков и что эти комбинации изменяются с каждым новым поколением. То же самое верно в меньшем масштабе для всех свободно-скрещивающихся видов» (Spillman, 1908a, p. 510).

Эксперименты американских менделистов показали ошибочность противопоставления прерывистой и непрерывной изменчивости. В результате экспериментов с кукурузой Э. М. Ист получил результаты, которые, по его мнению, дополняли данные Н. Г. Нильсона-Эле о существовании независимых аллеломорфных пар, которые вызывают образование подобных или сходных признаков (East, 1910a). Гибридологический анализ показал, что у кукурузы существует два независимых фактора, детерминирующих желтый цвет, и три или даже четыре детерминируют красный.

Сочетание факторов дает разные степени интенсивности окраски и соответственно разные расы по цвету. Это и позволило Исту сделать вывод о том, что «термин “мутация” может быть собственно приложен к любому наследственному изменению, как угодно малому» (Ibid, p. 82). Сходный характер детерминации был доказан для белого и фиолетового цветов (East, 1912; East, Hayes, 1914), а также для детерминации цвета у бобов (Shull, 1907a; b). Р. Перль на основе анализа данных по отбору на высокую яйценосность у кур пришел к выводу, что этот признак является сложным, т.е. контролируется несколькими генами (Pearl, 1911, p. 344). Аналогичные мотивы звучали и в высказываниях Р. Гэйтса, который пришел к следующему заключению: «Исследования изменчивости показывают, что многие явно качественные различия при внимательном анализе сводятся к наследственно количественным» (Gates, 1910, p. 205). На основе анализа полученных рядом авторов данных была дана единая интерпретация случаев альтернативного и слитного наследования (Hatai, 1911). Слитное наследование было представлено как «частный случай альтернативного наследования, где доминирование либо отсутствует, либо несовершенно...» (Ibid, p. 103). В результате получалось, что «явная непрерывность может быть результатом комбинаций различных разделяющихся признаков» (Ibid, p. 106).

Итак, уже к началу второго десятилетия в результате исследований по проверке менделизма Э. Иста, Р. Перля, Г. Шелла и других американских генетиков были устранены основания для противопоставления менделизма и дарвинизма. Важно отметить и тесную связь этих исследований с селекционной практикой, прежде всего с разработкой методики искусственного отбора (Волгин, 2012). В итоге уже в конце второго десятилетия была доказана совместимость менделизма и дарвинизма. Благодаря экспериментам У.Э. Кастла, Г. Дженнинга и др. многие генетики приняли менделизм и дарвинизм как комплиментарные концепции. Однако это было лишь предварительным заключением. Для его утверждения и превращения в исследовательскую программу необходимо было преодолеть многочисленные трудности, которые стояли перед эволюционной теорией в связи с проблемами вида и видообразования (Provine, 1971, p. 129).

4.4. Проблема вида и видообразования

В первом десятилетии XX в. сохранялись две концепции вида: таксономическая или систематическая, в которой вид считался его условной категорией, используемой для нужд классификации; физиологическая или репродуктивная, в которой вид был реальной воспроизводящей системой и этапом эволюции. Конфликт между этими концепциями достиг такой степени, что предлагали ввести два самостоятельных термина для обозначения вида (Bailey, 1903, p. 444). Натуралисты, исследовавшие виды в природе, и музейные работники, определяющие их по образцам, перестали понимать друг друга (Bailey, 1905, p. 533). Другой биолог писал, что «обмен взглядами в “Science” между доктором Дж. Алленом и доктором Д.С. Джорданом по вопросу “средовых видов” дает возможность заметить расширяющуюся брешь между формальной концепцией видов как единиц эволюции, которой придерживается биолог, и действительным понятием видов, используемым систематиком при разработке группы или систематизации коллекции» (Brown, 1906, p. 146). Разделение биологов на сторонников и противников реальности вида отчетливо

проявилось и на симпозиуме по проблемам вида, состоявшемся в Чикаго в январе 1908 г. (Allen, 1908, p. 592).

Причин для усиления расхождений было несколько. Сложные случаи сходства и различий (морфологических, экологических и т. д.) между отдельными формами одного и того же рода, между непрерывной и прерывистой изменчивостью в этом роде при отсутствии правильных и достаточных критериев вида затрудняли, а подчас делали невозможным определить, является ли изучаемая форма видом, подвигом или расой. Как писал один из ведущих экологов и ботаников США Ф. Э. Клементс, «у эколога трудности в работе с видом возникают в самом начале, поскольку так называемые виды широко различаются по рангу, происхождению и взаимоотношениям. Некоторые, очевидно, являются видами в обычном смысле слова, тогда как другие просто вариациями» (Clements, 1908, p. 253). Почти тождественная оценка другого биолога: «Виды, <...> — не есть строго разграниченные группы индивидов; виды переходят один в другой и в разновидности посредством неразличимых градаций» (Powers, 1909, p. 604).

Морфологические различия и отсутствие переходных форм как главные критерии в выделении таксонов не устраивали прежде всего экологов, которые указывали на их неадекватность современным знаниям. Против «засилья» морфологического подхода к проблеме вида наряду с Клементсом выступил крупнейший американский мирмеколог У. М. Уилер, указывая, что морфологии организма придают неоправданно большое значение, которое не может удовлетворить натуралиста, поскольку он знает, что в природе различия в местообитании или поведении часто играют большую роль, чем в морфологии (Wheeler, 1905, p. 537). По Г. Шеллу, гербарист и полевой натуралист различают виды по внешним признакам, которые могут быть распознаны более или менее тщательным исследованием единичного индивида, тогда как для экспериментатора (физиолога, морфолога, цитолога и т. п.) такой подход неприемлем (Discussion of the species... 1908, p. 278).

Неразработанность критериев вида стала одной из причин негативного отношения генетиков к дарвинизму, так как не все морфологические различия имели адаптивное значение. Так, Т. Морган считал, что теория Дарвина объясняет происхождение адаптации, а не видов, поскольку вид систематиков не описывает адаптивные признаки и в этом случае «бесполезно объяснять *происхождение видов* посредством теории естественного отбора» (Morgan, 1910, p. 203). По Ч. Робертсону, «видовые признаки обычно не адаптивны. ...Видовые признаки являются результатом свободного скрещивания членов экологически обособленного множества, и скорее результатом, чем причиной обособления. ...Адаптивные признаки формируются в результате действия естественного отбора лишь после того как произошло экологическое обособление...» (Robertson, 1906, p. 310).

Натуралистов не устраивали работы генетиков, так как большая их часть была выполнена с внешними, легко наблюдаемыми признаками, которые, казалось, не имели значения в борьбе за существование и вели к предположению о неадаптивности менделирующих признаков (Tower, 1910). Подобный взгляд отстаивал и автор концепции чистой линии. По мнению В. Йоганнсена (Johannsen, 1911, p. 158): «Идея генотипа, подтвержденная огромной массой экспериментов по исследованиям чистой линии, менделизма и мутаций, не включает *адаптацию индивида* в качестве фактора, имеющего какое-либо генетическое значение. ...Следовательно,

рассуждения о последовательно приобретенных адаптивных признаках представляются нам необоснованными». Для опровержения этой точки зрения надо было доказать, что менделируют и признаки адаптивного характера.

Это было нелегко сделать, так как подавляющее большинство натуралистов в этот период считали, что все признаки являются наследственными. Так, Дж. Аллен в отклике на статью Д. Джордана (Jordan, 1905b) писал, что тот «занимает позицию, которая представляется мне совершенно новой и прямо противоположной взглядам, которых придерживается <...> большинство исследователей географической изменчивости у птиц и млекопитающих, если рассматривается природа видов или подвидов» (Allen, 1906, p. 142–143). Аллен подчеркнул, что до сих пор орнитологи и маммологи все изменения признаков у видов и подвидов, возникшие под непосредственным воздействием среды (изменений температуры, влажности и т. п.), считали наследственными и имеющими реальное значение для процесса видообразования. В качестве «средовых» или географических «подвидов», «рас» и «разновидностей» признавались формы, у которых происходила модификация признаков под воздействием таких факторов. Но, по Джордану, действительно видовым или подвидовым признаком является тот, который, возникнув у родителей под действием какого-либо фактора среды, проявится и у потомства в других условиях. Поэтому использование термина «подвид» зависит от того, являются ли признаки, рассматриваемые как подвидовые или видовые, действительно наследственными. Такой постановкой вопроса Джордан, по мнению Аллена, должным образом оценивает реальное состояние проблемы (Ibid, p. 143).

В этой связи У. Я. Спилман выступил со специальной статьей, в которой разъяснял значение термина «флуктуирующая изменчивость», так как ряд авторов обозначали этим термином как наследственную изменчивость, обусловленную комбинацией генетических детерминантов менделевских признаков, так и ненаследственную, обусловленную непосредственным действием среды на «индивидов, имеющих одинаковую наследственность (гомозиготы)» (Spillman, 1908a, p. 510). Разделение изменчивости на наследственную и ненаследственную подтвердили эксперименты по чистой линии, показавшие неэффективность отбора на основе флуктуирующей изменчивости. Тем не менее смешение наследственной и ненаследственной изменчивости сохранялось в 1920-х гг. среди многих натуралистов и части экспериментаторов.

Ситуацию осложняло состояние самой систематики и подготовка специалистов в этой области в США. У. М. Уилер писал: «Наша существующая таксономия и филогения являются удручающе несовершенными и односторонними» (Wheeler, 1905, p. 537). Американский ботаник-систематик Ч. Э. Бесси указывал на то, что сформулированные в систематике правила относятся к процедуре наименования видов, а не их определения. В результате каждый ботаник, даже без образования, определяет принадлежность той или иной формы к видовой категории, и таким образом возникает «путаница, анархия науки» (Bessey, 1908, p. 222). По Г. Коулсу, хаос в американской таксономии и отсутствие должной научной подготовки являлись аномальными в сравнении с Европой (Cowles, 1908, p. 270).

Всё это затрудняло трактовку вида как завершающей стадии видообразовательного процесса. О. Кук видел причину смешения рядом авторов изменчивости и эволюции в живучести «старой предэволюционной идеи, согласно которой виды являются обычно постоянными, единообразными и стационарными...» (Cook, 1906,

р. 304). Именно в этом Н. Бриттон усматривал причину раскола по вопросу о реальности вида: «До тех пор пока считалось, что виды... относительно стабильны в своих признаках, их разграничение было достаточно простым. Но общее понимание того, что все живые организмы произошли от других, отличных от них, в огромной степени усложнило вопрос» (Britton, 1908, р. 238). Почти такую же формулировку находим у Ч. Э. Бесси: до тех пор, пока предполагалось, что виды являются действительными явлениями, созданными сразу как отдельные виды, которые ботаники «открывали» так же, как путешественники открывают острова в океане, не было никакого серьезного «вопроса вида» (Bessey, 1908, р. 218).

Суть конфликта заключалась в том, что сторонники реальности вида фактически отстаивали популяционную концепцию вида, а их оппоненты — типологическую (Завадский, 1968; Мауг, 1982а). Истоки типологической концепции восходят к философии Платона. В ней каждый вид характеризуется присущей лишь ему одному неизменной сущностью и отделен от других видов резко выраженными прерывистыми признаками. Принадлежность индивидов к тому или иному виду устанавливается по принципу сходства. Поэтому виды являются группами сходных индивидов, которые отличаются от индивидов, относящихся к другим видам. Согласно популяционной трактовке виды не являются «типами», а существуют в виде популяций или групп популяций, объединенных системой внутрипопуляционных отношений, которые изолируют их от популяций других видов. В рассматриваемый период многим еще представлялось, что типологической концепции противостоит номиналистская, по которой видов как реальных природных единиц нет. Суть номиналистской концепции хорошо выразил Ч. Э. Бесси: «Природа производит индивидов и ничего больше <...> виды не имеют действительного существования в природе. Они являются субъективными понятиями и ничем больше <...> виды были изобретены для того, чтобы мы могли классифицировать огромное количество индивидов» (Bessey, 1908, р. 218). Эта традиция берет начало со времен Дарвина, который в «Происхождении видов» определял вид как условное понятие, не отличающееся существенно от разновидности, и употреблял термины («форма», «разновидность» и т. п.), имевшие типологическое значение (Мауг, 1982а, р. 267–269).

На самом деле номиналистская концепция вида не противостояла типологической. Так, палеонтолог С. У. Уиллистон в первой из 14 аксиом, предложенных им для определения того, что есть вид, утверждал, что единственной биологической сущностью является индивид, а в последнем из трех определений вида — что вид является «типом, который изменяется только в пределах узких границ» (Williston, 1908, р. 187, 192).

Мутационная теория и концепция чистых линий способствовали усилению и типологического, и релятивистского понимания вида. Введенное Г. де Фризом понятие элементарного вида, возрождавшее старое представление о виде как «типе», казалось, подтверждалось экспериментальными данными. По мнению Г. Шелла, обследование более 20 тыс. индивидов *Bursa pastoris* в природе показало, что существует, по крайней мере, четыре элементарных вида в данном линнеоне (Shull, 1907с, р. 590). Поэтому признаки при внутривидовой дифференциации ведут себя как менделевские факторы. Позднее Шелл отмечал, что благодаря де Фризу и ранним генетикам вновь возник вопрос о «постоянстве типов», так как в их теориях понятие типа уже не противоречило доктрине эволюции (Shull, 1912, р. 27).

Кроме того, идея постоянства видов получила определенную поддержку в формуле Харди–Вайнберга. Так, Ф. Рамалей, ссылаясь на Г. Харди, Г. Шелла, У. Спилмэна, заявлял, что размышления о постоянном соотношении форм в популяции указывают на причину стабильности видов в пределах рода и элементарных видов в пределах линнеевского вида (Ramaley, 1912, p. 348).

В то же время именно от экспериментальной генетики типологическая концепция быстро понесла урон. Э. М. Ист, Г. С. Дженнингс и Г. Г. Шелл экспериментально установили, что наблюдавшиеся различия между «типами» или «элементарными видами» в нормальной размножающейся популяции меньше тех различий, которые были обнаружены еще Джорданом у *Braba verna* или де Фризом у энотеры. По Дженнингсу, различия между генотипами являются преимущественно различиями малого порядка, причем они «гораздо меньше тех, которые могут быть... обнаружены тончайшими измерениями, выполненными на статистической основе» (Jennings, 1910, p. 144). Этот факт, по Шеллу, был важным вкладом в анализ популяций, из которых состоят виды растений и животных (Shull, 1911, p. 238). Было показано также, что в смеси таких форм, т. е. на основе рекомбинационной изменчивости, эффективно действует отбор. Одновременно подчеркивался искусственный характер полученных в экспериментах «типов» (чистых линий) и гетерогенность природных видов: «Свободное скрещивание среди разных индивидов, образующих непрерывную сеть происхождения, — подчеркивал О. Кук, — является природным отношением членов вида» (Cook, 1909, p. 242).

Наиболее глубокий анализ полученных данных был дан У. Спилмэном, который, рассмотрев работы Н. Г. Нильсона-Эле и Г. Г. Шелла, пришел к выводу, что так называемые «элементарные» виды «могут быть легко объяснены на основе старой дарвиновской идеи постепенной эволюции...» (Spillman, 1908b, p. 896). Спилмэн показал, что каждый из элементарных видов является просто частью реального изменчивого вида, а именно «гомозиготной формой, которая с необходимостью воспроизводит себя почти с абсолютной точностью» (Ibid, p. 898). Количество таких форм в пределах вида «зависит от количества представленных независимых менделевских признаков и степени изменчивости этих признаков» (Ibid, p. 898). Рассмотренные работы имели, по Спилмэну, огромное значение для биологической теории и практической работы селекционеров.

Стали появляться первые попытки генетического обоснования реальности вида. У. Спилмэн, проведя определенные преобразования формулы Г. Харди и рассмотрев затем ряд следствий из нее, в том числе связанных с введением фактора отбора, пришел к заключению, что некоторые признаки рас домашних видов «могли возникнуть много лет назад, у дикой формы, и быть переданы почти незамеченными...» (Spillman, 1908c, p. 254). Позднее Дж. Г. Джерольд показал, что благодаря доминированию гетерозиготы определенные признаки часто маскируются и остаются незамеченными во внешне чистых линиях. Если гетерозигота основана на нескольких взаимодействующих факторах, подобно красноте зерен у пшеницы Н. Г. Нильсона-Эле, то ее можно смешивать снова и снова с доминантной гомозиготой, или с другой гетерозиготой сходной природы без появления в популяции рецессива (Gerold, 1914). К концу второго десятилетия тенденция к популяционно-генетической трактовке вида наиболее полно была выражена в работе Э. Б. Бэбкока (Babcock, 1918).

Для него мутации достаточны для объяснения происхождения новых рас, так как в случае адаптивного преимущества естественный отбор сохраняет их (Ibid, p. 118). Это положение подкреплялось тем, что уже были известны мутации, не снижающие жизнеспособности и фертильности и не сокращающие общей адаптивности организма (Ibid, p. 125). В качестве дополнительного доказательства Э. Б. Бэбкок приводил факт существования широко распространенных полиморфных видов, представляющих собой комплексы многочисленных подвидов. Менделевский характер изменчивости в таких видах указывал на то, что многие адаптивные физиологические, а также и некоторые морфологические признаки возникли мутационным путем. У таких видов «новые комбинации мутантных признаков возникали в результате свободного скрещивания, увеличивая, таким образом, шансы полезных или благоприятных для вида результатов. Популяции таких видов состоят из генетически гетерогенных индивидов, и часто неблагоприятные или даже летальные мутации сохраняются в гетерозиготном состоянии, но вскоре проявляют свое присутствие, когда имеет место инбридинг или самоопыление» (Ibid, p. 125). Бэбкок отмечал, что нет необходимости в одновременном появлении мутации. Три условия достаточны для осуществления процесса эволюции и действительно существуют в природе: длительное существование видов, повторное появление некоторых мутаций, имеющих адаптивное значение, передача мутаций от поколения к поколению.

При этом Э. Б. Бэбкок признавал существование трех отдельных типов видообразования с различными механизмами: на основе точечных мутаций и естественного отбора среди групп организмов с одним и тем же числом хромосом; посредством спонтанного изменения числа хромосом без участия отбора; посредством скрещивания видов, сразу дающего видообразующие формы. Явление мутабельности для Бэбкока было еще гипотезой (Ibid, p. 122–123), и даже гены он продолжал называть «гипотетическими представителями» менделевских признаков в зародышевых клетках (Ibid, p. 118).

Ограниченный характер решения проблемы вида отрицательно сказался и на судьбе концепции изоляции, выдвинутой одновременно в 1905 г. Дж. Т. Гуликом и Д. Джорданом. На основе наблюдений за расообразованием среди наземных улиток *Achatinella* на Гавайских островах миссионер и натуралист Дж. Гулик пришел к выводу, что изоляция и сегрегация являются необходимыми и «фундаментальными факторами, определяющими общее направление эволюции — увеличение дивергенции» (Gulik, 1905, p. 7). Под изоляцией Гулик понимал как разделение близкородственных групп, вызванное пространственным барьером, т. е. географическую изоляцию, так и их обособление в результате действия отбора до такой степени, что «исчезает способность, склонность или возможность для скрещивания (Ibid, p. 17), т. е. продуктивную изоляцию, возникающую симпатрическим образом. Д. Джордан также отдавал предпочтение географической изоляции (Jordan, 1905a, p. 550). При обосновании своей концепции он опирался преимущественно на данные американских орнитологов, которые, по его мнению, провели обширные исследования по индивидуальной и групповой изменчивости и «глубоко поняли отношение между становлением вида и его географическим распределением...» (Ibid, p. 558). Джордан указывал, что имеется множество примеров, подтверждающих его концепцию, причем для многих групп животных, которые можно найти еще у М. Ф. Вагнера.

Но в отличие от последнего Д. Джордан не противопоставлял изоляцию отбору, указывая на то, что «признание изоляции как практически необходимого условия в дифференциации видов не обязательно нуждается в элиминации или уменьшении любого другого фактора» (Jordan, 1905a, p. 554). В то же время, следуя общераспространенному мнению о различиях между адаптивными и систематическими признаками, Джордан и сторонники его концепции приходили к выводу о разных причинах их формирования: «Адаптивные признаки вида <...> обусловлены естественным отбором или развиты в связи с требованиями конкуренции. Неадаптивные признаки, по которым главным образом различаются виды, происходят посредством географической изоляции и сегрегации индивидов» (Ibid, p. 557).

В результате оживленной дискуссии между противниками и сторонниками концепции Джордана понятие изоляции получило расширенную трактовку: изоляцией называется любой фактор, предотвращающий скрещивание, особенно посредством экологических и этологических различий («барьеров»). Такая трактовка изоляции приближалась к концепции изолирующих механизмов в СТЭ (Mayr, 1959; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Отсутствие свободного скрещивания с другими видами становилось главным критерием для признания популяции или группы популяций самостоятельным видом (Ortman, 1908, p. 429; Jordan, 1908, p. 73). Но концепцию репродуктивной изоляции до середины 1930-х гг. многие натуралисты и в особенности экспериментаторы не считали необходимым и важнейшим критерием вида, так как она не имела экспериментального обоснования.

Между тем за экспериментальные методы изучения вида ратовали не только генетики, но и натуралисты, осознающие необходимость их соединения с полевыми исследованиями (Bailey, 1905, p. 533; Cowles, 1908, p. 270; Clements, 1908, p. 258; Clark, 1912, p. 150). Но рассмотренные выше теоретические и методологические посылки экспериментаторов не позволили им предложить такое решение проблемы вида, которое бы удовлетворило натуралистов. Так, Ч. Давенпорт утверждал, что в результате экспериментальных исследований вопрос о происхождении видов распался на вопрос о происхождении, распределении и передаче видовых признаков (Davenport, 1912, p. 129). Абсолютизировалось значение рекомбинационной изменчивости и соответственно гибридизации как фактора видообразования. В рецензии на исследование У.Л. Тауэром межвидовой гибридизации у жуков-листоедов рода *Leptinotarsa* (Tower, 1910) У. Спилмэн пришел к заключению, что «гибридизация может быть важным фактором в развитии новых разновидностей, или даже новых видов» (Spillmann, 1911, p. 62). Б. М. Дэвис также присоединился к мнению Я. П. Лотси, согласно которому главные причины эволюции у высших животных и растений заключаются в рекомбинационной изменчивости (Davis, 1915, p. 651). Даже в конце 1920-х гг. Э. Джеффри видел главный результат прогресса генетики в доказательстве того, что гибридизация является причиной изменчивости и видообразования как у растений, так и у животных (Jeffrey, 1927, p. 460–462).

В свою очередь натуралисты сначала ограничились использованием уже опробованных приемов биометрии, которые, казалось, в наибольшей степени соответствовали дарвинизму и популяционизму, и не применяли сами экспериментальных методов, так как не видели конкретных путей их использования в исследовании видов. Так, Д. Джордан выступал против физиологического критерия в качестве практического теста определения видов, так как такой тест «является чисто гипотетическим

и неосуществимым для зоолога-систематика и не имеет большой ценности для ботаника» (Jordan, 1908, p. 80). Клементс, призывая к экспериментальному исследованию вида в природных условиях, в то же время признавал, что процедура исследования «в высшей степени медленна и трудоемка, требует времени и неограниченного терпения» (Clements, 1908, p. 285).

Разброс мнений среди американских биологов по эволюционным проблемам в течение первых двух десятилетий XX в. был вызван взаимодействием целого ряда причин как теоретического, так и эмпирического уровней исследования эволюции, а также их организационными, институциональными и методологическими предпосылками. Историко-критический анализ прежде всего выявил в качестве причин такой ситуации накопление эмпирических данных, не соответствующих теории, разделение эволюционистов на сторонников «прерывистой» и «непрерывной» эволюции, на «экспериментаторов» и «натуралистов», «типологов» и «популяционистов» (Provine, 1971; Maug, 1976; 1980a; 1982a; Allen, 1979b). Но, как показано выше, каждая из этих причин в свою очередь являлась результатом взаимодействия нескольких конкретно-исторических факторов, обусловленных предшествующим развитием эволюционных исследований.

Разочаровавшись в описательных методах, молодые американские биологи выступили за применение экспериментального метода к исследованиям эволюционных проблем, результаты которых, казалось, не соответствовали дарвинизму. Тем не менее, экспериментальные исследования создавали предпосылки для создания учения о микроэволюции. Но для этого требовалось устранить причины, разделявшие эволюционистов на противоборствующие лагеря, а также изменить теоретические и методологические установки как экспериментаторов, так и натуралистов. Важно было также найти новые методы и объекты исследования. До подлинного синтеза генетики и дарвинизма было еще далеко, так как, по удачному выражению А. Ф. Блэкли, генетика и систематика «представляются в настоящее время совершенно разделенными стеной недоверий и непониманий» (Blakeslee, 1931, p. 573). Экспериментаторы, в особенности генетики, продолжали считать, что в систематике не достигнуто никакого прогресса, в ней сохранился в основном типологический подход к проблемам эволюции.

Систематики и натуралисты в целом, а также значительная часть генетиков продолжали отвергать менделевскую интерпретацию видовых и расовых признаков, придавая термину «мутация» сальтационное значение и выдвигая против эволюционной трактовки мутаций те же возражения, что в свое время приводили при обсуждении «мутаций» энотеры (Summer, 1934). Кроме того, большинство биологов игнорировали тот факт, что виды в природе (как и коммерческие сорта) являются генетически гетерогенными смесями различных рас (Blakeslee, 1931, p. 577). В результате сохранялась изоляция как между отдельными генетическими школами и направлениями, так и между генетикой в целом и биологическими науками, традиционно связанными с эволюционной теорией, такими как экология, систематика, палеонтология, морфология, эмбриология и др. (см.: Галл, Коначев, 1979, p. 75).

В то же время те элементы «синтеза», которые наметились в первые два десятилетия XX в., получили быстрое и качественно новое развитие. Ретроспективно может даже показаться, что все элементы были настолько готовы, что оставалось только сложить и сопоставить их, чтобы получить новую картину. Однако это не так.

Необходимость «синтеза» осознавалась наиболее дальновидными генетиками и систематиками. Так, К. Л. Хаббс отмечал, что систематики убедились в том, что должен быть использован новый и более надежный инструмент исследования, а именно *эксперимент* (Hubbs, 1934, p. 117). По мнению А. Блэксли, так называемые «эволюционная и генетическая концепции образуют две основные концепции биологии» (Blakeslee, 1931, p. 572). Он был убежден в том, что изучение эволюции «должно стать и, я верю, станет экспериментальным. Проблема эволюции является объектом для совместных атак исследователей с разных точек зрения» (Ibid, p. 573). При этом А. Блэксли подчеркивал, что те претензии, которые генетики и систематики предъявляли и еще предъявляют друг другу, являются «крайностями и только частично оправданными», и «стена между ними начала разрушаться в некоторых местах» (Ibid, p. 573).

Но на пути создания учения о микроэволюции стояли и серьезные объективные трудности. Вот наиболее существенные среди них.

Исследования генетической основы географической изменчивости у мышей *Peromyscus* и других видов животных Ф. В. Сэмнером (Sumner, 1924; 1926; 1932; Hubbs, Hubbs, 1932a; b) показали, что «огромное большинство таксономических различий» относится к разряду несомненно менделевских признаков, имеющих преимущественно полифакториальную детерминацию (Sumner, 1934, p. 139). Кроме того, многие из различий, используемых систематиками для выделения подвидов и скоррелированных с климатическими изменениями, являются «генетически фиксированными». Последний вывод Сэмнера был особенно важен ввиду сильного влияния в США тех ламаркистов, которые считали климат ведущим фактором эволюции (Allen, 1905; Witmer, 1906; Williston, 1908). Среди натуралистов и систематиков исследования Сэмнера рассматривались как «пионерский акт величайшего значения в безусловном достижении революции в систематике» (Hubbs, 1934, p. 117).

В то же время сам Ф. В. Сэмнер считал, что концепция полифакториальной детерминации признаков всё еще остается гипотезой и только для некоторых случаев был «проделан действительный причинный анализ» (Sumner, 1934, p. 139). Было бы неоправданно расширять ее выводы «на все подразделения животного царства», так как совершенно иные системы детерминации географической изменчивости установлены у других видов (Ibid, p. 142). Наличие некоторых «макромутаций» в природе создает повод для сохранения разделения на «мутационные» и «средовые» признаки, и хотя «генетические различия между этими двумя классами признаков являются просто различиями в степени сложности», всё же «они, вероятно, различаются в их отношении к факторам среды» (Ibid, p. 143). Недостаточная доказанность единой генетической основы для расовых и видовых признаков дает основание утверждать, что процесс образования географических рас и процесс видообразования — два разных явления. Всё это заставляло Сэмнера называть свои заключения «предварительными» (Ibid, p. 145). В то же время, по его мнению, различия «между подвидами и линнеевскими видами являются до определенной степени условными, и причисление данной группы организмов к той или иной категории часто произвольно».

Хотя в эти годы большая часть биологов-натуралистов и значительная часть генетиков склонялись к признанию реальности вида, еще оставался неясным ряд важных аспектов этой проблемы. Наиболее сложным был вопрос достижения и сохранения видом целостности. Так, в докладе на 5-м Международном конгрессе ботаников, проходившем в августе 1930 г. в Англии (Кембридж), Э. Б. Бэбкок, опираясь

на обобщение данных по исследованию видов систематиками, экологами и биогеографами, утверждал: эти данные «указывают, что виды существуют и что они есть действительно естественные группы индивидуальных организмов» (Babcock, 1931, p. 5). Во второй части доклада Бэбкок дал генетическое обоснование вида как реальной единицы. Значение вклада генетиков в решение проблемы реальности вида становится явным при сравнении двух основных положений концепции вида, сформулированных Бэбкоком. В первой формулировке, данной без учета генетики, он вводит критерий репродуктивной изоляции: «свободное скрещивание и высокая (но не обязательно полная) фертильность среди индивидов группы, отсутствие свободного скрещивания и обычно низкая фертильность, если не полная стерильность у гибридов между различными видами» (Ibid, p. 8). Во второй формулировке Бэбкок добавляет в эти пункты следующие слова: «...Именно такая, которую следует ожидать у организмов, у которых большинство генов во всех хромосомах гомологично <...>, является логическим результатом аккумуляции генных и хромосомных различий между дивергирующими группами индивидов внутри вида» (Ibid, p. 16). Так, критерий репродуктивной изоляции и других ее форм, известный Д. С. Джордану и другим натуралистам, получал свое генетическое обоснование.

Однако далеко не все признавали этот критерий решающим. Во многих определениях понятия «вид», например у К. Штерна, говорилось, что «скрещивание двух форм <...>, принадлежащих к разным видам, ведет к стерильности» (Stern, 1936, p. 123). Но он же признавал, что «проблема вида является столь запутанной, что некоторые аспекты, рассматриваемые как кардинальные моменты одними, даже не упоминаются другими. Стерильность <...> является одним из этих аспектов» (Ibid, p. 123). Проанализировав генетические особенности изоляции, Штерн пришел к важным выводам: «Из наших заключений относительно генетической основы межвидовой стерильности следует, что она возникает более чем в один шаг. <...> Аккумуляция генных различий, если она доведена до определенной точки, создает несбалансированные гибридные зиготы. После достижения этого решающего в эволюционном прогрессе пункта эффект изоляции помогает развитию дивергенции от остальной популяции. Межвидовая стерильность не является необходимой предпосылкой для дивергентной эволюции. Какая бы степень изоляции ни требовалась, ее исходный признак <...> имеет природу пространственной или временной изоляции в самом широком смысле. <...> Но в таком случае изоляция есть побочный продукт, а не основа эволюции» (Ibid, p. 140).

Одновременно Штерн заявлял, что изучение изоляции, «являясь важным подходом, в настоящее время едва только начинается...» (Ibid, p. 140). Определенную трудность представляли экспериментальные данные, полученные на растениях, которые показывали, что «полностью фертильные, константные гибриды <...> могут иногда быть получены скрещиванием двух крайне отличных видов» (Babcock, 1931, p. 7). Практически неясна была относительная эволюционная роль различных типов генетической изменчивости, в особенности полиплоидии. В частности, Ф. Сэмнер считал «ошибочным» в большинстве случаев говорить об образовании расы или вида через «аккумуляцию успешно появляющихся мутаций в данном направлении» (Sumner, 1934, p. 146). Для молодого генетика растений А. Ф. Блэксли роль естественного отбора всё еще оставалась «основной проблемой, ожидающей адекватного экспериментального исследования» (Blakeslee, 1931, p. 576).

4.5. Математические модели эволюции и начало популяционно-генетических исследований

Исходные элементы СТЭ были сформулированы в математических моделях эволюции англичан Р. А. Фишера и Дж. Б. С. Холдейна и американца С. Райта. Хотя их создание датируется началом 1930-х гг. (Fisher, 1930a; Wright, 1931a; b; Haldane, 1932a), основные идеи были сформулированы их авторами именно в середине 1920-х гг. Ядром математических моделей было доказательство того, что изменение частот генов в менделевских популяциях обусловлено взаимодействием таких факторов, как мутации, рекомбинации, отбор и изоляция. Концепции английских ученых Фишера и Холдейна были хорошо известны в США, так как дискуссия между Фишером, Холдейном и Райтом по вопросам эволюции, в том числе по проблеме механизмов доминирования, проходила в конце 1920-х — начале 1930-х гг. на страницах «The American Naturalist», где шли основные дискуссии по генетическим аспектам эволюции. Истоки этой дискуссии и различия в целом между моделями С. Райта и Р. Фишера заключались в различиях между теми теоретическими и методологическими основаниями, на которых они строились.

Математик и теоретический физик по образованию, Р. Фишер в 1918 г. доказал, что полигенные признаки ведут себя согласно законам Менделя. Для внедрения стохастического подхода к оценке экспериментов огромное значение имела книга Фишера «Статистические методы в экспериментальных работах», опубликованная в 1925 г. (Hall, 2007). Через несколько лет он сформулировал тезис, что разные гены имеют дифференциальное выживание и соответственно разное воспроизведение, оказывая влияние на приспособленность популяции. Фишер ввел понятие «приспособленность» как меру относительного успеха при размножении. По мнению Дж. Табери, статистический анализ изменчивости Фишер использовал для того, чтобы решить одну из главных проблем биометрии — определить реальный вклад наследственности и среды в популяционную изменчивость (Tabery, 2008).

При этом он исходил из предположения, что отбор действует на отдельные, независимые менделевские факторы, т.е. гены, контролирующие отдельные, четко определенные признаки (наподобие тех, которые выбрал Мендель для своих опытов). Р. Фишер исследовал проблему равновесия в популяции при отборе по единичному локусу с двумя аллелями и пришел к важным выводам. Если отбор поддерживает гомозиготу, то другой аллель будет элиминирован, а если гетерозиготу, то установится состояние сбалансированного равновесия (Fisher, 1922, p. 324). Кроме того, поскольку сохранение единичного гена в большей степени зависит от случая, чем от отбора, то у мутации больше шансов сохраниться в большой, а не в малой популяции. Таким образом, представление ранних менделистов об однозначности связи «ген–признак», воспринятое Фишером, предопределило соответствующий вывод его теории об эффективности отбора в больших популяциях и медленном характере его действия.

Центральное место в математической теории Фишера заняла проблема эволюции доминантности, вызвавшая длительную полемику с Дж. Б. С. Холдейном и С. Райтом (Fisher, 1928a; b; 1930b; 1934). Холдейн полагал, что доминантность эволюционирует путем подбора генов-модификаторов, действие которых направлено на ликвидацию вредных для организма последствий той или иной мутации.

Но поскольку мутация в гомозиготном состоянии чаще всего оказывается вредной, то именно гетерозиготы модифицируются отбором с целью усиления полезного эффекта мутаций и ослабления их негативных свойств.

Эта концепция вызвала жесткие возражения со стороны С. Райта, который вступил в полемику с Фишером по поводу эволюции доминантности. Для Райта доминантность достигалась за счет отбора мутантного гена, более активного по сравнению с исходным (Wright, 1929). Дискуссия приняла резкие формы в середине 1930-х гг., когда Р. Фишер (Fisher, 1934) раскритиковал большую статью Райта «Физиологическая и эволюционная теория доминантности» (Wright, 1934a). Райт ответил трехстраничной заметкой «Профессор Фишер о теории доминантности» (Wright, 1934b), которая их навсегда рассорила. Как полагает А. И. Ермолаев, в основе разногласий были не столько расхождения во взглядах на эволюцию доминантности, сколько разные подходы к теории эволюции. «Подход Райта включал развитие интегральных уравнений генных зависимостей, что противоречило подходу Фишера, который применял для этого дифференциальные уравнения» (Ермолаев, 2012, с. 149).

Дж. Б. С. Холдейн, обратившийся к математической теории отбора в 1924 г., также исходил из того, что отбор действует на единичный ген в популяции (Haldane, 1924). Как и Р. Фишер, он считал, что сохранение редких рецессивных мутаций является стохастическим процессом, и признавал важное значение отбора в эволюции больших популяций. При этом Холдейн разбирал эволюционную роль избирательного спаривания и инбридинга, исследовал полигенные системы, коэффициенты отбора в зависимости от концентрации генов в популяции, отбор у полиплоидов, селективные воздействия перекрывания одного поколения другим, влияние частичной изоляции и т. д. Холдейн разработал таблицы, по которым можно было определять изменения частоты генотипов и интенсивность отбора во времени.

Вскоре Дж. Б. С. Холдейн попытался конкретизировать свои математические расчеты. В 1926 г. он вместе с Дж. Хаксли, которому предстояло стать одним из главных архитекторов СТЭ, выпустил небольшую книжку под названием «Биология животных» (Huxley, Haldane, 1926). Авторы высказали нетривиальную по тем временам идею о том, что отбор в природных популяциях использует как мелкие мутации, так и сальтационные изменения. Такая постановка вопроса расширяла возможности концепции селектогенеза, что было особенно перспективно при обсуждении проблемы происхождения надвидовых таксонов.

Два года спустя после публикации монографии Р. Фишера появилась книга Дж. Б. С. Холдейна «Причина эволюции» (Haldane, 1932a), представлявшая собой переработанный курс лекций «Пересмотр дарвинизма», прочитанных в 1931 г. В ее основной части, включающей разделы о внутри- и межвидовой изменчивости, естественном отборе и адаптациях, автор старался показать, что нового внесла современная генетика в познание причин эволюции и какова роль естественного отбора среди них. В приложении «Математическая теория естественного отбора» Холдейн дал математическое обоснование и расчеты интенсивности отбора, разных его типов, их влияния на популяцию. В итоге он пришел к выводу об отсутствии различий между внутри- и межвидовой изменчивостью и о ведущей роли отбора в эволюции, указав, что это справедливо только относительно популяций, состоящих

из смеси разных генотипов. При этом он отстаивал идею высокой стабильности полиморфных популяций и указывал на возможность видообразования без участия естественного отбора в генетически чистых линиях, при полиплоидии и гибридизации. По мнению Холдейна, это означает возможность недарвиновской эволюции, т. е. идущей помимо естественного отбора.

В дальнейшем основные исследования Холдейна были посвящены математическому изучению темпа изменения популяции под влиянием отбора и мутаций (Фельдман, 1976). Он предложил ряд формул для вычисления изменений встречаемости гена в популяции в зависимости от коэффициента отбора. По его мнению, не скорость мутирования, а прежде всего коэффициент отбора определяет темп эволюции. По мнению Холдейна, фишеровский механизм эволюции доминантности действует лишь в больших аутбредных популяциях (Haldane, 1930). В инбредных популяциях отбор модификаторов для гетерозигот протекает медленно, а для гомозигот и вовсе отсутствует. Поэтому здесь идет отбор более активных аллелей либо с помощью отбора модификаторов, направленных на повышение эффективности гена, либо с помощью отбора более активного аллеля.

С. Райт благодаря опыту, приобретенному в ходе экспериментов, выполненных главным образом совместно с У. Э. Кастлом (Castle, Wright, 1915; 1916), обнаружил, что связь «ген–признак» не столь однозначна, как думали ранние менделевцы, и отбор по большей части имеет дело не с отдельными генами, а с их взаимодействиями (Steffes, 2007). Математический анализ собственных экспериментов Райта по инбридингу, проводившихся с 1915 г., и экспериментов Э. М. Иста и Д. Джонса (East, Jones, 1919) доказал значение инбридинга как фактора, создающего новые системы генов, и подчеркнул значение рекомбинационной изменчивости (Wright, 1922). По мнению У. Провайна, выводы Райта по этим экспериментам являются решающими для понимания его более поздних взглядов на процесс эволюции (Provine, 1986). В результате С. Райт рассматривал популяцию не просто как набор или совокупность единичных генов, а как систему взаимодействующих генов и, таким образом, с самого начала строил более реальную математическую модель.

В конце 1929 – начале 1930-х гг. Райт разработал популяционную концепцию подвижного равновесия, которую впервые изложил в классической статье «Эволюция в менделевской популяции» (Wright, 1931a), а затем в докладе на Международном генетическом конгрессе в Итаке в 1932 г. (Wright, 1932). Концепция включала в себя дрейф генов, отбор внутри локальных популяций (при инбридинге) и отбор между популяциями (аутбридинг). В обеих работах обсуждались эволюционные последствия различных взаимодействий отбора, дрейфа генов, размеров популяций и скорости изменения внешних факторов. Райт предположил и математически доказал, что в популяциях малого размера дрейф при малом давлении естественного отбора может стать доминирующим фактором, в результате чего случайная фиксация новых мутаций, большинство из которых вредны, приведет к дегенерации популяции и в конечном счете – к ее вымиранию. В большой же популяции быстрая фиксация любых, в том числе и полезных мутаций при низких коэффициентах отбора маловероятна, а сами процессы легко обратимы. Но и при высоких коэффициентах селекции популяция может не поспеть за изменяющейся средой. В популяциях же среднего размера случайный дрейф и быстрая селекция ведет к быстрым изменениям частот генов и к фиксации новых аллелей. Таким образом, средние

размеры популяции более пригодны для быстрой эволюции. Подобную систему взглядов Райт изложил в статье 1931 г., но фактически они были сформированы им за несколько лет до ее публикации.

Для будущего эволюционного синтеза, в том числе и для нового подхода к изучению видообразования и макроэволюции особенно важной оказалась модель адаптивного ландшафта, которая и сейчас вызывает ожесточенные дискуссии не столько среди биологов-эволюционистов, сколько среди философов и историков науки. Одни считают ее устаревшей и по крайней мере требующей существенных уточнений (Kaplan, 2008). Другие, напротив, полагают ее важнейшей концепцией в СТЭ, эвристические возможности которой не исчерпаны (Hendry, Gonzalez, 2008; Wilkins, Godfrey-Smith, 2009). Третьи стараются примирить крайние оценки (Plutynski, 2008). Большой резонанс вызвала попытка Д. Халла использовать эту модель для развития науки (Hull, 1988).

Не вдаваясь в эти дискуссии, отметим только, что с помощью модели адаптивного ландшафта Райт попытался графически изобразить типичные ситуации для эволюционирующих популяций при различных скоростях изменения среды и коэффициента селекции (Wright, 1932). Условия, описываемые Райтом, были многомерными, поэтому он попытался их выразить по аналогии с топографической картой. В предложенной им модели адаптивного ландшафта вершины холмов представляли собой «адаптивные вершины», а разделяющие их долины были для организмов «ничейной территорией». Как подчеркнул Райт, стратегия эволюции заключается в том, чтобы вид добивался максимума благоприятных комбинаций аллелей, чтобы достичь наибольших вершин.

Согласно Райту, существует большое число таких вершин, различающихся между собой по размеру и степени адаптивности. И естественный отбор стремится доставить популяцию, потерявшую адаптивность, на ближайший адаптивный пик. «Для этого должен существовать некоторый механизм “проб и ошибок”, при помощи которого виды исследуют местность, прилегающую к их ареалу» (Wright, 1932, p. 359). Он предложил шесть диаграмм, изображающих поле комбинаций генов, занимаемое популяциями различного размера при различных изменениях среды. Впоследствии эти диаграммы вошли во все учебные пособия по эволюционной теории и популяционной генетике.

Отличие от взглядов, высказанных годом раньше, заключалось только в том, что здесь Райт отказался от идеи медленной эволюции большой популяции при всех изменениях среды. В отличие от вида, занимающего малую адаптивную нишу и вымирающего в условиях сильного отбора, будучи жертвой чрезмерной специализации, большая популяция, занимающая широкую адаптивную область, имеет шанс в условиях умеренного отбора претерпеть значительные изменения без общего повышения степени адаптации, но при этом занять новую адаптивную зону.

В конечном счете, взгляды Райта выглядели следующим образом:

1. В условиях повышения частоты мутаций или снижения давления отбора идет общее увеличение изменчивости и в итоге — снижение средней приспособленности популяции. При достаточном расширении диапазона изменчивости часть популяции может занять нижние склоны другого адаптивного пика, который выше первоначального, и в этом случае популяция начнет перемещаться и займет новый адаптивный пик;

2. При возрастании давления отбора и снижения размаха мутаций шансы на захват соседнего пика снижаются;

3. При сильном давлении отбора узкоспециализированный вид может оказаться неспособным перейти на вновь образующиеся адаптивные вершины, оказаться на склоне и вымереть. В условиях же умеренного отбора популяция имеет шансы постепенно перейти в новое адаптивное поле;

4. В случае резкого сокращения численности популяции и тесного инбридинга идет утрата генов, их случайная фиксация. В этих условиях популяция сокращает величину адаптивного поля, спускается с его вершины и в конечном счете вымирает;

5. При этих же условиях возможен и иной результат, когда популяция, спустившись с вершины, продолжает блуждать вблизи нее, исследуя окрестную ситуацию методом «проб и ошибок», что может привести и к захвату более высоких пиков, но в случае малой численности популяции такой исход маловероятен;

6. Большая популяция состоит из полуизолированных субпопуляций, одна из которых имеет шанс при быстром малоадаптивном блуждании в окрестностях какого-либо адаптивного пика взобраться на склон другого. В результате полуизоляции эта субпопуляция увеличивает свою численность за счет миграции, ее гены вливаются в пул других субпопуляций, а весь вид имеет шанс переместиться в зону влияния нового пика.

Теория С. Райта выросла из анализа экспериментальных данных и, следовательно, была «индуктивна». Теории Р. Фишера и Дж. Б. С. Холдейна строились почти всецело на модели «ген–отбор» и лишь затем верифицировались на экспериментальных и полевых данных, т. е. были «дедуктивны».

Но главное различие между теорией С. Райта с одной стороны и теориями Р. Фишера и Дж. Б. С. Холдейна с другой заключалось, однако, в том, что теория С. Райта возникла на основе экспериментов, результаты которых показали, что популяции представляют собой сложные генетические системы. Понимание С. Райтом популяции как генетической системы явилось теоретической предпосылкой для его сотрудничества с Ф. Г. Добржанским в 1930-х – 1940-х гг.

Полемика по вопросу о значении математических моделей для становления современной эволюционной теории (см. Provine, 1978, p. 168–170), а также критические отзывы на историю происхождения популяционной генетики выявили необходимость уточнения этого значения. Указывалось, что У. Провайн пропустил «все работы по генетике в период с 1915 по 1930 г. (за исключением работ по математической генетике)» (Галл, Рубцова, 1975, с. 217). Дополнительные исследования не изменили, однако, общей оценки: «Математические модели популяционной генетики имели значительное влияние на эволюционное мышление...» (Provine, 1978, p. 175).

В то же время У. Провайн признал, что «немногие эволюционисты читали статьи Фишера, Холдейна и Райта с легкостью и полным пониманием математического анализа» (Ibid, p. 190). Это обстоятельство, по У. Провайну, не мешало воздействию математических моделей, так как большинство биологов, в частности Э. Майр, воспринимали математические модели через эволюционные концепции тех немногих эволюционистов, которые смогли «переварить» если не сам математический анализ, то выводы из него. В качестве наиболее яркого примера У. Провайн приводит «Генетику и происхождение видов» Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a).

Но влияние математического направления через Ф.Г. Добржанского — это уже влияние не чисто математических моделей, а влияние синтеза этих моделей с достижениями школы С.С. Четверикова и других исследователей, т.е. влияние, прежде всего, самого Ф.Г. Добржанского. В пользу такого вывода говорит и следующее высказывание одного из биографов Р. Фишера — его дочери, которую менее всего можно заподозрить в предвзятом отношении к его вкладу: «Книга была опубликована в 1930 г. и получила несколько положительных отзывов, но, как и предсказывал Фишер, она никогда хорошо не продавалась. Ее влияние на генетическую науку было глубоким, но необычайно косвенным, так как она оставалась незнакомой многим генетикам» (Вох, 1978, р. 188).

Недавно к сходному выводу пришел С. Бруш (Brush, 2009), проанализировавший концепцию естественного отбора в англо-американском мире. Историк физики не согласился с точкой зрения, что математические теории Фишера, Райта и Холдейна могли быть проверены и подтверждены, как это случалось с математическими предсказаниями в космологии и квантовой механике. На самом деле биологический эволюционизм, включая Ф.Г. Добржанского, Э. Майра, и других создателей СТЭ, не смогли показать предсказательную функцию этих моделей. В итоге при обучении теории эволюции учителя по-прежнему прибегали чаще к историческим примерам, чем к строгим построениям, делая себя уязвимыми для атак креационистов.

Следует учесть также, что математические концепции эволюции воспринимались с учетом достижений в других областях эволюционного исследования (классической генетики, систематики, биогеографии и т.д.) (см., например: Ford, 1930, р. 564). Кроме того, ограниченность математических моделей, заключавшаяся в том, что математический анализ не выходил за рамки индивидуальной изменчивости, т.е. не решал проблему вида, и строился на ряде упрощений, а также острая дискуссия, главным образом между Райтом и Фишером, продолжавшаяся и в тридцатых годах (Fisher, 1928a; b; 1930b; 1934; Wright, 1929; 1934a; b; Haldane, 1930), привели к тому, что для большинства биологов математические модели эволюции всё же остались гипотетическими предположениями (Rao, Nanjundiah, 2011).

Между тем более широкая и глубокая трактовка микроэволюции была дана в концепции С.С. Четверикова (1926), которая будет подробно рассмотрена в третьей части. Здесь только отметим, что лейтмотивом статьи С.С. Четверикова был анализ не только отдельных эволюционных факторов и их взаимодействия (как у Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта), но и проблемы вида и видообразования. Анализ С.С. Четверикова существенным образом отличался как от анализа математиков, так и от анализа генетиков моргановской школы, и по существу строился на принципах системного подхода (Adams, 1968; 1970; Бабков, 1977; 1985; Тимофеев-Ресовский, Глогов, 1980; Dobzhansky, 1980a; Голубовский, 2000; 2012a).

Как и у его зарубежных коллег, в основе концепции С.С. Четверикова лежали следующие главные элементы: математическая статистика, в том числе биометрия (то же у Р. Фишера и С. Райта); менделизм в широком смысле (то же у С. Райта); определенные экспериментальные данные по наследованию и многочисленные данные по изменчивости природных популяций (у Р. Фишера и С. Райта — только некоторые экспериментальные данные и практически никаких полевых). Но у Четверикова впервые были использованы данные систематики, полученные в результате генетического исследования природных популяций. Он соединил в единое целое

генетику, систематику, экологию и дарвинизм, методы натуралистов и экспериментаторов благодаря определенным историческим особенностям развития эволюционной теории в России (отсутствие резкого противопоставления прерывистой и непрерывной изменчивости, освоение менделизма молодым поколением ученых в период, когда уже была доказана его справедливость для количественных признаков и других сложных случаев наследования, и т. д.).

Статья С. С. Четверикова не сразу была оценена за рубежом, в том числе в США, и тем не менее именно его идеи оказали решающее действие на формирование СТЭ в Соединенных Штатах. Влияние идей Четверикова распространялось по трем направлениям: через работы непосредственных учеников С. С. Четверикова; через работы других советских эволюционистов, в той или иной степени развивавших или дополнявших идеи Четверикова; и особенно через воздействие Ф. Г. Добржанского, на чем мы остановимся ниже.

Работы учеников С. С. Четверикова, подтверждавшие и развивавшие его идеи (см. подробно: Adams, 1968; 1970; 1980b; 1994b; Кайданов, 1983), были хорошо известны в США. Наиболее важные из них были опубликованы в американских журналах. Так, результаты исследований группы С. С. Четверикова на нескольких видах дрозофилы под Москвой были приведены сначала в статье С. М. Гершензона, опубликованной в «The American Naturalist» (Gershenson, 1934) и лишь годом позже в «Биологическом журнале» (Балкашина, Ромашов, 1935). На основе данных Тимофеевых-Ресовских (Timofeeff-Ressovsky, Timofeeff-Ressovsky, 1927) и своих собственных Гершензон подтвердил важный вывод С. С. Четверикова о высокой насыщенности природных популяций дрозофилы рецессивными мутантными генами (Gershenson, 1934, p. 571). Многие американские генетики (например: Johnston, Winchester, 1934, p. 352) ссылались на работы Н. В. Тимофеева-Ресовского по исследованию мутабельности генов (Timofeeff-Ressovsky, 1929; 1933) и работы Н. П. Дубинина, который вместе с сотрудниками изучал эффекты положения генов и хромосомную изменчивость в природных популяциях (Dubinin, Sidorov, 1934; Dubinin, Sokolov, Tiniakov, 1936).

В сочетании с работами американских генетиков по искусственному мутагенезу, менделевскому характеру наследования, географической изменчивости и генетическим основам изоляции советские исследования по генетике популяций также готовили основу для создания учения о микроэволюции — сердцевины будущей СТЭ.

4.6. Проблемы макроэволюции

Обычно принято говорить о кризисе дарвинизма лишь в связи с противопоставлением первых генетических концепций эволюции теории естественного отбора. На мой взгляд, не меньшее значение для его углубления имели широкие и планомерные палеонтологические результаты американских исследований в Азии, Европе и Северной Америке, давшие богатый материал по филогении преимущественно беспозвоночных. Вскоре однако существенные успехи были достигнуты и при изучении ископаемых позвоночных, а Музей естественной истории в Нью-Йорке стремительно превращался в ведущий эволюционно-палеонтологический центр (Brinkman, 2010b). В ходе американской экспедиции в Монголию в 1923–1926 гг. ее участниками (Ф. Купером, Г. Ф. Осборном, У. Д. Мэттью и др.) были сделаны

уникальные открытия ископаемых наземных позвоночных. Собранный материал позволил сформулировать гипотезу об азиатском континенте как центре формирования главных отрядов рептилий и млекопитающих и приступить к детальному рассмотрению вопросов о происхождении наземных позвоночных, в том числе и млекопитающих, представители которых до сих пор были известны только в виде относительно высокоразвитых форм, внезапно появившихся в Европе и Северной Америке в начале третичного периода.

Значительные успехи были достигнуты в реконструкции филогении отдельных групп животных. Достаточно вспомнить родословные титанотериев (Г. Ф. Осборн), лошадей (О. Абель, У. Д. Мэттью), в основе которых лежало представление о непрерывном характере эволюции. Открытие И. А. Ефремовым в 1928 г. раннетриасовых лабиринтодонтосов дало возможность изучать возрастную и индивидуальную изменчивость, что ранее было недоступно для ископаемых наземных позвоночных. Исследования взаимоотношений между условиями окружающей среды и строением организма занимали значительное место в работах Л. Долло, А. П. Павлова, О. Абеля, П. П. Сушкина, А. А. Борисьяка и способствовали развитию «палеобиологического» или, точнее, «палеоэкологического» метода. Первые работы Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1928; 1929) по ископаемым млекопитающим также открывали путь к изучению распространения тех или иных признаков во времени, направленности преобразования популяций, ее зависимости от биотической среды и т. д.

В эти десятилетия был опубликован целый ряд обобщающих работ по палеозоологии и палеоботанике, авторы которых главное внимание уделяли не столько описанию ископаемых остатков и реконструкции вымерших форм, сколько последовательному рассмотрению палеонтологического материала с эволюционной точки зрения: это О. Абель, К. Бойрлен, А. А. Борисьяк, И. Вальтер, Р. Ведекинд, Э. Даккэ, К. Динер, Э. Кокен, А. П. Павлов, М. В. Павлова, Д. Н. Соболев, П. П. Сушкин, Э. Хеннинг, К. Циттель, Н. Н. Яковлев и многие другие. В то же время кризисные явления, захватившие эволюционную теорию, сказались и на эволюционной палеонтологии. Этому способствовали и особенности ее предмета, и ее возможности в познании ископаемых организмов. Палеонтологи продолжали изучать исторические преобразования преимущественно методами описания и сравнения материалов, относящихся к результатам эволюции, и зафиксированным в ископаемых остатках. Однако, выделяя филогенетические закономерности, палеонтология сама по себе еще не могла делать выводы о движущих силах эволюции.

С этим, однако, были не согласны многие палеонтологи. Среди них в начале XX в. широко распространилась другая точка зрения — что палеонтология как наука, изучающей реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит и решающая роль в объяснении ее причин и закономерностей. Блестящие открытия в области палеонтологии способствовали укреплению представлений о том, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей эволюции органического мира, якобы и являются ее факторами и причинами. В конечном счете, это открывало возможности для выдвижения различных гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, в принципе недоступных проверке. Постоянно происходило смешение пройденного, уже завершившегося этапа эволюции с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ

сохранившихся документов органической эволюции субъективно воспринимали как каузальное изучение. Прошлое использовали для объяснения настоящего, а не наоборот.

Отсюда укрепились стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции: например закона инерции (О. Абель), закона филогенетического роста (Ш. Депере), запрограммированности срока существования таксона (Д. Роза, К. Бойрлен, П. Ведекинд, Ш. Депере) и др. Широкую известность получили разнообразные филогеронтологические рассуждения о том, что любой таксон проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид.

Кризис дарвинизма в начале XX в. усилил ортогенетические и салътационные концепции эволюции. Их основой по-прежнему служило отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп растений и животных на границах многих геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологического материала, свидетельствующего в пользу суждений о существовании крупных переломов в истории органического мира, находила как будто бы подтверждение в данных экспериментальной генетики и экспериментальной эмбриологии. Создавалось впечатление, что новейшие открытия в этих областях биологии подтверждают салътационизм и неокатастрофизм.

В первой трети XX в. не только в англоязычном пространстве, но и во всем мировом научном сообществе самой популярной фигурой из биологов-эволюционистов был знаменитый американский палеонтолог Г. Ф. Осборн. Пожалуй, только у автора теории относительности А. Эйнштейна рейтинг был выше. Его огромные достижения в палеонтологии, впечатляющая эрудиция в разных областях биологии, активная гражданская позиция, связанная с пропагандой евгенических мероприятий, создавали ему славу величайшего ученого современности. Его концепцию аристокенозиса многие воспринимали как последнее слово науки: она излагалась во многих учебниках. Он был одним из первых, кто пытался найти синтез палеонтологии с генетикой и вывести американскую мысль в области макроэволюции из тупика теологического или телеологического неокатастрофизма.

Взгляды Г. Ф. Осборна на основные проблемы эволюционной теории не раз менялись. Вдобавок ему была присуща склонность всякий раз облекать их в достаточно сложные для понимания теоретические конструкции, затемненные своеобразной терминологией и спекуляциями относительно причин описанных явлений. Это ни в коей мере не уменьшает огромной ценности собранных им фактов и эмпирических обобщений, принесших ему славу крупнейшего палеонтолога первой трети XX в. Поэтому прав был Симпсон, который, сожалея об отсутствии научной биографии Осборна, писал, что это «досадно, так как он был последним из некогда возвышавшихся титанов, воплощавших в себе целую науку — палеонтологию позвоночных» (Simpson, 1978, p. 40–41). Не заполнила этот пробел и книга Брайана Регала (Regal, 2002), так как в ней основное внимание уделено не его палеонтологическим, а антропологическим трудам. В ряде статей и диссертаций за последние 5–7 лет затрагивается в основном музейная деятельность Осборна. Пожалуй, только в докторской диссертации Миранды Патон (Paton, 2009, p. 155), защищенной в Корнельском университете, анализируется значение деятельности Осборна для

эволюционного синтеза, но ее публикаций на эту тему мне не удалось найти. Вместе с тем это фигура явно ключевая в понимании особенностей эволюционного синтеза в англоязычном пространстве.

Г. Ф. Осборн однозначно не укладывается ни в одно из общепринятых направлений в эволюционной теории. Э. Коп решительно относил Осборна к числу сторонников неоламаркизма (Cope, 1904), хотя сам Осборн писал о своем отрицательном отношении к теориям Дарвина и Ламарка (Osborn, 1929), признавая лишь былую краткую увлеченность принципом наследования приобретенных признаков (Osborn, 1932; 1934). Присущая американскому варианту неоламаркизма идея о внезапном характере эволюционных изменений осталась ему также чуждой. Не воспринимал он и попытки многих американских эволюционистов представить экспериментальные работы в области генетики как изучение начальных стадий видообразования. Для него семейства мышиных и морских свинок, т. е. основные экспериментальные объекты генетиков, были статичны в эволюционном отношении и, следовательно, выводы, полученные при их изучении, не имели отношения к реальной эволюции (Osborn, 1931, p. 548). Как истинный палеонтолог Осборн полагал, что подлинные причины эволюции надо искать, прежде всего, на основе филогенеза ископаемых (Osborn, 1905).

Г. Ф. Осборн скептически относился к попыткам объяснить вымирание крупных таксонов каким-то воздействием внешних факторов, действующих эпизодически, полагая, что выводы о внезапном исчезновении с лица Земли целых групп организмов, в частности гигантских рептилий, основаны на недостаточном знании предмета (Osborn, 1910). Признавая разрывы в палеонтологической летописи, по его мнению, вовсе не следует предполагать наличие какого-либо способа эволюционных изменений, отличного от того, который просматривается в непрерывно эволюционирующих и богато представленных в геологических отложениях группах. Он отказывался рассматривать вымирание как внезапное изменение. Даже взгляды Дарвина, допускавшего прерывистость видообразования, казались ему в этом плане уязвимыми (Osborn, 1912). Приписывание Дарвину идеи о постепенности эволюционного процесса является, по Осборну, исторической ошибкой. Неопределенной изменчивости Дарвина, или «мелким скачками» в собственной терминологии, Осборн противопоставлял определенно направленные изменения, сходные с мутациями В. Ваагена. Выступая 22 сентября 1904 г. на Международном конгрессе по искусству и науке, Осборн подчеркнул, что эти изменения представляют собой «постепенное восхождение новых адаптивных признаков не в силу отбора случайных вариаций, не в силу скачков, а путем возникновения в неясной и почти невидимой форме, за которым следует прямое увеличение и развитие в дальнейших поколениях» (Osborn, 1905, p. 230). Таким образом, Осборн высказывается в пользу чистой постепенности и неразличимости шагов эволюции. На это обстоятельство следует обратить внимание, так как иногда ему приписывается совершенно иная точка зрения, согласно которой мутации понимались в дефризском смысле (Симпсон, 1948, с. 86).

Вслед за Дарвином Г. Ф. Осборн не раз повторял: «*Natura non facit saltus*», в изменениях форм и соотношений в эволюции, как и в росте, существует господствующая непрерывность» (Osborn, 1918, p. 251–252). Правда, он делал оговорку, что это правило действует не абсолютно, а лишь в подавляющем большинстве случаев. Некоторые эволюционные изменения (для млекопитающих это одна пятая часть

от наблюдаемых событий или даже менее того) подчинены закону скачков или прерывистости, в соответствии с которым новые признаки или функции, влекущие за собой появление новых признаков, внезапно формируются в наследственном веществе. Причины этого Осборн усматривал в действии внутренних факторов, близких по своей природе к психическим. Примером скачкообразного возникновения признака могло, по Осборну, служить появление добавочного позвонка или зуба, т.е. происходит не образование нового органа или признака в собственном смысле слова, а лишь появление нового гомолога.

«Скачки», как их понимал Осборн, касаются не возникновения вида или таксона более высокого ранга, а эволюции единичного признака. Прерывистость оказывается микроскачкообразной. Данный вывод для Осборна не случаен, так как, согласно его точке зрения, основным предметом палеобиологических исследований должна стать эволюция признаков. В фундаментальной монографии, посвященной эволюции титанотериев (Osborn, 1929), он сближает понятие скачкообразного возникновения или изменения признака с тихогенетическим (случайным). В полной мере это характерно, например, для эволюции зубов титанотериев, где «в каждом случае возникновение новых бугорочков настолько непрерывно и постепенно, что они становятся различимыми лишь по прошествии долгих периодов геологического времени» (Ibid, vol. II, p. 820). Аналогичные наблюдения сделаны им и в филогенезе носорогов и лошадей (Ibid, p. 821, 843). В целом качественные изменения признаков, как и их возникновение — «ректиградации», или «аристогены», по более поздней осборновской терминологии, — осуществляются постепенно. Скачкообразно могут происходить только количественные изменения или изменения пропорции уже существующих признаков — «аллоиметроны» (или, соответственно, «аллометрины»).

Точка зрения Г. Ф. Осборна, как видим, достаточно противоречива. Существенно, что он обратил пристальное внимание на значительные различия в скорости эволюции отдельных признаков и особо подчеркнул важность изучения этих различий, введя понятие «филогенетической скорости» признаков (Ibid, vol. I, p. 40). Он писал: «Все биопризнаки движутся, причем каждый имеет свою особую скорость; ...титанотерии отличаются друг от друга относительными скоростями сходных биопризнаков в геологическом времени, ...рядом расположенные биопризнаки могут иметь совершенно разные скорости» (Ibid, vol. II, p. 811). В проведении этих различий Осборн наметил путь, по которому обсуждение проблемы неравномерности темпов эволюции могло быть перенесено из области теоретических спекуляций на почву точного, основанного на конкретных фактах анализа. Поэтому невозможно согласиться с тем, что эти выводы являются «пустословием для всякого естествоиспытателя» (Давиташвили, 1948, с. 134).

Справедливой следует признать противоположную оценку, данную Д. Л. Степановым, который, отмечая влияние теоретических обобщений Осборна на многих палеонтологов, подчеркнул, что «его учение о биопризнаках, согласно которому организм есть собрание независимо развивающихся признаков (теория мозаичной эволюции), отражает данные генетики о дискретности наследственных факторов и их изменений» (1988, с. 68). Близкой точки зрения придерживался и Дж. Г. Симпсон, отметивший в качестве достоинства, что работы Осборна «полны неопровержимых доказательств независимого развития морфологических признаков через ряд

мелких сдвигов, трансгрессирующих в ряду последовательных популяций» (1948, с. 100). Подчеркивая важность идей Осборна для последующей разработки проблемы неравномерности темпов эволюции, нельзя забывать и то, что его теория была автогенетической. Как отметил К. М. Завадский, «отказавшись от механоламаркизма и отойдя от дарвинизма, Осборн попал в теоретический желоб, который вел его к принятию учения о предетерминированности эволюции (от него оставался шаг до автогенетического телеогенеза), — вел, несмотря на желание опираться только на факты и на большую неприязнь ко всякой мистике и метафизике» (1973, с. 348). Его концепция стала своеобразным переходом от телеологического неокатастрофизма американских неоламаркистов к исследованию реальной неравномерности эволюционного процесса, будучи при этом промежуточным звеном в виде телеологической доктрины, абсолютизирующей равномерность эволюции.

Эволюция взглядов Г. Ф. Осборна отражала изменения, происходящие среди американских палеонтологов. Если первые десятилетия XX в. ознаменовались в европейских странах своеобразным взрывом неокатастрофистских концепций, то в Америке столь популярные в конце XIX в. трактовки эволюции органического мира как скачкообразно идущего процесса практически сходят на нет. Уже в середине 1890-х гг. один из ведущих специалистов в области палеонтологии позвоночных У. Б. Скотт, в целом разделявший гипотезу об обусловленности эволюции наземных позвоночных преимущественно внутренними факторами, склонялся к рассмотрению ее как постепенного процесса. Изучение филогенеза млекопитающих, по его мнению (Scott, 1894, p. 359), не подтверждает широко распространенного убеждения в прерывистости образования новых видов и родов. Принимая точку зрения В. Ваагена, Скотт допускал скачкообразные изменения на субвидовом уровне. «Непрерывные ряды форм оказываются в результате составленными из дискретных отрезков микрофилумов» (Ibid, p. 361). Позднее Скотт отказался и от этого допущения, безоговорочно приняв концепцию постепенности эволюционных преобразований (Scott, 1913).

Взгляд на эволюцию как на постепенный в целом процесс разделял и другой авторитетный американский палеонтолог того времени У. Д. Мэттью, известный прежде всего своими трудами по филогении саблезубых кошачьих и лошадей. По его мнению, эволюция эквид шла через ряд последовательных мелких изменений, не выходящих за пределы обычных индивидуальных вариаций (Matthew, 1926). Данный вывод, как он полагает, справедлив для всякого филума, феномен прерывистости которого может быть объяснен, даже если он и наблюдается, неполнотой палеонтологической летописи, а не характером эволюционных различий. Резкие, прерывистые изменения, касающиеся отдельных признаков, не могут служить материалом для эволюции, их абсолютная и относительная роль в филогенетических рядах несущественна. Он идет даже дальше Осборна, постулируя неизменность скорости эволюции отдельных признаков во времени. Основываясь на этом допущении, он пытался даже определить продолжительность существования различных родов лошадей (Matthew, 1914). Отличало его от Осборна и отсутствие склонности к далеко идущим теоретическим обобщениям.

Американская палеонтология первых десятилетий XX в. в лице ведущих своих представителей — У. Грегори, У. Д. Мэттью, Г. Ф. Осборна и У. Б. Скотта, под влиянием которых формировались взгляды одного из главных архитекторов СТЭ

Дж. Г. Симпсона (Mayr, 1980e), — разительно отличалась от европейской. Будучи по образованию зоологами, они в меньшей степени, чем их европейские коллеги, ощущали на себе влияние геологических дискуссий. Особенность их позиции определялась и тем, что исследуемые ими ископаемые позвоночные были часто представлены достаточно полными рядами форм. Внимание же ученых, изучавших филогению беспозвоночных организмов, было в первые два десятилетия XX в. в США в основном сосредоточено на обсуждении проблемы соотношения индивидуально-го и исторического развития.

Для рассматриваемого периода характерно падение интереса к обсуждению теоретических проблем. По воспоминаниям Дж. Г. Симпсона, дискуссии среди палеонтологов по вопросам теории эволюции свелись к минимуму. Специалисты по беспозвоночным организмам были заняты систематикой и стратиграфией, основательно забыв теорию Э. Копа, которая вдобавок ко всему ассоциировалась со скомпрометированным к этому времени неоламаркизмом. Построения же Осборна были мало кому понятны даже при его жизни; Скотт пришел к выводу о необъяснимости эволюции ни с дарвинистской, ни с какой-либо другой точки зрения (Simpson, 1978, p. 114).

При беглости и отрывочности этой характеристики в ней много правды. От неоламаркистских постулатов осталось лишь убеждение отдельных палеонтологов в реальности наследования приобретенных признаков. Представление о внезапности эволюционных изменений уступило место утверждению о полной постепенности развития живого. Вопрос о темпах эволюции отступил на второй план. Произошло изменение основного предмета дискуссий в американском эволюционизме. Центр тяжести сместился с проблем макроэволюции на вопросы микроэволюции. Основным на какое-то время стал вопрос о характере изменчивости, лежащей в основе эволюционного процесса. И здесь палеонтология только делала первые шаги в сторону союза с генетикой и градуализмом.

Для будущих макроэволюционных положений СТЭ большое значение имели работы английских эмбриологов Г. Р. де Бира и Дж. Хаксли, которые пытались увязать старую проблему о соотношении онто- и филогенеза с проблемами генетики индивидуального развития, подводя тем самым генетический базис для изучения эволюционной роли ранних онтогенетических перестроек, ведущих к формированию новых морфологий. Этот вопрос был детально рассмотрен в ряде работ Я. М. Галла (Галл, 2004, с. 68–93; 2012б, с. 356–368). Используя генетику для изучения взаимодействия частей в развивающемся организме, Хаксли вместе с Э. Б. Фордом в первой половине 1920-х гг. выполнили исследования на рачке-бокоплаве *Gammarus*, в ходе которых открыли сеть генов, создающих ряд окрасок путем изменения скоростей и времени отложения меланина в фасетке глаз (Ford, Huxley, 1927). Они также показали, что рост тела в целом воздействует на окраску глаз. При этом действует комбинация генетических и средовых факторов. Если фактор среды замедляет рост тела, то обычно глаза остаются темнее, чем в случае нормального роста. В генетическом отношении интересен случай гомозиготы «mm», при котором настолько понижается скорость отложения меланина, что глаза «белеют» во всех вариантах роста тела. Образование точного оттенка окраски глаза взрослой особи может также зависеть от соотношения между факторами, управляющими отложением меланина, и факторами, управляющими скоростью роста глаз. При умеренном

образовании меланина чем больше область фасеток, тем слабее их окраска. Если же мутация делает глаз маленьким, то плотность меланина возрастает и глаз выглядит более темным.

По мнению Я. М. Галла (Галл, 2012б, с. 359), уже в те годы Хаксли и Форд «создали триаду: генетика, развитие и эволюция», показав, что, воздействуя на гены, отбор мог замедлять или ускорять развитие в размерах тела, структурных и физиологических признаках. Здесь в потенции содержалось генетическое объяснение аллометрии и неотении, так как было показано, что скорость действия генов прямо определяет соотношение частей в развивающемся организме или время появления структур в онтогенезе. Под влиянием этих исследований Дж. Б. С. Холдейн связал концепцию скорости и времени действия генов с вопросом о роли неотении и ретардации в эволюции (Haldane, 1932b, p. 15–16). Концепция скоростей действия генов широко использовалась эмбриологами и морфологами, а также эволюционистами, которые принадлежали как к неodarвинистам, так и к «уклонистам» от ортодоксии (см.: De Beer, 1930).

В книге «Онтогенез и филогенез» Гоулд подчеркивал, что исследования Хаксли и его учеников много сделали для понимания генетических механизмов ускорения или замедления (неотения, педоморфоз) развития. «Последняя надежда концепции универсальной рекапитуляции была уничтожена благодаря открытию генов, контролирующих скорости процессов развития» (Gould, 1977, p. 204–205).

Оценивая ситуацию в целом, можно сказать, что в глазах большинства американских, а тем более английских экспериментаторов и натуралистов ни одна из наиболее актуальных проблем в конце 1920-х — начале 1930-х гг. еще не получила решения, достаточного для попытки создать единую теоретическую интерпретацию процесса эволюции. По свидетельству Дж. Г. Симпсона (Maug, 1980e), в 1920-х гг. самым популярным в те годы учебником по теории эволюции была книга Ричарда Лалла «Органическая эволюция» (Lull, 1929), первое издание которой вышло в 1917 г. Но и в переработанном издании 1929 г. кратко сказано об универсальном значении законов Менделя, но нет ничего об их связи с эволюционной теорией.

Глава 5
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ
В АНГЛОАМЕРИКАНСКОМ ЯЗЫКОВОМ ПРОСТРАНСТВЕ

**5.1. Основополагающее значение работ Ф. Г. Добржанского
для создания СТЭ**

В основе СТЭ лежал синтез генетики и дарвинизма. Как было показано в предыдущей главе, и в Англии, и особенно в США многие биологи осознавали необходимость синтеза, но осуществить его могли лишь те, кто соединял в себе традиции генетики и естественной истории или, иными словами, экспериментатора и биолога-натуралиста (см.: Галл, Конашев, 1979, с. 76). Не менее важно было использовать весь арсенал методов и концепций, накопленных за пределами англоязычного пространства, прежде всего, в СССР (Конашев, 2009). Именно Ф. Г. Добржанский, в наибольшей степени отвечавший этим требованиям, первым добился успеха, написав на основе лекций, прочитанных в октябре 1936 г. в Колумбийском университете, «Генетику и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937a; см. подробнее: Конашев, 1984; 2000; 2005; 2009; 2010; 2011; Konashev, 1994; 2007). Эту книгу во всем мире рассматривали как двойника «Происхождения видов» Ч. Дарвина в двадцатом столетии (Ayala, 1977, p. 3).

Становление Добржанского как ученого происходило в 1920-е гг. сначала в Киеве, а затем в Ленинграде. В декабре 1927 г. он отправился в США в научную командировку в лабораторию американского генетика Т. Г. Моргана, из которой и не вернулся, став одним из лидеров не только американского, но и мирового сообщества биологов. Его творчеству посвящены сотни работ, но только недавно на русском языке вышла книга о нашем великом соотечественнике (Конашев, 2011), а ранее была опубликована переписка Ф. Г. Добржанского с Ю. А. Филипченко, Н. И. Вавиловым и В. И. Вернадским, часть которой была обнаружена мной в 1977 г. (Adams, 1994a, p. VIII–IX; У истоков... 2002). В ней содержится масса ценных сведений о том, как в первые годы пребывания Добржанского в лаборатории Моргана начинался комплексный межнациональный синтез традиций экспериментальной генетики и естественной истории.

В процессе преодоления кризиса дарвинизма происходило и формирование эволюционной теории Ф. Г. Добржанского. Требовалось найти такую наследственную изменчивость, с которой мог бы эффективно работать дарвиновский естественный отбор вплоть до образования новых видов; а также создать общебиологическую концепцию вида, признанную и генетиками, и натуралистами. Именно эти задачи решил Ф. Г. Добржанский, создав генетическую теорию происхождения (эволюции) видов. В выборе пути ее создания немалую роль сыграл Ю. А. Филипченко, заведующий первой в России кафедрой генетики (Медведев, 1978; Горощенко, 1994). Он пригласил Добржанского на кафедру генетики и экспериментальной зоологии ЛГУ, обеспечил благоприятные условия для исследовательской работы, а затем организовал его поездку в лабораторию Т. Г. Моргана (Конашев, 2009). В какой-то степени Филипченко подсказал Добржанскому путь к новой эволюционной

теории, строящейся на последних генетических открытиях. Начиная читать первый курс генетики в России, Филипченко сразу ставил задачу найти механизм происхождения «самых низших классификационных групп в пределах одного вида», чтобы понять, «как возникает новое свойство или группа новых свойств» (Филипченко, 1913, с. 126). По его мнению, только так можно было выяснить «главную сущность эволюции». Связав индивидуальную наследственную изменчивость с видовой, Филипченко предположил, что в определенный момент эволюционного процесса они тождественны. Прослеживая и измеряя строго количественно единичные изменения наследственной изменчивости (или их совокупностей), можно в конечном итоге проследить и происхождение новой формы вплоть до видовой. Сам Ю. А. Филипченко не пошел по этому пути, первые шаги в этом направлении сделал Ф. Г. Добржанский уже в середине 1920-х гг. (Конашев, 2005).

В статье «Наследственность и мутации» Ф. Г. Добржанский, рассмотрев вопрос о значении мутаций для эволюции в свете работ американских генетиков, отметил, что, «комбинируясь друг с другом (по законам Менделя), мутации становятся материалом для деятельности естественного (а при содействии человека также и искусственного) отбора» (Добржанский, 1924а, с. 424). В том же году Филипченко также по-новому оценил соотношение генетики с теорией Дарвина, признав, что «многие из соображений Дарвина о накоплении «мелких, последовательных, но непременно наследственных изменений приобретут для нас совершенно новый, но притом вполне современный смысл» (Филипченко, 1924, с. 71). Таким образом, уже в то время Добржанский и отчасти Филипченко признавали, что мутации могут быть материалом для отбора, а «заслуга генетики в том, что она поставила на верный путь опытного исследования труднейшие проблемы биологии — *наследственность и эволюцию* (выделено Добржанским. — Э.К.)» (Добржанский, 1924а, с. 425). Генетика Добржанского уже стала эффективным средством исследования эволюции, а значит, и будущего обновления эволюционной теории.

Спустя два года Добржанский публикует статью «Мутации и видообразование», которую начал следующим положением: «Среди проблем эволюционного учения одно из первых мест занимает проблема возникновения новых видов» (Добржанский, 1926а, с. 31). Добржанский разобрал все возражения против мутаций как материала для деятельности естественного отбора, доказывая их полную несостоятельность в свете последних данных генетических исследований, выявивших, что мутации представляют собой единственный источник наследственных различий. В заключении он утверждал, что мутационный процесс «доставляет те наследственные различия, которые, *суммируясь* (выделено Добржанским. — Э.К.) благодаря деятельности естественного отбора, дают начало видовым различиям. Виды, даже весьма близкие друг к другу, всегда отличаются большим количеством различных наследственных факторов. Между тем факториальная мутация, как бы резки ее признаки ни были, как бы велика ни была таксономическая ценность ее признаков, всё же приводит к образованию формы, отличной от исходной всего лишь в одном-единственном факторе. Важно, однако, что путем отбора из смешанного материала могут быть созданы различные формы, отличающиеся друг от друга любым количеством генов. Этот-то процесс постепенной дифференцировки смешанной популяции, идущий в природе, и есть процесс видообразования» (там же, с. 44).

Фактически Добржанский здесь предложил программу исследования процесса видообразования. Она состояла в изучении: а) индивидуальной и расовой наследственной изменчивости в природных популяциях, б) разделения однородной видовой популяции на две и более расы, в) постепенной дивергенции рас, г) превращения дивергирующих рас в самостоятельные виды. Таким образом, у Добржанского до его отъезда в США в конце 1927 г. уже было понимание всех основных проблем, которые необходимо решить на пути к эволюционному синтезу, и в первоначальном виде уже существовали многие важные элементы будущей эволюционной концепции. В то же время он не мог осуществить сам синтез, так как у него не было ни подходящего объекта для исследований, ни соответствующей экспериментальной методики. Всё это Добржанский самостоятельно обрел в США, хотя и не без помощи и влияния американских коллег, в первую очередь С. Райта и А. Стертеванта (Provine, 1981).

В 1932 г. Ф. Г. Добржанский принял участие в VI Международном генетическом конгрессе, проходившем с 24 по 31 августа в Итаке, США. Там он услышал доклад С. Райта о механизмах эволюции (Wright, 1932), который оказал на Ф. Г. Добржанского большое влияние (Provine, 1981, p. 22). Он использовал идеи коллеги в своих лекциях студентам в Калифорнийском технологическом институте, хотя почти 4 года ничего не публиковал по проблемам эволюции и до 1935 г. продолжал исследования по классической генетике дрозофилы, приступив к изучению ее природных популяций лишь в 1936 г. В том же году Добржанский снова обратился к этому докладу и даже специально встречался с Райтом. Отдельные положения концепции Райта он использовал в Джесуповских лекциях, прочитанных им по приглашению его друга Л. К. Данна осенью 1936 г. Взяв заключение статьи С. Райта 1931 г. в качестве теоретической структуры своей книги, Добржанский, казалось, демонстрировал, что, не претендуя на оригинальность, пытается соединить математическую генетику Фишера–Холдейна–Райта с зарождавшейся генетикой природных популяций.

На самом деле за год до встреч с С. Райтом, Джесуповских лекций и написания книги Добржанский опубликовал ключевую статью «Критика концепции вида в биологии» (Dobzhansky, 1935), в которой предложил свою «биологическую» концепцию вида. Суть ее заключалась в следующем: «Динамически вид представляет собой такую стадию эволюционной дивергенции, на которой некогда актуально или потенциально свободно скрещиваемые формы становятся разделенными на две или более отдельные группы, неспособные физиологически к скрещиванию друг с другом. Фундаментальное значение этой стадии обусловлено тем фактом, что только развитие изолирующих механизмов делает возможным сосуществование в одном и том же географическом районе различных дискретных групп организмов» (Ibid, p. 354). Для формулирования этой «биологической концепции» вида, возникновение серии исследований Добржанского по генетике природных популяций и, фактически, для становления всей его эволюционной теории особенно важным было его изучение природных популяций божьих коровок, их расообразования, начатое еще в Киеве и продолженное в Ленинграде (Dobzhansky, 1928). Соединение проблемы вида и проблемы расы (видовой и расовой изменчивости) через проблему популяции (популяционной изменчивости) было ключевым моментом в теоретическом осмыслении Добржанским проблемы видообразования и эволюции в целом.

Уже в 1922 г. Добржанский считал, что для того чтобы понять эволюцию, необходимо иметь точное знание о географическом распределении и изменчивости между популяциями, индивидуальной изменчивости в пределах популяций и наследовании изменчивости. В 1922–1924 гг. он получил первые значимые результаты и в статье, посвященной географической и индивидуальной изменчивости божьей коровки, сделал два вывода, кардинальных для становления его эволюционной концепции: 1) нет никакого существенного различия между изменчивостью географических рас и индивидуальной изменчивостью в пределах популяции, 2) изменчивость в пределах популяции часто вызвана различием в одном гене, тогда как географические расы обычно отличаются комплексами генов (Добржанский, 1924б). В том же году, обнаружив у *Dr. melanogaster* плейотропные (множественные) эффекты действия гена, Добржанский предположил, что генные комплексы, по которым различаются расы, гармонично взаимосвязаны благодаря действию естественного отбора (Dobzhansky, 1924), соединив тем самым два направления своих исследований как генетика и как натуралиста. Более того, он воспроизвел эти идеи в статье по божьим коровкам (Dobzhansky, 1933), написанной в виде доклада для энтомологического конгресса, т. е. до встречи с С. Райтом в 1932 г. на VI конгрессе в Итаке. Среди этих идей было принципиальное положение о том, что генетическая основа видовой, расовой и индивидуальной изменчивости одна и та же, следовательно, нет существенных различий между географической и местной изменчивостью и что разновидности или расы есть зарождающиеся виды, что энергично отстаивал Чарльз Дарвин. Отсюда становится очевидно, что прав М. Б. Конашев (2012б, с. 222), доказывая, что у Добржанского еще в 1924 г. была собственная, независимая от С. Райта эволюционная концепция вида.

В 1928 г. Ф. Г. Добржанский, защищая перед Филиппченко выбор тем и направлений исследований в лаборатории Моргана, указывал на стремление быть «на голову впереди других» и заверял, что в Америке он «работал над тем, что, как здесь говорят, «according to my taste knowledge and believe» («является наиболее обещающим и очередным в науке»)» (У истоков... 2002, с. 112). Как видно из его письма от 14 июня 1928 г., Добржанский осознал эволюционное значение проблемы межвидовой стерильности и ставил перед собой задачу ее решить: «Межвидовая стерильность это — о! нечто вроде драгоценного клада, пути к которому еще никто не знает. И если только этот орешек удалось бы разгрызть, то генетика видообразования была бы совершенно ясна» (У истоков... 2002, с. 78).

Свое понимание решения проблемы вида Ф. Г. Добржанский сформулировал в статье, посвященной *Coccinellids*, чья генетика была практически неизвестна и он не мог исследовать генетику расовых и видовых различий этого объекта. У дрозофилы же генетический анализ видовых различий был невозможен, так как не было двух видов, которые можно было бы скрестить и получить плодовитое потомство. Но Добржанский нашел принципиальный выход и создал новый метод, целую технологию исследования.

Как писал Ф. Г. Добржанский, Д. Лансфельд «нашел две расы *Drosophila obscura* плодовитые *inter se*, но полубесплодные при скрещивании. *Dr. obscura* уже довольно хорошо изучена, и это дает возможность на этом материале предпринять изучение вопроса о происхождении межвидовой стерильности в терминах дрозофиль[ной] генетики, а не генетики ив, ржано-пшеничных гибридов и редек и капуст, где одно

можно сказать: это — темна вода во облацех» (У истоков... 2002, с. 78). Действительно, в отличие от генетики других животных и растительных объектов генетика дрозофилы к тому моменту достигла значительного прогресса, что позволяло проводить точные количественные и качественные измерения генетических различий как между отдельными особями, так и между отдельными популяциями или частями популяций. К тому же К. Бриджес, один из сотрудников группы Моргана, разработал способ исследования генетики дрозофилы с помощью изучения хромосом слонных желез (Sang, 1996).

Опираясь на преимущества этой технологии, Ф. Г. Добржанский на рубеже конца 1920-х — начала 1930-х гг. при разработке требовавшейся ему методики будущих экспериментов переосмыслил данные Д. Лансфельда. Одна из линий *D. pseudoobscura*, обнаруженная в 1922 г. Д. Лансфельдом и названная затем *D. obscura*, давала стерильных самцов при скрещивании со всеми другими линиями. Гибридные же самки оставались фертильными, что позволяло изучать генетику видообразования, используя новую линию, названную *D. persimilis*, и старую *D. pseudoobscura* (Orr, 1996, p. 1331).

Эти особенности и были использованы Добржанским при разработке методики эксперимента, которая состояла в следующем. Приступая к количественному анализу локусов, Ф. Г. Добржанский скрестил *D. pseudoobscura*, несущую нанесенные на карту хромосом видимые маркеры (от одного до трех на хромосому), с *D. persimilis*. При обратном скрещивании фертильных самок F_1 с самцами любого из чистых видов получались гибриды, обладавшие большим числом комбинаций хромосом этих двух видов. Отмечая фертильность этих гибридов, которую он оценивал, измеряя размер яичек, Добржанский смог определить, какие участки хромосом вызывают стерильность гибридов. Эти участки, ответственные за стерильность гибридов *D. pseudoobscura* — *D. persimilis*, были нанесены на карту хромосом. При обратных скрещиваниях с *D. pseudoobscura*, например, самцы, несущие все три X-связанных маркера от *D. persimilis*, были часто стерильны, тогда как несущие все три маркера от *D. pseudoobscura*, были почти всегда фертильны. Кроме того, рекомбинационный анализ показывал, что факторы, вызывающие стерильность, находятся как в левом, так и в правом конце X-хромосомы. Сходные результаты повторялись во всех хромосомах: большинство маркеров Добржанского было связано со стерильностью гибридов (Orr, 1996, p. 1331).

Обратные скрещивания самцов, имеющих только хромосомы расы А, были фертильны безотносительно к тому, имели ли они цитоплазму, происшедшую от расы А, или от расы В. Самцы от обратных скрещиваний, имеющие только хромосомы расы В, были также фертильны безотносительно к источнику цитоплазмы. Добржанский обнаружил также, что фертильность одного гибридного генотипа изменяется вместе с его цитоплазмой, но быстро выяснил, что это было обусловлено материнским эффектом (в зависимости от материнского ядерного генотипа), а не каким-либо автономным фактором, находящимся в цитоплазме. Никакого указания на наследование различия между цитоплазмами двух рас выявлено не было (Dobzhansky, 1936, p. 126). Результаты исследований стерильности гибридов между двумя видами-двойниками, *D. pseudoobscura* и *D. persimilis*, известными ранее как расы А и В одного вида, недвусмысленно указывали на то, что репродуктивная изоляция носит менделевский характер и обусловлена генами, расположенными

на вполне определенных участках хромосом. Главное заключение состояло в том, что стерильность гибридов и их нежизнеспособность вызваны наборами взаимодействующих «комплиментарных генов».

Результаты публиковались Ф. Г. Добржанским по мере их получения, в начале 1930-х гг. в двух кратких сообщениях о стерильности гибридов, а затем в 1936 г. в виде обширной статьи в престижном американском журнале «Genetics» (Dobzhansky, 1936). Приведенный в ней анализ генетики видообразования получил широкое и быстрое признание среди эволюционных генетиков. Добржанский показал, что генетика видовых различий, даже сама репродуктивная изоляция может быть изучена с помощью генетических инструментов, которые были успешно применены для изучения различий внутри видов. Спустя двенадцать лет после выдвижения гипотезы о том, что межвидовая и внутривидовая изменчивость имеет одну и ту же менделевскую природу, Добржанскому удалось ее доказать в соответствии с канонами, принятыми в классической генетике. Как подчеркивал Р. Левонтин (Lewontin, 1981), Добржанский произвел все необходимые скрещивания: при этом были использованы сбалансированные хромосомы; самцам была дана исчерпывающая генетическая характеристика; а эксперименты в целом были выполнены на хорошо изученном ранее цитологическом материале. Тем самым Добржанский показал, что микроэволюция (внутривидовые изменения) и макроэволюция (межвидовые изменения и изменения более высокого уровня) имеют одну и ту же генетическую основу: изменения в менделевских генах и хромосомные перестройки (Powell, 1987, p. 365).

Исследования Ф. Г. Добржанского по стерильности гибридов дрозофилы позволяли проверить обе господствовавшие в предшествующий период гипотезы причин видовых различий: цитоплазматическую и перестройки хромосом. В частности, гипотеза, по которой «стерильность обусловлена хромосомами», была подготовлена предшествовавшими генетическими работами. В литературе периода становления и расцвета классической генетики утверждалось, что изменчивость внутри рас и видов несомненно генного характера, в то время как различия между расами и видами имеют иную, нежели менделевская, природу и обусловлены еще неизвестным фактором, попытки определения которого оставались безрезультатными. В этом контексте результаты Ф. Г. Добржанского, доказавшие безусловно менделевскую и, более того, именно генную природу стерильности межвидовых гибридов дрозофилы, подвели прочное и достаточное основание под его положение, согласно которому механизмы, изолирующие один вид от другого, должны рассматриваться как истинно видовые различия (Dobzhansky, 1937b). Этот вывод Ф. Г. Добржанского был вскоре поддержан Дж. Б. С. Холдейном, заявившим, что менделевские гены обуславливают также морфологические различия между видами (Haldane, 1938b).

Важным обстоятельством успеха эволюционной концепции Ф. Г. Добржанского было то, что генная природа стерильности гибридов была показана им на близкородственных, так называемых зарождающихся или становящихся видах, реальность которых к тому времени была признана ведущими натуралистами и систематиками. В результате несколько всё еще популярных тогда теорий видообразования тут же было отброшено, а некоторые из них вскоре и вовсе забыты (Orr, 1996, p. 1331).

Результаты исследований стерильности гибридов позволили Ф. Г. Добржанскому сделать следующее заключение в его книге «Генетика и происхождение видов»:

хотя у растений стерильность гибридов часто обусловлена хромосомными перестройками, у животных она обусловлена изменениями в генах (Dobzhansky, 1937a, p. 294). Это заключение Добржанского было впоследствии подтверждено огромным исследовательским материалом, полученным в ходе изучения генетики видообразования дрозофилы, хотя и у него есть исключения (Отт, 1996, p. 1333). Его концепция вида и видообразования, получив экспериментальное обоснование, заложила основу почти для всей последующей работы по изучению генетики видообразования, включая настоящий всплеск исследований в середине 1990-х гг.

Книга Ф.Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937a) получила полное признание сразу после своего появления. Своеобразным обобщением непосредственных откликов на нее может служить следующая оценка автора одной из рецензий: «Эта книга будет приветствоваться всеми исследователями генетики и эволюции, она является лучшей книгой из когда-либо написанных на эти темы» (Cockerell, 1937, p. 472). По мнению рецензента, книга настолько богата по содержанию, что «было бы легко, рецензируя ее, заполнить весь номер “Science”» (Cockerell, 1937, p. 472). Этот восторженный отзыв с течением времени не только не потребовал коррекции, но и неоднократно подтверждался. Книга Добржанского почти сразу была переведена на немецкий язык (Dobzhansky, 1939), вызвала также ряд положительных рецензий и явно способствовала ускорению создания «эволюционного синтеза» в нацистской Германии (Hofffeld, 1998a). В СССР же на книгу «невозвращенца» Добржанского в разгар «Большого террора» и подъема лысенкоизма боялись даже ссылаться, хотя ее тоже знали и использовали в своих работах все генетики. Спустя почти 30 лет после ее выхода Н. П. Дубинин смог открыто признать: «Крупной вехой в истории генетики популяций явилось появление классического труда Добржанского “Генетика и происхождение видов”, оказавшего глубокое влияние на последующее развитие современной эволюционной теории» (Дубинин, 1966, с. 207). Некоторые современные оценки вклада Добржанского в эволюционный синтез проанализированы М. Б. Конашевым (2012б, с. 251–253).

Книга Добржанского разрешила «кризис дарвинизма», который длился с начала XX в. В начале 1930-х гг. еще сохранялось непонимание и даже недоверие между генетиками, систематиками и палеонтологами, придерживавшимися разных подходов к проблемам эволюции и использовавшим разные понятия для их решения. Генетика объясняла наследование многих признаков в популяциях, но оставалось неясным, может ли она объяснить также наследование признаков видов и более крупных таксонов. Генетики, которые писали об эволюции (Г. де Фриз, У. Бэтсон, Р. Гольдшмидт) утверждали, что новые виды и более высокие таксоны образуются посредством макромутаций. Дарвинисты, например, К. Пирсон, У. Ф. Р. Уэлдон, Э. Б. Паультон, Л. Плате, допускали наследование вызываемых средой адаптивных изменений. Многие генетики, включая Т. Г. Моргана, не признавали реальность видов и творческую роль отбора, не понимая популяционного характера эволюционных явлений. К математическим моделям Фишера, Дж. Б. С. Холдейна и С. Райта, как правило, относились как к математическим формулам, биологическое значение которых оставалось неясным.

Теория эволюции Ф.Г. Добржанского как бы решала комплекс проблем, стоявших перед эволюционистами в начале XX в. В «биологической концепции вида» были соединены достижения и методы генетики, систематики, экологии

и дарвинизма. Теории микроэволюции и видообразования представляли собой три уровня эволюционных преобразований. Первый из них — мутационная, рекомбинационная и хромосомная изменчивость, поставляющая материал для действия естественного отбора. Второй уровень — шлифовка генетической структуры популяции под контролем отбора в соответствии с экологией вида, а также миграция и изоляция. На третьем уровне репродуктивная изоляция фиксирует результаты, достигнутые на двух предшествующих уровнях, в дискретных единицах (видах), составляющих основу органического многообразия.

Теория Ф. Г. Добржанского действительно впервые объясняла то, каким образом формируются виды. После выхода в свет книги Ф. Г. Добржанского союз генетики и дарвинизма стал настолько прочным, что попытки их противопоставления справедливо расценивались как анахронизм (Галл, Конашев, 1979). Его теорию биологическое сообщество воспринимало как утверждение новых, популяционно-генетических и близких к ним экспериментальных методов исследования различных составляющих эволюционных процессов и тем самым эволюции в целом. Фактически она более чем три десятилетия служила программой эволюционно-генетических исследований для самого Добржанского, его непосредственных учеников, а также для многих генетиков во всем мире. Сходное значение эта теория, представленная в третьем издании «Генетики и происхождения видов» в 1951 г., имела «для большинства эволюционных биологов в 1960-х и 1970-х гг.» (Gould, 1982, р. XXXV), задавая пределы эволюционным исследованиям, обусловленные неизбежной ограниченностью самой СТЭ.

Вместе с тем Ф. Г. Добржанский оказался единственным из официально признанных архитекторов СТЭ, кто не был награжден медалью Уоллеса–Дарвина в 1958 г., хотя ее получили люди, вклад которых несравним с его достижениями в генетике и эволюционной теории. Видимо, английские ученые не могли простить американскому исследователю русского происхождения, что он опередил их великого Дж. Хаксли в начале Второй дарвиновской революции.

5.2. Английские протагонисты «нового эволюционного синтеза»

Томас Генри Гексли, прозванный «бульдогом Дарвина» за неистовость в защите идеи эволюции, сказал про своего трехлетнего внука Джулиана: «Мне нравится этот парень, он смотрит прямо в глаза и осознанно тебя не слушает» (цит. по: Milner, 2009, р. 229). Знаменитый натуралист викторианской эпохи и патриарх дарвинизма не дожил до тех дней, когда Джулиан Гексли (Хаксли) вместе со своими братьями — Олдосом Хаксли, автором знаменитого романа «Удивительный новый мир», и Нобелевским лауреатом нейрофизиологом Эндрюсом Хаксли — упрочили в XX в. научную и литературную славу семейства Хаксли. Более того, Джулиану было суждено стать одним из самых популярных биологов XX в., осуществившим в своих трудах грандиозный синтез знаний об эволюции.

Еще в детстве Дж. Хаксли решил пройти по жизни тропой своего знаменитого деда — избрать биологию в качестве основного поля деятельности и вместе с тем заниматься решением проблем, актуальных для общества (Julian Huxley... 1992; Галл, 2004; 2012б; Moore, Decker, 2009; Ruse, 2009). В то время как Томас Гексли использовал эволюционную теорию для выработки новых взглядов на религию и этику,

Джулиан Хаксли считал возможным на базе современной биологии переосмыслить человеческие ценности и применить знания для решения социальных проблем.

Внук патриарха дарвинизма в Англии с детства был уверен, что ему предстоит сыграть весомую роль в развитии биологии. Он учился и работал в престижных университетах и научных учреждениях, включая университеты Оксфорда, Гейдельберга, Лондона, Райс институт в Техасе и Неаполитанскую биологическую станцию, хорошо знал древние и основные европейские языки, что помогло становлению и развитию разносторонних знаний, а также обеспечило широкий круг его международных связей. На протяжении всей своей карьеры он был включен в социальные сети знаменитых эволюционистов — Н. И. Вавилова, Г. Дриша, В. Вольтерра, Р. Гольдшмидта, Г. де Фриза, Э. Конклина, Т. Г. Моргана, Г. Дж. Мёллера, Г. Шпемана и др., которые играли важную роль в биологических сообществах своих стран. При этом он явно был склонен к реализации крупных научных проектов, опубликовав с коллегами и учениками более десятка книг, многие из которых стали этапными в развитии эволюционного синтеза.

Свою первую научную работу Хаксли выполнил в области этологии, наблюдая игры эстуальных птиц, особенно травников. В 1912 г. он опубликовал первую книгу — «Индивидуальность в мире животных» (Huxley, 1912). Небольшое по объему издание было задумано как научная критика популярного в то время сочинения «Творческая эволюция» (1907) знаменитого французского философа-виталиста А. Бергсона. По аналогии соперничества Англии и Германии в создании военноморских флотов он ввел в биологию термин «гонка вооружений» для характеристики отношений между конкурирующими группами организмов.

Отслужив во время Первой мировой войны в армейской разведке, Хаксли вернулся в Оксфордский университет, на отделение зоологии и сравнительной анатомии в Новом колледже. Там вокруг него образовался кружок молодых студентов, многим из которых суждено было стать первоклассными учеными (Дж. Бейкер, Г. де Бир, Е. Медавар, А. Харди, Ч. Элтон). Все они со временем стали членами Лондонского королевского общества. Выполненные им в эти годы исследования по поведению птиц стали важной вехой в становлении этологии и послужили опорным материалом для дальнейших его классических работ об эволюции поведения и естественном отборе (Huxley, 1930; 1938). Во второй половине 1920-х — первой половине 1930-х гг. вместе со своими учениками Фордом и де Биром Хаксли постарался осуществить синтез генетики, эмбриологии и филогении и решить вопрос о гетерохронии, неотении и педоморфозе в эволюции (Ford, Huxley, 1927; Huxley, 1932b; Huxley, De Beer, 1934). За достижения в области эмбриологии и биологии развития Хаксли был в 1938 г. избран в Лондонское королевское общество. Их совместный с Г. де Биром фундаментальный труд «Элементы экспериментальной биологии» был издан в 1936 г. в СССР и оказал большое влияние на эволюционно-эмбриологические исследования в русскоязычном пространстве.

В 1925 г. Хаксли переехал в Лондонский университет, став профессором зоологии и директором лаборатории. Но два года спустя он отказался от должности, предпочитая быть почетным профессором, не обремененным служебными обязанностями. В эти годы он ведет активную общественно-просветительскую работу, много печатается в газетах, журналах, выступает по радио, снимает научно-популярные фильмы. Вместе с Дж. Б. С. Холдейном Хаксли в 1927 г. выпускает книгу «Биология

животных» (Haldane, Huxley, 1929), переизданную два года спустя. В ней высказывалась крамольная по тем временам мысль о том, что естественный отбор в природных популяциях воздействует как на мелкие, так и на крупные мутации. Это существенно расширяло теоретические возможности селектогенеза в объяснении не только видов, но и более крупных таксонов. Тем самым в период ожесточенных споров вокруг различных концепций эволюции Хаксли, как и Холдейн с Фишером, занял четкую позицию, направленную на поиск путей взаимодействия между генетикой, систематикой и теорией эволюции.

Этой позиции он последовательно придерживался в фундаментальной монографии «Наука о жизни» (Wells et al., 1929–1930), вышедшей в трех томах и неоднократно переиздававшейся в Англии и в США. Во втором томе им были написаны все разделы, посвященные генетике, теории эволюции и филогенетике. Посвятив целую главу естественному отбору, Хаксли выделил две его функции — преобразующую и нормализующую. Иными словами для Хаксли отбор мог быть и движущим фактором эволюции, и фактором стабилизации популяций и видов. Как справедливо указал Я. М. Галл (2004), разбирая тезис об отборе как консервативной силе, Хаксли, по существу, искал способ объяснить длительное существование видов без изменений или, как сейчас принято говорить, эволюционный стазис. Хаксли подробно рассмотрел вопрос о географической изоляции и пришел к выводу, что изоляция помогает создать новые формы, а систематика постоянно дает подтверждение этому.

Как уже отмечалось в вводных главах, большое значение для Хаксли имела поездка в СССР в 1931 г., где он воочию смог увидеть интенсивность и масштаб синтеза эволюционных знаний, осуществляемого советскими биологами (Huxley, 1932a; Галл, Конашев, 1999). Особое впечатление на него произвели встречи с Н. И. Вавиловым и его сотрудниками, которые работали в области систематики культурных растений, гибридизации, географической изменчивости, цитогенетических основ эволюции и т. д. С этих пор он особое внимание уделяет привлечению ботаников к созданию нового синтеза.

В 1935 г. Хаксли занял академический пост секретаря Зоологического общества Великобритании и с тех пор главное внимание стал уделять систематике и эволюции, стараясь максимально использовать эволюционные знания из различных отраслей биологии. Особо его интересовали адаптациогенез и видообразование. Он многократно повторял, что политипические виды и географические расы позволяют видеть «эволюцию в действии». Он ввел клин для характеристики медленных постепенных изменений в соответствии с изменениями географических градиентов. Особенно его интересовала проблема естественного и полового отбора. У него зреет мысль о необходимости исторического подхода к самим эволюционным факторам.

Эту мысль в те годы усиленно пропагандировал английский цитогенетик растений Кирилл Дарлингтон (Lewis, 1983), работавший в Институте садовых культур имени Джона Иннеса. Этот институт в 1910 г. основал и возглавлял до самой смерти в 1926 г. У. Бэтсон. Он неприветливо встретил будущего цитогенетика, так как еще недавно яростно боролся против хромосомной теории. Но благодаря покровительству генетика Ф. Ньютона Дарлингтон получил неоплачиваемое рабочее место и занялся изучением тетраплоидов, а затем мейоза и его эволюционной роли. В 1927 г. лабораторию генетики растений в институте возглавил Дж. Б. С. Холдейн.

К тому времени Дарлингтон стал постоянным работником, и у него с Холдейном сложились хорошие отношения, хотя Холдейн был далек от цитогенетики.

Дарлингтон также придерживался дарвинизма, убедившись, что ни мейоз, ни половой процесс не могут считаться приспособлениями к среде, поскольку работают на нужды не нынешнего поколения, а будущих (Darlington, 1980). Но его не устраивали и математические модели отбора, поскольку он знал, что межвидовые и внутривидовые различия обеспечиваются не аллелями и их частотами, а множеством хромосомных, а порою и геномных мутаций. Дарлингтон установил контакты со многими цитогенетиками США, Германии и России (Дж. Беллингом, Ф. Г. Добржанским, Г. Д. Карпеченко, Р. Клилендом, О. Реннером и др.) и убедился, что он на правильном пути в изучении эволюционной роли мейоза и кроссинговера, доставлявших обильный материал для отбора. В начале 1930-х гг. Дарлингтон (Darlington, 1932) опубликовал труд о цитогенетических основах эволюции, который получил широкую известность. Вскоре он возглавил Департамент генетики, а затем и сам Институт садовых культур.

Несколько лет спустя вышла классическая книга К. Дарлингтона «Эволюция генетических систем» (Darlington, 1939), а в 1958 г. в Англии и США было выпущено второе издание, существенно дополненное и переработанное. К подобной постановке вопроса автора, возможно, подвигла книга «Эволюция», автором которой был генетик из Мичиганского университета Арон Франклин Шелл (Shull, 1936). В ней целая глава была посвящена «эволюции эволюции», под которой автор понимал изменения такого фактора, как аппарат наследственности, выделяя основные этапы его эволюции (Завадский, Колчинский, 1977, с. 183–184). Выдвинутые Шеллом идеи получили развитие в книге Дарлингтона, который подробно рассмотрел основные этапы эволюции генетических систем, под которой понимались не только изменения в строении аппарата наследственности, но и в регуляции скрещивания, способах размножения и т. д. Дарлингтон утверждал: «Генетические системы совершают сложную эволюцию от бесполого размножения к половому, которая включает ряд более мелких революций» (Darlington, 1958, p. 212). По его мнению, различие генетических систем обуславливает существенные особенности в механизмах эволюции. При агамном размножении и половом процессе, связанном с мейозом, совершенно различна роль наследственной изменчивости как материала эволюции. Происхождение мейоза и полового процесса он расценил как «настоящую революцию» (Ibid, p. 215) в развитии генетических систем, которая была подготовлена «изобретениями» в ходе предшествовавшей эволюции: линейное расположение генов в хромосомах, митоз, механизм кроссинговера, рекомбинационная изменчивость у организмов с бесполом размножением.

Хаксли с огромным уважением относился к трудам Дарлингтона и всячески стремился включить его результаты в создаваемый синтез. Статья Дарлингтона «Таксономический вид и географические вариации» заняла одно из центральных мест в подготовленной Хаксли коллективной монографии «Новая систематика» (The New Systematics, 1940), на которой мы остановимся ниже. В книге «Эволюция. Новый синтез» (Huxley, 1942) Хаксли подробно обсуждал вопрос о начальных этапах эволюции генетических систем, об адаптивном характере митоза и мейоза, о различной эволюционной значимости гибридизации и полиплоидии у растений и животных.

Видным участником эволюционного синтеза к тому времени стал ученик Хаксли Эдмунд Бриско Форд. Вся его научная карьера прошла в Оксфордском университете, где в конечном счете он основал и возглавил генетическую лабораторию, разработав собственную программу эколого-генетических исследований (Clark B. C., 1995; Mitter, 2009). Ее цель состояла в том, чтобы выяснить роль генетической изменчивости в адаптации организмов к среде. С этой целью сначала проводили полевые наблюдения, а затем отобранные объекты подвергали анализу в лабораториях с применением генетических методик. Эволюционные взгляды Форда формировались под влиянием не только Хаксли, но и многих других учителей и друзей, среди которых были представители различных поколений: Л. Дарвин, Э. Р. Ланкастер, Э. С. Гудрич, Э. Б. Паультон, Дж. Б. С. Холдейн, Р. Фишер и др. Подобный круг общения создавал благоприятные условия для всестороннего образования, столь необходимого при решении проблем эволюции.

Экологическую генетику Э. Б. Форд создавал с 1928 г., хотя книга под аналогичным названием была опубликована только в 1960-х гг. Первую свою книгу он назвал «Менделизм и эволюция» (Ford, 1931). Выполненные им полевые исследования на популяциях бабочек *Panaxia* и *Maniola* показали действие мощного отбора в полиморфных популяциях. Оказалось, что генетический полиморфизм у миметических насекомых не может поддерживаться без постоянного отбора, так как лучше защищенная группа имеет тенденцию к увеличению численности, чем одновременно снижается эффективность подражания (Ford, 1940). Позднее на этой модели была разработана теория эволюции генетически полиморфных популяций, идущей на основе отбора. Многие из своих природных исследований Форд проводил вместе с Фишером, демонстрируя продуктивность синтеза математического моделирования отбора, генетики и экологии природных популяций. Под влиянием Форда сложилась группа исследователей (Г. Кеттлуэлл, Ф. М. Шеппард, К. Кларк, А. Кэйн и др.) индустриального меланизма у *Biston betularia*, ставшего одним из главных доказательств действия отбора в природе. Не случайно Хаксли привлек Форда к участию в книге «Новая систематика», в которой была напечатана его статья «Полиморфизм и таксономия» (Ford, 1940).

Круг эволюционистов, стремившихся к новому осмыслению теории отбора, бесспорно, предопределил специфику синтеза в трудах Дж. Хаксли. В 1936 г. Хаксли опубликовал статью «Естественный отбор и эволюционный прогресс» (Huxley, 1936), в которой в сжатой форме изложил важнейшие проблемы эволюционной теории, вошедшие позднее в его знаменитую книгу «Эволюция. Новый синтез» (Huxley, 1942). По мнению Я. М. Галла (2004), по широте постановки задачи синтеза в эволюционной теории ни одна из публикаций 1920–1940-х гг. не может сравниться со статьей Хаксли. Более того, в ней проявляется максимальная толерантность к различным точкам зрения, свойственная английским дарвинистам. Например, Хаксли спокойно принимает различия в эволюционных воззрениях физиологов и систематиков. Для первых проблема эволюции всегда есть проблема происхождения адаптаций, а вторые обычно пренебрегают существованием адаптивных признаков от уровня вида вплоть до палеонтологических трендов. Для Хаксли же эволюционный процесс всегда демонстрирует компромиссы между адаптивностью и нейтральностью. Я. М. Галл справедливо отметил важнейшие достоинства этой работы, оценив ее как синтез, устремленный в наши дни.

Хаксли четко уловил доминирующую тенденцию в развитии эволюционной биологии, охарактеризовав ее как фазу синтеза, пришедшую на смену периоду, когда новые дисциплины работали в изоляции. По его мнению, наметившаяся тенденция к унификации плодотворнее, чем старые односторонние взгляды на эволюцию (Huxley, 1936). Хаксли допускал множественность форм эволюции. Для него постепенность (градуализм) и приспособительный характер (адапционизм) не являлись постоянными характеристиками любого эволюционного процесса, так как, например, большинству наземных растений свойственна именно прерывистость и резкое образование новых видов. Любые виды, представленные небольшими изолированными популяциями, эволюционируют прерывисто и не всегда адаптивно, а широко распространенные и доминантные виды чаще всего демонстрируют градуальность.

В отличие от других архитекторов СТЭ Хаксли пытался одновременно рассмотреть как трансформацию вида во времени, так и дивергентную эволюцию в пространственно-временном измерении. Для него стерильность или пониженная фертильность гибридов в зоне вторичных контактов ранее изолированных популяций стала главным критерием завершения процесса видообразования. Тем самым он фактически также формулировал биологическую концепцию вида. При этом репродуктивная изоляция может возникать внезапно или резко, но последующая дивергенция происходит градуально. Внезапность процесса видообразования, по мнению Хаксли, обеспечивается специфическими генетическими механизмами (гибридизация, полиплоидия), но резкое происхождение новых видов путем хромосомных или геномных aberrаций может иметь место и без гибридизации.

Обсуждая проблемы естественного отбора и адаптации, Хаксли выдвинул идею о широком распространении в популяциях потенциально преадаптивных мутаций, играющих важнейшую роль в макроэволюции в периоды резких средовых перемен. Обсуждение проблемы преадаптации на генетико-популяционном уровне открыло возможность ввести эту сложную и в какой-то мере мистическую проблему в русло строго научного анализа, что 40 лет спустя было выполнено А. Б. Георгиевским (Георгиевский, 1974).

При анализе проблемы прогрессивной эволюции Хаксли старался показать, что естественный отбор ответствен не только за адаптацию, но и за самые разнообразные морфологические преобразования. В процессе биологической эволюции прогресс, по Хаксли, прежде всего проявляется в возникновении новых адаптивных типов. Магистральная линия эволюции, или неограниченный прогресс, связан с появлением такого новшества, как концептуальное мышление, благодаря которому биологическая эволюция переросла в психосоциальную. Он надеялся, что изучение эволюционного прогресса позволит биологам войти в число компетентных специалистов, изучающих становление и развитие человеческого общества.

Статья Хаксли 1936 г. значительно выходила за канонические рамки эволюционного синтеза, внутри которого были попытки экстраполировать все знания, полученные генетикой популяций и микросистематикой, на макроэволюцию (Галл, 2004; 2012б). Выбранная Хаксли триада: генетика–биология развития–эволюция – определила принципиально новые пути теоретизирования. На этот путь в какой-то степени встали И. И. Шмальгаузен в 1929 г. и особенно Р. Гольдшмидт в 1940 г. Хаксли активно использовал методы генетики популяций для изучения структуры

вида и четко провел грань различия между эволюционными потенциями широко распространенных (политипических) видов и мономорфными видами, представленными одной или небольшим числом географически изолированных малых популяций. В русле грядущего синтеза лежали и его попытки использовать генетику популяций для решения проблемы вида и видообразования.

Важно отметить и подход Хаксли к проблеме полового отбора, которая в то время всерьез не исследовалась ни одним архитектором СТЭ. Однако как прекрасный этолог Хаксли понимал эволюционное значение мельчайших деталей поведения при спаривании. Более того, он описал основные этапы эволюции полового отбора (Huxley, 1938; Гексли, 1940). У низших организмов (кишечнополостные, аннелиды и т. д.) полового отбора еще нет. Примитивные формы отбора возникают у организмов, спаривающихся во время размножения, но ведущих одиночный образ жизни (членистоногие, амфибии, некоторые виды рыб и птиц, и т. д.). У них отбор направлен только на выработку признаков, привлекающих половых партнеров и обеспечивающих синхронность их действий в период спаривания. Наивысшая же форма отбора, по Хаксли, действует в популяциях млекопитающих и большинства птиц, у которых он контролирует не только процессы скрещивания, но и совместное проживание родителей с целью обеспечения кормом и воспитания молодняка. Здесь удивляет не только оригинальный исторический подход к одному из дарвиновских факторов эволюции, но и понимание того, что вскоре он вновь займет видное место в эволюционных исследованиях. И Хаксли оказался прав. С конца 1960-х гг. исследования по половому отбору столь стремительно расширяются, что стало возможным на этом основании выделить новый этап в развитии дарвинизма — «переоткрытие полового отбора» (Мауг, 1991, р. 144).

В 1937 г. Комитет по таксономии Великобритании организовал Ассоциацию по изучению систематики по отношению к общей биологии, которую возглавил Хаксли. Благодаря активной деятельности уже в 1940 г. под редакцией Хаксли был издан коллективный труд «The New Systematics» — первое реальное свидетельство международного характера современного эволюционного синтеза. В интернациональном коллективе Хаксли собрались 23 автора из пяти стран (Великобритании, США, Новой Зеландии, СССР, Германии). Среди биологов-эволюционистов были У. Б. Туррилл (раздел «Экспериментальная и синтетическая таксономия растений»), Н. В. Тимофеев-Ресовский (раздел «Мутации и географическая изменчивость»), К. Дарлингтон (раздел «Таксономический вид и генетические системы»), С. Райт («Статистические закономерности менделевской наследственности в связи с видообразованием»), Г. Дж. Мёллер («Значение исследований дрозофилы для систематики»), Г. де Бир («Эмбриология и систематика»), Э. Б. Форд («Полиморфизм и систематика»), Н. И. Вавилов («Новая систематика культурных растений») и др. Следует учитывать, что книга выходила в весьма непростое время. Уже шла Вторая мировая война, и часть ее участников были гражданами воюющих друг с другом стран, что не остановило Хаксли, которого могли обвинить в отсутствии должного патриотизма.

В большой вводной статье «На путях к новой систематике» Хаксли изложил видение ее целей и задач (Huxley, 1940, Р. 5–46). По его мнению, новая систематика должна была осуществить синтез классической таксономии с данными цитологии, генетики, экологии, физиологии развития, медицинской и сельскохозяйственной

энтмологии. Если осуществить такой синтез в таксономии, то последняя окажется в фокусе биологии и современной теории эволюции. Новую систематику Хаксли вновь лаконично назвал «эволюцией в действии». Особое внимание в ней он уделял методике изучения внутривидового разнообразия, выделения внутривидовых элементов и изучения «градации в измеряемых признаках» у широко распространенных видов, для которой он ранее предложил общий термин «клины» (Huxley, 1938). Рассматривая различные случаи клинальной изменчивости с точки зрения теории естественного отбора и концепции широкого политипического вида, Хаксли старался найти надежные критерии для выделения географических рас и подвидов.

Эти попытки были поддержаны и рядом других участников сборника. Н. В. Тимофеев-Ресовский обобщил огромный материал и представил оригинальные исследования по генетическим различиям подвидов и близкородственных видов (Timofeeff-Resovsky, 1940a). Он использовал концепцию клинов для объяснения случаев «сжимания» генофонда популяции в период резкого падения численности и показал плодотворность концепции клинов при изучении многих «географических правил». С такой ясностью и в таком объеме до Н. В. Тимофеева-Ресовского никто не обсуждал проблему. Много примеров геоклинов у водных животных содержится в статье Э. Ворthingтона «Географическая дифференциация в пресных водах, особенно у рыб» (Worthington, 1940, p. 293), а сторонник логического позитивизма, философ Дж. Джильмоур в статье «Таксономия и философия» пришел к выводу, что для создания новой систематики особенно важны были работы Г. Турресона, Н. И. Вавилова и Дж. Хаксли, так как они направлены на раскрытие сложной структуры вида путем комбинирования различных методов генетики, экологии и географии (Gilmour, 1940, p. 461–474). Фактически градация клинальной изменчивости служила не столько для изучения механизмов эволюции, сколько для иллюстрации ранжирования внутривидовых таксонов. Обсуждались в книге и другие вопросы. Например, Райт рассмотрел взаимодействие отбора и генетического дрейфа в популяциях разных размеров, а К. Дарлингтон показал роль рекомбинационных процессов в эволюции и эволюцию генетических систем (Darlington, 1940).

Майр был одним из первых, кто осознал прогностическое значение концепции клинов Хаксли для селекционизма: «Тот факт, что соседние популяции тонко реагируют на мелкие климатические различия, существующие между их местобитаниями, указывает на крайнюю чувствительность процесса естественного отбора. Точное значение клин в одном виде часто дает систематику нить для определения того, какого рода географическую изменчивость можно ожидать в другом виде со сходным ареалом» (Майр, 1947, с. 161). Клинальный подход использовался им при разработке концепции основателя, в которой он указал, что широкая клинальная изменчивость — доказательство стабильности видов или «затухания» видообразования. Признавал он полезность концепции клин при обсуждении структуры вида, внутривидовой изменчивости и в качестве одного из инструментов в изучении первых шагов видообразовательных процессов. Однако он считал название книги весьма претенциозным, так как не находил в ней ничего нового, кроме уточнения методики для измерения морфологических, физиологических и поведенческих признаков (Maup, 1982a, p. 276–277).

«Новая систематика» представляла собой один из наиболее важных результатов программы Ассоциации по изучению систематики применительно к общей

биологии с целью объединения различных исследований дивергенции и изоляции, связывая их с изучением таксономических групп и эволюционных механизмов. Прилагательным «новая» в названии Хаксли подчеркивал значение экспериментального подхода в этой традиционной области, а также особый характер возникшего междисциплинарного объединения биологов. «Новая систематика» была воспринята повсеместно, в том числе в США, как особая веха в «эволюционном синтезе», устранявшая прежние различия и преграды между специалистами и отдельными областями эволюционных исследований. Так, например, К.Л. Хаббс утверждал с энтузиазмом, что отныне ликвидируется различие между систематиком и биологом, морфологом и физиологом, наблюдателем и экспериментатором, и образуется общий фронт для атаки на центральные проблемы «чистой» и прикладной биологии (Hubbs, 1941b, p. 176). Сходным образом А. Эмерсон подчеркивал кооперативный характер исследований под эгидой Ассоциации по изучению систематики в каждой из трех его рецензий на книгу «Новая систематика» (Emerson, 1940a; b; 1941). Некоторые рецензенты даже сожалели, что размах дисциплин, координируемых ассоциацией, слишком узок. Так, например, Д. Ф. Паульсон отметил отсутствие иммунологических и серологических исследований.

В 1942 г. Хаксли публикует книгу «Эволюция. Новый синтез» (Huxley, 1942), с названием которой многие связывают само словосочетание — синтетическая теория эволюции. В предисловии он отметил, что, когда уже том был готов, вышли ценные книги Ф. Добржанского, К. Уоддингтона и Р. Гольдшмидта, которые обязательно будут использованы в дальнейшей работе. Он отметил, что предлагаемая им книга предполагает широкий синтез знаний, необходимый для быстрого продвижения в эволюционных исследованиях. В отличие от других архитекторов СТЭ, как правило, ограничивавшихся объединением данных своей науки (генетика, систематика, палеонтология или ботаника) с теорией естественного отбора, Хаксли в рамках англоязычного пространства создал наиболее широкий синтез знаний.

Его синтез предполагал использование всех знаний об эволюции, добытых в генетике, физиологии развития, экологии, систематике, палеонтологии, цитологии, математическом анализе, и призван был дать биологам способы получения новых фактов для новых теоретических обобщений. Как справедливо заметил Галл (2004), в отличие от монографий Ф. Г. Добржанского, Р. Гольдшмидта и Э. Майра, вышедших незадолго до или одновременно с трудом Хаксли, в нем нет четкого деления на микро- и макроэволюцию. Всё излагается в цельном едином русле от анализа генетической изменчивости как материала эволюции внутри вида до механизмов становления крупных таксонов. Причем генетика пронизывает всю книгу не только в ее популяционной ипостаси. В книге дается анализ эволюции генетических систем, генетики индивидуального развития, экологической генетики. В изложении главных проблем всё время присутствует историческая перспектива.

5.3. Синтез систематики, генетики и дарвинизма в трудах Э. Майра

Среди главных архитекторов СТЭ на долю Э. Майра выпала судьба не только пережить период ее расцвета и популярности, но и принять активное участие в дискуссиях с ее критиками, начавшихся в конце 1960-х — начале 1970-х гг. вокруг теории нейтральной эволюции и концепции прерывистого равновесия. Со временем

его обращения к эволюционным проблемам всё чаще приобретали скорее оборонительный, чем наступательный характер, а резкость прежних формулировок и выводов смягчалась. Тем не менее до последних дней своей жизни он продолжал отстаивать, пропагандировать и защищать СТЭ не как некий набор постулатов и неизменных выводов, а как широкую и развивающуюся научно-исследовательскую программу, позволяющую на базе положения о естественном отборе с максимальной эффективностью решать проблемы эволюции живого с учетом новейших достижений биологии.

Майр, бесспорно, наиболее хорошо изученный архитектор СТЭ. За долгие годы жизни ему довелось пережить немало юбилеев, включая столетний, каждый из которых сопровождался десятками статей, посвященных различным аспектам его деятельности как систематика, орнитолога, историка и философа биологии, организатора науки (Bock, 1994; 2004; Beatty, 1994; Burkhardt, 1994; Cain, 1994; Hull, 1994; Скворцов, 2004; Ernst Mayr... 2005; Systematics... 2005). Но только сравнительно недавно появились статьи и книги, в которых дан объемный анализ его жизненного пути и творчества — как одного из крупнейших эволюционистов мира, по праву часто называемого Ч. Дарвином XX в. (Haffer, 1997; 2007; Колчинский, 2006; 2012b; Юнкер и др., 2006; Cain, 2009b; Milner, 2009). Эти публикации далеко не исчерпали многообразия его научной деятельности. Результаты уникальной творческой активности Майра, длившейся более 75 лет, лучше всего подведены в его публикациях: 26 монографиях и примерно 700 журнальных статьях. В них достаточно полно отражена творческая эволюция Майра, а его короткие воспоминания (Mayr, 1980c) позволяют понять, как и чем были детерминированы основные ее повороты, т. е. узнать в числе прочего причины его обращения к той или иной биологической, историко-научной или философской проблеме.

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

Главные усилия Майра по созданию СТЭ пришлось на 1930–1940-е гг., когда он работал в Нью-Йорке в Музее естественной истории и занимался обработкой коллекций птиц, собранных в южных морях. Еще раньше он стал сторонником новой трактовки задач и целей систематики, создатели которой старались переключить орнитологов с изучения морфологии и географии птиц на исследование их поведения, физиологии, миграции и эволюции. Он старался синтезировать идеи и методы, усвоенные им в Германии у Э. Штреземана и Б. Ренша в Берлинском музее естественной истории, с результатами собственной практики в орнитологии, с литературными знаниями, почерпнутыми из обширной литературы, а также из общения с североамериканскими систематиками. Без обширного и детального опыта Майра как натуралиста-орнитолога и таксономиста был бы немыслим его разнообразный

вклад в современную систематику, место которой он четко определил среди других дисциплин. Благодаря ему систематику начали воспринимать не как описательную, коллекционирующую и классифицирующую дисциплину, подобную филателии и нумизматике, а как одну из краеугольных основ наук о жизни, использующую весь набор современных методов исследований.

К тому времени стало ясно, что математические теории естественного отбора Р. Фишера, С. Райта, Дж. Б. С. Холдейна не могут быть моделями видообразования и роста биологического разнообразия. Еще прежде дарвиновский механизм адаптивной дивергенции был подвергнут критике М. Ф. Вагнером, который считал, что в случае отсутствия географической изоляции между прежним и новым видами видообразование невозможно (Wagner, 1868). Потребовалось более 70 лет, чтобы миграционная теория Вагнера была принята и интегрирована в теорию эволюции. И произошло это прежде всего благодаря орнитологам, так как в 1930-х гг. ни одна группа организмов не была изучена лучше, чем птицы. Для понимания географического видообразования у них можно было найти требуемые доказательства формирования изолирующих механизмов, больше, чем в любом другом таксоне столь высокого ранга. Но изучение их в рамках систематики птиц само по себе не вело к необходимости признания синтеза генетики и теории отбора. Это хорошо продемонстрировали Э. Штреземан и идущие по его стопам в 1920-х — начале 1930-х гг. будущие архитекторы СТЭ — Б. Ренш и сам Майр.

Первые шаги Майр как орнитолог сделал в тесном контакте со Штреземаном и Реншем, разработавшими политипическую концепцию вида как комплекса географических рас и модель географического видообразования. Не менее важны были для него и выдвинутые Штреземаном идеи нескрещиваемости как критерия достижения видового уровня у европейских пищуховых (*Certhiidae*) (Stresemann, 1919). Этому способствовал и объект занятий Майра — птицы Новой Гвинеи и Соломоновых островов. Среди них не было ни одного рода или широко распространенного вида, которые бы не демонстрировали ярко выраженные случаи географического видообразования (Maug, 1992, p. 2). Майр активно использовал возможность изучать видообразование не в лаборатории, а в природе, обдумывая модели эволюции своих европейских коллег-орнитологов и сравнивая их с воззрениями некоторых американских орнитологов, хорошо знавших генетику. Он интенсивно читал новейшую литературу по теории эволюции, палеонтологии, антропологии, этологии, экологии и т. д.

В те годы началась его переписка с Ф. Г. Добржанским. Они легко понимали друг друга, так как оба были представителями российской и немецкой школ натуралистов, развивавшихся в тесном контакте друг с другом. По собственному признанию, Майр всецело находился в плену дарвиновских представлений, полагая, что существуют две формы генетической изменчивости вида: прерывистая и градуальная, имеющие большее эволюционное значение, чем резкие, прерывистые мутации. Для него было особенно важно узнать, что генетик и ученик Т. Г. Моргана Добржанский имеет работы по систематике и географической изменчивости у божьей коровки (*Coccinellidae*) и понимает ее адаптивное значение. В 1936 г. Майр прослушал Джесуповские лекции Добржанского в Колумбийском университете, затем тщательно изучил его книгу «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937a). Путь к синтезу был открыт, но оставались принципиальные разногласия

о трактовке соотношений процессов внутри популяций с видообразованием. Особенно Майра разочаровало, что у Добржанского не было даже глав о виде, видообразовании и их отношении к макроэволюции.

В многочасовых спорах с Добржанским его не удовлетворяло, что обсуждение проблемы изменения частот генов в генофонде единственной, изолированной популяции велось таким образом, как будто всякое эволюционное изменение является адаптивным. Такой подход позволял отразить эволюцию во времени, но не в пространстве и не давал возможности понять диверсификацию видов. Между тем для Майра рост биоразнообразия был не менее важной проблемой, чем адаптиогенез. Постепенно вызревало желание продолжить начатый русскими энтомологами и немецкими ботаниками (Э. Бауром, С. С. Четвериковым, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Ф. Г. Добржанским) синтез с позиций систематики, а не генетики и дать новую трактовку взаимоотношений между изменением генофонда популяций, видообразованием и макроэволюцией. Сделанный им в конце 1939 г. доклад о значении географического видообразования у птиц имел большой успех, а его публикация стала первой теоретической статьей Майра (Maug, 1940). На следующий год вышла серия статей об островной биогеографии птиц Полинезии, в которых рассматривались их история, расселение и формирование новых видов. В них он четко показал, как важно для понимания специфики распределения животных обладать полным знанием о видовых и внутривидовых таксонах и эволюционных отношениях между ними, а также об их возможностях к расселению.

Переломным моментом на научном и жизненном пути Э. Майра стала книга «Систематика и происхождение видов» (Maug, 1942). Как и в случае с монографией Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a), само ее название указывало на претензию автора дать модернизированную версию дарвинизма в вопросе о механизмах эволюции.

Важным моментом в создании этой книги стало принятие Майром «новой или точнее биологической концепции вида», созвучной представлениям Э. Штреземана (Maug, 1942, p. 103–146). Однако было и существенное отличие. Добржанский, определив «вид не как стадию», а как «результат процесса, связанного с возникновением репродуктивной изоляции», основное внимание уделил динамической стороне вида, фактически характеризуя видообразование, а не вид. Для биологического же определения вида, по мнению Майра, важно было подчеркнуть «скрещиваемость популяций, принадлежащих к данному виду», и «их репродуктивную изолированность по отношению к популяциям, не принадлежащим к данному виду». Выступить в защиту географического видообразования Майра побуждала и новая книга Р. Гольдшмидта «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940), автор которой, вопреки своим прежним взглядам, развивал концепцию макроэволюции на основе «системных мутаций» и «перспективных монстров».

В своей книге Майр уделил генетическим аспектам эволюции мало места, полагаясь всецело на Добржанского, завершившего синтез микросистематики с популяционной генетикой и теорией естественного отбора. Майр стремился объяснить с позиций теории естественного отбора происхождения адаптаций, вида и высших таксонов. Причем ключевой проблемой в этой триаде он считал происхождение вида и полагал, что, введя горизонтальное рассмотрение вида в пространстве, сможет показать возникновение дискретных видов на базе непрерывной географической

изменчивости и тем самым объяснить противоречие между реальным хиатусом видов и их градуальным возникновением. Это видение Майром сути СТЭ и своего вклада в ее создание нашло отражение в названной книге, где условно можно выделить три основных группы проблем: 1) систематика на уровне вида и его внутривидовых единиц; 2) формы видообразования; 3) макроэволюция.

Рассмотрев соотношение новой и старой систематики, их процедур и методов диагностики, приемов номенклатуры, дав критику морфологической концепции вида и очертив трудности ее применения в систематике (виды-двойники, видовой полиморфизм и т. д.), Майр присоединился к положениям о том, что единственным источником эволюции является генетическая изменчивость, что индивидуальная и географическая (как прерывистая, так и непрерывная) изменчивость имеют одну и ту же генетическую основу. Анализируя изменчивость таксономических признаков, Майр указал на ведущее эволюционное значение генетической, а не фенотипической изменчивости популяции. При обсуждении географической изменчивости Майр пришел к выводу, что она способствует формированию различий между внутривидовыми группами, многие из которых влияют на физиологические и экологические признаки, усиливая прерывистость между двумя изолированными популяциями, и являются потенциальными изолирующими механизмами. Тем самым географическая изменчивость способна создать два компонента видообразования: дивергенцию и прерывистость (Мауг, 1942, р. 57–58). При анализе вида и видообразования Майр акцентировал внимание на политипичности вида и значении изолирующих механизмов.

В «Систематике и происхождении видов» была четко обозначена специфика подхода Майра к проблеме видообразования. Все его дальнейшие сочинения можно назвать «одним длинным аргументом» в пользу аллопатрического видообразования (Мауг, 1963а; 1970; 1982а; 1988; 1991; 2001; 2004 и др.). Писал ли Майр об эволюции человека или автономности биологии, о трудах Ж.Л. Агассиса или Ч. Дарвина, он всегда выступал с критикой типологизма и эссенциализма, доказывал политипическую природу видов и подчеркивал ведущую роль географической изоляции в их становлении. Для него виды существуют как группы географически изолированных популяций. Он всегда оставался сторонником аллопатрического, или географического видообразования, предполагающего в первоначальном варианте постепенное приобретение механизмов нескрещиваемости у географически изолированных популяций вплоть до их трансформации в новые виды. Позднее он внес коррективы в свои воззрения, выдвинув концепцию «генетической революции» (Мауг, 1954).

Постепенность эволюции в трактовке Майра не означала постоянства ее темпов. Напротив, с самого начала он был убежден, что скорости эволюции могут существенно меняться. Ссылаясь на наблюдения в природе на Галапагосских, Соломоновых и Гавайских островах, где роды птиц, рептилий и насекомых распадаются на многочисленные виды и подвиды, Майр приходит к выводу, что в «мелких популяциях эволюция происходит гораздо быстрее, чем в крупных» (Мауг, 1942, р. 236). Способностью мелких популяций к быстрой дивергенции он объяснял существование на островах многих карликовых или гигантских рас, а также рас, имеющих своеобразную окраску (альбинизм, меланизм), своеобразное строение отдельных органов (клюв), потерю самцового оперения, способности к полету и т. д. Эти aberrации

он не был склонен объяснять дрейфом генов, связанным со случайной потерей гена вследствие резкого уменьшения численности популяций. Вопреки широко распространенному мнению, не в 1954, а в 1942 г. Майр впервые выдвинул «принцип основателя», в соответствии с которым генофонд группы особей, а в исключительных случаях генотип одной особи, оказавшихся основателями новой популяции, предопределяют ее дальнейшую эволюционную судьбу. Этим принципом он объяснял и однообразие даже больших популяций, если они расположены на границе ареалов вида и хорошо изолированы.

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

Одновременно Майр защищал «биологическую», или «генетическую», концепцию вида, подчеркивая значение прекращения скрещивания и обмена генами между разновидностями в ходе видообразования. Когда обмен генов между популяциями сокращается, происходит новое видообразовательное событие. По Майру, это и есть «эволюция в действии». Ее изучение требовало концентрации исследовательского внимания и усилий для выяснения действительного значения изолирующих механизмов и барьеров. Хотя Майр допускал возможность существования нескольких типов изолирующих механизмов, он неизменно делал упор на первичную роль географической изоляции. Морфофизиологическая изоляция, доказывал он, необходима для закрепления барьеров, уже приобретенных в пределах популяций.

Майр отмечал, что разрывы между видами существуют всегда, но чаще всего они являются первично репродуктивными и не всегда сопровождаются морфологическими различиями. В то же время он подчеркивал: «Видообразование не является внезапным, но постепенным и непрерывным процессом, что доказывается фактом нахождения в природе всех мыслимых уровней видообразования, простирающихся от почти однородных до видов, в которых изолированные популяции дивергировали в такой степени, что могут рассматриваться как хорошие виды» (Мауг, 1942, р. 159). Он был уверен, что установленная им дискретность вида является

результатом непрерывного процесса, в котором большие разрывы существуют между видами, меньшие — между подвидами, еще меньшие — между популяциями.

Особое внимание Майр уделил факторам, способствующим или препятствующим изоляции, разграничивая их традиционно на внутренние и внешние с оговоркой, что влияние всех внешних факторов, включая изолирующее действие географических преград, всегда зависит от реакции организма, его адаптивной нормы, подвижности, автономности от среды, т. е. в конечном счете от внутренних факторов. К числу последних он относил характер и скорость мутационного процесса, размах внутривидовой и географической изменчивости, размеры популяции и индивида, скорость размножения, способ размножения и частоту смены поколений, степень активности индивида и формы его поведения. Как видно, Майр обращал внимание не только на каузальные, но и на субстратные и кондициональные факторы эволюции, демонстрируя сложный, многофакторный характер детерминации видообразования. Среди внешних, или кондициональных факторов Майр, прежде всего, называл географические и экологические преграды, ограничивающие свободную панмиксию, географическую изменчивость и расселение вида, а также влияние климата, конкуренцию и т. п.

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

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

Хотя Майр как дарвинист признавал роль естественного отбора в детерминации географической изменчивости и видообразования, но вынужден был констатировать, как мало достоверно известных фактов о его действии в этих процессах. Фактически он ничего не добавил, чтобы уменьшить степень этого незнания,

ограничившись расплывчатыми рассуждениями о влиянии межвидовой и внутривидовой конкуренции, а также хищников на скорость эволюции (Мауг, 1942, р. 273).

Майр был далек от того, чтобы предложить некий единый механизм эволюции для всех организмов. Он констатировал, что «процесс видообразования находится под воздействием многих разнообразных факторов; одни факторы имеют большое значение в одних группах, а другие — в других» (Мауг, 1942, р. 273). Например, в эволюции низших беспозвоночных велика роль громадного размаха фенотипической изменчивости, большого числа внутривидовых морфологических групп, а в эволюции высших позвоночных более значима роль автономности онтогенеза, поведенческих реакций и т. д. Особенно велики различия между животными и растениями с их многообразными формами бесполого размножения, особыми механизмами изоляции (цитогенетические факторы, биотопическое предпочтение, сезон цветения и т. д.), привязанностью к месту произрастания, специальными механизмами расселения в виде семян и спор, высокой зависимостью онтогенеза от внешних факторов и т. д.

В кратком перечислении особенностей факторов эволюции растений Майр уже в те годы практически признал, что его модель видообразования построена главным образом на данных орнитологии и является скорее теорией эволюции птиц, чем универсальной концепцией эволюции. Реально проникнуть в сущность процессов видообразования, понять их распространение и относительное значение в различных группах животных и растений невозможно до тех пор, пока экологические факторы (паттерны полового поведения, предпочтения при спаривании и т. п.) не будут скоррелированы с фактами таксономии (степень и скорость образования подвидов и т. д.) и с цитологическими и генетическими данными (стерильность и т. д.) (Мауг, 1942, р. 274). И хотя ни в этой его книге, ни в последующих не встречались словосочетания «эволюция эволюции», «биономогенез» или «частная теория эволюции», как это было характерно для американского генетика А. Ф. Шелла, английского цитолога К. Дарлингтона, немецкого орнитолога Б. Ренша, и ряда советских участников создания СТЭ (И. И. Шмальгаузен, А. А. Парамонова) (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977), по сути дела Майр, как Дарлингтон, Ренш, Шелл, Шмальгаузен и др., считал решение проблемы изменения самих факторов эволюции важнейшей задачей современного дарвинизма. Об этом он заявил в июне 1972 г. при нашем разговоре в секторе истории и теории эволюционного учения ЛО ИИЕТ.

В заключительной главе, посвященной проблемам макроэволюции, Майр обсудил вопросы о филогенетической систематике, ее недостатках и преимуществах по сравнению с другими систематиками в практическом применении. Сознвая трудности филогенетических построений в случаях регресса, паразитизма, полифилии, сетчатой эволюции и т. д., а также субъективность в выделении крупных таксонов ранга выше рода, Майр тем не менее считал их объективными (Мауг, 1942, р. 278). В целом он следовал принципу единства микро- и макроэволюции, полагая, что несопоставимость их результатов и специфика протекания объяснима комбинаторикой одних и тех же факторов (малые мутации, плейотропное действие генов, полигенность признаков, отбор и т. д.), действующих в различных диапазонах времени. Так, резкое ускорение темпов макроэволюции и спонтанного происхождения новых типов он объяснял сильным давлением отбора на популяцию, оказавшуюся вне адаптивного пика и ищущую новый адаптивный пик. Этих факторов, считал

он, достаточно при объяснении других «законов» или явлений (ортогенез, увеличение размеров в филогенетических линиях, конвергентность эволюции, нарастающая специализация, необратимость и т. д.).

Из главных создателей СТЭ Майр принадлежал к числу тех, кто наиболее бескомпромиссно настаивал на единстве механизмов и процессов эволюции. Он был уверен: «...Все доступные нам факты указывают на то, что происхождение высших категорий есть не что иное, как экстраполяция процесса видообразования. Все процессы и феномены макроэволюции и происхождение крупных категорий можно проследить в обратном направлении, вплоть до внутривидовой изменчивости, несмотря на то что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны» (Мауг, 1942, р. 298). Именно бескомпромиссность заключительных слов «Систематики и происхождения видов», видимо, создала Майру репутацию наиболее ортодоксального соавтора СТЭ. На самом же деле уже в этой книге он демонстрировал открытость критикам, готовность к ассимиляции новых идей и ясное понимание отсутствия четких представлений по ключевым проблемам эволюции.

5.4. Синтез палеонтологии, генетики и дарвинизма в трудах Дж. Г. Симпсона

Среди главных архитекторов СТЭ всегда называют имя выдающегося американского палеонтолога-эволюциониста Джорджа Гейлорда Симпсона. Его почти 760 публикаций по биологии, палеонтологии, геологии, философии и истории науки, в том числе около 50 книг, продолжают находиться в сфере самого пристального внимания научного сообщества (Gould, 1980c; 1994; Olson, 1991; Journet, 1995; Laporte, 2000; Junker, 2001a; Cain, 2009c; d; Колчинский, 2012в). Статьи о нем вошли во все главные энциклопедии мира, и его, как правило, рассматривают в числе самых выдающихся эволюционистов всех времен и народов и называют самым авторитетным палеонтологом XX в. Выходят всё новые и новые работы, в которых подробно анализируются различные аспекты его деятельности. Во многих из них отмечали ключевую роль Симпсона в формировании селекционистских представлений о механизмах макроэволюции.

Фактически Симпсон был первым, кто осуществил последовательный синтез представлений о микроэволюции, сформулированных в трудах Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a) и Э. Майра (Maug, 1942), с палеонтологическими данными, заложив тем самым основы современного учения о макроэволюции и объединив описательную таксономию с методами генетики и статистическим анализом. Он окончательно развеял миф об ортогенетическом характере эволюции млекопитающих. Его самая знаменитая книга «Темпы и формы эволюции» (Simpson, 1944) была опубликована в том же издательстве Колумбийского университета в Нью-Йорке, где до этого вышли книги Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a) и Э. Майра (Maug, 1942), а позднее — книга Дж. Л. Стеббинса (Stebbins, 1950), которые вместе с книгой Дж. Хаксли (Huxley, 1942) составили основу синтеза в англоамериканском языковом пространстве. Труды Симпсона — важный источник для понимания путей формирования СТЭ. Самое удивительное, что они фактически предвосхитили концепцию прерывистого равновесия и связывают два важных этапа в развитии эволюционного синтеза XX в.

Высшее признание в национальном научном сообществе Симпсон получил до того, как включился в создание СТЭ. К тому времени практически не было палеонтолога, разделявшего дарвиновские представления о естественном отборе как главном механизме эволюции. Большинство из них, как его коллега по Музею естественной истории Г. Ф. Осборн, были уверены, что макроэволюция, видообразование и длительные филетические линии могут быть объяснены только на палеонтологическом материале. Однако Симпсон оказался необычным палеонтологом, так как всегда был склонен к математике, а его супруга Э. Роу познакомила его с огромными возможностями статистической техники, которую он стал использовать в полевых исследованиях. Он оказался в состоянии оценить эффективность статистических методов, разработанных генетиками в 1920–1930-х гг., для анализа изменчивости популяции во времени и для демонстрации адаптивного характера происходящих преобразований, доказав тем самым реальную возможность действия естественного отбора.

Симпсон попытался применить эти достижения генетики к палеонтологическим данным и в конце 1930-х — начале 1940-х гг. всерьез обратил внимание на проблемы связи эволюционной теории, генетики и палеонтологии. Более того, Симпсон впервые показал, что палеонтология, как и всякая другая подлинная наука, должна строиться на базе гипотетико-дедуктивного метода, согласно которому выдвигаемые гипотезы должны быть доступны проверке. По его собственному признанию, поводом к этому послужили работы Ф. Г. Добржанского и, как ни странно, О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1936), который первым указал на связь генетики и палеонтологии, а также Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), создавшего, как считал Симпсон, теорию «системных мутаций» на основе ошибочной трактовки неполноты палеонтологической летописи.

По словам Симпсона, книгу «Темпы и формы эволюции» он начал писать под влиянием книги Добржанского «Генетика и происхождение видов» (1937а), а вот книгу Э. Майра «Систематика и происхождение видов» прочитал уже после того, как закончил свою книгу, которую не удалось быстро издать, так как его призвали в армию. Сам Майр вспоминал, что, хотя с января 1931 по 1941 г. они с Симпсоном почти каждый день встречались во время ланча, но ничего не говорили по проблемам эволюции: «Видимо, я считал его палеонтологом, а он меня орнитологом» (Мауг, 1980е, р. 453). Книга Симпсона «Темпы и формы эволюции» выдвинула её автора на пик научной славы и уже через два года была переиздана. В переводе М. Л. Бельговского и В. В. Хвостовой и под редакцией А. А. Парамонова она увидела свет на русском языке (Симпсон, 1948) буквально накануне августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. и наряду с книгой Э. Майра, переведенной в 1947 г., долгие тридцать лет была единственной публикацией зарубежных архитекторов СТЭ, доступной отечественному читателю. За эту книгу Национальная академия наук США присудила Симпсону в 1944 г. медаль Элиота. В 1953 г. увидела свет существенно переработанная и расширенная ее версия «Главные черты эволюции» (Simpson, 1953), в которой далее развивался синтез палеонтологических и неонтологических наук. В 1945 г. вышла другая большая работа Симпсона (Simpson, 1945), в которой он попытался сформулировать и уточнить принципы эволюционной таксономии и дать классификацию млекопитающих на уровне семейств.

Главным научным достижением Симпсона является то, что он впервые в истории эволюционной мысли попытался дать причинный анализ темпов и форм эволюции, базируясь на изучении «палеопопуляций». Используя аналитико-синтетическую методологию, он последовательно рассмотрел все главные проблемы соотношения механизмов микро-, макро- и мегаэволюции, в том числе причины возникновения крупных таксонов и разрывов в палеонтологической летописи, факторы неравномерности темпов эволюции, закономерности распределения скоростей эволюции, ее направленности, соотношений преадаптаций, адаптаций и постадаптаций, филетической и квантовой эволюции и др. Он ввел ряд новых понятий, большинство из которых оказались удачными и используются сегодня («брадителические, горотелические и тахителические скорости эволюции», «квантовая эволюция» и др.). Он дал последовательно селекционистскую трактовку всех основных проблем эволюции, происходившей в геологическом прошлом. Продемонстрировав, что ископаемые остатки могут быть описаны и проинтерпретированы количественно, Симпсон тем самым внес решающий вклад в объединение различных отраслей эволюционной биологии в единую дисциплину.

Основываясь на материале по мезозойским и кайнозойским млекопитающим — *Multituberculata* (многобугорчатым), *Insectivora* (насекомоядным), *Marsupialia* (сумчатым) — Северной и Южной Америки и Евразии, Симпсон во второй половине 1930-х — начале 1940-х гг. выступил против различных гипотез о принципиальных отличиях механизмов микро- и макроэволюции. Оказалось, что в тех случаях, когда исследователь имеет дело с более или менее полными рядами ископаемых форм, например филогенией лошадиных, он должен признать, что макроэволюция «представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды» (Simpson, 1944, p. 124).

В работах по филогении сумчатых и лошадиных Симпсон показал, что эволюция в пределах семейства и подотряда есть процесс последовательной аккумуляции адаптивных изменений, происходящих в недрах популяции. Так, увеличение гипсодонтности у предков современной лошади проявилось вначале как один из вариантов предковой популяции и лишь впоследствии закрепилось в качестве постоянного признака. Размах внутривидовой изменчивости по отдельным признакам строения зубов у ископаемых популяций перекрывал среднестатистическое различие по этим признакам между различными родами. Благодаря аккумуляции микроэволюционных изменений в течение громадных промежутков геологического времени и возникали новообразования, оценивавшиеся исследователем теперь как макроэволюционные.

В связи с этим Симпсон отрицал принципиальные различия между формированием видовых признаков и признаков, характеризующих более высокие таксоны. По его мнению, «высшая категория является высшей потому, что она стала или отличной от других, или разнообразной, либо приобрела оба эти признака одновременно, а не потому, что она обладала какими-то особыми признаками в момент своего появления» (Simpson, 1953, p. 342). Новый таксон всегда возникает как вид и лишь впоследствии дает начало новому роду, отряду и т. д. Так, ископаемый род *Protogonodon* по сути дела является родоначальником двух отрядов млекопитающих — хищных и копытных, поскольку в него входили виды с признаками, которые

могут быть отнесены и к тому, и к другому отряду. Различия между ископаемыми родами плацентарных млекопитающих из раннего и среднего палеоцена были меньше, чем те различия, которые сейчас существуют в пределах одного отряда.

Симпсон не был согласен с теми палеонтологами, которые утверждали, будто палеонтологический материал явно свидетельствует о скачкообразном характере возникновения новых форм. Проведенное им в 1920-х — начале 1930-х гг. исследование эволюции отрядов *Multituberculata*, *Taeniodonta* (трубкозубые), *Carnivora* (хищные), *Condylarthra* (кондилартры) позволило сделать вывод, что по крайней мере на уровне родов, семейств и подотрядов «новые формы часто возникают постепенно, причем скорости и пути их возникновения сравнимы с некоторыми из путей и скоростей подвидовой дифференциации» (Simpson, 1944, p. 99). Разрывы же в филогенетических рядах, найденных в одной и той же местности в смежных отложениях, следует объяснять не биотическими, а геологическими причинами. Перерывы в процессах осадконакопления и захоронения остатков организмов приводят к тому, что филогенетический ряд может быть представлен лишь отдельными фрагментами. Именно так Симпсон объяснял хиатусы в филогенетической линии юрских аммонитов рода *Kosmoceras*, установленные Р. Бринкманом.

Нередко разрывы в филогенетических рядах возникают из-за того, что исследуемую серию составляют мигранты, представители боковых ветвей, а не главной линии таксона. Так произошло при реконструкции филогенеза лошадиных на основе найденных на территории Европы родов *Hyracotherium*, *Anchitherium*, *Hypohippus*, *Hipparion*, *Equus*. В монографическом исследовании ископаемых Equidae (Simpson, 1951a) Симпсон показал, что эти роды являются мигрантами боковых ветвей главной линии из Северной Америки, приведшей к возникновению современной лошади. Эволюция в направлении к современной лошади, прослеженная в работах Симпсона, стала убедительным доказательством непрерывной последовательности макроэволюционных преобразований, где «перерывы между родами не более резкие, чем между видами внутри рода» (Simpson, 1953, p. 99). В итоге Симпсон пришел к выводу, что «в эволюции, как правило, прерывности не существует, и у нас нет палеонтологических свидетельств, которые доказывали бы обратное» (Simpson, 1944, p. 105).

Вместе с тем Симпсон отнюдь не был склонен полностью отрицать данные, обычно используемые для доказательства скачкообразного возникновения отрядов, классов и типов. Его не удовлетворяют традиционные ссылки на неполноту палеонтологической летописи и низкую конкурентоспособность промежуточных форм для объяснения отсутствия переходных форм между крупными таксонами. Он справедливо считал, что в XX в., когда были составлены подробные филогенетические ряды в пределах многих семейств и подотрядов, объяснения причин неполноты палеонтологической летописи Ч. Лайеля и Ч. Дарвина уже не могут найти безоговорочную поддержку со стороны палеонтологов. Они убедились, что сохранение в ископаемом состоянии целых филумов далеко не всегда является результатом счастливого стечения факторов. Как правило, существование таких рядов — показатель процветания и экологической экспансии ископаемой группы. В связи с этим Симпсон считал необходимым приступить к анализу особенностей организации популяций вымерших переходных групп и экологических особенностей условий их обитания. И здесь ему удалось значительно углубить ранее существовавшие

представления о причинах бесследного исчезновения переходных форм между таксонами ранга отряда и выше.

Имеющиеся палеонтологические данные позволили только в самых общих чертах представить особенности переходных форм и их популяций. Как правило, они были мельче своих предков и потомков, отличались повышенной миграционной активностью, их ареал был в отдельные периоды геологического времени невелик, а обитали они в районах, характеризующихся активностью геологических процессов. Рассмотрение этих данных с позиций популяционной генетики и выработанных на ее основе эволюционных представлений Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта, Э. Б. Форда и Ф. Г. Добржанского привело Симпсона к выводу: малочисленность популяций переходных форм и высокая интенсивность действия естественного отбора в условиях резких колебаний факторов среды обуславливали исключительно высокие темпы их эволюции. Тем самым особенности движущих сил эволюции крупных таксонов Симпсон видел в специфике продолжительности и интенсивности действия факторов, известных по изучению процессов микроэволюции. «Нет никаких оснований считать, что в процессах возникновения крупных таксонов принимают участие какие-либо иные факторы, помимо наблюдаемых нами в эволюции более мелких таксонов, или микроэволюции. Наоборот, факторы последней вполне согласуются с нашими знаниями об эволюции крупных таксонов и вполне могут объяснить ее» (Simpson, 1953, p. 376).

Процесс эволюции, с точки зрения Симпсона, может быть вполне объяснен действием семи главных факторов: это существующая в популяции изменчивость, мутагенез, скорость смены поколений и их продолжительности, строение популяции, отбор, изоляция и воздействие внешней среды. Считая естественный отбор ведущей силой эволюционных преобразований, Симпсон выделял главные его формы: линейную, центростремительную и центробежную. Смена форм отбора в процессе филогенеза связана с изменением взаимодействия популяции и окружающей среды. Важно подчеркнуть, что строение популяции — генотипическое и фенотипическое, возрастную и пространственную ее структуры, так же как и среднюю продолжительность жизни особи и периода размножения, он считал важными показателями, существенно влияющими на направление и скорость эволюции.

Весь опыт филогенетических исследований говорит об огромном влиянии предшествовавших состояний на последующую эволюцию. В связи с этим необходимо отметить попытку Симпсона включить преадаптацию в число факторов прогрессивной эволюции. Если Л. Кено, Ч. Девенпорт и многие другие биологи-эволюционисты трактовали преадаптацию, прежде всего, с позиций автогенеза и антиселекционизма, то Симпсон вместе с Дж. Хаксли (Huxley, 1942) рассмотрел проблему с позиций современного дарвинизма. Хаксли основное внимание уделил фактическому обоснованию преадаптации. Симпсон же впервые попытался включить это явление в общую систему представлений о механизме эволюции, основанном на естественном отборе. Под преадаптацией он понимал случайное возникновение признака или группы признаков, которые, будучи нейтральными или даже вредными в прежних условиях существования предковых форм, оказались полезными при завоевании новой адаптивной зоны. К числу преадаптаций он относил также те случаи, когда признак, адаптивный в прежних условиях существования, оказывается полезным при смене адаптивной зоны на принципиально иную. В связи с этим он

выступал против отрыва преадаптации от адаптации. И та, и другая являются для Симпсона двумя фазами единого процесса, идущего под постоянным контролем естественного отбора, обеспечивающего переход преадаптивного признака в адаптивный. Заключительной же стадией этого процесса Симпсон считал постадаптацию, связанную с дошлифовкой и совершенствованием адаптации.

Симпсон первым из дарвинистов продемонстрировал значение преадаптации как фактора эволюции на разнообразном материале и доказал ее первостепенное значение при вселении в новую экологическую зону, во время быстрых изменений экологических условий, при эволюции органа в сторону расширения, интенсификации или смены функций. В дальнейшем значение преадаптации как необходимого фактора ароматной эволюции было рассмотрено, например, при анализе эволюции протокриатиат (Wahlert, 1965), птиц (Bock, 1965) и некоторых других групп животных.

Оригинален вклад Симпсона в разработку традиционной проблемы эволюционной теории о разнообразии форм эволюции, рассмотренный в работах Э. Геккеля, А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, А. А. Парамонова, Б. Ренша и др. исследователей, уделявших главное внимание корреляции между масштабом морфофизиологических перестроек организма и шириной возможностей их дальнейших эволюционных преобразований. В основу разделения форм эволюции Симпсон положил такие критерии, как направленность эволюции, смена адаптивной зоны или протекание эволюции внутри прежней зоны, скорость эволюционных преобразований и т.д. Он предложил выделить три основные формы эволюции: расщепляющую (splitting), филетическую и квантовую.

Расщепляющая эволюция связана с дифференциацией популяции, обладающей широким ареалом, на местные адаптивные группы, которые в дальнейшем могут образовывать новые подвиды и виды. При этом происходит дифференциация уже занятой адаптивной зоны на подзоны. Характерными чертами расщепляющей эволюции являются относительная обратимость ее начальных этапов, отсутствие строгой направленности и, как правило, низкие темпы совершающихся преобразований. В отличие от расщепляющей филетическая эволюция характеризуется строгой направленностью вслед за изменениями адаптивной зоны, ширина которой остается примерно одинаковой. При этом предковая форма порождает единственную форму такого же таксономического ранга. В качестве примера Симпсон приводил эволюцию ископаемых европейских слонов, когда один вид *Elephans planifrons* претерпел такие постепенные изменения, которые позволяют выделить полученную форму в особый вид *E. meridionalis*. Филетическая эволюция, по мнению Симпсона, обычно приводит к образованию новых родов и семейств.

По сравнению с первыми двумя формами эволюции квантовая эволюция характеризуется переходом в новую адаптивную зону. И здесь он опирался на идеи С. Райта об адаптивном ландшафте, которые сыграли ключевую роль в формировании взглядов Дж. Г. Симпсона на механизмы квантовой эволюции. Для него особенно привлекательной была описанная Райтом модель большой популяции, состоящей из полуизолированных субпопуляций, одна из которых при быстром малоадаптивном блуждании в окрестностях какого-либо адаптивного пика имеет шанс взобраться на склон другого и тем самым сменить экологическую нишу, а в редких случаях и адаптивную зону.

Эта модель стала сердцевиной симпсоновской модели квантовой эволюции, объясняющей механизм быстрого перехода с одной адаптивной вершины на другую. Согласно этой модели такой переход связан с выходом группы из состояния равновесия со средой (инадаптивная фаза), интенсивным действием отбора и быстрым продвижением группы в направлении нового равновесия (преадаптивная фаза), а также приспособлением к новой среде (постадаптивная фаза). Такая эволюция должна совершаться быстрыми темпами, и лишь немногие популяции из группы успевают осуществлять необходимые преобразования. Подавляющее же число популяций вымирает. Необходимым условием завоевания группой новой адаптивной зоны является определенная преадаптация к ее экологическим условиям. Симпсон неоднократно подчеркивал, что именно занятие новой адаптивной зоны является тем событием, которое в итоге приводит к возникновению высшего таксона (Simpson, 1944), причем ширина зоны в значительной степени обуславливает ранг будущей категории. Однако вселенец, когда он впервые проникает в эту зону, будет либо незначительно отличаться от родительской популяции, либо же будет даже тождествен ей.

Интересна попытка Симпсона описать смену типов отбора на различных стадиях квантовой эволюции. В начале движения группы в сторону новой адаптивной зоны прекращается действие центростремительного отбора, на смену ему приходит линейный отбор. Во время прохождения долины между адаптивными вершинами группа проходит через точку неустойчивого равновесия (порог), где резко возрастает значение дрейфа генов и других случайных событий, что характерно для популяции с низкой численностью. И наконец, на третьей фазе организмы вновь попадают под действие центростремительного отбора. По образному выражению Симпсона, квантовая эволюция «есть прорыв из одной точки стабилизирующего отбора в другую» (Simpson, 1953, p. 391). Он предложил эту точку назвать «неустойчивым равновесием» (*unstable equilibrium*). В качестве примера квантовой эволюции Симпсон привел преобразование передней конечности насекомых в крылья летучей мыши, что заняло гораздо меньше времени, чем вся последующая эволюция этого органа до современной формы. Становление летучих мышей происходило где-то в палеоцене, но уже первый из ископаемых представителей этого таксона из среднего эоцена по существу был современной формой.

Симпсон полагал, что вся палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что возникновение принципиально нового адаптивного типа протекает обычно гораздо более высокими темпами, чем вся последующая постепенная адаптация и диверсификация в его пределах. Именно в особенностях протекания квантовой эволюции Симпсон усматривал главную причину неполноты палеонтологической летописи. Малочисленные, склонные к миграции популяции, состоящие из мелких особей с быстрой сменой поколений и живущие в крайне неустойчивых условиях внешней среды, безусловно, имели меньше шансов оставить в ископаемом состоянии следы быстро протекавшей эволюции, чем популяции, идущие по пути расщепляющей или филетической эволюции. Примером тому переход от стопоходящей к пальцеходящей конечности в семействе лошадиных, смена ими источника питания и т. д. (Simpson, 1951a).

Хотя в последующих дискуссиях о квантовой эволюции ее чаще всего рассматривали как механизм возникновения крупных таксонов, сам Симпсон рассматривал

ее прежде всего как одну из форм видообразования. В 1953 г. он вновь подчеркнул свою позицию: «Квантовая эволюция может вести к возникновению новой группы животных любого таксономического уровня. Вероятно, что виды, генетические или филетические (т. е. эволюционные), часто возникали таким образом» (Simpson, 1953, p. 309).

В неразрывной связи с представлениями об основных формах эволюционного процесса находятся работы Дж. Г. Симпсона по проблеме неравномерности темпов эволюции. В отличие от И. И. Шмальгаузена, привлекавшего для ее решения данные эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии и экологии животных, т. е. косвенные свидетельства о скоростях эволюционных преобразований, Симпсон базировался на данных генетики популяций и палеонтологии, содержащих прямые сведения о генетических и морфологических изменениях организмов. Он сконцентрировал свое внимание на методах измерения скоростей эволюции, на классификации темпов преобразования и их реальном распределении в конкретных филумах, а также на факторах, обуславливающих изменение темпов эволюции.

Под скоростью эволюции Дж. Г. Симпсон понимал «величину изменения организмов относительно пройденного времени или относительно какой-либо другой независимой переменной, скоррелированной со временем» (Simpson, 1953, p. 3–5). Идеальной единицей измерения, по мнению Симпсона, была бы величина генетического изменения при смене поколений за единицу времени, как это было принято в генетико-популяционных исследованиях Ф. Г. Добржанского. Однако на ископаемом материале возможно лишь измерение степени морфологических изменений по сравнению с некоторым стандартом или же определение изменения числа родов в данной филетической линии за единицу времени.

Первый метод позволял определить скорости эволюции лишь отдельных признаков, иногда системы признаков, но не давал возможности изучать темпы эволюции организмов в целом. Недостатком же второго метода является несопоставимость объемов таксонов в различных группах организмов, обусловленная субъективизмом при установлении таксономического ранга той или иной группы. В результате «субъективное суждение об общем различии между организмами (если оно исходит от талантливого и опытного исследователя) оказывается более надежным, чем любой из разработанных до сих пор объективных методов измерения» (Simpson, 1944, p. 30). Чтобы избежать ошибки в измерении скоростей, Симпсон предложил различать абсолютные, коррелятивные и относительные скорости (Simpson, 1944).

Изучение эволюции отдельных признаков и системы признаков в филогении лошадиных (гипсодонтность, размер лицевой части относительно размера всего черепа, общий размер тела и т. д.) показало, что ее скорости могут изменяться на любой стадии эволюции даже при сохранении общей направленности преобразований. Наблюдается и определенная независимость в преобразованиях отдельных признаков, в результате чего только различия в скоростях эволюции могут привести к существенному расхождению двух таксонов, имевших единых предков. Так и произошло, отмечал Симпсон, в эволюции лошадиных, когда вследствие различия в темпах увеличения размеров в разных популяциях рода *Mesohippus* в миоцене возникли роды *Merychippus*, *Hypohippus*. Эти представления Симпсона оказали большое влияние на разработку вопросов о мозаичном развитии, о гетеробатмии, о неравномерности темпов преобразования отдельных органов.

Построенные Симпсоном диаграммы распределения темпов эволюции в филогенезе пластинчатожаберных моллюсков, копытных и хищных млекопитающих выявили существование средних, или модальных для каждой из групп скоростей, а также линий со скоростями, сильно отличающимися от средней. Симпсон предложил назвать стандартные для данной группы скорости горотелическими, ниже стандартных — брадителическими и выше стандартных — тахителическими. Всё это позволило окончательно доказать достоверность феномена неравномерности темпов эволюции в пределах каждой большой группы организмов, а также различие скоростей эволюции между ними.

Классификацию темпов эволюции Симпсон попытался дополнить анализом факторов, влияющих на скорость и пути эволюции. К их числу он относит «изменчивость, частоту мутаций и их характер, быстроту смены поколений, размеры популяции и естественный отбор» (Simpson, 1944, p. 30). Проведенный анализ позволил сделать вывод, что ни один из этих факторов сам по себе не может предопределить скорость эволюционных преобразований. Так, изучение изменчивости у медленно эволюционировавших групп позвоночных (крокодилы, опоссумы, броненосцы и тапиры) показало, что она не ниже, а иногда и выше изменчивости у быстро эволюционировавших групп. Этот вывод хорошо согласуется с данными по изучению биохимической изменчивости у различных современных организмов, в том числе и у так называемых «живых ископаемых».

Решающую роль в определении скорости эволюции Симпсон отводил естественному отбору, который, в свою очередь, представляет собой сложное взаимодействие организмов и окружающей среды. В число этих взаимодействий он включал как биоценотические, так и внутривидовые и внутрипопуляционные связи и отношения. По мнению Симпсона, темп эволюции чаще всего прямо пропорционален интенсивности естественного отбора. Что же касается остальных факторов, то они сами находятся под контролем отбора.

Симпсон одним из первых дал последовательное дарвинистское объяснение направленности эволюции и проблемы взаимоотношения полифилии и монофилии, которые ранее успешно использовали для обоснования ортогенетических и неокатастрофистских концепций. Особое значение имела его работа по филогении лошадей (Simpson, 1951a), в которой было показано, что хотя в эволюции этой группы и существовала определенная направленность в преобразовании многих признаков, она никогда не носила характера строгой прямолинейности. Ему удалось объяснить причины развития отдельных признаков организмов за пределы оптимума у ирландского оленя *Megaloceros giganteus* и у саблезубых кошек (*Machairodontinae*) — этих любимых примеров так называемой концепции биологической инерции, развиваемой О. Абелем, О. Булмэном, К. Уиннертоном, Л. Кено, гипотезы итерации Э. Кокена, К. Бойрлена и др. Все случаи ортогенеза в эволюции, по мнению Симпсона, являются результатом ортоселекции, т.е. направленного действия естественного отбора. «Направление эволюции, — писал он, — в значительной степени детерминировано адаптивно направленной селекцией, воздействующей на адаптивно ненаправленный материал, что лимитирует возможные пути изменения» (1953, p. 273). С полным правом в 1964 г. он мог констатировать: «В настоящее время среди палеонтологов существует единодушное мнение, что ортогенеза <...> не существует» (Simpson, 1964, p. 182). Тем более, что сам Симпсон был в числе ученых, которые, по удачному

выражению А. А. Борисьяка, убедительно доказали, что «ортогенетическому представлению об эволюционном процессе противоречат все данные палеонтологии» (Борисьяк, 1973, с. 121). В последующие годы явление ортогенеза получило рациональное объяснение с позиции учения о естественном отборе в работе М. С. Гилярова (1970).

Появившиеся в последнюю четверть прошлого века данные о происхождении отдельных классов наземных позвоночных несколькими параллельными рядами побудили Симпсона выступить с предложением расширить понятие монофилии. Он отнес к ней все случаи, когда наблюдается «происхождение таксона любого ранга от одного непосредственного предкового таксона такого же или более высокого ранга» (Simpson, 1959). Им было показано многократное и независимое приобретение признаков млекопитающих в различных, правда, родственных, линиях звероподобных рептилий. Более того, он был последовательным сторонником политипического происхождения всего класса млекопитающих¹. Такая трактовка монофилии была поддержана А. Ремане, В. Герре, Э. Майром и др. В то же время она была подвергнута аргументированной критике в ряде работ, в которых отмечался субъективный во многих случаях характер оценки ранга того или иного таксона, что неизбежно должно привести и к субъективизму в решении вопроса, имеем ли мы дело с монофилетической или полифилетической группой (Татаринов, 1976; 2006; 2009). Новые сведения о происхождении млекопитающих и других классов позвоночных, по мнению Татаринова, имеют значение не столько для решения проблемы монофилии, сколько для обсуждения вопроса о причинах параллелизмов в формировании данного таксона.

Понимая важное значение трактовки вида и высших таксонов для эволюционно-палеонтологических исследований, Симпсон не раз возвращался к проблеме таксономической классификации и ее приложения к современным и ископаемым млекопитающим (Simpson, 1945; 1961). Вместе с Э. Майром и А. Кэйном Дж. Г. Симпсон во второй половине 1940-х гг. возглавил в американском сообществе систематиков энергичную группу биологов и палеонтологов, жаждавших превратить систематику в эволюционную дисциплину. Они стали ключевыми фигурами в учреждении «систематической биологии» (systematic biology) как целой области наук о жизни. Ее основу составила биологическая концепция вида. Однако далеко не все таксономисты приняли эту концепцию. Быстро выявились трудности при ее использовании в классификации животных и растений, у которых не работал критерий репродуктивной изоляции. Этот критерий нельзя было использовать и при классификации ископаемых организмов.

Особенные сложности возникали в случаях филетической эволюции (анагенеза), протекавшей как цепь непрерывных, градуальных изменений (в виде эволюционной серии популяций) во времени, а не в пространстве. Как специалист по млекопитающим Симпсон осознавал эти трудности и старался не только определять новые ископаемые виды, но и выяснить их филогенетические взаимоотношения и дать собственную трактовку биологической сущности вида.

Уже в первых публикациях 1920-х гг. он затронул все эти проблемы, предложив новую классификацию мезозойских трикодонтов (Simpson, 1925). Однако в этой

¹ Впоследствии он даже допускал возможность политипического возникновения и самого *Homo sapiens*.

и в последующих работах он придерживался типологической концепции вида, базирующейся на некоторых морфологических признаках для диагностики видов, описав таким образом тридцать пять новых видов. В качестве таких признаков он обычно учитывал строение зубов и челюстей, используя для выделения новых видов один, два, в редких случаях до десяти экземпляров. Скудость ископаемого материала, как правило, не давала возможности количественно сравнивать образцы. В тех случаях, когда материала было достаточно, Симпсон производил тщательные измерения и их результаты представлял в виде таблиц.

В середине 1930-х гг. он сделал решающий шаг от описательной к инференциальной статистике, при которой несколько ископаемых особей рассматривал как небольшую выборку из многочисленной популяции. В 1937 г. Симпсон опубликовал две статьи и одну монографию, отражавшие его интеллектуальные усилия использовать статистический анализ и популяционный подход в изучении ископаемых остатков. В большой монографии о ранних кайнозойских млекопитающих Монтаны Симпсон впервые использовал статистику для установления различий между ископаемыми видами (Simpson, 1937). В ней содержался также небольшой раздел по палеоэкологии и по сформулированному Г. Ф. Гаузе принципу экологической несовместимости двух близкородственных видов, которые должны занимать различные географические ареалы, чтобы избежать конкуренции. На примере двух близкородственных видов архаичных копытных *Metachriacus* Симпсон показал, что они происходят из разных горизонтов и местностей. Эта книга стала прологом к их совместному с Э. Роу учебнику «Количественная зоология» (Simpson, Roe, 1939), в которой была продемонстрирована плодотворность популяционного мышления в биологии и использования в ней статистических методов.

Тем самым Симпсон отказался от типологической концепции вида и связанного с ней эссенциализма и признал вид реально существующей репродуктивной единицей, занимающей определенный ареал и имеющей собственную экологическую нишу. Это позволило ему принять биологическую концепцию вида в надежде с ее помощью совместить генетико-экологическую и палеонтологическую трактовки вида (Simpson, 1940). Однако, ощущая ее недостаточность для палеонтологии, он продолжал анализировать проблему вида с точки зрения генетики, морфологии и таксономии и подчеркивал необходимость создать единую концепцию вида, значимую и для зоологии, и для палеонтологии (Simpson, 1943).

Позднее, разобрав биологическую и морфологическую концепции вида с точки зрения эволюционной теории и палеонтологии, Симпсон попытался привести две противоположные трактовки к некоему единому знаменателю и предложил собственную, эволюционную концепцию вида, в которой видом называл группу популяций, имеющую собственную эволюционную судьбу (Simpson, 1951b). Иными словами, для него вид представлял собой длительный ряд поколений популяций, эволюционировавших отдельно от других, играющих собственную экологическую роль и имеющих единую тенденцию в преобразованиях во времени. Ключевым моментом в новой концепции стало выделение двух форм видообразования — расщепляющегося и филетического, для которого и была выдвинута новая концепция. Хотя во многом концепции Майра и Симпсона были близки, в дальнейшем каждый из них предпочитал использовать в теоретических и практических работах собственную.

Свои взгляды на вид Симпсон наиболее подробно изложил в монографии «Принципы таксономии животных» (Simpson, 1961), обсудив в ней теоретические и практические основания для упорядоченного расположения живой природы в иерархической системе. Книга была построена на эволюционной концепции вида. Несмотря на некоторую абстрактность, новая концепция получила широкое распространение среди систематиков — сторонников кладистической идеологии или практики, которые вслед за В. Хеннигом продолжали называть ее филогенетической концепцией вида (Hennig, 1966). В ее рамках вид рассматривали как наименьшую ветвь (кладу), которую диагностически можно отличить от других клад в ряду отношений предок–потомок по любому генетическому или фенотипическому признаку. Подобным образом, полагали кладисты, можно установить однозначную связь между видообразованием и эволюционной дифференциацией.

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

Стремление преодолеть возникшие в биологической концепции вида теоретические и практические трудности привело к возникновению новых концепций — «распознавательной концепции вида» и др., в которых видообразование рассматривали не столько как возникновение изоляционных механизмов, сколько как эволюцию различных механизмов, обеспечивающих целостность эмбриогенеза и морфогенеза, единую экологическую нишу и т. д. В целом новые концепции представляли собой дальнейшее развитие идей эволюционной систематики несмотря или вопреки декларируемому расхождению с ней. Все они являются эволюционными и даже биологическими, так как на первый план выдвигают генетические основы эволюции.

Если широкое применение политипической концепции вида привело к резкому сокращению числа видов среди насекомых, птиц и млекопитающих путем сведения многих форм, признаваемых ранее как виды, в подвиды, то эволюционная или филогенетическая концепция привела к их резкому увеличению. Использование молекулярных методов в систематике выявило большую гетерогенность видов, чем это предполагали ранее при изучении морфологических признаков. Взамен популяционного мышления в практику систематики внедрено «дендрограммное мышление», в котором любые таксоны воспринимаются не как группа популяций, а как минимальные единицы филогенеза.

Многие архитекторы СТЭ сразу же откликнулись на книгу Симпсона «Темпы и формы эволюции» специальными рецензиями в авторитетных общенаучных и биологических журналах мира. Генетики оценили ее как продуктивную попытку ликвидировать разрыв между генетикой и палеонтологией. Наиболее эмоциональной была рецензия Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1945), который приветствовал попытку Симпсона подвести генетический базис под макроэволюцию и отнес

книгу Симпсона к числу немногих в истории науки, подводивших черту под важнейшими этапами ее развития и положивших начало новым. С генетиками были согласны и натуралисты (Э. Майр, Дж. Хаксли, Дж. Э. Хатчинсон, К. Хэббс). Как отметил один из создателей современной экологии Хатчинсон, благодаря Симпсону сделан наиболее существенный вклад со стороны палеонтологии в познание форм эволюции, и «это достигнуто благодаря интеграции палеонтологических исследований с методами математики и генетики популяций» (Hutchinson, 1944, p. 356). Благожелательно к книге Симпсона отнесся и Дж. Хаксли: «Доктор Симпсон сформулировал сложные вопросы, напоминая зоологам о многих палеонтологических фактах, которые они были склонны игнорировать как неизвестные или неудобные, и в то же время предложил их решение в терминах генетики» (Huxley, 1945, p. 3).

На фоне единодушного приема книги со стороны разных кругов биологического сообщества красноречиво молчание коллег Дж. Г. Симпсона. Палеонтологи и не хвалили, и не ругали ее. Исключением в палеонтологическом сообществе был только палеонтолог позвоночных из Принстонского университета Глен Л. Дженсен, который, когда готовил свою рецензию к печати, уже знал общую реакцию на эту книгу генетиков и натуралистов, но полагал, что в предшествовавших обзорах они «пропустили наиболее оригинальный вклад Симпсона в интерпретацию палеонтологического факта и эпистемологию» (Jepsen, 1946, p. 538). В целом Дженсен был согласен, что книга «Темпы и формы эволюции» представляет собой значительный вклад со стороны палеонтологии в каузальное объяснение эволюции.

Впоследствии гипотеза квантовой эволюции стала источником новых оригинальных идей, включая представления о «генетических революциях» Э. Майра (Mayr, 1954) и «квантовом видообразовании» В. Гранта (1980), прерывистом равновесии С. Гоулда и Н. Элдреджа (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977). Со временем его влияние на развитие эволюционной идеи в какой-то степени стало даже превосходить воздействие других архитекторов СТЭ, если судить по ссылкам на них в обобщающих сводках. Так, например, Э. Майр в книге «Рост биологического знания» цитировал Симпсона 20 раз, тогда как Ф. Г. Добржанского — 8, Дж. Хаксли — 7, С. Райта — 5, Дж. Б. С. Холдейна — 5, Р. Фишера — 4, Дж. Л. Стеббинса — 3. Только на труды одного современного ему биолога-эволюциониста Майр ссылался чаще, чем на работы Симпсона. Это были труды самого Майра. Их он процитировал 28 раз.

Незадолго до смерти С. Гоулд вспоминал, что два события определили выбор его жизненного пути: знакомство с палеонтологией в образе *Tyrannosaurus*, которого он увидел в пятилетнем возрасте в Музее естественной истории, и эволюцией, о которой он впервые прочитал в 11 лет в книге Дж. Г. Симпсона «Значение эволюции» с «огромным интересом и минимальным пониманием» (Gould, 2002, p. 38). С тех пор интерес к палеонтологии у автора концепции прерывистого равновесия был неотделимо связан с эволюцией. При этом познание причин эволюции казалось ему более важным, чем сам процесс эволюции с ее грандиозными, поражающими воображение результатами. Таким образом, именно благодаря Симпсону интересы самого знаменитого эволюциониста последних десятилетий, Гоулда, были сконцентрированы на проблемах макроэволюции. Можно привести сотни аналогичных свидетельств выдающихся биологов-эволюционистов и палеонтологов

об огромном воздействии трудов Симпсона на их творчество. В то же время они отмечали, сколь нелегко с ним было в общении, в дискуссиях и с каким трудом он признавал свои ошибки. По словам Гоулда: «Симпсон не был столь непринужден, чтобы нравиться» (цит. по: Moore, Decker, 2009, p. 323). Но обаяние его личности и идей было столь велико, что Симпсон сформировал мощную школу палеонтологов. Среди его учеников ведущие специалисты по основным классам ископаемых позвоночных: М. К. Хехт, Л. Якобс, Д. Китс, Э. Милкофф, Дж. Г. Остром, Э. Г. Кольберт, Л. Ван Вален.

Симпсон впервые показал, как можно объяснить факты неравномерности темпов эволюции и резкого возрастания ее скоростей на различных этапах филогенеза, не прибегая к помощи каких-то факторов необычайной природы. Он убедил всех интересующихся эволюцией в необходимости совместных усилий специалистов, изучающих преобразования живого на микро- и макроуровнях, для прогресса в познании каузальных основ и закономерностей эволюции. Его работы положили начало изучению преобразований ископаемых популяций, а не организмов, и тем самым способствовали тому, что палеонтология — поставщик наиболее серьезных возражений против дарвинизма — стала доставлять наиболее убедительные доказательства в его пользу. Документы грандиозного процесса эволюции, разворачивавшейся на протяжении почти 4 миллиардов лет, частично стали доступны современным методам каузального анализа адаптиогенеза. Тем самым был открыт путь к изучению движущих сил эволюции во временных масштабах, недоступных для неонтологических наук.

5.5. Синтез генетики, ботаники и дарвинизма: частная теория эволюции растений Дж. Л. Стеббинса

Основными архитекторами СТЭ в США в 1930–1940-х гг. были зоологи, а птицы и дрозофила стали главными объектами эволюционных исследований. Между тем было ясно, что создаваемая теория не могла претендовать на универсальность до тех пор, пока не доказана приложимость ее главных положений и выводов к миру растений. А здесь возникли явные трудности, в значительной степени вызванные принципиальными отличиями большинства черт строения и жизнедеятельности растений от животных. Не случайно еще в естественной истории их выделяли в специальное царство.

Одним из пионеров в синтезе экологической генетики и экологии растений стал знаменитый калифорнийский ботаник Дженис Клаузен (Hagen, 1984; French, 1989; Smocovitis, 1999b; 2009b). Датчанин по происхождению, он еще на студенческой скамье в университете Копенгагена увлекся наукой. Ботаники О. Раункер и В. Иоганнсен ввели его в круг проблем, оживленно обсуждавшихся биологами-эволюционистами всего мира. Ранние исследования Клаузена по генетике и экологии семейства *Violaceae* (анютины глазки) побудили его к изучению гибридизации как фактора эволюции. Его диссертация, защищенная в 1926 г., по существу, стала одной из первых монографий, построенных на синтезе систематики, экологии, генетики нескольких групп растений. Как рокфеллеровский стипендиат Клаузен прибыл в Калифорнию, где под руководством Эрнста Бэбкока — протагониста изучения растений с позиций генетика — приступил к изучению генетики рода

многолетних цветущих растений *Crepis*. Позднее Клаузен принял приглашение ботаника Г. М. Холла, который ранее работал с экологом Ф. Клементсом, участвовать в междисциплинарном проекте по факторам и способам видообразования, а вскоре после внезапной кончины основателя этой команды стал ее лидером.

В команду входили ученые Института Карнеги, Стэнфордского и Калифорнийского университетов. В 1930–1950-х гг. Клаузен вместе с Д. Кекком и У. Хайсием выполнил классические исследования по выяснению общих правил эволюции растений в контролируемых, но естественных условиях. Комбинируя методы западноевропейских исследователей конца XIX — начала XX в. (Г. Бонье, Г. Турессона) и экспериментальной генетики, Клаузен с коллегами исследовали местные растения, пересаженные на трех разных уровнях от 4600 до 10 000 футов в горах Северной Калифорнии. Они установили образование экотипов под влиянием смены условий, а также ведущую роль гибридизации и полиплоидии в этом процессе. Тем самым было доказано совместное действие экологических и генетических факторов в образовании внутривидовых единиц, а также адаптивный характер происходящих эволюционных преобразований. Показав огромную роль индивидуальной пластичности растений, т. е. фенотипической изменчивости, исследователи не приняли ламаркистское объяснение этого феномена. В своей работе они проанализировали взаимодействие гибридизации, апомиксиса и полиплоидии в эволюции растений, заложив тем самым основы общей теории эволюции растений.

Опубликованная Клаузеном с коллегами серия статей и монографий в Институте Карнеги вызвала большой интерес у тех, кто интересовался проблемами видообразования. Их работы широко использовались создателями «новой систематики» (биосистематики), в рамках которой на базе теории естественного отбора шел синтез генетики, экологии и традиционной систематики. Они оказали влияние и на Ф. Г. Добржанского, и Дж. Л. Стеббинса. Но вместо того чтобы публиковать обобщенные данные, Клаузен предпочитал ждать их накопления. Его собственная обобщающая книга «Stages in the Evolution of Plant Species» («Стадии эволюции видообразования у растений») (Clausen, 1951) увидела свет год спустя после публикации фундаментального труда Стеббинса об изменчивости и эволюции растений (Stebbins, 1950), с которой не могла конкурировать двухсотстраничная книга Клаузена, изданная Корнелльским университетом. Стеббинсу и досталась слава создателя частной теории эволюции растений. Книга же Клаузена широко цитировалась молодыми исследователями, но не могла по популярности сравниться с фундаментальным синтезом Стеббинса. Тем не менее труд Клаузена считается классикой, способствующей признанию того, что в надвидовой эволюции растений важную роль играют гибридизация и полиплоидия. Он был одним из самых ярких ботаников XX в., соединивших в едином образе натуралиста, экспериментатора и теоретика, а также традиции разных стран и разных наук о растениях (Hagen, 1984).

В середине 1930-х гг. вышла книга генетика растений А. Ф. Шелла (Shull, 1936) под названием «Эволюция», в которой была сделана попытка проанализировать эволюционную роль диплоидности, гетерозиготности, полового процесса и мейоза. Видное место в ней заняла и проблема «эволюции эволюции», поднятая автором, видимо, впервые в рамках СТЭ. Он выделил следующие этапы эволюции: 1) появление свободно живущих генов; 2) объединение генов в систему; 3) возникновение митоза; 4) появление организмов с примитивным «половым процессом»;

5) объединение генов в хромосомы; 6) формирование изолирующих механизмов и появление видов (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977, с. 183–184). Шелл отмечал, что в процессе прогрессивной эволюции происходила выработка наиболее оптимального соотношения между устойчивостью и лабильностью генетических систем. «Изменчивость стала достаточной для того, чтобы обеспечить приспособление к новым условиям, и в то же время не настолько велика, чтобы разрушить благоприятные комбинации» (Shull, 1936, p. 277). Уделяя основное внимание историческим преобразованиям самих факторов эволюции, Шелл не решал главного вопроса того периода: как определить решающий момент эволюционного процесса — образование нового вида, изолированного от родительского, и дальнейшую его дивергенцию от близкородственных групп.

В конце 1930-х гг. многим казалось, что задачу синтеза генетики, ботаники и дарвинизма призван решить Эдгар Андерсон, которого в 1941 г. пригласили в Колумбийский университет прочесть эволюционный курс в рамках знаменитых Джесуповских лекций (Stebbins, 1978; Smocovitis, 1999a; 2009a; Kleinman, 1999). До него подобные лекции читал Ф. Г. Добржанский, и их итогом стала книга «Генетика и происхождение видов» (1937a). Вместе с ним лекции читал Э. Майр, который вскоре после этого опубликовал книгу «Систематика и происхождение видов» (1942). С Майром Андерсон активно обсуждал вопросы роли генетики в систематике растений. До этого он получил хорошее генетическое и эволюционное образование и опыт исследовательской работы под руководством генетиков Эдварда Мэйррея Иста и Карла Сакса в Гарвардском университете, а также цитогенетика К. Дарлингтона, статистика Р. Фишера и генетика Дж. Б. С. Холдейна в Институте садовых культур имени Джона Иннера в Лондоне.

Многие из исследований Андерсона были посвящены развитию новых визуальных и количественных методов измерения географической изменчивости в природных популяциях. Вместе с К. Саксом Андерсон провел цитогенетическое обследование американской традесканции (Anderson, Sax, 1936). В том же году вышла его статья о результатах детальных исследований генетических клонов у ирисов в дельте Миссисипи. Было показано, что при вегетативном размножении ирисов у них возникают клональные популяции, которые можно определить как апомиктические мелкие виды (Anderson, 1936). В отличие от панмиктической популяции агамная популяция представляет собой сумму самовоспроизводящихся особей. Это обуславливает специфические трудности при определении границ вида у агамных. В итоге каждая пространственно обособленная колония, отличающаяся морфологически от соседней, возводится в ранг вида. Эта работа была признана важной для эволюционного синтеза, так как вскрывала специфические особенности видообразования у апомиктических растений.

Андерсон подготовил рукопись, в которой попытался дать эволюционный синтез наук о растениях. Но случилось непредвиденное — рукопись потеряли. Затем началась война, да и сам Андерсон потерял интерес к подобному труду. Смоковитис объясняет это нонконформизмом Андерсона и нежеланием участвовать в ставшем модным движении к синтезу в эволюционной биологии всего и вся (Smocovitis, 2009a, p. 416). Немалую роль сыграла и смена приоритетов исследований. При генетическом анализе популяций гибридов традесканции, флоксов, ирисов и особенно можжевельника Андерсон открыл интрогрессивную гибридизацию (Anderson,

1936; 1949). Это был особый тип гибридизации, при которой происходит спонтанное проникновение генетического материала одного вида и рода в другой. Открытие было высоко оценено и до сих пор приводится как одно из доказательств специфики эволюции растений (Завадский, Колчинский, 1977).

Научный статус Э. Андерсона был очень высок. Он был членом Национальной академии США, президентом Ботанического общества, одним из основателей Общества по изучению эволюции. В 1958 г. ему была вручена медаль Дарвина–Уоллеса. Однако роль архитектора СТЭ в ботанике выпала на долю его близкого друга Джорджа Ледьярда Стеббинса (Raven, 2000). Его основной труд «Изменчивость и эволюция у растений», вышедший в свет в 1950 г., поставил Стеббинса в один ряд с архитекторами СТЭ в англоамериканском языковом пространстве — Ф. Добржанским, Э. Майром, Г. Симпсоном и Дж. Хаксли — и считается многими историками науки завершением процесса ее создания. Его творчество стало предметом тщательного изучения со стороны одного из крупнейших современных историков биологии, профессора факультета зоологии и истории науки во Флоридском университете В. Б. Смоковитис в докторской диссертации (Smocovitis, 1988), а также в ее статьях (Smocovitis, 1997; 2009c; Smocovitic, Ayala, 2004; The Scientific... 2004).

Имя Дж. Л. Стеббинса хорошо известно и российским ботаникам, однако в России не вышло ни одной из его книг, опубликовано всего несколько статей и очень мало имеется сведений о жизни и творчестве этого выдающегося ученого. Возможно, это связано с тем, что выход его главной книги по СТЭ совпал по времени с полным доминированием «лысенковщины» в нашей стране. Только недавно на базе работ В. Б. Смоковитис в России были опубликованы две статьи (Полевой, 2012; Соколов, 2013), где приведены подробные биографические данные Стеббинса, прожившего долгую жизнь. Между тем специфика его вклада в создание СТЭ представляет особый интерес, так как Стеббинс был единственным ботаником среди ее главных архитекторов и по существу был первым, кто попытался показать особенности факторов и форм видообразования у растений, закладывая тем самым основы для создания их частной теории эволюции (Завадский, Колчинский, 1977).

В отличие от Э. Андерсона, а тем более от других архитекторов СТЭ, к началу создания эволюционного синтеза Дж. Л. Стеббинс не имел навыков самостоятельных исследований и не занимал прочных позиций в научном сообществе. В 1931–1935 гг., после защиты докторской диссертации ему пришлось искать возможность продолжить цитогенетические и таксономические исследования в лабораториях и в поле широко распространенного в арктических и высокогорных районах рода *Antennaria*, насчитывающего более 100 диких видов и культурных растений. В условиях «великой депрессии», переживаемой тогда США, это было практически невозможно.

Будучи преподавателем частного университета Колгейта в районе Гамильтон в Нью-Йорке, он в свободное время исследовал удобные для изучения и легкодоступные *Raeonia* (пионы), большая часть которых были гибриды. Материал в обилии предоставлял в его распоряжение растениевод Артур Перси Сандерс. В эти годы Стеббинс завязал контакты с генетиками растений Э. Андерсоном, К. Дарлингтоном, К. Саксом и др.

Для его становления как ученого-эволюциониста большое значение имел состоявшийся в Итаке штата Нью-Йорк в 1932 г. Шестой международный конгресс генетиков (Smocovitis, 1988; 1997), который считается важной вехой в истории генетики

и эволюционного учения, так как здесь многие говорили о первых результатах реального синтеза теории естественного отбора и данных современной генетики. Пять из 18 утренних сессий были посвящены эволюционным темам; на них выступили Т. Г. Морган, Р. А. Фишер, Р. В. Гольдшмидт, Дж. Б. С. Холдейн, Н. И. Вавилов, широко известные своими трудами в области эволюционной генетики. Стеббинс во время конгресса беседовал с создателем хромосомной теории и лауреатом Нобелевской премии Т. Морганом, о котором позже писал как о выдающемся ученом в истории генетики, обладавшем проницательностью и научной дальновидностью, которые позволили ему определить многие направления дальнейших исследований. Хотя на этой конференции Стеббинс представил резюме своей работы о *Paeonia*, выполненной совместно с А. П. Сандерсом, и новые гибриды *Paeonia* на выставке цветов, его вклад в историческое значение конгресса был незначительным.

Вместе с тем он получил большой заряд вдохновения, а также важную информацию от других участников форума. Большое впечатление на Стеббинса произвели С. Райт, представивший свои диаграммы «адаптивного ландшафта» и «пиков адаптации», и будущий коллега, единомышленник и друг Ф. Г. Добржанский, а также Барбара Мак-Клинток. Особое внимание Стеббинс обратил на доклад Райта и осознал важность адаптивных пиков, но был сбит с толку деталями его теории и математическими выкладками, которые не смог расшифровать. Стеббинса привлекла также дискуссия между К. Дарлингтоном и К. Саксом вокруг теории хиазматипии. Значительное впечатление на Стеббинса произвел Джон Беллинг, который продемонстрировал очищенные хромосомы, часть которых ошибочно интерпретировал как гены. Но наибольший восторг вызвала у Стеббинса работа Б. Мак-Клинток, которая рассказала о своих цитологических экспериментах с кукурузой. Используя метод раздавливания (*squashing technique*), она выявила линейное попарное расположение родительских хромосом в средней профазе митоза, или в пахитенной стадии. У парных хромосом были показаны эффекты пересечения и в частности инверсии, транслокации и их характерные конфигурации. Работа Мак-Клинток позволила ему выявить сходные конфигурации хромосом у *Paeonia*.

Под влиянием этих докладов и встреч Стеббинс, сохранив восприимчивость натуралиста, целеустремленность таксономиста и утилитаризм прикладного ботаника, стал генетиком-экспериментатором и проникся глубоким интересом к проблеме эволюции. Подобная сложная мотивация предопределила его дальнейшую деятельность вплоть до публикации Стеббинсом в 1950 г. книги «Изменчивость и эволюция у растений».

В 1935 г. Стеббинс принял приглашение переехать на Западное побережье Соединенных Штатов в Калифорнийский университет в Беркли, где он занимал сначала должность ассистента-исследователя у генетика Э. Б. Бэбкока, а затем в 1939 г. — ассистента профессора на кафедре генетики сельскохозяйственного факультета. Переезд в Калифорнию имел огромное значение в интеллектуальном развитии Стеббинса. К середине 1930-х гг. там сформировался крупный ботанический центр, в котором доминировали эволюционные исследования. Объединяя методы систематики, цитогенетики и биогеографии, Стеббинс погрузился в разработку проблем эволюции растений на основе изучения генома широко распространенного рода *Crepis* (скерда) из семейства астровых и родственных ему растений и их географической изменчивости.

Разнообразие флоры Калифорнии создавало благоприятные условия для таких исследований. Бэбкок был вдохновлен результатами цитогенетических исследований С. Г. Навашина и полагал вслед за ним, что род *Crepis* может стать для генетиков эквивалентом *Drosophila* в мире растений. Стеббинс участвовал в проекте, предполагавшем детальное и всестороннее таксономическое исследование рода *Crepis* и некоторых родственных ему форм с применением подходов и методов, используемых в цитогенетике. Хотя роды *Crepis* и *Paeonia* не оправдали надежд и не стали моделью для генетических исследований растений из-за длительной генерации и необходимости значительного пространства для роста, работа над ними дала важные эволюционные результаты. В совместной статье Бэбкока и Стеббинса (Babcock, Stebbins, 1938) был проведен детальный анализ взаимодействия полиплоидии и апомиксиса при географическом распределении родов.

В университете Беркли и в Институте Карнеги в 1930-х гг. активно развивался обширный проект по эволюции растений под руководством Г. М. Холла и Ф. Э. Клементса по междисциплинарному изучению экологических параметров вдоль высотных градиентов (Smocovitis, 1997). На разных высотах над уровнем моря были созданы экспериментальные сады: первый на высоте 9,2 м у Стэнфорда, второй на высоте 1373 м и третий — субальпийская станция в Тимберлейне на высоте 3050 м. Высота садов определялась на основе работ европейских генетиков-экологов начала XX в. из Германии, Швеции, Англии, которые проводили опыты по трансплантации растений вдоль высотных градиентов или использовали различные почвенные условия для оценки гено- и фенотипических вариаций у конкретных видов растений.

Результатом возросшего интереса к междисциплинарному пониманию систематики было создание в 1935 г. неофициального общества под названием «Биосистематика», причем организационная инициатива исходила от Э. Б. Бэбкока из Беркли и зоологов из Стэнфорда. Для обсуждения вопросов по организации эволюционных исследований группа собиралась ежемесячно в различных институтах района залива Сан-Франциско. На этих встречах члены группы и приглашенные исследователи читали лекции, обменивались информацией, что создавало атмосферу творческого сотрудничества, благоприятствующую научным обсуждениям результатов новейших исследований, что значительно расширяло границы междисциплинарных знаний. Это позволяло Стеббинсу активно взаимодействовать с исследователями, разделявшими его интерес в объединении цитогенетики и систематики для понимания эволюции растений. Стеббинс являлся активным участником группы биосистематиков в Институте Карнеги и часто посещал их собрания и экспериментальные сады.

Наиболее важное влияние на Стеббинса в это время оказала встреча и последующее тесное взаимодействие с Ф. Г. Добржанским и М. Лернером. Последний входил в группу биосистематиков и в неформальный кружок молодых ученых, называвшийся «Genetics Associated», собрания которых посещал Стеббинс и которые служили форумом для чтения новейших статей и обмена идеями среди молодых ученых Беркли и Стэнфорда (Smocovitis, 1988). Эмигранты из России, Добржанский и Лернер были хорошо знакомы с исследованиями крупнейших российских биологов-эволюционистов — А. Н. Северцова, Н. К. Кольцова, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена и др. Благодаря Добржанскому и Лернеру Стеббинс лучше познакомился с идеями и традициями русской школы биологов-эволюционистов,

в рамках которой впервые наметились пути синтеза экологии, генетики и цитогенетики растений с теорией естественного отбора в трудах Г. Д. Карпеченко, Г. А. Левитского и др. (Рубцова, 1975; 1989).

К тому же Стеббинс встретил Добржанского в то время, когда последний приступил к активному созданию эволюционного синтеза. Их дружба и научное сотрудничество крепили со временем, в результате чего росло понимание Стеббинсом роли популяционной генетики и математических моделей популяционной генетики в эволюционной теории для определения удельного веса различных факторов эволюции. Стеббинс прочел книгу Добржанского 1937 г. и подробно изучил его последующие работы по генетике природных популяций у *Drosophila pseudoobscura*. В течение нескольких лет они часто совершали экскурсии, как правило верхом, собирая интересующие их виды организмов, которые Стеббинс называл «horseback hybrids», то есть «гибридами верховой езды», и вели оживленные беседы об эволюции.

Переезд Добржанского в Колумбийский университет и вступление США во Вторую мировую войну прервало эту интенсивную совместную полевую деятельность. Работа Стеббинса над проектами выведения различных сортов кормовых трав позволила лучше понять эволюционную роль полиплоидии, что было существенным вкладом в ботанику XX в. (Stebbins, 1947). В 1940-х гг. Стеббинс продолжал сотрудничество с членами общества биосистематиков, которые в течение всего военного периода играли всё большую роль в поддержании активности эволюционных исследований на национальном уровне. Наиболее активны были ученые-эволюционисты западного побережья, но в это же время в Нью-Йорке группа исследователей начала проводить встречи с целью организации общества по изучению эволюции, так как ранее функционировавшее Общество изучения видообразования (Society for the Study of Speciation), основанное в конце 1930-х гг., прекратило свое существование (Smocovitis, 1994a; b).

К 1943 г. члены общества «Биосистематиков», значительное число которых были ботаниками, координировали организацию эволюционных исследований, тесно взаимодействовали с теми, кто состоял членом Общества изучения видообразования и Комитетом по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики. Они выпускали широко распространяемые в США бюллетени, редактируемые орнитологом Э. Майром, что способствовало ускорению распространения информации среди исследователей, работавших с разнообразными организмами. Помимо публикаций обзоров, новостей и заметок, интересных для эволюционистов, бюллетени содержали письма по обмену критическими обсуждениями общих вопросов эволюции. Они особенно были важны для ботаников, поскольку данные по растениям были недостаточно согласованы с данными по эволюции животных. Активными членами Комитета наряду с Дж. Л. Стеббинсом были ботаники Э. Андерсон, Э. Б. Бэбкок, Р. Чейни, К. Эплинг, Г. Мейсон. Все западные ботаники группы работали в университете Беркли, за исключением Андерсона и Эплинга, работавших в Калифорнийском университете в Лос-Анджелесе. Из общего списка членов Комитета (29 человек) семь были ботаниками из Калифорнии. Их вклад в организацию эволюционных исследований был замечен уже в 1940-х гг.

Они были одними из основателей международного Общества по изучению эволюции (Society for the Study of Evolution, SSE) на съезде в 1946 г. в Сент-Луисе, самыми заметными участниками-ботаниками которого были Э. Андерсон,

Э. Б. Бэбкок и К. Эплинг. С середины 1940-х гг. Стеббинс становится одним из ведущих ботаников в этом обществе. В 1942 г. он был отмечен в Обществе эволюционистов на всемирной встрече членов общества в Принстоне, а в 1948 г. Стеббинс избирается президентом общества вслед за Дж. Г. Симпсоном и Д. Паттерсоном (палеонтологом позвоночных и генетиком по дрозофиле соответственно) и активно участвует в организации исследований общих вопросов эволюционной биологии. В поздних 1940-х гг. Стеббинс стал играть лидирующую роль во включении работ по эволюционной ботанике в новый журнал «Evolution», при этом часто вступая в научные споры с первым главным редактором журнала Э. Майром по поводу статей по новой дисциплине — эволюционной ботанике.

В 1945 г. по предложению Добржанского Стеббинса пригласили прочитать курс Джесуповских лекций в Колумбийский университет; этот курс лег в основу его книги об изменчивости и эволюции растений (Stebbins, 1950). Книга продолжила серию книг по биологии, в которой ранее вышли книги Ф. Г. Добржанского, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона. Включение ботанической работы в эту серию было чрезвычайно важным этапом для расширения масштабов синтеза. Между тем для полноты эволюционного синтеза важно было привлечь материал о генетике и эволюции растений, чтобы сравнить особенности факторов эволюции в двух разных царствах жизни.

И эта задача была выполнена в книге Дж. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (Stebbins, 1950), которая содержала 643 страницы. Для ее написания автор использовал 1250 литературных источников. Это был самый длинный текст в серии Columbia Biological Series. В основных пунктах он совпадал со структурой книг Ф. Г. Добржанского и Э. Майра. Сначала Дж. Л. Стеббинс рассматривал основные формы внутривидовой изменчивости у растений, показывая, что мутации (в широком смысле) и рекомбинации составляют основу индивидуальной изменчивости, и что именно на этой основе действует естественный отбор в природных популяциях растений. Затем он рассматривал особенности эволюции у растений на индивидуальном и популяционном уровнях, демонстрируя влияние способов размножения на их эволюцию. Изложив общую модель завершающего этапа видообразования, связанного с возникновением изолирующих механизмов, он анализирует специфичность видообразовательных процессов у растений, отмечая, что распространение у них таких факторов, как гибридизация и полиплоидия с апомиксисом, создают возможности для быстрого видообразования. Значительную часть книги Дж. Стеббинс посвятил проблемам макроэволюции. В их анализе, однако, Дж. Стеббинс исходил, так же как Ф. Г. Добржанский, Э. Майр и Дж. Симпсон, из идеи единства микро- и макроэволюции (Stebbins, 1950, p. 513).

Все эти положения были изложены в 4-х частях книги: морфология, биосистематика, цитогенетика и (палео)биогеография. В каждом из этих разделов Стеббинс рассматривает значительные объемы накопленной к тому времени ботанической литературы. Особенно впечатляет сделанный им синтез в области биосистематики, сделанный на основе работ Дж. Клаузена, Д. Кекка, Г. Турессона, У. Хайси и др. и цитогенетики с использованием трудов К. Дарлингтона, К. Сакса, К. С. Хаскинса и др. Базируясь на работах систематиков, Стеббинс показал, что различия между фенотипической и генотипической изменчивостью у растений генетически предопределены, а биосистематика, рассматривая динамику популяций растительного

мира, может служить основой для экспериментальных работ и применения статистических подходов. Стеббинс отмечал, что вклад цитогенетиков дает возможность исследовать взаимодействие гибридизации, апомиксиса и полиплоидии, которые рассмотрены как «генетические системы» — объект отбора. Эти данные обсуждались в пятой главе — наиболее важной и оригинальной из глав книги.

Стеббинс начал книгу с рассказа о том, что он намерен представить отчет об имеющихся в литературе данных по синтетическому подходу к эволюции в применении к царству растений и в особенности к семенным растениям. Он отметил, что не собирается вводить какие-либо новые гипотезы за исключением анализа некоторых фаз эволюции растений. «С другой стороны, сделана попытка дать конечный ответ на любые большие проблемы, противостоящие эволюционистам, но я надеюсь, что информация и идеи, представленные здесь, помогут открыть путь к более глубокому пониманию эволюционных проблем и сделают более плодотворными исследования в направлении их решения» (Stebbins, 1950, p. IX). На основе успехов цитологии, морфологии, генетики и систематики Стеббинс предположил, что в скором времени ученые выяснят «скрытые причины эволюционного разнообразия или эволюционного прогресса» и что «внимание исследователей должно быть сфокусировано на эволюции как серии проблем в их динамике», что требовало кооперации усилий всех биологов. Стеббинс рассмотрел три главных положения.

Первое состоит в том, что эволюция должна рассматриваться на трех уровнях: 1) индивидуальном — в пределах инбридинговых (самоопыляющихся) популяций; 2) популяционном — внутри видов (микроэволюция); 3) на уровне происхождения видов (макроэволюция).

Второе положение утверждает, что на всех трех уровнях эволюции адаптации совершенствуются (развиваются) скорее за счет небольших изменений.

Третье положение постулирует, что скорость и направление этих эволюционных изменений непостоянны на любом рассматриваемом уровне. При этом индивидуальная изменчивость возникает в результате мутаций генов и генетической рекомбинации, микроэволюция — благодаря естественному отбору, а макроэволюция — путем комбинации эффектов отбора и развития изолирующих механизмов. Имея в виду эти предпосылки, Стеббинс начал книгу с обсуждения природы изменчивости.

Отражая точку зрения новейшей биосистематики, Стеббинс детально обсуждал природу изменчивости и доказывал необходимость ее исследования как для таксономии, так и для познания генетических предпосылок эволюции. Основываясь на генетико-популяционных исследованиях Э. Андерсена, Дж. Клаузена, У. Хайси, он показал, как подобные подходы проясняют эволюцию столь специфических групп, как *Paeonia* и *Potentilla*. Поддерживая в целом концепцию биологических видов Добржанского, он предостерегал от некритического заимствования критериев видов, выработанных для животных, для растений, т. е. организмов с принципиально иными формами жизни. По его мнению, «общие принципы систематик, так же как и эволюции, должны базироваться на широком знании различных групп растений и животных» (Stebbins, 1950, p. 71). Из всех участников эволюционного синтеза в Англии и Америке он один не просто ставил проблему «эволюции эволюции», но старался с максимальной полнотой оценить специфику ее факторов и процессов в царстве растений.

Дж. Л. Стеббинс продолжал дискуссию об изменчивости на индивидуальном уровне, детерминируемой в основном мутациями, подчеркивал различие эволюционного значения факторов, действующих на индивидуальном уровне: модификации, мутации и рекомбинации. Среди мутаций он подробно проанализировал эволюционную роль геномных (полиплоидия, анеуплоидия) и хромосомных (делеция, дупликация, инверсия) перестроек и точечных мутаций, связанных с химическими изменениями на субмикроскопическом уровне. Показано, что в отличие от животных у растений крупные мутации, затрагивающие общее строение растения, его важнейшие органы и некоторые физиологические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но даже превосходят в некотором отношении исходную форму.

Действие отбора Дж. Л. Стеббинс объяснял по аналогии с работой скульптора, подчеркивая его творческую роль в эволюции. Он считал, что естественный отбор является как минимум наиболее важным фактором видообразования, выполняя не только аккумуляционную (постоянно накапливая небольшие генетические изменения) или элиминирующую (устраняя гены и их комбинации) функции. «Как скульптор при создании статуи удаляет осколки из аморфного блока мрамора, так и естественный отбор создает новые системы адаптации к факторам внешней среды путем элиминации, но благоприятные комбинации генов из огромного разнообразия случайных вариантов могут существовать в других соотношениях» (Stebbins, 1950, p. 104). Обзор экспериментальных данных об отборе он заключает следующим обобщением: «Материал этой главы предназначен показать, что индивидуальные изменения в форме мутации (в самом широком смысле) и рекомбинации генов существуют во всех популяциях; и что формирование этого сырого материала в изменчивости на уровне популяций посредством естественного отбора, флуктуациями в размере популяций, случайными фиксацией и изоляцией служат достаточным представлением для всех различий, как адаптивных, так и неадаптивных, которые существуют между связанными (родственными) породами и видами» (Stebbins, 1950, p. 152). Он привел данные о том, что путем отбора можно повысить фертильность гибридов и в итоге создать новую видовую форму, репродуктивно изолированную от родительской.

Основываясь на работах об эволюции генетических систем А. Ф. Шелла (Shull, 1936) и К. Дарлингтона (Darlington, 1939), Стеббинс существенно увеличил и расширил приведенные ими данные и соображения при обсуждении проблем происхождения и эволюции диплоидии, гетерокариоза (бесполой (вегетативный) способ репродукции, общий для низших растений типа грибов), относительного роста, продолжительности и направленности эволюции различных групп растений в сторону полового воспроизведения. Стеббинс также провел сравнение между генетическими системами растений и животных и их эффектами на долговечность, развитие, подвижность и бесполое размножение.

Стеббинс подробно рассмотрел вопросы дивергенции видов и их происхождения, а также роль гибридизации в этих процессах. Он активно использует данные Добржанского о стерильности гибридов и об изолирующих механизмах, а также многочисленных цитогенетических работ в 1920-х — 1930-х гг., по полиплоидии, гибридизации и апомиксису. Используются были и данные палеоботаники и эволюционной морфологии растений при обсуждении истории ископаемых растений

и их распределения в далеком геологическом прошлом, а также скорости эволюции определенных групп растений и природы крупномасштабных морфологических изменений.

По оригинальности многих формулировок эволюционной теории книга Дж. Л. Стеббинса приближалась к книге Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов». Систематизировав огромный ботанический материал и следуя концепции биологических видов, Стеббинс применил ее к растениям, хотя, как он отмечал, это было наиболее сложной проблемой при написании книги. Как правильно отметила В. Б. Смоковитис, книга Стеббинса стала концептуальной основой для реорганизации общих знаний по эволюции растений, обосновывая развитие новой области эволюционной биологии (Smocovitis, 1997). По сути дела, это была одна из первых попыток создать частную теорию эволюции применительно к такой крупной таксономической группе, как цветковые растения (Завадский, Колчинский, 1977).

Прежде всего, Стеббинс отметил такую важную особенность растений, как способность образовывать вполне жизнеспособные межвидовые и даже межродовые гибриды. Отдаленная гибридизация у них резко увеличивает масштаб генетической изменчивости и способствует ускорению темпов эволюции путем создания перспективных новых форм. Значение отдаленной гибридизации для видообразования у растений особенно хорошо видно на примере повторных межвидовых скрещиваний, в результате чего генотипы нескольких видов, как показал ещё в 1921 г. Дж. Клаузен (Clausen, 1921), синтезируются у так называемых *compilospecies* в едином генотипе, в котором объединены отдельные фрагменты, части или даже целые геномы нескольких видов. Особенно ярким примером в этом отношении была интрогрессивная гибридизация, детально изученная в 1936–1949 гг. Э. Андерсоном у ирисов и флоксов. Гибридизационные процессы, идущие в пределах обширных родов, приводят к образованию форм, способных к широкой эколого-географической экспансии, как это характерно для изученных Стеббинсом родов *Crepis*, *Antennaria* и *Paeonia*. Полиморфизм, широта адаптивной нормы, высокая пластичность и приспособляемость гибридов делают повторные межвидовые скрещивания весьма перспективными в эволюции растений. Следует отметить, что тогда считали, что отдаленная гибридизация невозможна в мире животных, и, концентрируя внимание на этой проблеме, Стеббинс расширял представление о факторах и путях эволюции.

Дж. Л. Стеббинс обобщил огромный материал о том, что полиплоидия также является важным фактором эволюции растений. У всех типов растений, особенно среди цветковых, часто встречаются полиплоидные ряды. Полиплоидия нередко ведет к повышению жизненной мощности и устойчивости. Экологически полиплоидные формы более пластичны, заселяют более широкий ареал, чем исходные формы, и отличаются большей приспособленностью к экстремальным условиям. Этому способствуют морфофизиологические изменения, наблюдаемые обычно при полиплоидии: увеличение скорости роста и размеров тела, увеличение размеров отдельных клеток, проявляющиеся чаще всего в органах с конечным ростом — чашелистиках, лепестках, пыльниках, плодах и семенах. Поэтому пониженная фертильность полиплоидов в значительной степени компенсируется перечисленными преимуществами, а способность к вегетативному размножению или апомиксису обеспечивает сохранение полиплоидов с пониженной фертильностью. Вот почему среди

цветковых растений, по подсчетам Стеббинса, полиплоидные ряды включают примерно 30–35% видов.

Своеобразием отличается у растений и такой важный фактор эволюции, как способы размножения. У них практически исключено жестко детерминированное половое размножение. Эволюционные перспективы, напротив, открываются перед видами, не переходящими к какому-либо одному способу размножения и присоединяющими к существующим новые. Наибольшие селективные преимущества, как правило, имеют виды, способные размножаться одновременно ксеногамно, автогамно, апомиктически, вегетативно. Подобная избыточность способов размножения повышала надежность воспроизводства вида, так как создавала необходимую для процветания устойчивость, поскольку воспроизводство вида становилось в целом более независимым от меняющихся условий. Быстрый рост и меньшая гибель зачатков при вегетативном размножении объясняется их физиологическим контактом с материнским организмом. По мнению Дж.Л. Стеббинса, появление бесполой формы размножения служит хорошим примером существования у растений качественно нового фактора эволюции, под воздействием которого эволюция идет путем распада панмиктической популяции. Касаясь данных о роли полового процесса в эволюции покрытосеменных, Стеббинс уверял, что у покрытосеменных с более специализированным механизмом опыления признаки строения цветка имеют большее систематическое значение, чем у растений с примитивным беспорядочным опылением. Скорость эволюции цветка, а в связи с этим и скорость эволюции вообще у них повышается.

Дж.Л. Стеббинс подчеркивал и влияние морфофизиологических особенностей растений на их макроэволюцию: открытую систему роста, наличие на одном и том же растении разных этапов их жизненного цикла, образование новых органов путем надставок, цикличность дифференциации тканей и т. д. Всё это повышает их выживаемость в условиях неподвижного образа жизни и выполняет защитные функции при разнообразных повреждениях, так как усиленная меристематизация тела и повторяемая дифференцировка обеспечивает избыточность структур в онтогенезе. Другой важной особенностью онтогенеза является высокая пластичность их роста, выступающая одним из важных инструментов приспособления к прикрепленному существованию. Даже в случаях сужения размаха приспособительных изменений роста, например при переходе от древесной формы растений к травянистой, у них никогда не наблюдается твердых границ роста. В итоге растения обладают значительной способностью менять свой фенотип в соответствии с изменениями внешней среды, а также характеризуются в целом гораздо большей автономностью отдельных органов и меньшей их взаимозависимостью. Это ведет к способности образовывать новые растения из отдельных ветвей, побегов, почек, обособившихся от родительской особи. Способность к регенерации увеличивается у них по мере перехода от древесных к травянистым формам, более филогенетически продвинутым. Поэтому у них сильнее выражены явления мозаичной эволюции, неотении и гетеробатмии.

Рассматривая направления приспособительной эволюции покрытосеменных растений, Дж.Л. Стеббинс анализировал изменения размеров и количества семян у травянистых и древесных растений. Он отмечал, что процесс увеличения размеров семян у древесных форм выражен наиболее четко, и связывал это с более медленным

развитием их проростков и необходимостью большого количества питательных веществ в семенах. Рост запасной пищи позволяет проросткам древесных растений еще до развития достаточной для них фотосинтезирующей поверхности развивать сильную корневую систему. У травянистых же форм, где все процессы индивидуального развития ускорены и проростки развиваются быстро, семена не бывают очень крупными и в большинстве случаев наблюдается редукция их размеров.

Книга Стеббинса получила множество благоприятных отзывов в ботанических, генетических и общенаучных журналах. Ее сразу признали его потенциальные конкуренты. Одним из первых откликнулся Э. Андерсон, который лучше всех мог оценить масштаб выполненной Стеббинсом работы. Он подчеркнул, что книга стала «блестящей демонстрацией того, что можно сделать одному исследователю, понимающему, как интегрировать факты» (Anderson, 1951, p. 170). Старейший генетик растений Дж. Клаузен называл книгу «великой», или «грандиозной», особенно подчеркивая богатство обсуждаемой литературы (Цит. по: Полевой, 2012, с. 615). Добржанский, который способствовал созданию книги, написал Стеббинсу: «Как вы знаете, я рассматриваю ее не просто как хорошую книгу, но великую книгу, какие публикуются лишь однажды. Это будет поворотная точка в эволюционной мысли и в ботанике в целом. Конечно, это не говорит о том, что я согласен со всем, что вы говорите здесь, но научный прогресс вследствие присутствия противоречий движется с большей работой и большими размышлениями! Во всяком случае, свет эволюционной генетики теперь будет проникать через таинственный туман ботанической систематики» (Цит. по: Smocovitis, 1997, p. 1635).

Другие коллеги писали Дж. Л. Стеббинсу персональные письма с выражением одобрения. Книга оказала влияние на молодых ботаников, направляя их мысли в сторону изучения эволюции растений. Об этом свидетельствует оценка книги Питером Рейвином, который полагал, что это «наиболее влиятельная книга в систематике растений этого столетия» (Raven, 1974, p. 168). Она остается одной из наиболее часто цитируемых работ такого ведущего журнала, как «Американский ботанический журнал» (*American Journal of Botany*).

Стеббинсу довелось завершить синтез в англо-американском языковом пространстве, распространив его на ботанические науки. Этому способствовала его огромная эрудиция, позволяющая ориентироваться в разных науках, участвовавших в эволюционном синтезе: таксономии, морфологии, цитогенетике, биосистематике и, наконец, эволюционной теории. Э. Андерсон, Э. Б. Бэбкок, Дж. Клаузен, К. Сакс, А. Ф. Шелл, и некоторые другие коллеги Стеббинса обладали более глубокими знаниями в отдельных областях и были способны освоить литературу по эволюции, но немногие, по-видимому, обладали характеристиками, необходимыми для полного завершения задачи. Персональное поощрение и поддержка Добржанского также играли важную роль. Дж. Клаузен, Д. Кек и У. Хайси несмотря на доступные им ресурсы и успешные исследования опубликовали удивительно мало работ, хотя и высокого качества. По мнению Стеббинса, это было обусловлено стремлением к высокому совершенству научных статей.

Дж. Л. Стеббинс завершил эстафету возвращения обновленной концепции отбора в различные отрасли эволюционной биологии. Его книга не только расширила рамки современного эволюционного синтеза и ввела в него мир растений. По сути дела, она означала необходимость перехода к новому этапу синтеза, связанному

с изучением особенностей эволюционного процесса на крупных этапах филогенеза и в крупных таксономических группах, т. е. приступить к разработке проблемы «эволюция эволюции» (Завадский, Колчинский, 1977). В сущности, он впервые дал образец полнокровной частной теории эволюции применительно к высшим растениям.

Ее дальнейшая разработка была продолжена Дж. Л. Стеббинсом в книгах «Процессы органической эволюции у растений» (Stebbins, 1966), «Основы прогрессивной эволюции» (Stebbins, 1969), «Эволюция хромосом у высших растений» (Stebbins, 1971), и особенно в фундаментальной монографии «Цветковые растения. Надвидовая эволюция» (Stebbins, 1974). Все эти книги выдержали несколько изданий и были переведены на многие языки. Именно его труды в области СТЭ принесли ему мировую славу и репутацию крупнейшего биолога XX в. И в этом также видно его отличие от других американских архитекторов СТЭ, ставших лидерами в области своих отраслей знания до своих фундаментальных трудов по эволюционному синтезу.

Следует упомянуть, что популярность Стеббинсу в образованных кругах принесли научно-популярная книга «От Дарвина до ДНК. От молекулы до человечества» (Stebbins, 1982), а также совместный с Ф. Айялой, Ф. Добржанским и Дж. Валентайном учебник «Эволюция» (Dobzhansky et al., 1977).

5.6. «Еретический синтез» Р. Б. Гольдшмидта

Более полувека Ричард Бенедикт Гольдшмидт прожил в Германии, где был одним из ведущих биологов, занимаясь физиологической генетикой, сравнительной эмбриологией и географическими расами непарного шелкопряда. Многие его труды были хорошо известны в других странах, в том числе и в СССР, куда он неоднократно приезжал, поддерживая дружеские отношения с лидерами советских генетиков Н. И. Вавиловым, Н. К. Кольцовым, Ю. А. Филипченко. В США, где во время Первой мировой войны Р. Гольдшмидт проработал около 4 лет в Йельском университете, он активно сотрудничал с известными генетиками У. Э. Кастлом, У. Уилером, Э. М. Истом. Проводя исследования на морской станции Вудс-Холл в штате Массачусетс, Гольдшмидт активно общался с аспирантом С. Райтом, а когда в 1918 г. в связи со вступлением США в войну против Германии он был интернирован и помещен в специальный лагерь в штате Джорджия, американские генетики во главе с Т. Г. Морганом защищали его.

После прихода к власти национал-социалистов Гольдшмидт был вынужден эмигрировать в США и стал профессором зоологии в университете Беркли, где проработал до 1958 г. Там им были выполнены исследования по мутагенезу и генетике гомеозисных мутаций дрозофилы и опубликованы знаменитые книги «Физиологическая генетика» (Goldschmidt, 1938) и «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940), положения которой теперь принято называть «еретическими» (Gould, 1982; Dietrich, 1995; 1996; 2000a; b, 2003; 2011; Голубовский, 2000; 2012б).

Вопреки укоренявшемуся тогда в англоязычной биологической литературе постулату о единстве механизмов микро- и макроэволюции Гольдшмидт отстаивал совсем иную позицию. Он обосновывал представления о принципиальном различии механизмов микро- и макроэволюции, которые многим эволюционистам

и генетикам в США казались возвратом к генетическому антидарвинизму, господствовавшему в первой четверти XX в. и чем-то напоминавшему воззрения Ю. А. Филипченко (*The Evolution...* 1994).

Нередко можно встретить утверждения, что главная книга Гольдшмидта по макроэволюции была подвергнута обструкции со стороны приверженцев СТЭ и ее просто-напросто не читали, а ругали скорее по привычке в силу установившейся традиции (Bush, 1982; Templeton, 1982). В отечественной литературе порой утверждают, что труды Гольдшмидта не были восприняты всерьез англо-американскими генетиками и эволюционистами и оказались забытыми только из-за того, что те находились в конфронтации с немецкими коллегами (Воронцов, 1999, с. 509).

Я думаю, что всё было иначе. Задолго до публикации книги «Материальные основы эволюции» Гольдшмидт имел славу одного из крупнейших генетиков мира, специалиста по морфологии и биологии развития, детерминации пола и генетическим основам географической изменчивости. Он одним из первых дал реальное описание генетических основ микроэволюции и предложил методы экспериментального ее изучения (Goldschmidt, 1917; 1933). Его исследования, выполненные до переезда в США, оказали огромное воздействие на формирование теории микроэволюции не только в Германии, но и во всем мире. Их активно использовали архитекторы СТЭ. Близость многих идей Гольдшмидта и Дж. Хаксли отметили М. Д. Голубовский и Я. М. Галл (2003). Поэтому мне представляется более взвешенной точка зрения М. Д. Голубовского, который указывал на то, что эра молекулярной биологии, начавшаяся два года спустя после выхода в свет книги Гольдшмидта, отодвинула на второй план дискуссии о хромосомной теории наследственности, которой автор уделил немало места.

В то же время эвристический потенциал его идей стал очевиден лишь в конце 1970-х — начале 1980-х гг. в связи с возрастанием внимания к вопросу о роли онтогенеза в эволюции. В 1982 г. книга «Материальные основы эволюции», богатая свежими идеями и фундаментальная по объему используемого фактического материала, была переиздана с предисловием С. Гоулда и встречена положительными откликами. Немного раньше переиздали и статью Гольдшмидта «Экотип, эковид и макроэволюция» (Richard Goldschmidt... 1980), увидевшую свет в 1948 г. и содержащую сжатое изложение отстаиваемой им эволюционной концепции, которая коренным образом отличалась от его доэмигрантских представлений. В связи с этим мы полагаем необходимым эту часть воззрений Гольдшмидта обсудить в данном разделе. Книга не только была впервые издана на английском языке, но обсуждалась, прежде всего, в англоязычном сообществе биологов, членом которого Гольдшмидт стал в середине 1930-х гг. (Goldschmidt, 1956; 1960; Stern, 1967; 1980).

Отправным пунктом в концепции Гольдшмидта является разделение микро- и макроэволюции, основанное на принципиальном различии их генетических основ. Гольдшмидт делил мутации по степени их влияния на организм на две категории — микромутации и системные мутации, проводя между ними резкую грань. Под первыми он подразумевал обычные генные, или точковые, мутации, которые изменяют лишь отдельные признаки организма, производя изменения минорного характера, не выходящие за пределы видовых признаков. Результатом накопления микромутаций является микроэволюция, или «эволюция в пределах вида». Именно такого рода событиям посвящена первая часть его книги.

Основным механизмом микроэволюции он считает постепенную аккумуляцию микромутаций, которые лишь в отдельных случаях могут дополняться случайными локальными макромутациями или их полиморфными рекомбинациями. Согласно определению Гольдшмидта, «микроэволюция через накопление микромутаций — мы можем также сказать “неодарвиновская эволюция” — это процесс, который ведет к диверсификации строго в пределах вида и обычно, если не исключительно, осуществляется ради адаптации вида к особым условиям, существующим на территории, которую он в состоянии занять» (Goldschmidt, 1940, p. 183).

Результатом такого приспособления является рост внутривидовой изменчивости и формирование в пределах вида «круга форм» или, иными словами, экологических рас. Отличия между ними носят преимущественно клинальный характер и не могут привести к образованию нового вида как такового. Гольдшмидт подчеркивает в связи с этим, что «подвиды не являются на самом деле ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Они являются более или менее разнообразными тупиками внутри видов. Решительный шаг в эволюции, первый шаг к макроэволюции, шаг от одного вида к другому требует иного эволюционного метода, отличного от простой аккумуляции микромутаций» (Ibid).

Рассмотрению макроэволюционных изменений посвящена вторая часть интересующей нас монографии. Как представляется Гольдшмидту, единственным источником образования абсолютных разрывов, которые отделяют один вид от другого, может служить только совершенно иной, чем при микроэволюции, материал. Такой источник макроэволюционных новшеств — вторая категория мутаций — системные мутации, которым и уделено главное внимание. Под системными мутациями Гольдшмидт понимал достаточно крупные преобразования внутренней структуры хромосом, которые полностью меняют физиологическую систему реакций организма и, видоизменяя тем самым ход индивидуального развития, приводят к возникновению нового фенотипа и нового вида, резко отличного от прежнего по комплексу признаков. Основное свойство системных мутаций — координированный характер возникающих изменений фенотипа и их стойкое закрепление в пределах одного поколения, благодаря чему новая видовая форма оказывается отделенной от исходной родительской непреодолимым разрывом без каких бы то ни было переходных состояний. Этим обстоятельством объясняются не только хиатусы между рецессивными видами, но и разрывы в палеонтологической летописи, вовсе не связанные с ее неполнотой, на которой настаивают сторонники селекционного объяснения макроэволюции.

Гольдшмидт в основном связывал системные мутации с крупными преобразованиями в строении хромосом. Заключаются эти преобразования не в «качественном химическом изменении» их компонентов, а исключительно в порядке их расположения. Таковы обычные инверсии, нехватки (делеции), транслокации, инверсии, описанные цитогенетиками. Хромосомная природа системных мутаций позволяет объяснить, почему новый вид, связанный со становлением новой стабильной реактивной системы, может возникать «мгновенно или несколькими последовательными шагами», разделенными «непреодолимыми» перерывами. «Системная структурная мутация, — заключает Гольдшмидт, — представляется главным генетическим процессом, ведущим к макроэволюции, т. е. эволюции за пределы тупиков микроэволюции» (Ibid, p. 245).

Развивая подобное представление о способе осуществления системных мутаций, Гольдшмидт настойчиво подчеркивал, что они определяются не какой-то одной внутренне преобразованной хромосомой, а перестройкой всего хромосомного комплекса в целом и полностью обособлены от микромутаций. Именно в этом смысле он определяет системные мутации как макромутационные по своей природе изменения. Вступая в некоторое противоречие с самим собой, он в той же части своей работы, посвященной макроэволюции, утверждает, что системные мутации могут быть и точковыми по своим механизмам. При этом Гольдшмидт опирается на результаты тех своих исследований, которые привели его к выводу о необходимости разработки физиологической генетики (Goldschmidt, 1938).

В этой работе он на разнообразном экспериментальном материале демонстрирует важность изменений временных параметров, характеризующих активность гена в течение эмбрионального развития организма. Оставаясь убежденным противником представления о корпускулярности генов в пределах хромосомного комплекса, он убедительно показывает важность такого рода событий для эволюционных новообразований. Одно-единственное генетическое изменение, произошедшее на самых ранних стадиях эмбриогенеза, пусть даже небольшая системная мутация, посредством изменения цитоплазматических взаимодействий может серьезно влиять на скорость осуществления формообразовательных реакций, замедляя одни из них и ускоряя другие. При этом в качестве действующих агентов выступают различные гормоны, которые управляют локальными процессами роста, изменения их активности — активации или инактивации — и приводят к результатам огромной морфологической значимости. В итоге изменяется весь ход индивидуального развития и возникает новая сбалансированная система, которая в случае ее жизнеспособности оказывается и новым видом.

Таким образом, системные мутации как таковые вовсе не обязательно должны являться макромутациями, как это настойчиво стремится доказать Гольдшмидт. К системному макроэволюционному эффекту могут привести и генетические изменения, которые он увязал исключительно с микроэволюционными преобразованиями. В результате системных мутаций, как утверждает Гольдшмидт, возникает масса уродливых и аномальных форм, как правило, сразу устраняемых отбором. Однако среди них могут оказаться единичные экземпляры, которые в силу благоприятных обстоятельств могут уцелеть и дать начало новому типу организации, основав совершенно новую макроэволюционную ветвь. Уродство, появляющееся благодаря единственному генетическому шагу, могло позволить занять новую средовую нишу и таким образом произвести одним шагом новый тип. Это и есть те самые «обнадеживающие» или «многообещающие» уроды (перспективные монстры), представление о которых в сознании ученых последующего поколения навсегда связалось с именем Гольдшмидта, часто порождая излишне скептическое или даже ироническое отношение к его воззрениям на макроэволюцию. Важно отметить, что, по мнению Гольдшмидта, генетика, основанная преимущественно на экспериментальных средствах исследования, не в состоянии ни подтвердить, ни опровергнуть его гипотезу макроэволюции. И в этом с ним были согласны все сторонники СТЭ. Если для изучения низшего уровня макроэволюции (от вида до семейства) кое-какая информация, основывающаяся на учете данных генетики и систематики, еще имеется, то при изучении более высокого уровня экспериментальная генетика (за исключением

данных, полученных средствами физиологической генетики) как источник информации исключается. Выводы в отношении этого уровня можно делать только на основе взвешенного анализа данных общей генетики, эмбриологии, сравнительной морфологии и палеонтологии (Ibid, p. 184).

Нельзя согласиться с утверждениями о том, что англоязычное сообщество биологов-эволюционистов проигнорировало книгу Гольдшмидта, ругая ее в соответствии с модой, даже не читая, как писал об этом С. Гоулд в предисловии к переизданию главного труда Гольдшмидта (Gould, 1982). «Материальные основы эволюции, напротив, не только читали, но и не раз специально анализировали, отмечая оригинальность предложенного синтеза генетики с автогенетическим сальтационизмом и уделяя особое внимание проблеме соотношения онтогенеза и филогенеза, получившей в наши дни название проблемы «Evo-Devo». Об этом говорят как опубликованные рецензии, так и многочисленные ссылки в трудах создателей СТЭ, особенно у Э. Майра (Mayr, 1942), который тесно сотрудничал с Р. Гольдшмидтом, а также Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1944). В книге Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), опубликованной через два года после выхода в свет «гольдшмидтовской ереси», ее автор-еретик часто цитируется при обсуждении проблем клинической изменчивости, географических рас и биологии развития, каждый раз с глубочайшим почтением. Всего у Майра ссылок на работы Гольдшмидта 27, больше чем на труды Ч. Дарвина (14) и Э. Штреземана (18). Чаще он ссылался только на работы Добржанского (38), Б. Ренша (46), и на свои (52). Симпсон ссылается на труды Гольдшмидта 10 раз, это чаще, чем на Дарвина (1) и Добржанского (9). Только труды У. Мэттью (13) и С. Райта (14) Симпсон цитировал чаще, чем работы Гольдшмидта. Часто цитировал Гольдшмидта Ф. Г. Добржанский: в последней книге «Генетика эволюционного процесса» (Dobzhansky, 1970) — 7 раз. В книге «Эволюция. Современный синтез» Дж. Хаксли высоко оценил попытку Гольдшмидта связать генетику развития с эволюцией (Huxley, 1942, p. 513), а соавторы выполненной под его руководством книги «Новая систематика» (The New Systematic... 1940) ссылаются на труды Гольдшмидта 8 раз.

Не менее хорошо Р. Б. Гольдшмидт был известен отечественным сторонникам СТЭ. 5 раз ссылается на него И. И. Шмальгаузен в работе «Факторы эволюции», изданной в 1946 г. Полностью на идеях Гольдшмидта построены классические труды Б. Л. Астаурова по искусственному партеногенезу у тутового шелкопряда и гомеозисным мутациям у дрозофилы (Астауров, 1927; 1940). В своих макроэволюционных построениях А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1991) исходил прежде всего из теории архаллакисов А. Н. Северцова (1939) и трудов Гольдшмидта (Goldschmidt, 1917; 1933; 1940; 1952a; b).

Подобные примеры можно приводить долго, так как большинство сторонников СТЭ допускали, что генетические революции играют важную роль в эволюции, хотя частота их гораздо ниже, чем обычных микроэволюционных процессов. Тем не менее «революции в эволюции», как любил повторять Г. Дж. Мёллер, определяют в значительной степени вектор и форму отбора и, в конечном счете, направленность эволюции в целом.

Поэтому неудивительно, что книга Гольдшмидта не только не прошла незамеченной, но была отрцензирована в самых престижных научных журналах: «The American Naturalist», «Science Monthly» и др. Первым откликнулся Ф. Г. Добржан-

ский, который отметил, что Гольдшмидт дал умный и строгий анализ всех недостатков и слабостей неодарвинистской концепции эволюции (Dobzhansky, 1940b). По признанию главного протагониста СТЭ, их число в действительности огромно, и поэтому «каждый интересующийся эволюцией должен прочитать книгу Гольдшмидта» (Ibid, p. 358).

Старинный друг Р. Б. Гольдшмидта С. Райт (Provine, 1986, p. 92, 120, 193, 234, 301), цитируя его теорию «перспективных монстров» в видообразовании, пришел к выводу: «Можно симпатизировать этим убеждениям, но вряд ли необходимо вводить неизвестные факторы и отрицать полностью адаптивный характер различий между видами» (Wright, 1940b, p. 180). В рецензии на книгу Гольдшмидта Райт (Wright, 1941) рассматривал его взгляды с позиции балансовой теории, которая, по мнению рецензента, предлагала лучший, чем «системные мутации» Гольдшмидта, механизм быстрой эволюции. Свои соображения о книге высказали также К. Хэббс (Hubbs, 1941a) и К. Уоддингтон (Waddington, 1941). В целом выводы Гольдшмидта были поддержаны К. Вилли (Vilée, 1942), давшим прекрасный обзор явлению гемеозиса, который, по мнению Дж. Симпсона (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, подтверждающие ведущую роль «системных мутаций» в макроэволюции, сам Гольдшмидт полагал, что книга этого архитектора СТЭ, Симпсона, скорее свидетельствует в пользу концепции Гольдшмидта, чем концепции постепенной эволюции.

Из сказанного видно, что вся элита биологов-эволюционистов серьезно отнеслась к идеям Гольдшмидта о «системных мутациях», «многообобщающих монстрах» и старалась их как-то осмыслить с точки зрения формирующейся СТЭ, сравнить с другими макроэволюционными идеями и концепциями. Р. Б. Гольдшмидт отнюдь не превратился в гонимого всеми «еретика», а продолжал публиковаться в наиболее престижных изданиях (Goldschmidt, 1952a; b). Правда, негативная оценка его концепции стала своеобразным клише при описании истории событий, относящихся ко времени формирования СТЭ.

Только к концу 1970-х — началу 1980-х гг. возрос интерес к вопросу о системном эффекте макромутаций и их возможном участии в детерминации макроэволюционных событий. Это было связано, с одной стороны, с успехами молекулярной биологии и биологии развития, а с другой стороны — с новым достаточно ощутимым усилением сальтационистских представлений как в палеонтологии, так и в эволюционном учении в целом.

Идеи Р. Б. Гольдшмидта были восприняты, прежде всего, создателями и приверженцами теории прерывистого равновесия, которые солидаризировались с ними не только по существу, но и по форме. Так, 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 Гольдшмидта ныне найдены и механизмы, посредством которых они могут реализовываться. Первый из них — мутации регуляторных элементов генетической системы, влияющих на экспрессию генов, контролирующей последовательность «включения» и «выключения» структурных генов. Другим механизмом такого рода могут явиться гемеозисные мутации регуляторных генов. Возможно

участие в макроэволюционных событиях и хромосомных перестроек различного рода, на чем настаивал сам Гольдшмидт.

В определенной степени следует согласиться с С. Гоулдом, который утверждал, что гольдшмидтовское понимание хода макроэволюционных событий актуально и сегодня. Но при этом необходимо отказаться от излишнего радикализма, присущего его конкретным объяснениям. Конечно, избежать экстремистской позиции трудно, если сужать сферу приложимости принципов селекционизма. Не удалось это ни самому Гоулду, ни тем, кто вместе с ним и вслед за ним принял теорию прерывистого равновесия. Тем не менее, Гольдшмидта нельзя рассматривать вне движения к эволюционному синтезу как в контексте его времени, так и в контексте будущих тенденций. Он оказался одним из немногих генетиков периода создания СТЭ, кто пытался создать теорию макроэволюции путем синтеза биологии развития и генетики.

5.7. Институционализация «эволюционного синтеза»

Важной частью утверждения «эволюционного синтеза» в форме СТЭ в мировой науке была его институционализация в США, предопределившая создание сети наиболее влиятельных институтов, обществ, периодических конференций и журналов в 1930–1960-х гг. Ключевыми точками для институционализации служили основные теоретические проблемы, в ходе решения которых и формировалась СТЭ.

Первой из них была проблема вида и видообразования и «биологическая концепция вида», сформулированная Ф.Г. Добржанским в 1935 г. и ставшая основой совместных исследований генетиков и систематиков, экспериментаторов и натуралистов. В то время систематики и в США, и в Европе уже были вовлечены в интенсивный поиск диагностических методов для различения не только видов, но и внутривидовых единиц. Практически все были согласны, что образование видов предполагает создание изоляционных механизмов с последующей дивергенцией. Разногласия возникали в выборе критерия для определения степени изоляции или дивергенции, идентификации особых систематических категорий, соотносимых с особыми стадиями дивергенции или степенями изоляции (Dice, 1933; Anderson, 1936; Darlington, 1932). При этом представители разных дисциплин взаимодействовали мало, и существовало несколько концепций вида, приверженцы которых по-разному характеризовали видообразование, используя критерии, применяемые только в их отраслях биологии. Изоляция, например, определялась с упором исключительно на географические, экологические, этологические и генетические критерии, предпочтение которых зависело прежде всего от специальности исследователя. Аналогично при изучении дивергенции по-разному выбирались наблюдаемые морфологические, этологические, генетические и популяционные изменения для проведения диагностики.

Кооперация между генетиками и биологами других специальностей реализовалась в виде немногочисленных индивидуальных контактов или небольших исследовательских групп. Наиболее ярким и показательным примером первого типа кооперации является сотрудничество Ф.Г. Добржанского с С. Райтом, а второго — Ассоциация по изучению систематики по отношению к общей биологии, созданная в 1937 г. и возглавлявшаяся Дж. Хаксли. Фактически она стала первой попыткой объединить усилия ученых разных специальностей в международном масштабе. Ее

главным и наиболее ярким результатом стала книга «Новая систематика», вышедшая под редакцией Дж. Хаксли.

В 1935 г. в США возникло неофициальное общество «Биосистематика», которое ежемесячно собиралось для организации междисциплинарных эволюционных исследований в различных институтах района залива Сан-Франциско. На этих встречах заслушивались лекции и участники обменивались информацией, что создавало атмосферу творческого сотрудничества специалистов из разных областей знания. Таким образом, с середины 1930-х гг. американские и британские исследователи, выполняя часто сходные, но независимые исследования, закладывали основы разнообразной междисциплинарной координации и кооперации. Исходя из того, что систематика видов и видообразование являются общими проблемами, решение которых возможно лишь благодаря кооперативным усилиям и «синтетическим» решениям, они использовали разнообразные стратегии действия для того, чтобы установить междисциплинарный обмен и сотрудничество. В формирующихся устойчивых связях, с американской стороны первую скрипку играл Э. Майр, а с английской — Дж. Хаксли. Взятый в СССР курс на самоизоляцию, а затем Вторая мировая война сделали невозможным участие немецких и российских ученых в процессах институционализации СТЭ в международном масштабе.

На 7-м Международном генетическом конгрессе (МГК) в Эдинбурге в 1939 г. Дж. Хаксли и У. Б. Туррилл руководили работой секции «Генетика в отношении к эволюции и систематике», все сессии которой были специально посвящены видообразованию и систематике. Если на 6-м МГК в Итаке в 1932 г. была проведена только 1 сессия и на ней представлено всего несколько докладов на сходные темы, то на 10 сессиях 7-го МГК было представлено 46 докладов (Конашев, 2010). В итоге 7-й МГК впервые в мировом масштабе объединил генетиков и систематиков под знаменами происходящего «эволюционного синтеза». С программным докладом на нем выступил Дж. Хаксли, обстоятельно рассмотрев «эволюционную генетику» и ее место в кооперативных исследованиях видообразования (Huxley, 1941, p. 157–164).

В конце 1939 г. Дж. Хаксли посетил США, где участвовал в заседании Американской ассоциации за прогресс в науке в Колумбусе, штат Огайо, встретив поддержку планов использования за океаном опыта Ассоциации исследователей систематики (Cain, 1993, p. 6). Первоначально на переднем фронте организационного объединения в этой области был А. Эмерсон, энтомолог из Чикагского университета, поместивший проблему видообразования в центр своих исследований поведения термитов. До этого он уже много сделал для соответствующей междисциплинарной кооперации как редактор журнала «Экология» в 1930–1939 гг. Необходимость подобной интеграции исследований Эмерсон постоянно подчеркивал в рецензиях на книги в этом журнале (см., например: Emerson, 1937, p. 153).

Отыскивая пути кооперации в исследованиях видообразования и их организационных форм, американские биологи инициировали в конце 1930-х гг. ряд специальных публикаций и конференций. Одна из них, проходившая как сессия Американской ассоциации за прогресс науки в июне 1939 г. в Милуоки, была посвящена «отношению генетики к географическому распределению и видообразованию». В декабре того же года в Колумбийском университете состоялся симпозиум по видообразованию. Организатором симпозиума был Ф. Г. Добржанский. Другие

установочные доклады делали его единомышленники С. Райт и Э. Майр, выступали также Л. Дайс и У. Спенсер. Все доклады были опубликованы годом позже (Dice, 1940; Dobzhansky, 1940a; Mayr, 1940; Spencer, 1940; Wright, 1940a).

Одним из результатов симпозиума по видообразованию, состоявшегося в Колумбийском университете в 1940 г., было возникновение движения за объединение ученых, заинтересованных в исследовании этой проблемы. По инициативе Дж. Хаксли и А. Эмерсона было организовано Общество по изучению видообразования. Как подчеркивал Эмерсон, ставший секретарем этого общества, необходимость в его образовании «осознавалась к тому времени разными местными группами, секциями и комитетами уже существовавших обществ» (Emerson, 1941, p. 87). Главной целью общества была координация усилий в разных областях для решения проблемы видообразования. Предполагалось, что в его деятельности будут активно участвовать ученые и организации из других стран, но из-за начавшейся войны это было невозможно осуществить, и деятельность общества на первых порах ограничивалась англо-американским языковым пространством. Тем не менее, в нем состояли приблизительно 375 ученых, представлявших такие отрасли биологии, как ботаника, зоология, микробиология, антропология, морфология, цитология, генетика, экология, палеонтология, сравнительная зоопсихология, сравнительная физиология, популяционная биология и систематика (Smocovitis, 1994a, p. 2).

Сам факт создания такого общества означал признание новой «синтетической» эволюционной концепции большим числом биологов с международным авторитетом. Эта концепция была принята в качестве программы деятельности общества, в которой говорилось: «Главная область интереса — происхождение видов. Очевидно, что анализ факторов видообразования включает изучение дивергенции популяций, классифицированных как подгруппы в пределах вида. Поэтому исследования происхождения местных популяций, рас и подвидов являются необходимыми частями изучения видообразования... Основной комплекс факторов может быть определен как наследственное изменение, изоляция и отбор» (Hubbs, 1941a, p. 87–88). В исполком общества вошли помимо Эмерсона, Майра и Добржанского другие сторонники «эволюционного синтеза» (С. Райт, Л. Дайс, Э. Андерсон, Дж. Симпсон и др.). Главной целью общества ставилась координация усилий в разных областях для решения проблемы видообразования. Поскольку предполагалось, что в деятельности общества примут активное участие ученые и целые организации, в том числе и из других стран (см. подробнее: Hubbs, 1941a, p. 86–89), то первоочередной задачей стала организация неформальной информационной службы, призванной коррелировать различные подходы.

Возникшее как неформальная организация, без устава и собственного журнала, общество было призвано организовать комплексное изучение видообразования. Для устранения межинституциональных и междисциплинарных разрывов общество должно было развить информационное объединение в виде периодической рассылки библиографий, заметок об оригинальных работах, критических комментариев и новостей в форме бюллетеня (Cain, 1993, p. 7–8). Когда в 1941 г. А. Эмерсон распространил свой первый бюллетень, рассылочный список состоял из 370 имен ученых, представлявших более чем десяток научных дисциплин (Emerson, 1941, p. 87).

Бюллетень был хорошо воспринят, но само общество быстро пришло в состояние стагнации. К середине 1940-х гг. Вторая мировая война, для американцев

остававшаяся европейской, забрала не только энергию, но и жизни многих. К тому же Эмерсон как секретарь Общества по изучению видообразования явно не смог определить цели, объединяющие всех его членов. В результате симпозиум об отношениях систематики и видообразования, организованный М. Хэтчем — энтомологом из Вашингтонского университета, — был проведен во время заседания Американской ассоциации за прогресс науки в Сиэтле в 1940 г. без поддержки общества, которое создавалось именно для обсуждения подобных проблем. При этом в симпозиуме помимо самого М. Хэтча участвовали Дж. Бэйли, Дж. Клаузен, Р. Юингер, Г. Дж. Мёллер. Теоретические расхождения выливались и в конкуренцию между отдельными исследовательскими группами. По мнению Г. Майтмана, разлад в организации отчасти был вызван конфликтами между А. Эмерсоном и У. К. Элли, экологами животных из Чикагского университета и другими специалистами, в особенности Э. Майром и Дж. Симпсоном, относительно того, что брать за первичную, элементарную единицу эволюции. Одни настаивали на ведущем значении объединений, сообществ и групп, тогда как другие подчеркивали важность индивидов. Причем сторонники обеих групп были уверены в том, что их точка зрения соответствует взглядам Ф. Г. Добржанского и С. Райта. Подобные расхождения имели важные последствия для отношений между экологическими и эволюционными исследованиями в последующем (Mitman, 1988; 1992).

Важным шагом в координации эволюционных исследований стал Нью-Йоркский кружок, возникший в 1940 г. в Колумбийском университете и Музее естественной истории. Его ядро составили Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Дж. Г. Симпсон и Л. К. Данн. С самого начала они энергично действовали в направлении формирования нового сообщества и закрепления за ним ведущей роли в эволюционных исследованиях, способствуя организационному объединению генетиков и палеонтологов. В кружок был вовлечен геолог Колумбийского университета У. Буче, являвшийся председателем Секции геологии и географии Национального исследовательского совета. В 1941 г. на годовом заседании Палеонтологического общества У. Буче однозначно высказался за объединение генетиков и палеонтологов с целью обмена новыми методами, инструментарием, подходами и концепциями.

Главной сферой такого обмена должны были стать концепция биологического вида и проблема темпов и форм эволюции. 17 октября 1942 г. на кафедре зоологии Колумбийского университета, возглавлявшейся Ф. Г. Добржанским, состоялась встреча небольшой группы генетиков, палеонтологов и систематиков, которые высказались за объединение усилий для сближения позиций в решении проблем эволюции (Cain, 2002, p. 288–290). Участвовавшие во встрече С. М. Болдер, У. Буче, Х. Вуд, Ф. Г. Добржанский, Л. К. Данн, Г. Л. Джепсен, Э. Г. Кольбер, Э. Майр, Г. Дж. Мёллер, А. С. Ромер и Дж. Г. Симпсон решили обратиться в Национальный исследовательский совет с просьбой создать комитет по взаимному просвещению генетиков и палеонтологов. Дж. Симпсон и Ф. Г. Добржанский взялись за составление формальной заявки и плана обсуждений. Но вмешалась война. Симпсона внезапно призвали на военную службу (Cain, 2002, p. 289). Для исполнения своих обязанностей он предложил кандидатуру Г. Л. Джепсена.

Трио в составе Г. Л. Джепсена, Ф. Г. Добржанского и У. Буче продолжило работу и в январе 1943 г. подготовило проект об учреждении комитета Научно-исследовательского совета, который одновременно спонсировался геологическим

и биологическим подразделениями Американской ассоциации за прогресс науки. Образующий Комитет разделялся на две группы: западную и восточную. 6 февраля 1943 г. был учрежден Комитет по общим проблемам генетики и палеонтологии (КОПГП). Письма с предложениями стать членами комитета, подписанные Г.Л. Джемсеном, Ф.Г. Добржанским и У. Буче, были разосланы в конце февраля 1943 г. К лету в Комитет входили 30 членов (20 в восточной группе и 10 в западной) — 17 палеонтологов и 13 генетиков (Cain, 2002, p. 293).

В начале 1943 г. Ф.Г. Добржанский уехал в длительную экспедицию в Бразилию и попросил Э. Майра временно возглавить генетическую секцию, чтобы вместе с У. Буче и Г.Л. Джемсеном подготовить летнее заседание восточной группы в 1943 г. Хотя Майр был орнитологом, а не генетиком, выбор Добржанского был продуман и оказался правильным с точки зрения формирования комплекса новых институтов американской эволюционной биологии. Майр по ряду обстоятельств лучше других подходил для выполнения этой миссии (Cain, 2002, p. 295–297). Прежде всего, он был единомышленником Добржанского. Их связывало десять лет дружбы и тесного сотрудничества, основанных на взаимопонимании и единстве научных интересов. Майр участвовал в обсуждении проекта КОПГП в октябре 1942 г., после чего они с Добржанским не раз говорили о его усовершенствовании. У Майра был богатый опыт подготовки и реализации аналогичных проектов. К тому же он сам был в них заинтересован. Еще в 1940 г. у него были планы организовать симпозиум в Американском музее естественной истории по критериям подвида, вида и рода у позвоночных. К тому же, благодаря Добржанскому он был знаком и даже сотрудничал с наиболее выдающимися генетиками.

Вскоре Майр оказался одним из лидеров сообщества эволюционных биологов США, тяготевших по своим интересам к теоретическому и эмпирическому изучению микроэволюции. Перестройка многих биологических исследований в США на эволюционной основе получила быстрое и эффективное организационное воплощение в значительной степени благодаря ему. В свою очередь, Добржанский открыл немецкому эмигранту Э. Майру путь к занятию лидирующей позиции в институционализации «эволюционного синтеза».

Летом 1943 г. состоялась первая формальная конференция Комитета. В Нью-Йорке собрались зоологи, а в Беркли — ботаники. Обе группы оценили работу как успешную, хотя, по мнению Дж. Кейна, продуктивным следовало признать заседание западной подгруппы, возглавлявшейся Э.В. Бэбкоком. Там была предпринята попытка начать реформу инфраструктуры нового сообщества и создать механизмы ее осуществления (Cain, 2002, p. 297–301). Майр активно включился в работу по редактированию и распространению по подписке «Бюллетеня» комитета. Формой координации работ в условиях военного времени стал обмен письмами о наиболее важных результатах, которые Майр опубликовал в нескольких «Бюллетенях» в 1944 г. Однако вскоре эта работа заглохла.

В конце 1944 г. ядро КОПГП, состоявшее из Ф.Г. Добржанского, Дж.Г. Симпсона и Э. Майра, уже искало новую и более надежную форму сотрудничества сложившегося сообщества эволюционных биологов. Летом 1944 г. Майр провел 6 месяцев в лаборатории Карнеги в Колд Спринг Харборе. Попутно он редактировал Бюллетени КОПГП и обсуждал с Добржанским будущее Комиссии (Cain, 2002, p. 305–307). В 1943 г. Майр получил письмо Хаксли, который предлагал сделать КОПГП

ядром нового, большего по задачам и масштабам деятельности сообщества исследователей эволюции, призванного занять место Общества исследователей видообразования, которое возглавлял Хаксли.

В 1944 г., после возвращения Ф.Г. Добржанского из бразильской экспедиции и Дж.Г. Симпсона с военной службы, идея такого преобразования стала обсуждаться всерьез. Симпсон настаивал на том, что КОПП, созданный как временная организация для налаживания взаимодействия генетиков, палеонтологов и систематиков, выполнил свои задачи. Теперь нужна постоянная структура с четко очерченными сферами деятельности и кругом решаемых проблем. С ним согласились и Добржанский, и Майр. В результате возник план создать Общество по изучению эволюции. При этом Майр выдвинул два принципа образования общества: в нем должно быть представлено всё разнообразие биологических дисциплин и направлений исследований, имеющих эволюционный характер; в его работе должны реально участвовать все его члены.

30 марта 1946 г. на заседании Американской ассоциации за прогресс в науке в Сент-Луисе Дж.Г. Симпсон доложил Национальному исследовательскому совету, что предлагаемое новое общество, посвященное эволюционным проблемам на междисциплинарной основе, значительно перекроет область деятельности КОПП, но сохранит его основные цели. На этом учредительном заседании под формальным председательством А. Эмерсона именно Ф.Г. Добржанский, Э. Майр и Дж.Г. Симпсон вели дискуссию и внесли все предложения по принципам организации нового постоянного действующего общества — Общества по изучению эволюции. Все их рекомендации по принципам организации нового общества и руководству были приняты (Cain, 1994, p. 401). На этом же заседании было распущено Общество по изучению видообразования, так как его цели оказались составными частями задач нового общества, и его документы, переписка, а также касса были переданы последнему.

Новое общество провело свое первое годовое заседание в декабре 1946 г. в Бостоне и при финансовой помощи Американского философского общества основало международный журнал «Evolution». По свидетельству Симпсона, подлинным лидером группы, боровшейся за создание и общества, и журнала, был Майр (Simpson, 1978, p. 129). Обе эти задачи были непростыми. Выбор профиля, названия журнала и места работы редколлегии осложнялся конкуренцией между разными группами ученых, в том числе и между американскими и английскими коллегами. Хаксли предлагал издавать совместный журнал, который публиковался бы одновременно в Англии и США, считая более предпочтительным название «Журнал эволюционной таксономии». Майр готов был принять предложения Хаксли, но Добржанский заявил, что учреждение нового английского журнала не было бы мудрым решением, и настаивал на издании американского. Майр не исключил сразу английский вариант и даже сообщил Дж. Хаксли, что из-за небольшой возможности финансовой поддержки журнала в США, возможно, «будет лучше принять Ваше предложение и публиковать журнал в Англии на средства Королевского общества или каких-либо других организаций, которые пожелают внести вклад» (цит. по: Cain, 1994, p. 391).

Но когда в Англии официально был одобрен проект журнала и Дж. Хаксли, выполняя поручение подготовить детальный проект, сообщил Майру, каким способом официальный английский журнал эволюционистов мог бы удовлетворить запросы

американских коллег, Э. Майр под давлением большинства американцев, не желавших отказаться от контроля над будущим изданием, резко переменял свою позицию. Кроме того, многие из американских эволюционистов выступали за то, чтобы в такой журнал был превращен «Американский натуралист», полагая, что этот журнал уже существенно покрывает их публикационные и читательские интересы. В этом случае «Американский натуралист» становился бы в той или иной форме и степени официальным изданием Общества по изучению эволюции. Этот вариант имел ряд своих преимуществ, очевидных для Э. Майра и Ф. Г. Добржанского. Однако проработка и этого варианта вызвала трудности, связанные с разногласиями уже внутри американского сообщества биологов.

На учредительном заседании Общества по изучению эволюции в марте 1946 г. предложение Хаксли даже не обсуждалось, хотя в середине дискуссии Э. Майр тактично заметил, что оно тоже нуждается в рассмотрении. Но Ф. Г. Добржанский ответил, что если это предложение будет принято, то американцы получают лишь возможность посылать несколько статей в год в чужой журнал. Нужен свой, американский журнал, так как есть достаточно много высококвалифицированных американских исследователей, способных снабдить такой журнал достойными статьями. Многие согласились с этим его мнением. Не прошел и проект с «Американским натуралистом». Дискуссия склонялась к изданию отдельного журнала. Но в конце ее никакого решения принято не было.

Потребовалось несколько месяцев переписки и хлопот, прежде чем вопрос был решен: Национальный исследовательский совет разрешил учредить новый журнал, а Американское философское общество в ответ на письмо Дж. Г. Симпсона как президента Общества по изучению эволюции и Э. Майра как секретаря выделила 5 тыс. долларов на его издание (Cain, 1994, p. 411). В этом письме состояние биологии, предшествовавшее «эволюционному синтезу», описывалось как фрагментация и потеря «всеохватывающей картины» исследовательской области. Авторы уверяли, что в ходе «синтеза» преграды между отдельными отраслями были преодолены и когда-то изолированные предметы стали «интегральными частями объединенной науки о жизни». Вновь появился огромный интерес к эволюции, который стимулирует исследования в крайне разнообразных областях биологии, переориентируя многие из них. Журнал «Эволюция» призван способствовать этой реорганизации, наладить обсуждение широких проблем, чтобы избежать сверхспециализации. Он ориентирован на широкую междисциплинарную аудиторию, которой ранее не имел ни один из существующих журналов.

По предложению Э. Майра был выбран первый редакционный совет и утверждено название журнала — «Эволюция» (Evolution). Редакционный совет действовал в соответствии с принципами, сформулированными Майром, — ассоциированные редакторы и ежегодная ротация редакционной коллегии, чтобы избежать стагнации. При реализации второго принципа Ф. Г. Добржанский попал в редакционный совет 1949 г. (составы 1947–1949 гг. см.: Cain, 1994, p. 414). Майр, став главным редактором журнала, возглавлял его до 1949 г. В редакторском предисловии к первому номеру журнала Майр писал, что необходимость периодического издания, «посвященного исключительно результатам исследования в области эволюции, становилась всё более острой» (Мауг, 1947, p. 1). Эта потребность, по Майру, возникла в результате объединения усилий эволюционистов разных специальностей,

пришедшего на смену эпохе разногласий. Задачу журнала Майр видел прежде всего в дальнейшем развитии этого объединения (Мауг, 1947, р. 2).

Почти одновременно Э. Майру и его соратникам удалось организовать под эгидой Национального исследовательского совета США Международную конференцию по генетике, палеонтологии и эволюции, прошедшую в г. Принстоне (штат Нью-Джерси) со 2 по 4 января 1947 г. В ней участвовали «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Мауг, 1980а, р. 42). Как показала конференция, ученые Англии и США придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, а естественный отбор считали главным механизмом и единственной движущей силой эволюции. Публикация материалов этой конференции под редакцией Г.Л. Джемсена, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона под названием «Генетика, палеонтология и эволюция» совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства современного дарвинизма, получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ) или «современного синтеза» (Genetics... 1949). Казалось, что прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Уровень согласия оказался намного больше, чем в дарвиновские годы. Все были убеждены, что за 15–20 лет удался синтез основных эволюционно-биологических идей.

Одной из целей конференции было подведение итогов деятельности созданного в 1943 г. Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и эволюции для укрепления взаимодействия между биологами-эволюционистами разных специальностей. В послевоенный состав Комитета, возглавлявшегося Дж. Г. Симпсоном, вошли такие сторонники эволюционного синтеза, как Э. Андерсон, Э. Б. Бэбкок (председатель западной группы комитета), У. Буче (председатель комитета до октября 1944 г., а затем председатель восточной группы), М. Демерец, Ф. Добржанский (председатель секции генетики), К. Эплинг, М. Гордон, Г.Л. Джемсен (председатель секции палеонтологов), Э. Майр (председатель секции систематики), Г. Дж. Мёллер, У. Спенсер, Дж. Л. Стеббинс (вице-президент западной группы), К. Штерн, С. Райт.

Хотя на самой конференции выявились различные концепции, ученые из разных отраслей биологии признавали, что предположение о ведущей аккумулирующей роли отбора в поступательной эволюции было правильным. К уже известным генетическим механизмам и доказательствам натуралистов была добавлена популяционная концепция, объясняющая биологическое разнообразие и происхождение высших таксонов в результате возникновения видов как репродуктивно изолированных групп.

Таким образом, решающую роль как в институциональных преобразованиях, так и в собственно эволюционных исследованиях в период синтеза сыграли члены так называемого Нью-Йоркского кружка — Э. Майр, Ф. Г. Добржанский и Дж. Симпсон, объединяющим центром которого был Майр (Cain, 1993, р. 2). К концу 1940-х гг. лидеры Нью-Йоркского кружка считали, что достигли успеха по нескольким направлениям. Организации, которые они соучредили, быстро встали на ноги и процветали. Интерпретации этими лидерами видообразования и других эволюционных явлений были не только известны, но и приняты многими

биологами. Изучение эволюции, как им, и в особенности Майру, казалось, было узаконено в качестве составляющей основных биологических исследований. Установился и относительный баланс между специализациями и специалистами. В связи с этим Симпсон даже начал говорить об эре «постнеодарвинизма», в которой предшествующий узкий термин «неодарвинизм» был заменен современным подходом к эволюционным исследованиям.

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

Обрисованные выше институциональные и идейные преобразования изменили общий ход эволюционных исследований, результатом чего стало объединение усилий и достижение баланса разных специальностей и специалистов. Несомненно, большое значение в достижении этой цели имело то, что Майр, будучи редактором журнала «Эволюция», в своей редакторской политике проводил курс на углубление кооперации и расширение сотрудничества. В течение трех лет он использовал журнал как средство осуществления реформы и в эволюционных исследованиях в целом, и в эволюционной систематике в частности.

Эти реформы предполагали: формирование сообщества исследователей, заинтересованных в обсуждении и изучении таких эволюционных проблем и понятий, как «факторы», «силы» и «механизмы» эволюции, введение некоего баланса в это обсуждение, призванного скорректировать выявленное преувеличение роли эволюционной генетики и биологии дрозофилы, наконец, убеждение работников музеев в том, что эволюционная систематика и изучение эволюционных механизмов являются высшей целью таксономии. Конечно, было немало трудностей при выполнении всех этих задач. Тем не менее идеал синтеза и кооперации, казалось, был достигнут (Cain, 2000, p. 231).

В стремлении установить интеллектуальный и в некоторой степени административный контроль над наиболее важными областями эволюционных исследований Майр и его единомышленники преследовали несколько целей: 1) содействовать распространению и утверждению эволюционных исследований как особой современной исследовательской дисциплины, сделав их приоритетными среди биологических работ в США; 2) создать эволюционные направления в пределах уже существующих дисциплин — систематики, генетики, палеонтологии; 3) привить определенный стиль и метод изучения эволюционных проблем; 4) всячески подчеркнуть важность решения эволюционных исследовательских проблем.

Выдвижение Э. Майра в лидеры институционализации эволюционного синтеза, в том числе при создании Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики (Национального исследовательского совета США), отчасти объясняется двумя причинами. Во-первых, Майр воспользовался одновременным отсутствием Дж. Г. Симпсона и Ф. Г. Добржанского. Во-вторых, Симпсон и Добржанский готовы были быть президентами общества, но избегали рутинной

административной работы, тогда как Майр не боялся заниматься ежедневными проблемами, разрешение которых было необходимо для того, чтобы действовал комитет (а затем и общество) и чтобы журнал «Эволюция» появился на свет (Cain, 2002, p. 310). Эти предположения подтверждаются анализом «Бюллетеней», которые Майр распространял от имени Комитета по общим проблемам генетики, палеонтологии и систематики в 1944 г. (Ibid, p. 283).

С образованием Общества по изучению эволюции и учреждением журнала «Эволюция» институционализация «эволюционного синтеза» достигла своей наиболее развитой и адекватной формы (Cain, 1994; 2000; 2002; Smocovitis, 1994a; b). На этом организационном фундаменте, ведомое новой эволюционной парадигмой, основой которой являлась эволюционная концепция Ф. Г. Добржанского, в последующие годы росло и укреплялось неформальное сообщество американских эволюционистов, возникшее в период формирования «эволюционного синтеза». Оно выполняло сразу несколько важных функций, в том числе функцию «зонтика» для индивидуального сотрудничества и взаимодействия исследователей на разных уровнях. Этот организационный институт «эволюционного синтеза» прекрасно работал на протяжении последующих 15–20 лет, что позволило добиться хороших теоретических, экспериментальных и иных результатов в области эволюционной биологии, в первую очередь прогресса и экспансии СТЭ, отразившихся в том числе в ее триумфе во время празднования по всему миру дарвиновского юбилея в 1959 г. (Smocovitis, 1999c).

5.8. Триумф СТЭ и начало тотальной критики

Во второй половине 1940-х гг. произошли коренные изменения в самой эволюционной теории и в социально-политическом контексте ее развития. Крах национал-социалистической Германии, казалось, навсегда покончил и с социал-дарвинизмом, и с евгеникой. В прошлом остался и кризис дарвинизма, который занял доминирующее положение в биологии стран, близких к Англии и США, в виде синтетической теории эволюции. СТЭ, хотя институционализировалась только в англоязычном мире, но имела немало сторонников в Германии и СССР. При ее формировании функционировал некий «невидимый колледж», объединявший несколько десятков биологов разных стран, одновременно и в какой-то мере параллельно пришедших к сходным взглядам на эволюционный процесс и признавших естественный отбор главной причиной микро- и макроэволюции. На волне подъема СТЭ шла и подготовка очередного двойного юбилея Дарвина и его теории, призванного продемонстрировать триумф СТЭ.

С этой целью в 1955 г. был создан международный юбилейный комитет (куда вошли и потомки Ч. Дарвина), который должен был координировать дарвиновские мероприятия во всем мире. Предполагалось показать, что современный эволюционный синтез является, прежде всего, продуктом ученых из англоязычных стран. Вскоре, однако, выяснилось, что многие страны, университеты и институты, научные общества и журналы планируют собственные мероприятия. Как и за 50 лет до того, отсчет юбилейных событий вели от совместного доклада Ч. Дарвина и А. Уоллеса в Лондонском Линнеевском обществе, а начало юбилейных торжеств было приурочено к XV Международному зоологическому конгрессу (16–23 июля

1958 г.) в Лондоне. Это обеспечило участие сторонников разных эволюционных концепций, но среди более 1700 заявленных докладов общий процент сообщений по эволюционной тематике был невелик. К сожалению, не приехал И. И. Шмальгаузен, которого тогда считали одним из лидеров в области макроэволюции. Главным же докладчиком на пленарном заседании в Альберт-холле, открытом президентом конгресса Г. де Биром, был Дж. Хаксли, рассказавший о современном состоянии дарвинизма.

Накануне открытия конгресса состоялось второе награждение медалью Дарвина–Уоллеса Лондонского Линнеевского общества. На этот раз ее обладателями стали Э. Андерсон, Е. Н. Павловский, М. Коллери, Б. Ренш, Р. Фишер, Дж. Симпсон, К. Р. Флорин, К. Скоттсберг, Р. Хейм, Г. Х. Томас, Дж. Б. С. Холдейн, Э. Стенсио, Дж. Э. Хатчинсон, Г. В. Турессон, Дж. Хаксли, В. Ван Страелен, Э. Майр, Д. М. С. Уотсон, Г. Дж. Мёллер и Дж. Х. Уиллис (посмертно)². В отличие от юбилея 1909 г. сам выбор лауреатов не только ретроспективно, но и непосредственно в те дни порождал немало вопросов. Далеко не все лауреаты прославили себя достижениями в области теории естественного отбора. Награды достались в основном биологам Англии и США, что должно было подчеркнуть их ведущую роль в создании современного дарвинизма. Среди награжденных отсутствовали не только многие ведущие биологи-эволюционисты США, СССР, Германии, Франции (Р. Б. Гольдшмидт, А. Вандель, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Н. Сукачев, С. С. Четвериков, И. И. Шмальгаузен, Г. Геберер, О. Шиндевольф и др.), но даже общепризнанный главный протагонист и создатель СТЭ Ф. Г. Добржанский. Не получил премии и другой авторитетный архитектор СТЭ – ботаник Дж. Л. Стеббинс. Награждение же Е. Н. Павловского этой медалью, кстати, единственной присужденной российским ученым за 100 лет, можно объяснить только тем, что он был официальным руководителем советской делегации на этом конгрессе. В списке награжденных явно отразились соображения национального престижа, а также политико-идеологических и концептуальных предпочтений.

Представительный симпозиум «Генетика и дарвинизм XX века», организованный М. Демерецом в Биологической лаборатории Колд Спринг Харбор около Нью-Йорка, чем-то напоминал конференцию «Генетика, палеонтология и эволюция», состоявшуюся в Принстоне в начале 1947 г., на которой биологи Англии и США заявили о завершении строительства СТЭ как современной версии дарвинизма. Выход ее материалов совпал с 90-летним юбилеем «Происхождения видов». Как и в Принстоне, в Колд Спринг Харборе собрались генетики, экологи, антропологи и палеонтологи. Но встреча носила более узкий и целенаправленный характер. На ней доминировали Добржанский и Майр, изложившие собственное видение истории и перспектив дарвинизма. Присутствовавший на встрече другой архитектор СТЭ Райт не выступал с докладом, а Стеббинс ограничился комментариями о том, что синтез популяционной генетики и теории естественного отбора усилил фундаментальные принципы и позиции дарвинизма. По иронии судьбы, уже на следующий год главный организатор симпозиума и директор Биологической лаборатории М. Демерец ушел в отставку, а сменивший его Дж. Уотсон уделял основное

² http://www.linnean.org/fileadmin/images/Awards/Recipients_of_the_Darwin-Wallace_Medal.

внимание исследованиям молекулярной генетики, где проблемы эволюции в те годы были на втором плане.

Хотя Британский юбилейный комитет, возглавлявшийся Дж. Хаксли, традиционно готовился играть главную роль, благодаря умелым действиям антрополога Сол Такс удалось убедить всех архитекторов СТЭ, что для проведения главного юбилейного торжества лучше всего подойдет Чикагский университет. Решающим здесь стало приглашение Хаксли визит-профессором в Чикаго и избрание его почетным президентом Международного юбилейного комитета, а также включение внука Дарвина сэра Ч. Дарвина в число главных докладчиков. Предпринимались попытки привлечь к участию в конференции Елизавету II и У. Черчилля. Чтобы не сталкивать интересы британских и североамериканских ученых, дарвиновскую конференцию в Англии, как уже говорилось, провели в 1958 г. Для успеха конференции немалое значение имели поддержка мэра Чикаго Р. Дейли, стремившегося повысить международный престиж города, а также энтузиазм сотрудников Чикагского музея естественной истории и местного зоопарка. Личным мотивом для Такс было стремление включить антропологию в эволюционный синтез и сделать антропологов полноправными членами авторитетного Общества по изучению эволюции. Немаловажным было и стремление подчеркнуть ведущую роль США в создании СТЭ как современной версии дарвинизма.

В итоге Чикагская конференция, состоявшаяся 24–28 ноября, не только стала главным событием в дарвиновских юбилейных торжествах 1959 г., но и затмила все аналогичные мероприятия подобного рода в современной истории науки (Smocovitis, 1999c, p. 278). В ней участвовали более 2500 ученых со всего мира. В программу было включено около 50 докладов и дискуссии по широкому кругу вопросов от происхождения жизни до физической, психической и социокультурной эволюции. Обсуждались и вопросы об отношении эволюционизма и религии. Центральное место заняла секция по проблемам биологической эволюции. Такс собрала не только всех главных западных архитекторов СТЭ (Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, С. Райта, Б. Ренша, Дж. Г. Симпсона, Дж. Л. Стеббинса, Дж. Хаксли), но и других известных биологов-эволюционистов (это Э. Андерсон, Л. Лики, Г. Дж. Мёллер, Э. К. Олсон, Н. Тинберген, М. Дж. Д. Уайт, К. Уоддингтон и др.), представлявших разные страны и разные отрасли биологии, а также астрономов, химиков, физиков, археологов, историков и т. д. В конференции не участвовали главные советские протагонисты и архитекторы СТЭ (И. И. Шмальгаузен, Н. П. Дубинин, К. М. Завадский, Е. И. Лукин, А. А. Парамонов, В. Н. Сукачёв, Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. Л. Тахтаджян). Из них только Г. Ф. Гаузе смог приехать в Чикаго и выступить с докладом «Дарвинизм, микробиология и рак». Большинство докладов носило юбилейный характер и содержало мало нового, за исключением докладов на секции о происхождении жизни, но всем был очевиден спекулятивный характер прочитанных там докладов. С критикой недооценки в СТЭ проблем эмбриологии выступил только К. Уоддингтон.

На конференцию не были приглашены главные критики СТЭ из Германии, СССР и Франции. Помимо докладов была организована большая выставка эволюционно-биологической литературы. В качестве пика празднования было задумано мероприятие в День благодарения, призванное придать происходящему сакральный характер. После шествия к Рокфеллеровской мемориальной церкви, органной

музыки и молитвы Дж. Хаксли как проповедник научного или эволюционного гуманизма прочитал лекцию «Эволюционный взгляд», в которой религию представил как приспособление человека к социальной среде. После лекции состоялось награждение Ф. Г. Добржанского, Ч. Дарвина (внук Чарльза Дарвина), А. Кробера, Г. Дж. Мёллера, С. Райта, Дж. Г. Симпсона и Дж. Хаксли.

Конференция имела огромный общественный резонанс и находилась в центре внимания средств массовой информации всего мира. Был снят документальный фильм, опубликованы три фундаментальных тома «Эволюция после Дарвина» (*Evolution after Darwin...* 1960). Главная цель организаторов этой, как и другой крупной международной конференции — в декабре 1959 г. в Мельбурне, в которой участвовали в основном ученые Австралии и Новой Зеландии, а в качестве знаменитых гостей — Э. Майр и Г. де Бир (*The evolution of living organism...* 1962), — состояла в том, чтобы утвердить в сознании общества идею окончательной победы теории естественного отбора в эволюционной биологии и предложить программу ее развития на ближайшее десятилетие. Для достижения этой цели много сделал Э. Майр, который опубликовал ряд статей, посвященных самому Дарвину, его предшественникам и противникам. В 1963 г. под редакцией Майра вышло факсимильное издание книги Ч. Дарвина «Происхождение видов», давшее возможность ознакомиться с первоначальной версией естественного отбора, когда Дарвин еще резко отрицательно относился к идее наследования приобретенных признаков. Эта встреча в целом хорошо отражала состояние эволюционной биологии в середине XX в. Не случайно в своей последней работе один из главных противников дарвинизма О. Шиндевольф (*Schindewolf, 1969*) отмечал, что его прежние представления о крупных мутациях как причинах ключевых признаков таксонов высокого ранга потеряли свое значение. Практически он пришел к воззрениям СТЭ.

Тем не менее, об окончательном утверждении дарвинизма в мировом биологическом сообществе говорить было рано. Даже в англоязычной литературе не было полного единодушия. В 1962 г. в Глазго вышло еще одно юбилейное международное издание, среди инициаторов которого были только два американца — Ф. Г. Добржанский и палеонтолог А. С. Ромер, а Англия представлена зоологом С. А. Бэрнетом, эмбриологами Г. де Биром и К. Уоддингтоном, генетиком Дж. Мэйнард-Смитом, антропологом Л. Кларком и др. (*A Century...* 1958). В предисловии редактор не объяснил, почему потребовалось четыре года, чтобы книга увидела свет. Характерно, что во всей книге не только нигде не упоминалась СТЭ, но и отсутствовало положение о единстве микро- и макроэволюции. Во Франции значительная часть биологов оставалась верна неоламаркизму (А. Вандель, П. П. Грассе, А. Львов).

Хотя немецкие биологи параллельно и независимо от США, Англии и СССР создавали «современный синтез» (*Die Entstehung...* 1999), который наиболее полно проявился в коллективной монографии «Эволюция организмов», опубликованной под редакцией Г. Геберера в разгар Второй мировой войны (*Die Evolution...* 1943) и в книге Б. Ренша «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (*Rensch, 1947*), признание в англоязычном мире получила лишь книга Ренша, который был другом Э. Майра. Что же касается книги «Эволюция организмов», то, переизданная к юбилею Ч. Дарвина и А. Уоллеса в существенно дополненном и переработанном виде, она не цитировалась ни в англоязычной, ни в русскоязычной литературе (*Die Evolution...* 1959). Напрасно ее редактор Г. Геберер в предисловии

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 (Ibid, Bd. 1, S. III). Выпячивал он и коллективную сущность немецкого варианта синтеза, и его более глобальный характер. Биологи стран антигитлеровской коалиции помнили, что больше половины авторов нового издания книги (И. Вайгельт, В. Гизелер, Г. Динглер, В. Герре, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шваниц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Геберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма (Колчинский, 2007а, с. 507–511). Незамеченной осталась и юбилейная публикация «Сто лет эволюционным исследованиям» (Hundert... 1960), в которой также участвовали авторитетные сторонники СТЭ в немецком языковом пространстве. Превращение биологии в целом и эволюционной теории в частности в главную научную основу идеологии Третьего Рейха с его лозунгом «Национал-социализм — это биология в практике» обусловило игнорирование вклада немецких биологов-эволюционистов в СТЭ и их изоляцию от международных торжеств. По этой же причине в ФРГ до конца 1960-х гг. сохраняли прочные позиции в палеонтологии и морфологии авторы крупных недарвиновских концепций К. Бойрлен, А. Ремане, О. Шиндевольф и др. Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в пособничестве национал-социализму, пытались представить учение о естественном отборе как его главную естественнонаучную основу. При этом «забывали», что в Третьем рейхе авторы антидарвиновских концепций Г. Бёкер и 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 иудейско-христианской и немецкой наук (Колчинский, 2007а, с. 489–490).

В ГДР, входившей в Восточный блок, предпочитали говорить о современном дарвинизме, именуемом приверженцами СТЭ постнеодарвинизмом, который по аналогии с неodarвинизмом А. Вейсмана расценивался как идеологически чуждое учение.

В Советском Союзе после смерти И.В. Сталина господство Т.Д. Лысенко в биологии было поколеблено, но накануне дарвиновского юбилея тому удалось взять реванш. Лысенко и его подручные делали всё возможное, чтобы представить свои построения как дальнейшее развитие учения Дарвина, впитавшее в себя идеи Ж.-Б. Ламарка и достижения «передовой» советской агробиологии. Учитывая, что в том же году исполнялось 150 лет со дня публикации и книги Ж.-Б. Ламарка «Философия зоологии», в юбилейных статьях и речах сторонники Лысенко одновременно чествовали и Ламарка, и Дарвина. Подавляющее большинство так называемых юбилейных статей в различных биологических или общенаучных журналах было подготовлено сторонниками Лысенко или учеными, далекими от проблем эволюции. Тем не менее юбилей показал, что в отличие от юбилея Дарвина 1952 г. (70 лет... 1952; Нуждин, 1952), приуроченного к 70-летию со дня его смерти, когда вместе с генетиками гонениям подверглись и лидеры дарвинизма в СССР (И. И. Шмальгаузен, Е. И. Лукин, А. А. Парамонов, Н. П. Дубинин и др.) как вейсманисты и неodarвинисты, на этот раз «победа» Лысенко была пирровой. Хотя после

разгона в 1958 г. редакции «Ботанического журнала» и оргвыводов по отношению к наиболее активным противникам Лысенко (Колчинский, Конашев, 2003) цензура не пропускала критических замечаний в адрес апологетов творческого дарвинизма, было ясно, что большинство биологов не приемлют его постулатов.

Юбилей 1959 г. сыграл важную роль в продвижении дарвинизма на Западе. В 1960-х гг. преподавание основ эволюционной биологии стало частью школьного образования во всех развитых странах, включая США. Казалось, что прежние противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Практически сошло на нет противодействие эволюционной теории со стороны христианских конфессий. Опыт ряда эволюционистов, включая протагониста и главного архитектора СТЭ Ф.Г. Добржанского, свидетельствовал, что дарвинизм и вера в Христа могли ужиться в одном и том же человеке. В специальной энциклике *Humani Genetis*, обнародованной в августе 1950 г., папа Пий XII, раскритиковав целый ряд отступлений от религиозных догм, допущенных некоторыми христианскими учеными, высказался за размышления и дискуссии по поводу эволюции. От нападок на эволюционное учение воздерживалась и православная церковь в СССР, где дарвинизм официально считался естественнонаучной основой марксизма и атеизма.

Иную позицию заняли баптисты. Уже в 1961 г. выходит книга теолога Дж. Уиткомба и бывшего инженера-гидравлика Г.М. Морриса «Происхождение потопа», ознаменовавшая начало «научного креационизма» (Whitcomb, Morris, 2003)³. Предпринятая ими попытка доказать существование всемирного потопа как главной причины современного состава флоры и фауны была подвергнута резкой критике со стороны геологов и палеонтологов. Тем не менее, в США усиливалось противодействие теории эволюции со стороны фундаменталистов.

В 1963 г. были созданы Общество и Институт креационных исследований в Сан-Диего (Калифорния) под руководством Морриса. Новые структуры развернули активную издательскую деятельность, выпуская ежегодно десятки брошюр и книг, красочно оформленных и продаваемых по низким ценам. В них доказывалось, что современное естествознание якобы подтвердило библейские сказания о сотворении Вселенной и Человека несколько тысяч лет назад. Привлекали внимание и брошюрские названия книг Г. Морриса: «Эволюция в сумерках» (1963), «Библейская космология и современная наука» (1970), «У библии есть ответы» (1971), «Научный креационизм» (1974). Не менее красноречивы и обложки книг его сторонников — Г. Кларка («Ископаемые: потоп и пламя»), Д. Гиша («Эволюция? Ископаемые говорят нет» и «Начало мира»), Д. Девара («Трансформистская иллюзия»), Д. Де Вита («Новая критика трансформистского принципа в биологии»), Д. Ингланда («Христианский взгляд на проблему происхождения»), Р. Рютера («Гея и Бог»).

В дальнейшем всё чаще стали встречаться утверждения, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписываются в рамки СТЭ. Особенно активно вели себя сторонники гипотезы о ведущей роли дупликационных макромутаций в прогрессивной эволюции, концепций симбиогенеза, «нейтральной эволюции» и «прерывистого равновесия» (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977), о которых уже шла речь в первой

³ Эта книга выдержала более 40 изданий.

главе и на аргументах которых мы подробнее остановимся в заключении. Общим тезисом многих работ по эволюционной теории стали призывы к новому синтезу (см. например: Eldredge, 1985; Reid, 1985). Причем наиболее серьезные возражения против СТЭ были сделаны именно эволюционистами Англии и США. Вопросы эволюции вновь вышли на страницы популярных изданий и широко обсуждались в образованных кругах.

О кризисе твердили все апологеты научного креационизма (см., например: Denton, 1986). К концу 1980-х гг. научный креационизм в США стал мощным движением, приобрел десятки миллионов сторонников, среди которых, однако, не было ни одного крупного биолога. Его пытались, правда, безуспешно, внедрить в некоторых штатах в школьные и университетские программы. Некоторую популярность он приобрел и в Западной Европе. Появились периодические издания креационистского толка: «Акты и факты», «Новости библейской науки», «Креационист», «Ежеквартальник общества креационных исследований»; присуждались ученые степени за сочинения по креационизму и т. п. Делалось всё, чтобы придать креационизму статус нормальной научной концепции. Всё это вызывало резкое противодействие со стороны научного сообщества. В брошюре «Наука и креационизм: точка зрения Национальной академии наук», подготовленной в Комитете, в который входили выдающиеся ученые и юристы, попытки внедрить креационизм в школьные и университетские программы были расценены как угроза не только науке, но и обществу (Science... 1984).

К тому времени книги сторонников «научного креационизма», в которых перепечатавали одни и те же картинки, цитаты, примеры и фразы, поднадоели публике (Numbers, 2006, p. 351–372). Ему на смену пришел более рафинированный вариант неокреационизма — концепция «разумного замысла». Ее истоком стала книга «Тайна происхождения жизни», написанная учеными-протестантами: химиком К. Тэкстоном, инженером У. Брэдли и геохимиком Р. Олсеном (Thaxton, Bradley, Olsen, 1984). Самое удивительное состояло в том, что автором предисловия к труду, написанному людьми, далекими от биологии, был профессор биологии в Сан-Францисском университете Д. Кэньон, который заявил, что согласен с ее главным выводом о невозможности возникновения и эволюции жизни под влиянием случайных процессов.

Активная деятельность, какой бы она изначально ни казалась экзотической, принесла свои плоды. По данным опроса Агентства Гэллага, уже в 1991 г. 47% американцев, включая четверть выпускников колледжей, верили, что Бог создал человека в современном виде примерно 10 000 лет тому назад (Numbers, 2006, p. 1). 15 лет спустя популярность библейской трактовки сотворения мира и человека возросла. 53% опрошенных верили, что в Ветхом завете правильно изложена история возникновения человечества (Ibid). Еще больше оказалось тех, кто полагал, что креационизм наверняка или вероятнее всего является истинной доктриной и поэтому его следует преподавать в средней школе. Таковых было примерно две трети среди опрошенных. 30% учителей биологии средней школы придерживались того же мнения, а в некоторых штатах их число достигало почти 70%, как например в штате Кентукки. В ряде штатов были созданы грандиозные музеи креационизма, успешно конкурирующие по посещаемости с традиционными естественноисторическими музеями. В Англии, как было показано в первой главе, сторонников креационизма

меньше. В какой-то степени это связано с тем, что Англия — родина дарвинизма и англичане гордятся своим великим соотечественником, портрет которого воспроизведен на 10-фунтовой банкноте. Здесь ожесточенная полемика сторонников креационизма и эволюции осталась в прошлом, хотя регулярно проходят диспуты между ними.

В этих условиях создатели СТЭ в США и Англии основное внимание уделяли защите своего детища, доказательству его совместимости с новейшими открытиями в области молекулярной биологии, экологии, биологии развития и палеонтологии (Stebbins, Ayala, 1981; Mayr, 1982b; Wright, 1982; Simpson, 1970; 1984a). Их поддержали и многие молодые биологи-эволюционисты.

Часть 3

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ
МЕЖДУ НАУКОЙ И ИДЕОЛОГИЕЙ
В РУССКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

Глава 6

«ВТОРАЯ РОДИНА ДАРВИНИЗМА» ИЛИ «ПЕРВАЯ РОДИНА АНТИДАРВИНИЗМА»

6.1. Российская биология в европейском пространстве

В последние десятилетия была проведена огромная работа по изучению взаимовлияния биологических исследований, проводимых в Германии и России (Deutsche... 1993–2005; Русско-немецкие... 2000–2003; Naturwissenschaft... 2011).

Было показано, что специфическими особенностями русско-немецких научных связей были: а) их более чем двухвековая история теснейшего взаимодействия и практически единого развития в рамках общих школ и направлений; б) привнесение науки в Россию из Германии; в) двухвековое вхождение в состав России прибалтийских губерний, в которых доминировали немецкий язык и культура; г) широкое использование немецкого языка в научной биологической литературе в России в XVIII и XIX вв. При этом исследователями учитывалось: 1. Положение науки в целом как социального института в различные периоды времени в XVIII–XX вв; 2. Динамика дисциплинарных контактов в различных областях биологии; 3. Формы научных контактов; 4. Формирование и взаимодействие совместных научных школ и направлений исследований; 5. Значение обучения русских студентов в Германии и подготовки там же докторских и магистерских диссертаций; 6. Институциональные формы сотрудничества; 7. Научная продукция; 8. Использование немецкого языка в российской биологической литературе; 9. Отклики на русские исследования в Германии; 10. Членство в научных сообществах и академиях (Kolchinskiy, Smagina, 1997; Колчинский, 2003; 2007а; Колчинский, Сытин, Смагина, 2004). Остановимся кратко на динамике русско-немецких связей в области биологии в XVIII–XIX вв.

Задолго до Петровских реформ в Москве существовала Немецкая слобода, в которой проживали иностранные специалисты. Многие из них были выходцами из Пруссии и немецких княжеств, постоянно враждовавших между собой. Еще не были преодолены тяжелые последствия Тридцатилетней войны, опустошившей Центральную Европу. Это обуславливало обширную миграцию. Немецкие инженеры, ремесленники, врачи, аптекари стали приближенными Петра I. Немцем был и первый президент Санкт-Петербургской академии художеств и наук, лейб-медик Петра I, Л.Л. Блюментрост, главный «двигатель» в приглашении ученых. Х. А. фон Вольф, ученик и последователь Г. В. Лейбница, пользуясь своим большим авторитетом и связями среди немецких деятелей науки, активно помогал в подборе ученых, рекомендуя им новую Академию наук как «рай для ученых» (Копелевич, 1999). Отсутствие в России университетов и даже гимназий вынуждало правительство искать за рубежом ученых, которые отвечали бы требованиям новой академии

и пожелали бы переехать в Россию. На протяжении всего XVIII и значительной части XIX в. большинство биологов в Российской империи составляли немцы, что объясняется рядом обстоятельств.

Сюда особенно охотно ехали немецкие ученые, которым нелегко было реализовать творческие замыслы на родине, так как стать доцентом или профессором в университете было сложно. Пути немецких ученых в российскую науку были различны. Одни из них приехали в Россию как врачи, и лишь в России раскрылся их талант естествоиспытателей. Других с самого начала приглашали для научной работы. Были и такие, кто уже имел международное научное признание, были членами престижных научных обществ и академий и ехали в Россию, надеясь принять участие в широкомасштабных экспедициях в регионы, неизвестные тогдашней науке. Вхождение в Россию прибалтийских губерний, в которых преобладала немецкая культура, и наличие многих немцев на государственной службе облегчало адаптацию приезжающих ученых к русским условиям. Были и такие, кто или родился в России, или приехал сюда с родителями в столь юном возрасте, что Россия фактически была для них родиной. По-разному сложились их судьбы в России. Одни, несмотря на короткое пребывание в Петербурге, сумели выполнить ряд первоклассных исследований и, уехав из России, продолжали поддерживать постоянные контакты с Академией наук. Деятельность других в России продолжалась десятки лет, и лишь незадолго до смерти они покинули ее. Для третьих Россия стала местом, где закончился их жизненный путь. Преобладание немцев в формировавшемся научном сообществе России обусловило широкое использование немецкого языка в естественнонаучной литературе, выпускаемой в России.

Многие немецкие биологи работали в России, вписав блестящие страницы в историю отечественной биологии. Другие были иностранными членами Санкт-Петербургской академии наук, иногда получая при этом денежное довольствие. В свою очередь большинство русских биологов до революции учились и начинали карьеру в Германии. Сотрудничество ученых, берущее начало в XVIII в., ширилось, укреплялось, захватывая всё новые сферы. Причем факторы социально-политического характера, связанные с территориальными изменениями, войнами, миграциями населения, различием в уровне развития науки, культуры и т. д., играли существенную роль в эволюции форм научного сотрудничества между биологами двух стран, способствуя быстрому включению ученых России в общемировую науку.

Наука, привнесенная из-за рубежа, вызывала подозрение и неприятие со стороны разных слоев российского общества, а главным заказчиком научных исследований оставалось государство. Власть и сами ученые считали науку важнейшим средством для достижения глобальных политических, военных, экономических и просветительских задач. Большая часть духовенства и высшего дворянства не интересовалась естественными науками. Не сулила она быстрой карьеры и выходов из низших слоев. Вместе с тем приезд в Санкт-Петербургскую академию художеств и наук молодых естествоиспытателей, хорошо знавших состояние науки того времени, способствовал быстрому становлению в России различных отраслей знания и вхождению российских ученых в мировую научную элиту. Для оценки их роли в становлении отечественной науки мной было предложено использовать «принцип основателя» Э. Майра, в соответствии с которым генофонд группы особей, а в исключительных случаях генотип одной особи, оказавшихся основателями

новой популяции, предопределяет ее дальнейшую эволюционную судьбу. В числе таких «основателей» российской биологии оказались первоклассные зарубежные ученые (Д. Г. Мессершмидт, Й. Вейтбрехт, И. Г. Гмелин, Г. В. Стеллер, П. С. Паллас, К. Ф. Вольф, С. Г. Гмелин, Й. Г. Кёльрейтер, И. Г. Георги и др.), начавшие изучение флоры и фауны Российской империи, антропологического состава ее населения, выполнившие первые отечественные работы по анатомии, физиологии, эмбриологии и получившие широкую известность. Они способствовали быстрому становлению Санкт-Петербургской академии как одного из главных центров мировой науки. Им удалось своим энтузиазмом заразить нескольких молодых россиян, как правило, выходцев из низших слоев, получивших благодаря таланту и непрерывному труду естественнонаучное образование и написавших первые работы на русском языке о растениях и животных Российской империи. Часто обучение и первые научные исследования шли одновременно, что способствовало быстрому созреванию творческого потенциала первых русских академиков-естествоиспытателей. Среди воспитанников немецких ученых в первую очередь надо назвать С. П. Крашенинникова, А. П. Протасова, И. И. Лепёхина, В. Ф. Зуева, Н. Я. Озерецковского, Н. П. Соколова. Со времен А. Ф. Севастьянова и А. М. Шумлянского установилась традиция готовить докторские диссертации в немецких университетах.

Эти традиции продолжали культивироваться и развиваться на протяжении последующего времени вплоть до Первой мировой войны. Крупнейшие достижения в российской биологии, включая труды С. Н. Виноградского, А. О. и В. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, И. М. Сеченова, И. П. Павлова, А. С. Фаминцына и многих других так или иначе были связаны с исследованиями их немецких учителей и коллег. Русско-немецкие научные связи в области биологии осуществлялись благодаря постоянным контактам научных школ, научных обществ, крупных научных учреждений (Академии наук, Московского и Санкт-Петербургского университетов, Медико-хирургической академии, Лесного института и т. д.), а также сотрудничеству в проведении совместных экспедиций, конференций, в образовании и подготовке специалистов и т. д. Большое число немецко-русских экспедиций по изучению флоры и фауны России было проведено в XIX в. Многие немецкие биологи учились и работали в России. В свою очередь многие русские биологи, как и прежде, учились и начинали свою научную карьеру в Германии. Здесь достаточно назвать И. М. Сеченова, И. П. Павлова, А. С. Фаминцына, Ю. А. Филипченко, Н. И. Вавилова, В. И. Вернадского, В. О. Ковалевского, И. И. Мечникова и др., бесспорно принадлежавших к мировой научной элите.

Подавляющее большинство академиков по кафедрам естественной истории и других биологических дисциплин до середины XIX в. были уроженцами германских государств или немецкоязычными подданными России. Впоследствии же среди иностранных членов Академии наук, так или иначе связанных в своих исследованиях с проблемами эволюции, доминировали биологи и палеонтологи из немецкоязычного пространства. В последарвиновское время в ней состояли Г. Г. Бронн, А. Вагнер, Р. Л. К. Вирхов, К. Гегенбауэр, Р. фон Гертвиг, Э. Зюсс, О. М. И. Йекель, Р. А. фон Кёлликер, О. фон Геер, К. А. фон Циттель, К. В. фон Нэгели, А. Г. Г. Энглер, Ф. фон Хюне, К. Динер, Р. фон Веттштейн, К. фон Гёбель, В. Л. Иогансен, О. Бель, Г. де Фриз и многие другие, что значительно превышало число ученых из франко- и англоязычного пространств вместе взятых.

Довольно редко переводились труды французских биологов. Из трудов Ж. Кювье лишь теоретическое введение к многотомному труду об ископаемых «Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара», изданное в Париже в виде отдельной книги (Cuvier, 1825), дважды издавалось в России с интервалом практически в 100 лет. Первый перевод с 4-го французского издания был выполнен Т. Дымчевичем и напечатан в провинциальном губернском городе на юге России — в Одессе (Кювье, 1840). К тому времени книга уже два раза издавалась в Германии, пять раз в Англии, один раз в США и один раз в Праге на чешском языке. Второе издание вышло только в 1937 г. в серии «Классики биологии и медицины» под редакцией А. А. Борисяка (Кювье, 1937).

Почти на столетие растянулось включение идей Ж.-Б. Ламарка в российское биологическое сообщество, хотя профессор Московского университета К. Ф. Рулье — основатель первой российской школы зоологов-эволюционистов (А. П. Богданов, Я. А. Борзенков, Н. А. Северцов, С. А. Усов) — отдавал предпочтение «новой школе» в биологии, возглавляемой Ламарком и Э. Жоффруа Сент-Илером. Только после победы теории Дарвина Ламарк был извлечен из забвения и стал знаменем конкурировавших с дарвинизмом направлений. Это наложило отпечаток на всю российскую литературу, где сложилась традиция игнорирования идей Ламарка об автономных и телеологических причинах прогресса и сведения его взглядов на причины эволюции к идеям о функциональных основах морфогенеза животных или о влиянии климата и почвенного питания на развитие растений. С вековым опозданием на русском языке под редакцией В. П. Карпова появился главный труд Ламарка «Философия зоологии» в переводе С. В. Сапожникова (Ламарк, 1911). Этот перевод был использован при последующем двухтомном издании «Философии зоологии» (1935–1937) в серии «Классики биологии и медицины», где редактором и автором биографического очерка был тот же В. П. Карпов, а вступительные статьи написали будущий президент АН СССР В. Л. Комаров к 1-му тому, а И. М. Поляков — ко 2-му.

Главный труд Ч. Дарвина появился в русском переводе только в 1864 г., в то время как немецкий, французский и голландский переводы увидели свет в 1860, практически сразу после публикации первого издания «Происхождения видов». Затем были еще два издания на французском, одно на немецком и одно на итальянском (The Reception... 2009, p. XXVIII–XXXII). Это особенно удивительно, если учесть, что русские переводы немецких биологов-эволюционистов, как правило, публиковались буквально сразу после их немецких изданий.

Постоянно шел взаимный обмен идеями и методами в рамках отдельных направлений эволюционной биологии (эмбриологии, морфологии, палеонтологии и др.). Сложившиеся на протяжении двух веков социальные связи между учеными двух стран оказали огромное воздействие на развитие биологии в Германии и России в первой половине XX в. Можно сказать, что на протяжении 200 лет развивались практически единые научные школы и направления, в рамках которых шла быстрая иррадиация новых идей, концепций, методов и открытий, форм институционализации научных исследований, а также их использование в практических, а порой и в политико-идеологических целях.

Последнее особенно ярко проявилось в эволюционной теории, оказавшейся в силу различного рода естественнонаучных и социально-культурных факторов одной из наиболее идеологизированных и политизированных отраслей естествозна-

ния как в Германии, так и в России (Weindling, 1991; Crook, 1994; Junker, Hoßfeld, 2000; Kolchinsky, 2009). Существует немало работ, в которых специфику восприятия учения Ч. Дарвина в России объясняли прежде всего социально-политическими и идеологическими факторами (Rogers, 1973; Scudo, Acanfora, 1985; Vučinich, 1988; Todes, 1989).

Но не меньшую роль играли традиции самого научного сообщества России, сформированные в значительной степени немецкоязычными учеными, а также их российскими учениками и последователями в период начала дискуссий о пределах изменчивости видов и их возможности трансмутировать настолько, чтобы возникли новые формы. Уникальная территория России с ее разнообразным климатом давала возможность русским биологам изучать органическое разнообразие в самых различных экосистемах и анализировать удивительную приспособленность органических структур к жизни в различных средах. Уже первые исследования по естественной истории России, сделанные И. Г. Гmeliным, Г. В. Стеллером, С. П. Крашенинниковым и П. С. Палласом, показали значительную биогеографическую изменчивость видов и заставили задуматься над проблемой эволюции. Усвоенная многими русскими биологами, обучавшимися в Германии, склонность к широким теоретическим обобщениям также была стимулом к исследованию изменчивости видов. Члены Петербургской академии наук в XVIII–XIX вв. (Г. В. Стеллер, И. Г. Гмелин, П. С. Паллас, К. Ф. Вольф, Х. Г. фон Пандер, К. Э. фон Бэр) были среди тех, кто объективно готовил основу для возникновения теории эволюции.

Всё это воздействовало на развитие отечественной эволюционной мысли, на формирование пространства ее идей, концепций, подходов и идеологий. В итоге фактически все подходы к эволюционным проблемам, существовавшие тогда в Германии, (креационизм, телеогенез, классический дарвинизм, геккелевский дарвинизм, неodarвинизм, механоламаркизм, ортогенез, сальтационизм-неокатастрофизм и др.) имели своих приверженцев в России, приобретая здесь специфические черты под влиянием национальных научных традиций и социально-культурного контекста. В итоге восприятие дарвиновского синтеза в России в значительной степени шло через переводы и труды немецких биологов-эволюционистов, что вело к различным попыткам объединить их с принципами других концепций эволюции. Даже первый переводчик книги Дарвина на русский язык С. А. Рачинский при поиске адекватной терминологии всё время сверялся с переводом этой книги Г. Г. Бронном на немецкий язык (Darwin, 1860). Вот почему синтез Ч. Дарвина воспринимался в русскоязычном пространстве в значительной степени под влиянием популярных идей трансформации и эволюции организмов в додарвиновский период, что сказалось и на отношении к теории естественного отбора, и к разного рода недарвиновским концепциям эволюции в дореволюционной России.

6.2. Креационизм, натурфилософия и российские «предшественники» Ч. Дарвина

Вопреки широко распространенному мнению, в России не было предшественников Дарвина. В период борьбы с «космополитизмом» и «низкопоклонством» перед Западом не столько преследовалась цель объективно оценить зарождение идей эволюционизма в социально-культурном контексте России XVIII — первой

половины XIX в., сколько доказать превосходство работ российских авторов над трудами их зарубежных коллег и приоритет отечественной науки перед западной. Для этого из забвения нередко извлекались имена людей, которые в лучшем случае были лишь популяризаторами научных знаний. Во многих работах прослеживалось стремление найти в трудах классиков биологии доказательства построений Т. Д. Лысенко. Чрезмерно преувеличивалось значение социально-экономических и культурных факторов в их воззрениях и склонность принять идею наследования приобретенных признаков. Анализу трудов биологов додарвиновского периода, взгляды которых характеризовались как эволюционные, были посвящены фундаментальные издания Б. Е. Райкова (Райков, 1947–1959; 1969), С. Р. Микулинского (1961), А. Е. Гайсиновича (1961). Только после краха Лысенко началось изучение истории эволюционных идей в России без оглядки на партийно-идеологические установки. Однако отныне внимание историков концентрировалось преимущественно на развитии эволюционных идей в России после 1859 г. (Завадский, 1973; Развитие... 1983; Чайковский, 1983; 1984; 1989). Их работы лежали в русле тенденции сравнительного изучения истории эволюционизма, воплотившейся в коллективных монографиях за рубежом (The Comparative Reception... 1988; The Darwinian... 1985; Die Rezeption... 1995; The Reception... 2008; The Literary... 2014).

Особый интерес был проявлен западными исследователями к российскому эволюционизму, показавшему разнообразие реакции русского общества на дарвиновскую революцию в биологии (Scudo, Acanfona, 1985; Vučinič, 1988; Todes, 1989). Однако в них основное внимание уделялось социально-экономическим и мировоззренческим аспектам в развитии эволюционной теории в целом и ее отдельным проблемам в последарвиновский период. Своеобразие российской эволюционной мысли объяснялось преимущественно социально-политической ситуацией в дореволюционной России, а не традициями биологического сообщества России, сформировавшимися в XVIII в. и определившими долговременные научно-исследовательские программы целых научных школ. В монографии А. Б. Георгиевского и Л. Н. Хахиной (1996) основное внимание уделено развитию эволюционной мысли в России после 1859 г.

Во всех этих работах, как правило, не подвергаются сомнению оценки эволюционного значения трудов того или иного российского биолога, отнесенных в публикациях 1940–1960-х гг. к предшественникам Дарвина. Их деятельность чаще всего рассматривалась с позиций презентизма, без учета специфики социально-культурного и когнитивного контекста XVIII в., в котором не было эволюционных воззрений, а шел спор приверженцев наивного трансформизма со сторонниками креационизма. Примером могут служить статьи о К. Ф. Вольфе и П. С. Палласе в книге «Дарвин и компания. История биологии в портретах» (Darwin & Co, 2001). При этом упускается из виду, что для второй половины XVIII столетия было характерно не столько формирование элементов эволюционизма, сколько изживание наивных трансформистских представлений о самозарождении жизни и внезапных превращениях видов. На смену ультратрансформизму шло представление о реальности видов и их постоянстве, о целостности организмов и их единстве с окружающей средой. Научным стилем в биологии становился креационизм, сторонники которого собрали убедительные доводы в систематике, эмбриологии и палеонтологии против трансформизма (Полянский и др., 1991).

Игнорирование социально-культурного, философского и естественнонаучного контекста, в котором развивалась отечественная биология в XVIII в., затрудняет изучение преемственности в развитии биологического знания и приводит к сохранению мифов о национальных традициях российского биологического сообщества, о формировании элементов трансформизма, креационизма и эволюционизма и их взаимосвязи с дарвиновскими идеями. А между тем без этого трудно понять, почему официальные институты и прежде всего Академия наук долгое время после 1859 г. старались не вмешиваться в дискуссии вокруг учения Ч. Дарвина, разворачивавшиеся сначала на страницах общественно-политических и литературных, а не специальных журналов.

Выше уже отмечалось, что становление отечественной биологии совпало по времени с началом многовекового спора о том, каковы пределы изменчивости видов и могут ли виды трансмутировать настолько, чтобы возникали новые формы. Известный афоризм К. Линнея, что видов имеется столько, сколько различных форм было создано вначале, в целом принимали все первые российские натуралисты. В то же время результаты флоро-фаунистических исследований И. Г. Гмелина и Г. В. Стеллера, выполненных во время Второй Камчатской экспедиции, содержали материал о влиянии абиотических факторов на внутривидовую изменчивость организмов и заставляли задумываться о роли географической изменчивости в эволюции, о возможном переходе внутривидовой изменчивости в межвидовую.

Пионер в изучении животного мира Камчатки, Алеутских островов и Аляски, Г. В. Стеллер дал комплексное описание изучаемых животных, указав на адаптивное значение их признаков и поведения, влияние климата и пищи на размер животных, цвет и длину их шерсти. Во введении к работе о морских животных, написанной в первой половине 1740-х гг., Стеллер впервые в русской биологии обсуждал проблему глубокого воздействия климата на изменчивость организмов (Steller, 1751). Он допускал, что многие животные, оказавшиеся в новых условиях, иногда так резко меняют свой внешний вид, что могут быть приняты за новые виды. Однако, по мнению Стеллера, вновь приобретенные признаки не передаются по наследству и быстро утрачиваются при возвращении животных в прежние условия обитания. Интерес к этим проблемам Стеллер передал С. П. Крашенинникову, который, заведя в 1747–1749 гг. Ботаническим садом в Академии наук, проводил выращивание семян близких видов, собранных в разных регионах (Америке, Китае, на Камчатке, в окрестностях Дона), с целью выявления воздействия климата на их изменчивость. В опытах по выращиванию семян шалфея, горца, василистника и др. он пытался «показать, как травы на разных местах по разности климата вид свой переменяют» (Крашенинников, 1748, с. 77).

В 1747 г. И. Г. Гмелин обратил внимание на сильную географическую изменчивость вида, обитавшего в изолированных друг от друга регионах, обмен мигрантами между которыми казался невысказанным. Он предположил независимое сотворение таких видов в разных местах. И только после трудов Ж. Л. Агассиса о ледниковых периодах как причинах современного распределения ареалов видов стало возможно естественнонаучное объяснение этого биогеографического феномена. Влияние среды на строение, функции и образ жизни организмов обсуждалось Гмелиным и в его путевых заметках (Gmelin, 1751–1752). Он описывал собственные неудачные попытки акклиматизировать однолетние растения, привезенные из Сибири,

в ботанических садах Санкт-Петербурга и Германии, где они, как правило, не достигали стадий цветения и плодоношения. Вырождение породных признаков калмыцких овец при разведении в России, по его мнению, служило прекрасным примером приспособления разновидностей к локальным географическим факторам, оказывающим влияние на внешние признаки (характер и окраску наружных покровов, размер тела и отдельных органов).

Насколько глубоко проблема вида и географической изменчивости в эволюционном аспекте была затронута И. Г. Гmeliным, свидетельствует тот факт, что Ч. Дарвин использовал его труды при обсуждении этих вопросов спустя сто лет. Проблеме устойчивости вида и разновидностей Гмелин посвятил академическую речь «О новых растениях, возникших после божественного творения» (Gmelin, 1749), произнесенную в Тюбингене при вступлении в должность профессора. В ней он однозначно высказался в пользу креационизма, допуская, что после акта божественного творения могли образовываться только разновидности в результате гибридизации разных видов. Теологических воззрений на природу в целом придерживался и И. И. Лепёхин, который постоянно в своих «Дневных записках» напоминал читателям о «провидении природы» и «о порядке между животными и прозябаемым от премудрого Творца устроенном» (Лепёхин, 1771–1805).

Во второй половине 1750-х гг. Й. Г. Кельрейтер занимался экспериментальным изучением оплодотворения у растений. Он установил роль пыльцы и рыльца в процессах оплодотворения, доказал участие обоих полов в размножении, описал участие насекомых в опылении цветка и способствовал выяснению взаимных адаптаций насекомых и растений, наметил классификацию способов опыления. Им были начаты экспериментальные работы по гибридизации растений. Гибриды, полученные Кельрейтером путем искусственного опыления двух видов табака *Nicotiana rustica* и *Nicotiana paniculata*, оказались стерильными, хотя и превосходили по ряду признаков родительские формы, но благодаря обратным скрещиваниям сохранялась возможность возвращения потомства к одной из родительских форм (Koelreuter, 1761–1766).

Вслед за Гmeliным Кельрейтер допускал возможность получать плодовые гибриды в результате скрещивания только разновидностей одного и того же вида. Считая такую гибридизацию маловероятной в природе и указывая на пространственную разобщенность близкородственных форм как на специфический механизм изоляции растений, Кельрейтер вместе с тем демонстрировал большие возможности гибридизации в выведении новых сортов культурных растений, получил более 50 гибридов, разработал их классификацию и предложил ряд практических мер по культивированию в России гибридных форм табака. Его работы сыграли огромную роль в становлении эмбриологии и генетики, одной из главных опор современного эволюционизма.

Выполненные в России в XVIII в. полевые исследования и экспериментальные работы однозначно трактовались в пользу креационизма. Авторы этих исследований допускали лишь образование относительно устойчивых разновидностей, но никогда не говорили о них как о зарождавшихся новых видах. Устойчивость морфологических признаков и онтогенетического развития в те годы были важными доводами против трансформации видов. Предпосылки для анатомоморфологических и эмбриологических исследований в России были заложены еще Петром I в рамках

созданной им Кунсткамеры. Приобретенные за границей коллекции Ф. Рюйша и А. Себа пополнялись анатомическими, тератологическими, зоологическими, ботаническими и палеонтологическими экспонатами, собираемыми в России. И. Г. Дювернуа, изучая скелеты слона и мамонта, провел первое сравнительно-анатомическое исследование современного и ископаемого близкородственных видов. Его описания различных уродств также сопровождалось замечаниями о трансформациях организмов под влиянием внешних условий и неких жизненных сил.

Началом развития эмбриологии в России стал приезд в Петербург в 1767 г. К. Ф. Вольфа, в обязанности которого входила работа с эмбриологическими и тератологическими экспонатами, иллюстрирующими случаи нормального и уродливого развития человеческого плода и зародышей животных. До приезда в Россию он опубликовал на немецком языке в 1764 г. работу, содержащую резкую критику концепции преформизма, а также результаты своих исследований с помощью микроскопа роста капусты, каштана и начальных стадий развития цыпленка. В ней развивалась концепция эпигенеза как новообразования основных органов путем их постепенного развития из некой гомогенной субстанции. Вольф проследил пути формирования в точке роста листьев с последующим образованием стебля, корня, цветка, плодов, семян, и описал некоторые стадии формирования сердца, кровеносных сосудов, конечностей, головного мозга, позвоночника, почек и т. д. Причины зародышевого развития как у растений, так и у животных он усматривал в наличии и действии двух сил — «существенной силы» (*vis essentialis*) и «силы затвердевания» (*vis solidabilis*) — воздействующих на студнеобразное, исходное вещество. Действием этих двух сил Вольф пытался объяснять не только индивидуальные различия между организмами, но и все различия между животными и растениями. Доказывая возникновение органов каждый раз заново из бесструктурной материи, Вольф постулировал представления о единых причинах индивидуального развития растений и животных.

Эта работа вызвала резкие возражения со стороны Ш. Бонне, А. Галлера и других сторонников преформизма, что закрыло К. Ф. Вольфу путь к академической карьере в Германии и вынудило его переехать в Санкт-Петербург. Здесь он опубликовал на латинском языке работу об образовании кишечника у цыпленка, где в более строгой научной манере систематизировал результаты многолетних наблюдений за развитием куриного зародыша в течение первых дней насиживания (Wolf, 1767–1769). В ней было показано, как из первоначально простых образований последовательно возникают нервная, мышечная, сердечнососудистая и пищеварительная системы. Вольф явно отказывался от многих своих схоластических и натурфилософских рассуждений, характерных для докторской диссертации. Теперь он подчеркивал отличие эмбриогенеза у растений и животных, так как их различные органы не могли иметь единого принципа зарождения и способа возникновения. Причину органобразования Вольф по-прежнему усматривал в неких силах, обитающих в растениях и животных. Впоследствии он пришел к выводу, что такими силами по существу являются механические процессы отталкивания и притяжения, а также питание.

Дополнительные доводы против преформизма и в пользу эпигенеза К. Ф. Вольф привел в результате многолетних исследований тератологических коллекций Кунсткамеры, в ходе которых были описаны различные случаи уродств человека

и животных и сделана попытка объяснить причины их возникновения. Он привел многочисленные примеры значительных анатомических вариаций всех органов как взрослого человека, так и его эмбрионов. В ряде работ, опубликованных во второй половине XX в., им затрагивались также проблемы наследственности, изменчивости, образования новых видов (Вольф, 1973). В частности, Вольф признавал наследственный характер многих болезней, духовно-нравственных свойств человека, включая криминальные наклонности. Ссылаясь на работы П. С. Палласа, он отмечал возможность устойчивых изменений растений, выращиваемых в течение нескольких поколений в новых физико-географических условиях, указывал на наследуемость в ряде поколений некоторых врожденных уродств (шестипалость, гермафродитизм). В то же время он скептически относился к идее наследования приобретаемых признаков как механизма трансформации, явно отдавая предпочтение резким, скачкообразным изменениям.

Работы К. Ф. Вольфа, не получившие признания при жизни, в дальнейшем оказали огромное влияние на труды К. Э. фон Бэра и Х. Г. Пандера и, в конечном счете, способствовали расцвету эволюционно-эмбриологических исследований в России во второй половине XIX в. Вместе с тем нет оснований зачислять самого Вольфа в ряды предшественников Дарвина. Его труды переполнены рассуждениями о всякого рода «жизненных» и «материальных» силах, и невозможно трактовать их в современных терминах, не искажая при этом смысла. Он никогда не высказывался однозначно в пользу идеи о градуальной трансформации видов, подчеркивал скачкообразный характер отклонений в индивидуальном развитии.

В дискуссии креационистов и трансформистов XVIII в. центральное место занимали труды К. Линнея, Ж. Бюффона и П. С. Палласа. Последнего, по установившейся в 1950-х гг. традиции, как правило, считают предшественником Ч. Дарвина. Однако непредвзятый анализ трудов П. С. Палласа однозначно свидетельствует о его приверженности идеям креационизма (Колчинский, 2011; Сытин, 1997; 2014). В 1780 г., в расцвете своей научной карьеры он выступил со специальным докладом, где привел веские доводы даже против ограниченного трансформизма, допускавшего преобразование в пределах рода.

Уже в своей докторской диссертации о глистах в их естественноисторическом отношении, защищенной в 1760 г. в Лейдене, девятнадцатилетний Паллас привлек внимание научного сообщества, внося существенные изменения в классификацию червей К. Линнея. В большом труде по зоофитам (губкам и коралловым полипам) Паллас окончательно доказал животную природу этих организмов, в чем сомневались многие его современники, включая и самого Линнея (Pallas, 1766). Паллас одним из первых отказался от однолинейного расположения организмов в виде восходящей лестницы и предложил для установления «истинного родства» руководствоваться «всемирным строением и развитием организма». Им впервые была предложена идея древообразной схемы расположения родов животных и растений, где в корне основания схемы находились зоофиты, затем в разделившихся стволах растения и животные. Последние располагались в восходящем ряду — беспозвоночные, рыбы, амфибии, рептилии, млекопитающие с ответвлениями боковых стволов насекомых и птиц.

Только через сто лет схеме Палласа стали придавать генеалогическое значение, интерпретируя ее как предвосхищение филогенетического древа. Однако сам Паллас

не склонен был трактовать ее в духе эволюционизма. Напротив, по его замыслу, она была направлена против идей о трансформации форм, о направленном совершенствовании функционального назначения органов и возникновении приспособительных признаков.

Возглавляя в 1768–1774 гг. академическую экспедицию в центральные губернии, в районы Поволжья, Урала, Западной Сибири, Алтая и Забайкалья, Паллас, его ученики и помощники за шесть лет собрали уникальный материал по зоологии, ботанике и палеонтологии. Первые результаты экспедиции в виде дневника путешествия были опубликованы в трех томах на немецком языке (Pallas, 1771–1776). Уже здесь было описано более 250 видов животных, обитавших на территории России. В отличие от обычных зоологических работ того времени это не был сухой перечень видов и их внешних признаков. Здесь приводились сведения об ареале животных, их сезонной и географической изменчивости, миграциях, питании, поведении. При описании области распространения животных Паллас нередко высказывал идеи о физико-географических факторах их расселения. Такой подход к изучению животных дал основание усматривать в трудах Палласа зарождение идей биогеографии и экологии, дающих ценный материал о внешних факторах эволюции. Иногда Паллас не только описывал внешний вид, образ жизни млекопитающих, но и говорил о возможности их одомашнивания и использования в животноводстве.

Паллас был первоклассным ботаником, автором монографии о семействе Астргал (бобовые) и систематических исследованиях ряда родов цветковых растений, а также основоположником русской дендрологии в неоконченной «Российской флоре». В последние годы своей жизни Паллас был занят подготовкой фундаментального труда по фауне России, который до начала XX в. оставался главным трудом о животных России. В трудах Палласа «Flora Rossica» (1784–1788) и «Zoographia Rosso-Asiatica» (1811) нашла частичное отражение высказанная им ранее идея о расположении животных и растений в форме не восходящего ряда, а ветвящегося дерева. Так, «таволговая порода», куда кроме собственно рода *Spiraea* включают сейчас и позднее установленные роды — *Sibiraea*, *Sorbaria* и *Filipendula*, интересовала его в значительной степени как пример «истинного родства», т. е. полиморфной естественной группы.

В историю эволюционизма вошли две речи Палласа, произнесенные в Торжественном собрании Академии наук в 1777 и в 1780 гг. В первой из них была предложена оригинальная гипотеза о длительной истории Земли, о строении и происхождении ее гор (Pallas, 1778). Внимательное изучение строения Уральских гор и Алтая позволило ему установить, что ось их составляют граниты, первичные породы, покрытые сланцами без ископаемых животных и растений. За ними следовали породы вторичной формации — известняки, образованные морскими осадками и богатые окаменелостями. Сверху находятся слои третичной формации — песчаник, красные глины с растительными остатками и костями крупных млекопитающих. Эти породы, по мнению Палласа, образовались по мере того, как море, покрывавшее большую часть России в геологическом прошлом, отступало от гранитных островов. Это побудило его выдвинуть идеи о длительной истории Земли, о преобразовании ее поверхности под влиянием вулканических извержений, процессов выветривания и воздействия воды. По признанию многих естествоиспытателей, включая Ж. Кювье, эта речь Палласа заложила основы стратиграфии и исторической геологии.

Свои взгляды на возможность трансформации видов Паллас изложил в 1780 г. на торжественном заседании Академии наук (Pallas, 1784; Паллас, 2011). Критикуя «странные», по его мнению, идеи Ж. Бюффона об образовании новых видов под влиянием изменений климата, пищи, почвы и предположения К. Линнея о гибридогенном возникновении видов в природе, Паллас впервые систематически изложил доводы против идеи трансформации видов. Его аргументы составили основу биологического креационизма и впоследствии не раз приводились Ж. Кювье, Ч. Лайелем, Ж. Л. Агассисом и другими выдающимися креационистами против идеи эволюции. Он отметил: 1) трудности появления межвидовых гибридов в природе и их бесплодие; 2) изменяемость только внешних признаков (волосистой покров, окраска, размеры и пропорции рогов и т. д.) под влиянием факторов среды; 3) исчезновение появившихся изменений при скрещивании их носителей с исходными формами или при возвращении прежних климатических условий; 4) постоянство признаков многих видов, обитающих на громадных территориях с различным климатом; 5) отсутствие переходных ископаемых форм; 6) устойчивость многих видов в условиях domestikации (кошка, северный олень) и невозможность вывести новые породы путем особого ухода.

Приводя большое количество данных об устойчивости видов, Паллас показал механизмы, препятствующие скрещиванию особей разных видов. Он указывал на малую вероятность появления межвидовых гибридов в природе из-за различий в поведении и сроках размножения разных видов. Даже возникнув, гибридные формы, как правило, бесплодны и не имеют потомства. Новые же признаки исчезают при скрещивании изменившихся организмов с исходными видами. Устойчивость видов, по мнению Палласа, поддерживается влиянием «неких генеративных сил», которые уравнивают трансформирующее влияние климата и пищи и противодействуют деградации видов. Он был убежден, что «надо отказаться от мысли о происхождении видов путем их изменений», и утверждал: «Все виды, которые мы изучаем и знаем, возникли в один общий момент» (Pallas, 1784, p. 101). В то же время Паллас привел немало фактов о существовании громадной изменчивости домашних животных и культурных растений, о возможности преодоления бесплодных гибридов в условиях культуры. Он отмечал широкие возможности межвидовых скрещиваний в формообразовании пород домашних животных и культурных растений. Паллас впервые предложил гипотезу о происхождении многих домашних животных (собаки, козы, овцы) от разных диких предков. Им дано описание ископаемых останков носорога, гигантского быка, мамонта и предложена гипотеза о катастрофах как причинах их вымирания. Таким образом, Паллас однозначно высказывал приверженность креационизму (Kolchinsky, 2005; Колчинский, 2011).

Впоследствии речь Палласа не раз служила источником аргументов для таких сторонников креационизма, как Ж. Кювье, Ч. Лайель, Ж. Л. Агассис, а также первых российских критиков дарвинизма — И. Ф. фон Брандт, К. Э. фон Бэр, Н. П. Вагнер, Н. Я. Данилевский. В то же время его доводы, направленные против идеи наследования приобретенных признаков, способствовали устранению ошибочных трактовок причин эволюции и тем самым, по существу, расчищали почву для возникновения дарвинизма. К тому же он привел огромный материал по внутривидовой изменчивости и гибридизации животных. Его палеонтологические работы и широкое применение сравнительно-анатомического метода в зоологии также способствовали

утверждению эволюционного подхода к живой природе. Не случайно во второй половине XIX в. при обосновании теории естественного отбора Ч. Дарвин не раз обращался к этой речи Палласа, заимствуя у него, а не у Бюффона и Линнея, многие факты об изменчивости и гибридизации организмов. Так противник трансформизма Паллас благодаря точности своих данных и рассуждений сделал для победы идеи эволюции в биологии больше, чем авторы необоснованных суждений в пользу преобразования видов.

Таким образом, К. Ф. Вольф и П. С. Паллас были ошибочно отнесены к додарвиновским эволюционистам в период борьбы с космополитизмом. Источники их теоретических воззрений, развивавшихся в сложном социально-культурном контексте науки эпохи Просвещения, следует искать в философских, теологических и естественнонаучных трудах Г. В. Лейбница, И. Ньютона, И. Сваммердама, Ф. Реди, а не в трансформистских рассуждениях К. Линнея и Ж. Бюффона. Однако, искореняя из биологии остатки наивного трансформизма и формулируя креационистские положения в биологии, они способствовали утверждению концепции реальности вида как полиморфной системы, что в дальнейшем сыграло важную роль в утверждении эволюционной концепции в биологии.

Уже в те годы в России складывалась система биологического образования и исследования, при которой узкая специализация в одной какой-либо области биологии была практически невозможна. Как правило, культивировался широкий подход. Не только всё биологическое сообщество, но и каждый биолог фактически комбинировал два различных научных подхода, которые в западной историко-биологической литературе обычно характеризуют как натуралистический и лабораторный. Биологи, работавшие только в музеях или ботанических садах, в те годы составляли меньшинство. Работа с коллекциями и гербариями, как правило, дополнялась натуралистическими исследованиями в многолетних экспедициях, анатомированием, разведением растений в садах и т. д. Сложившаяся в российском биологическом сообществе традиция сохранялась до середины XX в. Сочетание экспериментальной работы с полевыми исследованиями сыграло важную роль в исторических судьбах дарвинизма в России. Креационизм предохранил многие поколения от трансформистских спекуляций, развил здоровый скептицизм по поводу натурфилософских рассуждений и консерватизм в теоретических построениях.

Важным источником формирования российского эволюционизма стали труды биологов Московского университета и, прежде всего, К. Ф. Рулье и его учеников (Рулье, 1852). Но они способствовали возникновению российского ламаркизма, а не теории естественного отбора. В трудах полевых исследователей, прежде всего ботаников, например А. Н. Бекетова, широкое распространение получили идеи гармонии природы, регулирующей взаимодействия между видами (Бекетов, 1860).

Наряду с К. Ф. Вольфом, П. С. Палласом и К. Ф. Рулье и некоторыми последователями Ж.-Б. Ламарка Райков относил к предшественникам Дарвина немецкого натурфилософа и естествоиспытателя Л. Окена и некоторых членов Императорской Санкт-Петербургской академии наук, на некоторых этапах своего творческого пути увлекавшихся его идеями (это К. Э. фон Бэр, Х. Г. фон Пандер, К. Э. фон Эйхвальд).

Действительно, Пандер и Бэр, установив сходные черты индивидуального развития различных групп организмов, представили первые эмбриологические доказательства в пользу общего происхождения видов каждого типа и ограниченной

эволюции. Вместе с Эйхвальдом Пандер стал «отцом» российской палеонтологии — поставщиком документальных свидетельств об ископаемой флоре и фауне. Ископаемым млекопитающим была посвящена и докторская диссертация Бэра, защищенная в 1823 г. в Кенигсберге. Получив образование в немецкоязычных университетах России и Пруссии, все они были хорошо знакомы с натурфилософскими представлениями Ф. В. Й. фон Шеллинга и особенно Л. Окена, наиболее полно изложенными в 13 томах его сочинения «Всеобщая естественная история для всех состояний» (1833–1841). Это отразилось на их естественнонаучных сочинениях, опубликованных в 1820–1830-х гг. Так, например, Эйхвальд в своих первых палеонтологических работах развивал идеи о восходящем развитии животных от низших к высшим формам (Eichwald, 1821). Позднее, строя классификацию животных на основе данных анатомии, физиологии и палеонтологии, он изображал их в виде «древа», корни которого уходят в море, а венчает его человек, доказывая таким образом единство происхождения растений и животных и их эволюцию во времени под влиянием условий существования (Eichwald, 1829–1831).

Идея «стремления к совершенству» (Zielstrebigkeit) как движущей силы онтогенеза пронизывала главный эмбриологический труд К.Э. фон Бэра (Baer, 1828). В отличие от К. Э. фон Эйхвальда он считал ошибкой располагать всех животных в виде единого восходящего ряда и допускал ограниченную трансформацию форм лишь в пределах типа (Ibid, S. 200). В статье «Das allgemeine Gesetz der Entwicklungsgeschichte der Natur», впервые напечатанной в 1834 г. на базе доклада в Физико-Географическом обществе Кенигсберга, Бэр изложил собственную концепцию трансформизма, которой оставался верен до конца жизни. Готовя ее к переизданию в начале 1860-х гг., Бэр изменил лишь некоторые формулировки, чтобы показать, что четвертью века ранее он доказывал эволюцию в мире живого, и искренне недоумевал по поводу того, что теория Дарвина вызвала столь массовое ликование среди биологов (Baer, 1864, S. 37).

Характерной чертой взглядов К. Э. фон Бэра было сочетание телеологического трансформизма с сальтационизмом, носящее трансцендентальный характер. Преемственность между формами обеспечивалась не столько превращением видов, сколько неким трансцендентальным законом их развития, обуславливающим появление всё новых и при этом более прогрессивных форм. Здесь Бэр по сути дела начал переход от креационизма или теологического сальтационизма к телеологическому эволюционизму, ставшему позднее одним из основных недарвиновских направлений (Orlov, Kolchinsky, 1993). Органические формы были для Бэра материальным воплощением «постоянных идей творения. А отдельные формы представляли собой лишь преходящее изображение данных идей» (Baer, 1864, S. 40).

Хотя Бэр фактически использовал тот же материал, который впоследствии послужил Дарвину для обоснования идеи эволюции (изменчивость domesticiрованных животных, данные эмбриологии, палеонтологии, биогеографии), в целом его взгляды оказались близки к воззрениям Ж. Кювье. К. Э. фон Бэр был согласен с Кювье, что исторический опыт человечества не сохранил свидетельств возникновения новых видов, а в палеонтологической летописи нет переходных форм, но есть доказательства усовершенствования организмов по мере перехода от древних слоев к современным. Соединив катастрофизм Кювье с трансформизмом Ф. В. Й. фон Шеллинга и Л. Окена, Бэр сформулировал следующие положения:

1) в прежние времена господствовали более мощные творческие силы; 2) в прошлом преобразования характеризовались высокими скоростями и шли скачкообразно; 3) прогрессивный ряд в филогенезе животных обусловлен творческой силой, действовавшей целестремительно и обеспечившей конечную победу духа над матерей.

Однако в академических кругах увлечение натурфилософией считалось делом предосудительным. К. Э. фон Бэр вспоминал в 1865 г.: «От натурфилософии нас заботливо предостерегали, как от кого-то ужасного привидения. Естественным следствием этого было то, что мы жаждали побольше узнать о ней» (Цит. по: Pomets, 1976, S. 21). На русском языке вышел лишь один том сочинения Л. Окена (1836), встреченный разгромной рецензией в первом русском многотиражном журнале «Библиотека для чтения» (Сенковский, 1837). В этих условиях Х. Г. фон Пандер и К. Э. фон Бэр, переехав в Петербург и став полноправными членами академического сообщества, старались не вспоминать о своих трансформистских идеях, которые остались известны только узкому кругу специалистов. При случае Бэр даже резко критиковал своих университетских коллег — сторонников натурфилософии и трансформизма за избыток умозрений в ущерб фактам. Именно так он отозвался о научно-философском трактате профессора Медико-хирургической академии П. Ф. Горянинова (Райков, 1947–1959).

Для К. Э. фон Эйхвальда же преподавательская деятельность оставалась главным занятием, и, осознавая интерес студентов к «запретному плоду» — трансформизму и натурфилософии, он до конца своих дней рассказывал о единстве животных и растений и об их развитии в лекциях по зоологии и палеонтологии в Виленском университете, а после его закрытия — в Медико-хирургической академии. Однако его идеи, как и у других последователей Л. Окена в России, не были интегрированы в проблемное поле российской биологии в додарвиновский период и не оказали влияния на становление эволюционной теории. В них также нет намека на основные положения теории Дарвина. О нем как о предшественнике Дарвина вспомнили лишь в годы позднего сталинизма, озаменованные борьбой с космополитизмом.

6.3. Социально-культурный контекст восприятия дарвинизма в России

Выражение «Россия — вторая родина дарвинизма» стало клише в русской литературе. Но, как и большинство других клише, оно лишь частично отражает истину. Эволюционизм действительно занял особое место в культурной и общественно-политической жизни страны, став важнейшим компонентом мировоззрения русской интеллигенции (Vučinich, 1988). Однако взгляды его российских приверженцев зачастую существенно отличались от дарвиновских, что в немалой степени объяснялось национальными традициями. Ими определялась и первая реакция биологического сообщества России на теорию естественного отбора.

Важно подчеркнуть, что знакомство с теорией естественного отбора происходило в годы коренных реформ в России. В обществе был высок авторитет естественных наук, в которых многие видели основу для рациональных преобразований. Новаторский дух дарвинизма особенно подчеркивали в своих статьях радикалы Д. И. Писарев и М. А. Антонович, оказавшие серьезное влияние на молодое поколение российских биологов (Антонович, 1864; 1896; Писарев, 1864). Труд Дарвина быстро оказался в центре острых социально-политических, философско-религиозных

и этических дискуссий, превратившись для многих в сакральное писание, требующее или поклонения со стороны приверженцев коренных изменений в обществе, или безоговорочного осуждения и «сожжения» по мнению консерваторов. Один из создателей религиозного экзистенциализма Н. А. Бердяев считал, что абсолютизация дарвинизма была связана со способностью российской интеллигенции превращать в догмат любую научную гипотезу, возникшую на Западе и подлежащую проверке. Он полагал, что в результате отсутствия у русских скептицизма, «когда русский интеллигент делался дарвинистом, то ко всякому не принимавшему этого догмата, например к стороннику ламаркизма, возникало морально подозрительное отношение» (Бердяев, 1990).

От русских радикалов 1860-х гг. (П. Л. Лаврова, В. А. Зайцева, Н. Д. Ножкина и др.) идет традиция видеть в дарвинизме естественнонаучную основу революционных преобразований (Rossmannith, 1994). Г. В. Плеханов дал первую марксистскую интерпретацию дарвинизма в России, рассматривая его как краеугольный камень марксистской философии. Плехановское выражение «марксизм есть дарвинизм в его приложении к социальным наукам» повторяли в многочисленных публикациях в СССР, начиная со сборника «Дарвинизм и марксизм» (1923). Аналогии между дарвинизмом и историческим материализмом первоначально искали с целью доказать научный характер последнего. Желая заменить религию авторитетом науки, социал-демократы заботились о популяризации дарвинизма, пропаганде его среди пролетариата. В этом помогали им и либералы в своих публичных лекциях и популярных изданиях. Но нередко под видом дарвинизма российские социал-демократы излагали виталистические и спиритуалистические взгляды Э. Геккеля или А. Р. Уоллеса.

Проблемами эволюции интересовались широкие круги общественности, что позволяло биологам чувствовать себя вовлеченными в активную общественно-политическую деятельность. В последние десятилетия XIX — начале XX в. статьи по проблемам эволюции нередко публиковались в популярных журналах «Отечественные записки», «Русский вестник», «Русская мысль», «Русское богатство», «Русское слово», «Северный вестник», «Современник», на страницах которых пространно дискутировали сторонники разных концепций эволюции. За ними внимательно следили образованные слои Российской империи, чьи симпатии обычно были на стороне тех эволюционистов, взгляды которых можно было бы использовать в общественной деятельности и политической борьбе.

Довольно рано были предприняты попытки введения дарвинизма в преподавание школьного естествознания (Самокиш, 2010). Уже в 1862 г. вышел учебник по зоологии А. П. Богданова (1862), где излагались теории Дарвина и Ламарка и весь материал был дан с точки зрения эволюции. В дальнейшем за преподавание эволюционной теории в школе ратовали многие ученые, однако эта задача не была решена. Напротив, по политическим и идеологическим соображениям в большинстве школ преподавание естествознания было сокращено или вообще прекращено.

Все это предопределило своеобразие восприятия дарвинизма в России по сравнению с другими странами, которое за последнее десятилетие не раз становилось предметом исследования отечественных и зарубежных авторов (Die Rezeption... 1995; The Reception... 2008). В серии статей Ю. В. Чайковский (1983; 1984)

тщательно исследовал первые шаги дарвинизма в России, восстановил картину обсуждения проблем органической эволюции в книгах и журналах России в 1859—1864 гг., где до недавнего времени осталось много неясного, и осветил некоторые своеобразные черты раннего российского дарвинизма. В ряде работ было показано разнообразие реакции русского общества на дарвиновскую революцию в биологии (Завадский, 1973; Георгиевский, Хахина, 1996). В них своеобразие российской эволюционной мысли объясняли преимущественно особенностями социально-политической ситуации в дореволюционной России, а не традициями ее биологического сообщества, доминировавшими в нем программами и стилями исследований.

Отсутствию сильных антиэволюционных традиций в России в значительной степени способствовала структура высшего образования, при которой узкая специализация в одной какой-либо области биологии была практически невозможна. Как правило, культивировался широкий подход.

Эволюционизм не встретил в России серьезной оппозиции со стороны православного духовенства, которое в отличие от католической церкви, как правило, не вмешивалось в споры естествоиспытателей. Здесь не было ярких дискуссий между представителями эволюционизма и церкви, так как церковные деятели считали их нецелесообразными, в то время как западные клерикалы активно в них участвовали. Богословский догматизм, представленный в статьях и брошюрах Е. И. Ловягина, не привлек внимания биологов. Довольно сдержанным было отношение к теории естественного отбора со стороны цензуры, которая не препятствовала публикации объемных книг самого Дарвина и его последователей, а также эволюционных статей в научных журналах. И в дальнейшем по мере роста популярности дарвинизма власть старалась препятствовать лишь распространению идей дарвинизма в народных массах, опасаясь, что они подорвут устои государства и догматы церкви (Харахоркин, 1960). К рукописям и печатным наборам популярных книг, брошюр и статей, в которых с дарвиновских позиций обсуждался вопрос о природе человека и его происхождении от обезьян, цензура относилась более придирчиво, но в конечном счете она их так же пропускала.

Идея о животном происхождении человека оттолкнула от дарвинизма многих его первоначальных сторонников (В. А. Попов, Н. Н. Страхов, И. Ф. Цион и др.). Отныне его критиковали нередко с позиций клерикализма и выступали против него как рассадника атеизма и материализма (В. Д. Кудрявцев-Платонов, И. П. Семёнов, А. А. Тихомиров). Подобную критику директор Зоологического института и ректор Московского университета А. А. Тихомиров в начале XX в. завершал призывами к его упразднению из-за атеистических тенденций (Тихомиров, 1911). В то же время в лице ботаника К. А. Тимирязева, а также зоологов В. М. Шимкевича и М. А. Мензбира дарвинизм нашел мощных защитников и пропагандистов. Особенно велико было влияние Тимирязева на предреволюционные поколения российских биологов, которые из его книг усваивали не только основные положения учения о естественном отборе, но и его атеистическую трактовку и социальное значение для преобразования общества на принципах эволюционизма (Тимирязев, 1864; 1865; 1892). Многие биологи не видели разницы между взглядами Э. Геккеля и Ч. Дарвина.

Как и в других странах, в России многие биологи, считавшие себя последователями Дарвина, на самом деле проповедовали взгляды, сильно отличавшиеся от основных положений теории естественного отбора (Todes, 1989). По данным

Ю. В. Чайковского (1983), в 1859–1864 гг. в России было более 70 публикаций о дарвинизме, треть из которых представляли собой переводы и пересказы иностранных откликов, преимущественно немецкоязычных авторов. Уже первые отклики в российской прессе на теорию естественного отбора и краткие ее изложения показали, как по-разному интерпретируют идеи Дарвина. Главный труд Дарвина, избежавший цензурных запретов, столкнулся в России с другим культурным своеобразием, обусловленным традициями трансфера биологических идей в Россию. В России немногие читали по-английски. Так как за английской научной литературой следили мало, первые англоязычные издания «Происхождения видов» в Россию почти не попали (Чайковский, 1984).

Не стал главным путем переноса теории Дарвина в Россию и первый русский перевод книги «Происхождения видов», опубликованный московским ботаником С. А. Рачинским (Дарвин, 1864). С ней образованные слои в России познакомилось раньше в 1860 г. по немецкому переводу «Происхождения видов», сделанному геологом и палеонтологом Г. Г. Бронном (Darwin, 1860), который имел собственную телеологическую концепцию эволюции и, естественно, стал одним из первых критиков Дарвина (Bronn, 1860). Это неизбежно привело к искажениям в переводе, так как Бронн скорее стремился донести до читателя свои взгляды, чем точно передать смысл дарвиновской теории. Как недавно показал С. Глибоф, Бронн не столько искал немецкие термины для введенных Дарвином понятий, сколько стремился втиснуть их в немецкую терминологию додарвиновского периода (Gliboff, 2008). В итоге его трактовки ключевых понятий «Происхождения видов» несли смысловую нагрузку, отличную от дарвиновского содержания. Вместе с тем благодаря высокому авторитету Бронна идеи Дарвина были со вниманием встречены немецкими биологами и вскоре нашли сторонников (Gliboff, 2007).

С переводом Бронна сверялся С. А. Рачинский при поиске адекватной терминологии по-русски, невольно испытывая воздействие бронновских интерпретаций всего смысла книги. В итоге по-русски дарвиновские понятия звучали как кальки с немецкого языка: «struggle for existence» — «der Kampf ums Dasein» — «борьба за существование», «natural selection» — «natürliche Züchtung» — «естественный подбор»; «favoured rases» — «die vervollkommene Rassen» — «усовершенствование породы». Подобная терминология сохранялась и в двух русских переводах, вышедших почти одновременно, книг Ф. Ролле (1864; 1865), которые стали первыми монографическими изложениями учения Дарвина в России. В 1867 г. появился исправленный профессором зоологии в Лейпцигском университете Юлиусом Виктором Карусом бронновский перевод «Происхождения видов», где более точно были даны понятия: «selection» — «Zuchwahl», «favoured rases» — «die begünstigte Rassen» и др. (Darwin, 1867).

К тому времени С. А. Рачинский ушел в отставку и уехал в деревню, и даже третье издание его перевода в 1873 г. осталось без изменений. В результате российский читатель, не владевший английским, впитывал «немецкую», бронновскую версию теории эволюции, которую считал адекватным и истинным изложением теории Дарвина вплоть до 1896 г., когда появились сразу два новых перевода «Происхождения видов» (Дарвин, 1895–1896; Дарвин, 1896). Один из них был осуществлен М. Филипповым, а другой — физиологом растений К. А. Тимирязевым вместе с зоологом М. А. Мензбиром, палеонтологом А. П. Павловым и И. А. Петровским. Тимирязев,

Мензбир и Павлов в то время считались лидерами дарвинизма в России и их труд почти на целое столетие стал эталоном для последующих российских изданий. Однако сам перевод был сделан с последнего, 6-го издания книги Дарвина, который к тому времени сделал сильные уступки ламаркизму, признав с оговорками эволюционную роль внешней среды, упражнения и неупражнения органов и, соответственно, наследование приобретенных признаков. Все последующие переводы также делались с этого издания. Правда, в комментариях к последнему такому переводу (Дарвин, 1991; 2001) указаны текстовые различия между первым и последним английскими изданиями (Галл, Старобогатов, 1991).

В целом в России до 1917 г. собрания сочинений Дарвина, включающие перевод «Происхождения видов», издавались более десяти раз. Но в итоге первоначальный оригинальный текст книги Дарвина на русском языке не опубликован до сих пор.

Вот почему, включившись в обсуждение вопросов о реальности вида и эволюции в рамках крупных таксономических единиц, российские биологи (С. А. Усов, Н. А. Северцов, Н. П. Вагнер, Э. А. фон Регель, А. Н. Бекетов, Н. Н. Страхов и др.) практически все умолчали о борьбе за существование и о естественном отборе как главной причине адаптиациогенеза. Высказываясь в пользу труда Дарвина, они явно не принимали его статистическую детерминацию эволюции, прямо выступая иногда против абсолютизации мальтузианской модели эволюции. Борьбу за существование они воспринимали не как метафору, введенную Дарвином для характеристики всей системы экологических взаимодействий, а как прямое столкновение вплоть до уничтожения одного из конкурентов (Галл, 1976; Todes, 1989).

Разнообразные попытки преодолеть дарвиновскую интерпретацию «борьбы за существование» отражали общую социально-политическую ситуацию в стране, где различные политические круги пропагандировали идеи солидарности, сотрудничества, кооперации для становления совершенных форм организации общества. Один из наиболее активных критиков дарвиновской «борьбы за существование», П. А. Кропоткин был теоретиком анархизма, а А. С. Фаминцын активно участвовал в либерально-демократическом движении. Лидер революционных демократов Н. Г. Чернышевский, звавший крестьян «взяться за топор», резко критиковал дарвинизм, прежде всего из-за многочисленных попыток использовать его немецкими социал-дарвинистами (Чернышевский, 1888). Однако последние обвинения были несправедливы. И сам Дарвин, и его российские последователи возражали против попыток распространить борьбу за существование и естественный отбор на человеческое общество для научного оправдания жестокости и бесчеловечности как со стороны государства, так и его противников.

Вульгаризации дарвиновских представлений о борьбе за существование способствовали многочисленные переводы книг немецкого популяризатора науки В. Бёльше («Entwicklungsgeschichte der Natur», «Das Liebesleben in der Natur». «Ernst Haeckel. Ein Lebensbild» и др.) (Бёльше, 1902; 1906–1911; 1910), которые около 40 раз издавались в дореволюционной России большими тиражами. Для него сексуальная любовь была главным мотором эволюции Вселенной, а дарвиновская борьба за существование — лишь частью эротического монизма, играя второстепенную роль в эволюции как побочный продукт индивидуализации особей у высших животных и человека.

Немалую роль в восприятии Дарвина в России сыграл апостол дарвинизма в Германии Э. Геккель. Причины принципиального отличия его взглядов от идей самого Дарвина обусловлены стремлением объединить статистическую концепцию естественного отбора с немецким романтизмом И. В. фон Гёте, натурфилософией Л. Окена, трансформизмом К. Э. фон Бэра и эволюционизмом Ж.-Б. Ламарка (Hertler, Weingarten, 2001; Di Gregorio, 2005; Darwin... 2006; Richards, 2008; Absolute... 2010). В отличие от Дарвина Геккель признавал прогресс важной чертой эволюции, изучение филогенетических закономерностей считал главной задачей эволюционной теории и придавал прямому влиянию внешней среды и наследованию приобретенных признаков не меньшее значение в эволюции, чем естественному отбору. Кроме того, он не утруждал себя поисками экспериментальных подтверждений своих воззрений на причины эволюции, постулируя различного рода законы изменчивости и наследственности. Геккель проповедовал атеизм, насмехался над библейскими сказаниями о происхождении мира и человека, доказывал существование высших и низших рас и т. д. Эти взгляды еще в конце XIX в. были охарактеризованы как «геккелевский дарвинизм», «ламаркодарвинизм», «социал-дарвинизм».

Но именно труды Геккеля стали важным источником трансфера эволюционных идей в дореволюционную Россию, где они издавались около 50 раз. Уже в 1869 г. вышел конспект его «*Generelle morphologie*», подготовленный будущим лауреатом Нобелевской премии И. И. Мечниковым (Геккель, 1869). Через 3 года впервые вышла на русском языке «Естественная история миротворения», запрещенная Комитетом министров, и почти весь тираж был сожжен. Такая же судьба постигла «Историю племенного развития организмов» (1879), но в то же время многократно издавались различные его сборники речей и выступлений. Начиная с 1902 г. вышло пять изданий книги «Мировые загадки», по два — «Чудес жизни» (1905; 1908) и «Естественной истории миротворения» (1908–1909; 1914). Активно издавались и труды сторонников Геккеля, например М. Неймайра «Типы животных» (1898) и «История Земли» в двух томах (1903–1904). Характерно, что труды А. Вейсмана, основателя неodarвинизма и главного конкурента Э. Геккеля за лидерство в дарвинизме в Германии, издавались в России только 4 раза, т. е. в 10 раз реже, чем работы Геккеля.

Подобное предпочтение трудов Геккеля не прошло бесследно для отечественной эволюционной теории. Специалисты, считая деятельность Геккеля по пропаганде и защите дарвинизма от клерикалов полезной, не концентрировали внимание на его спекуляциях и фактических ошибках, а остальные, зачитываясь «Мировыми загадками», именно его считали главным апостолом Дарвина, не усматривая особой разницы между их взглядами. Под влиянием геккелевских трудов основное внимание российские дарвинисты уделяли не проблемам факторов эволюции и видообразования, а филогении, выясняя отношения между крупными таксонами, умозрительно конструируя переходные формы и строя филогенетические древа. Многие из них, начиная с И. И. Мечникова, готовящего реферат книги Геккеля к изданию на русском (1869), конечно, критиковали его за спекуляцию, поспешные обобщения, пристрастие к научным терминам и ошибки и выдвигали собственные трактовки биогенетического закона и гипотезы о происхождении многоклеточных животных. Однако поставленные им вопросы о роли изменений онтогенеза в эволюции, о разных стадиях филогенеза отдельных групп организмов и путях их эволюции надолго предопределили спектр основных отечествен-

ных исследований в эмбриологии, морфологии и палеонтологии от А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова до А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена. Геккелевское влияние сказалось и на трактовке причин видообразования. Практически все ведущие российские дарвинисты не считали естественный отбор главной причиной адаптациогенеза.

Центрами дискуссий по проблемам эволюции с самого начала стали научные общества, лишь позднее к ним подключились университеты. Наиболее авторитетное научное учреждение страны, Императорская академия наук в течение долгого времени старалась держаться в стороне от эволюционных дискуссий. Официально научные заслуги Ч. Дарвина были ею признаны в ноябре 1867 г., когда английский естествоиспытатель был избран ее членом-корреспондентом. Однако и тогда академики основное внимание уделили его ботаническим трудам и проявили максимальную сдержанность при оценке эволюционных воззрений (Манойленко, Хахина, 1984; Самокиш, 2009). Ф. И. Рупрехт, И. Ф. фон Брандт, Ф. В. Овсянников, А. Г. фон Шренк и А. А. Штраух в рекомендации к избранию Ч. Дарвина, отмечая целостный характер его эволюционной концепции и богатую фактическую основу, констатировали наличие в ней слабых мест и ошибок, не уточняя, впрочем, своих претензий, а лишь классифицировав его теорию «пока» как «гипотезу», стимулирующую развитие систематики.

Лишь с избранием в 1880–1890-х гг. А. О. Ковалевского, В. В. Заленского, Н. В. Насонова, Н. И. Железнова, А. С. Фаминцына, С. И. Коржинского академиками, а И. И. Мечникова, К. А. Тимирязева и А. Н. Бекетова членами-корреспондентами или почетными членами биологи ИАН активно включились в разработку эволюционной проблематики, однако и тогда взгляды далеко не всех ее членов можно охарактеризовать как дарвинистские. Это особенно проявилось в трудах А. С. Фаминцына и С. И. Коржинского. О широком распространении недарвиновских взглядов в академическом сообществе свидетельствует и тот факт, что мнения членов академической комиссии по присуждению премии митрополита Макария при обсуждении резко антидарвиновской книги Н. Я. Данилевского разошлись. Тем не менее с 80-х гг. XIX в. всё чаще биологов-эволюционистов, в том числе и зарубежных (Т. Гексли, Дж. Гукера, А. Грея, Э. Зюсса, Р. А. фон Кёлликера, Ч. Лайеля, Э. Р. Ланкастера, К. В. фон Нэгели) избирали в состав ИАН.

С идеей происхождения человека от обезьяноподобных предков российские биологи знакомились также не по Дарвину, изложившему свои взгляды по этому вопросу только в 1871 г., а по книгам немецкого естествоиспытателя К. Фогта (1863–1865; 1864) и предложенной Э. Геккелем в 1866 г. реконструкции промежуточной формы *Pithecanthropus alarus* (человек неговорящий): «телом человек, разумом обезьяна». Рассматривая антропологию как мощное средство для секуляризации общества, Геккель спешил дать «научную» картину происхождения человека взамен библейской легенды о его сотворении, уверяя, что проточеловек возник на исчезнувшем континенте Лемурия, и рисуя пути миграции «лемурианов», дифференциацию их на виды, из которых, в конечном счете, арийская раса оказалась высшей (Haesckel, 1896). Он считал, что низшие расы современного человека, например австралийцы, тасманцы, патагонцы, по интеллектуальному развитию ближе к млекопитающим (обезьянам, собаке), чем к европейскому человеку (Haesckel, 1904, S. 293–295).

Труды К. Фогта и Э. Геккеля раскололи сообщество биологов России. Одни видели в них систему современных антропологических взглядов и научную основу для борьбы с религией, а также идеологией и политикой царской России. Другая идея о животном происхождении человека оттолкнула от дарвинизма, включая его первоначальных сторонников, например философа Н. Н. Страхова и физиолога И. Ф. Циона и др. Отныне дарвинизм нередко критиковали с позиций клерикализма и выступали против него как рассадника атеизма и материализма. Подобную критику вел А. А. Тихомиров — прекрасный зоолог, впервые вызвавший искусственный партеногенез. Когда-то он слыл дарвинистом, издавал труды К. Фогта и самого Ч. Дарвина. Став ректором Московского университета в конце XIX в., Тихомиров призывал упразднить дарвинизм из-за его атеистических тенденций (Тихомиров, 1907).

В отличие от Германии, социал-дарвинизм не получил поддержки в российском биологическом сообществе, оказав, однако, огромное воздействие на взгляды некоторых революционных демократов. О приложении борьбы за существование к человеческому обществу писал кумир нигилистов Д. И. Писарев, оправдывая тем самым революционную борьбу и террор (Писарев, 1864). Подобные попытки научно оправдать жестокость и бесчеловечность со стороны как государства, так и его противников вызывали неприязнь у гуманистически настроенной творческой интеллигенции, выраженную не только в сочинениях писателей (Ф. М. Достоевского, Л. Н. Толстого и др.), но ученых и популяризаторов науки (Н. Я. Данилевского, Н. Н. Страхова). Попытки И. И. Мечникова и А. С. Фаминцына ввести дискуссию в научные рамки оказались безуспешными. Это в значительной степени предопределило воздействие дарвинизма на философскую мысль в России. Если представители консервативной философии Н. А. Бердяев, В. В. Розанов, Н. Н. Страхов, В. С. Соловьев не принимали дарвинизм по религиозным, морально-этическим и социально-политическим соображениям, то радикалы трактовали его как естественнонаучное обоснование предстоящей революции, а впоследствии и как краеугольный камень марксизма. Большинство же крупных биологов-эволюционистов (А. О. и В. О. Ковалевские, К. А. Тимирязев, А. С. Фаминцын и др.) считали дарвиновское учение о борьбе за существование лишь метафорой, затрудняющей понимание эволюции, в первую очередь у высших животных.

Хотя дарвинизм находил всё большую поддержку, в том числе и в академическом сообществе, негативное отношение к классическому дарвинизму постепенно усиливалось. Многие из эволюционистов от пропаганды учения Дарвина перешли к его критике с позиций телеогенеза, механоламаркизма и сальтационизма (К. Э. фон Бэр, И. Ф. фон Брандт, А. Н. Бекетов, А. П. Богданов, Н. П. Вагнер, П. Ф. Лесгафт и др.). Например, великий Бэр, высказавшись в начале 1860-х гг. в поддержку эволюционных идей Ч. Дарвина, впоследствии начал отрицать борьбу за существование как фактор эволюции и встал на позицию тотальной критики селекционизма, что отнюдь не означало его переход в лагерь антиэволюционистов. Он первым в России начал критиковать теорию Дарвина с позиций эволюционизма в специальной статье «Споры вокруг дарвинизма» (Вагн, 1873; 1876).

Обосновывая телеологические принципы эволюции, Бэр рассматривал Вселенную как результат развития, стремящегося к высшей цели и руководимого разумом. Целестремительность, по Бэру, является универсальным законом как эмбриогенеза,

так и филогенеза, обуславливая усложнение организмов и гармонию в природе. Применяя «цель» ко всей природе, Бэр имел «в виду имеющую сознание и волю сущность». Наряду с К. Э. фон Бэром и Н. Я. Данилевским среди сторонников телеологического эволюционизма со временем оказались Н. П. Вагнер, А. П. Богданов и др. Ряд русских биологов, поддержав доктрину эволюции, пытались ее развить далее как путем обоснования новыми фактами, так и выдвиганием собственных оригинальных концепций эволюции: взаимопомощи как фактора эволюции (К. Ф. Кесслер, П. А. Кропоткин), симбиогенеза (К. С. Мережковский, А. С. Фаминцын), гетерогенного размножения (С. И. Коржинский) и др., плодотворность которых была оценена лишь в конце XX в.

В то же время ламаркизм в России всегда был в меньшинстве. Далее будет показано, что хотя многие крупные ботаники — А. Н. Бекетов, К. А. Тимирязев, В. Л. Комаров, И. П. Бородин, были склоны к механоламаркизму, они рассматривали ламаркистские идеи скорее как некую модификацию классического дарвинизма, чем как противопоставление учению о естественном отборе. Неоламаркисты подчеркивали прямое влияние внешней среды как фактора, вызывающего изменчивость организмов, наследование приобретенных признаков как механизм ее закрепления в эволюции, но не писали ничего о внутреннем стремлении организмов к совершенству.

Переоткрытие законов Менделя обострило дискуссии по этому вопросу, побудив многих отечественных биологов в борьбе против антидарвиновских выпадов первых генетиков более явственно заявить о признании значительной роли в эволюции наследования приобретенных признаков. Лишь последующее включение главных факторов неоламаркизма в построения Т. Д. Лысенко и И. И. Презента дискредитировало это направление эволюционной мысли в глазах российских ученых.

В отличие от автогенетических и неоламаркистских доктрин различные объяснения, базировавшиеся на идеях сальтационизма и неокатастрофизма в широком смысле, были всегда популярны. Эти воззрения составляли существенную часть автогенетических концепций эволюции К. Э. фон Бэра и Н. Я. Данилевского, когда они пытались объяснить внезапное возникновение новых органов или типов. Вскоре произошло возрождение идей Ж. Кювье при объяснении крупномасштабных трансформаций целых флор и фаун. Несомненно, обстановка постоянной нестабильности, ожидание революционного взрыва как грядущего прорыва к более совершенным формам организации общества, признание революции и резких переломов важнейшими периодами в развитии человечества непосредственно влияли как на самих авторов неокатастрофистских концепций эволюции, так и на их популярность (Колчинский, 2002).

6.4. Особенности дарвинизма в России

Довольно быстро дарвиновское учение в лице К. А. Тимирязева, В. М. Шимкевича, М. А. Мензбира и других биологов — блестящих полемистов и авторитетных преподавателей столичных университетов, занимавших к тому же активную общественную позицию, нашло мощных защитников и пропагандистов. Особенно велико было влияние Тимирязева на предреволюционные поколения российских биологов, которые из его книг усваивали не только основные положения учения о естественном отборе, но и заражались его энтузиазмом в познании путей

эволюции. В решение практически всех основных проблем эволюции российские ученые старались внести свой посильный вклад (Георгиевский, Хахина, 1996).

Первоначально российские биологи, поддержавшие учение Дарвина, сосредоточили внимание на доказательствах реальности эволюции. Особое значение имели труды А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, показавших в своих эволюционно-эмбриологических трудах единство происхождения позвоночных и беспозвоночных животных, а также работы создателя эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевского. Исследуя эмбриогенез ланцетника, А. О. Ковалевский в магистерской диссертации (1865) установил ряд закономерностей, характерных как для беспозвоночных (тип дробления яйца, развитие сегментарного строения тела, выделительных органов), так и позвоночных (формирование нервной трубки, хорды, кровеносной системы, жабр). Еще более убедительными были доказательства филогенетического родства между беспозвоночными и позвоночными, которые Ковалевский получил в сравнительно-эмбриологических исследованиях асцидий, показав, что ранние стадии их онтогенеза представляют собой как бы повторение стадий филогенетического развития предков.

Эти исследования дали толчок к разработке проблемы взаимоотношения онтогенеза и филогенеза, позволив изучать эволюцию онтогенеза как носителя филогенетических преобразований. Они стимулировали формирование Э. Геккелем биогенетического закона и положили начало одному из важнейших направлений в развитии российского дарвинизма. Одним из первых указал на полезный характер эмбриональных и личиночных стадий В. В. Заленский (1884). Рекапитуляции стали рассматриваться, таким образом, не только как одно из доказательств эволюции, но и как адаптивные ценогенезы. Исследования эмбриональных адаптаций прокладывали путь к созданию А. Н. Северцовым теории филэмбриогенезов в начале XX в.

В. О. Ковалевский преуспел в сборе прямых доказательств эволюции, реконструируя эволюцию семейства лошадиных на базе сформулированных им принципов эволюционно-эколого-палеонтологических исследований. В дальнейшем С. Н. Никитин (1881) обнаружил полный ряд переходных форм от вида *Ammonites alternoides* к виду *A. alternans*. Н. И. Андрусов (1897) установил последовательный ряд форм в эволюции двустворчатых моллюсков семейства *Dreissensidae*.

На базе изучения эволюции лошадиных В. О. Ковалевский (1873; 1956) сформулировал представления об адаптивной и инадаптивной эволюции. Первая предполагает преобразование всей системы корреляций организма. Так, эволюция конечности лошади шла по пути комплексного развития: редукция пальцев исходной четырехпалой конечности затронула изменение предплюсны, запястья, малой и большой берцовых костей, всего скелета, мускулатуры, нервной и др. систем. При таком комплексном преобразовании обеспечивалась высокая приспособленность и пластичность организации. Инадаптивная эволюция осуществляется интенсивным отбором по одному или по ограниченному числу признаков, в силу чего преобразование всей организации отстает от высокого темпа эволюции отдельных признаков или частей. В итоге быстро эволюционирующий признак может достичь глубокой специализации, оставляющей мало шансов в борьбе за существование. Для понимания ограничений в эволюции большое значение имело и сформулированное Ковалевским представление о кульминаровании в историческом развитии группы, которое

означает фактически допустимый крайний предел эволюционных изменений органов. В эволюции конечности копытных, как показал Ковалевский, таким пределом оказалось образование однопалой конечности.

В. О. Ковалевский был первым, кто попытался синтезировать данные палеонтологии с экологией и теорией естественного отбора. На ископаемом материале он старался показать, как отбор переводит неопределенные (адаптивно ненаправленные) изменения признаков в адаптивные особенности организации. При этом направление отбора определяется в основном биотическими факторами, в частности хищниками, как это было показано им на примере эволюции лошадиных при переходе их предков из лесных зон обитания в степные. Введенное Ковалевским понятие адаптивной иррадиации групп было основано на дарвиновских принципах отбора и дивергенции. Он старался показать, что дивергенция действительно является способом возникновения многообразия форм животных.

Российские ученые делали первые попытки экспериментально изучать выдвинутые Дарвином факторы эволюции. А. Н. Бекетов был одним из инициаторов экспериментального изучения причин адаптивного морфогенеза растений. Адаптивные изменения в строении, форме, размерах, расположении листьев, интенсивности их окраски он ставил в прямую зависимость от влияний внешней среды, в частности от силы и направления солнечного освещения (Бекетов, 1865). Тимирязев (1897; 1923) экспериментально старался доказать функциональную связь между зеленой окраской листьев (наличием хлорофилла) и фотосинтезом, отметив, что эта важнейшая для всего живого планеты адаптация возникла под действием отбора.

Изучая защитные свойства организмов на клеточном и тканевом уровнях, И. И. Мечников в 1883–1892 гг. впервые на медузах, а затем на других организмах установил, что у животных, имеющих мезодермальные ткани, инородные тела разрушаются подвижными паренхимальными клетками, названными им фагоцитами (Мечников, 1898). Далее он показал, что обычное внутриклеточное пищеварение у простейших с усложнением организации в ходе эволюции начинает выполнять и защитную функцию. Это открытие послужило основой для создания учения о воспалении и иммунитете, принесшее его автору Нобелевскую премию в 1908 г.

В плане изучения адаптивных модификаций физиологи животных рассматривали проблему поведения. На этой основе строил теорию рефлексов И. М. Сеченов (1863; 1903). Его ученик Н. Е. Введенский (1901) в учении о парабриозе раскрыл специфику процессов индивидуальной адаптации, осуществляемых с участием коры головного мозга. Это направление исследований получило эволюционное освещение в работах И. П. Павлова.

Интересные исследования по формообразованию у низших ракообразных (роды *Artemia* и *Branchipus*) провел в 1870-х гг. В. И. Шманкевич (1875). При изменении солености и температуры воды в одесских лиманах у некоторых видов (например *Artemia salina*) происходили существенные изменения в строении тела. Наблюдения в природе он подтвердил экспериментально. Шманкевич отмечал неустойчивость вновь образованных модификаций. В то же время в опытах на циклопах (*Cyclops bicuspidatus*) обнаружилась довольно значительная устойчивость вида к колебаниям солености воды. Шманкевич не склонен был объяснять наблюдаемые им факты изменчивости видов теорией Дарвина. Но объективно он экспериментально показал, каким образом возникшие под влиянием физико-химических

условий адаптивные формы могут прокладывать путь для образования видов. Тем самым был поставлен вопрос о роли модификаций как «зачинателей» видообразования, ставший одним из важнейших в развитии отечественного эволюционизма.

Примером объяснения видообразования с позиции дарвинизма являются работы М. А. Мензбира (1882; 1885). В них автор на фактическом материале пытался подтвердить основные положения дарвиновской теории видообразования: отсутствие резких границ между видом и разновидностью, возникновение видов из единого центра и поэтому возможность сосуществования в одном ареале вида и разновидности (симпатрия), гетерогенный состав вида как условие для дивергентного действия отбора.

В 1860–1870-х гг. развернулась деятельность казанской школы ботаников, возглавлявшейся Н. Ф. Леваковским. В большой серии экспериментов изучалось влияние различных факторов (свет, теплота, влажность и др.) на отклонения морфогенеза у гороха, фасоли, моркови, салата (Леваковский, 1868). В серии опытов Леваковский (1871; 1873) обнаружил конкуренцию между всходами растений, семена которых обладали различной способностью поглощения влаги при прорастании. Он установил, что полный цикл развития проходит лишь часть проростков, остальные элиминируются еще на ранних стадиях роста. Отсюда следовал вывод о преимуществе тех растений, которые обладали большей скоростью роста. Леваковский также установил, что местные виды растений побеждают при конкуренции с формами, привезенными из других районов.

В то же время, восприняв концепцию борьбы за существование в интерпретации Г. Г. Бронна в буквальном смысле как прямые, грубые физические столкновения «не на жизнь, а на смерть», многие русские биологи считали само понятие неудачной метафорой, использованной Дарвином для обозначения всего комплекса экологических взаимодействий. Поэтому уже тогда стало традицией критиковать мальтузианские корни дарвинизма в его концепции борьбы за существование. Именно такую позицию занял лидер российской ботаники А. Н. Бекетов (1860), долгое время возглавлявший Санкт-Петербургский университет. Он был учителем многих ботаников и оказал огромное влияние на восприятие ими идей Дарвина. По мнению А. А. Федотовой (2010), начиная с А. Н. Бекетова, в дореволюционной геоботанике выстраивается ряд ученых — А. Н. Краснов, Г. И. Танфильев, С. И. Коржинский, В. И. Талиев, А. Я. Гордягин, — символизирующий переход от линнеевской концепции экономии природы к экологии и геоботанике, комплексно исследующих причинно-следственные связи в природе, с использованием экспериментов. Их влияние на судьбы эволюционного синтеза ботаники и дарвинизма в России было особенно велико, так как все они собирали вокруг себя активные группы учеников, не склонных к критике своих учителей.

Труды самого А. Н. Бекетова пронизаны представлениями о гармонии в природе, основанной на способности организмов изменяться в соответствии с условиями среды. В «додарвиновских» работах Бекетова эта гармония была божественной (Бекетов, 1856), а в «последарвиновских» — естественной (Бекетов, 1896). Но, приняв в зрелом возрасте идею эволюции как естественного процесса, Бекетов не поддерживал дарвинизм. Для него сообщества и флоры оставались сбалансированными в соответствии с адапционизмом Ж. Кювье и экономией природы К. Линнея. В них не было места дарвиновской борьбе за существование как жесткой индивидуальной конкуренции. Для Бекетова борьба за существование — конкуренция между

степными травянистыми растениями и деревьями северной полосы. Детальная разработка механизма конкуренции была выполнена его учениками и младшими коллегами, которые, унаследовав от Бекетова представление о естественных сообществах и флорах как о гармоничных целостностях, также не особенно задумывались о путях и способах адаптации растительности к условиям среды.

С. И. Коржинский использовал идею борьбы за существование для выяснения причины изменения видовой структуры лесов. В начале 1891 г. он пришел к выводу о ведущей роли в этом процессе межвидовой конкуренции за свет (Коржинский, 1891). Например, им было установлено, что в равных условиях затенения береза растет быстрее сосны. Лесные ассоциации, писал Коржинский, формируются не столько под влиянием климатических условий, сколько «в силу жизненных свойств конкурентов» (там же, с. 163). Устойчивые сообщества представляют собой итог длительной борьбы за существование между видами. Идею борьбы за существование как причины эволюции лесных сообществ глубоко развил Г. Ф. Морозов (1912). В статье «Дарвинизм в лесоводстве» он (1913) отметил, что лес является превосходным объектом для подтверждения дарвинизма. На основе анализа большого фактического материала по борьбе за существование Морозов установил зависимость между численностью деревьев данного вида и их возрастом, между интенсивностью элиминации и выносливостью к затенению (светолюбивые растения, например береза, осина, сосна, подвергаются большей элиминации при пониженной освещенности). Был сделан вывод, что совокупность разных направлений борьбы за существование и отбор являются причинами дифференциации сообществ и в то же время причинами их стабильности.

Тем не менее, в дореволюционной России преобладало негативное отношение к дарвиновской трактовке борьбы за существование. Например, К. А. Тимирязев рекомендовал пользоваться выражением «элиминация и естественный отбор» вместо «несчастной» метафоры «борьба за существование». По мнению братьев А. О. и В. О. Ковалевских, дарвиновское учение о борьбе за существование затрудняло понимание эволюции, в первую очередь у высших животных.

Недовольство бронновской интерпретацией «борьбы за существование» побудило ректора Санкт-Петербургского университета К. Ф. Кесслера предложить концепцию взаимопомощи как фактора эволюции высших позвоночных. По его мнению, Дарвин придал слишком большое значение борьбе за существование, и поэтому он предложил понимать под ней только конкурентные отношения между организмами, которые ведут к их дивергенции, и исключить из нее взаимопомощь, необходимую для выживания близкородственных форм и их размножения. В основе взаимопомощи, согласно Кесслеру, лежит инстинкт размножения, с которым связаны все формы взаимоотношений между особями разных пород (от спаривания до заботы о потомстве). Существуют и многие другие формы кооперации животных (колонии насекомых, птиц, стадность у млекопитающих). Взаимопомощь Кесслер возвел в ранг закона, который «более важен, чем закон, который заставляет особи бороться друг с другом» (Кесслер, 1880, с. 124). Взаимопомощь, по Кесслеру, снижая остроту или вовсе исключая внутривидовую конкуренцию, порой стимулирует и облегчает межвидовую борьбу.

Еще дальше пошел знаменитый путешественник П. А. Кропоткин, утверждавший в изданной в Англии книге «Взаимопомощь как фактор эволюции», что

преимущественное выживание наиболее приспособленных к условиям голодовок во время холодов, засух, эпидемий вело бы к регрессу, так как в размножение вступали выжившие, но истощенные особи. С его точки зрения, внутри вида господствовала полная гармония, а все приспособления существовали только для борьбы «против неблагоприятных климатических условий или против различных врагов» (Кропоткин, 1907, с. 21)¹. Стремление расширить дарвиновскую трактовку борьбы за существование лежит в основе гипотез симбиогенеза ботаника А. С. Фаминцына и зоолога К. С. Мережковского, на которых мы подробнее остановимся в следующей главе. Рассматривая взаимопомощь как фактор эволюции, одновременно с признанием межвидовой конкуренции, Кесслер и Кропоткин так или иначе близко подошли и к идее группового отбора.

Основная причина неудовлетворенности дарвиновским объяснением движущих сил эволюции у К. Ф. Кесслера и некоторых других ученых (Н. Н. Страхов, С. И. Коржинский), пересмотревших первоначально положительное к нему отношение, заключалась в слабом фактическом обосновании теории естественного отбора. Об этом писал и Кропоткин: считать, что борьба за существование является причиной эволюции, «значило бы допустить такое, что не только еще не доказано, но и прямо-таки не подтверждается непосредственными наблюдениями» (1907, с. 3).

Геккелевское влияние сказалось в трактовке причин видообразования. Практически все ведущие российские дарвинисты не приняли статистическую детерминацию эволюции и рассматривали прямые воздействия внешней среды и наследование приобретенных признаков как важные дополнения к классическому дарвинизму, а не как противопоставление учению о естественном отборе. Поэтому остались малоизвестными работы дерптского зоолога Г. В. Зейдлица (Seidlitz, 1871; 1875; 1876), который одним из первых с позиций учения о естественном отборе дал критический разбор доводов Геккеля, указав на подмену им дарвинизма ламаркизмом. Зейдлиц указал ряд фактов, со всей очевидностью опровергавших принципы ламаркизма (покровительственные окраски, ненаследуемость повреждений органов, инстинкты рабочих пчел, не принимающих непосредственного участия в размножении). Именно эти аргументы против механоламаркизма привел позднее А. Вейсман. Возможно, более резкое по форме высказывание Вейсмана, прямо направленное против механоламаркизма, сделало это выступление более заметным, а его автора прославило как основоположника неodarвинизма. Несомненно, что определенный приоритет в формировании оппозиции механоламаркизму принадлежит Зейдлицу.

Правда, труды самого Вейсмана также не пользовались особой популярностью в России. В XIX в. они были опубликованы на русском языке только два раза, да и то в весьма специфическом виде. Первый раз их издал противник дарвинизма Н. П. Вагнер в виде нескольких статей и извлечений из работы А. Вейсмана «Этюды к десцендентной теории происхождения видов» в качестве приложения к книге А. Уоллеса «Естественный отбор» (Вейсман, 1878). В то время Вейсман был ортодоксальным дарвинистом и не высказывал сомнений в возможности наследования приобретенных признаков. Выступление же против этой уступки позднего

¹ На русском языке эта книга впервые вышла в 1904 г. в переводе А. А. Николаева под названием «Взаимопомощь среди животных и людей». Однако Кропоткин считал это издание незаконным, что и подчеркнул в названии книги 1907 г.

Дарвина механоламаркизму произошло по крайней мере спустя несколько лет, достигнув апогея в их споре с Г. Спенсером, когда в ответ на статью Спенсера «Недостаточность естественного отбора» Вейсман в 1893 г. опубликовал книгу «Всемогущество естественного отбора». Она стала второй работой Вейсмана, увидевшей свет в России через год в весьма странном виде. Ее опубликовали в виде краткого обзора как приложение к журналу «Научное обозрение», вместе с полным текстом статьи его главного оппонента Спенсера (Вейсман, Спенсер, 1894). Из тона обзора видно, что симпатии составителя как раз на стороне последнего. В тот же год увидел свет сделанный В. А. Холодковским русский перевод книги «Наследственность» Дж. Дж. Роменса (1894), который критиковал Вейсмана. Первое русское издание знаменитых лекций А. Вейсмана появилось на русском языке только спустя 10 лет (Вейсман, 1905), когда потоком шли переводы его главных оппонентов и критиков. Например, вышло 15 изданий различных сочинений О. фон Гертвига и более 20 книг и брошюр Э. Геккеля.

В целом это отражало отношение российского общества к попыткам очистить дарвиновские представления об эволюции от идеи наследования приобретенных признаков. Например, Тимирязев считал неodarвинизм таким же отклонением от классического дарвинизма, как и неоламаркизм. Мензбир также критиковал Вейсмана за введение спекулятивных положений и за отрицание принципа наследования приобретенных признаков (Мензбир, 1900). Талиев, хотя и признавал отсутствие подтверждений данного принципа, но полагал, что «признать всемогущество естественного подбора, объяснять эволюцию случаем противно требованиям логики» (Талиев, 1900, с. 275). Среди немногочисленных сторонников неodarвинизма следует упомянуть В. П. Аникина (1894), резко выступившего против принципа наследования приобретенных признаков в связи с обсуждением исследований В. И. Шманкевича по формообразованию у ракообразных в засоленных водоемах.

Принципиальное значение имели также высказывания Г. В. Зейдлица об отборе как статистическом процессе, заключающемся в большей или меньшей вероятности выживания и размножения особей. Одним из первых Зейдлиц указал, что гибель менее приспособленных «происходит по твердым законам, которые допускают математическое выражение, посредством исчисления вероятностей» (Seidlitz, 1875, S. 66). Вероятностная природа отбора отмечалась также в работах В. О. Ковалевского, Мечникова, Тимирязева. Зейдлиц и Мечников выделяли две формы отбора, получившие позднее название движущего и поддерживающего. Вторую форму отбора Зейдлиц характеризовал как «консервативное приспособление» (Seidlitz, 1875, S. 68), в то же время отмечая единство и по существу тождественность процессов отбора и адаптациогенеза, и приводил соответствующие примеры.

Однако эти идеи не могли получить широкой поддержки среди российских эволюционистов, которые как бы не замечали положения теории Ж.-Б. Ламарка об автономических и телеологических причинах прогресса и сводили его взгляды на причины эволюции к идеям о функциональных основах морфогенеза животных или о влиянии климата и почвенного питания на развитие растений. Ключевую идею Ламарка о наследовании благоприобретенных признаков в течение долгого времени многие российские дарвинисты рассматривали как важное дополнение к теории естественного отбора. В то же время ламаркистский принцип градации стал основой разного рода телеологических и телеологических концепций эволюции, в которых

идея целенаправленной эволюции сочеталась с сальтационизмом, о чем будет сказано в следующем параграфе.

В целом разработка центральной проблемы дарвинизма — ведущей роли естественного отбора — проводилась отечественными биологами (как и зарубежными) до начала XX в. преимущественно на уровне теоретических рассуждений, в которых подчеркивалось могущество отбора как главной движущей силы эволюции (Тимирязев, Мечников, Мензбир и др.). Почти все дарвинисты в XIX в. не могли освободиться от организмоцентрического представления о единице эволюции и допускали действие ламаркистских принципов прямого приспособления и наследования приобретенных признаков в качестве дополнительного к отбору факторов эволюции.

6.5. Недарвиновская революция в России

Хотя эволюционизм находил всё большую поддержку в обществе, в том числе и в академическом сообществе, критическое отношение к классическому дарвинизму постепенно усиливалось. Россия продемонстрировала фактически всё то же разнообразие эволюционных концепций, что и другие страны. Все подходы к эволюционным проблемам, существовавшие тогда в Германии, Англии и США, имели своих сторонников среди русских биологов, приобретая порой специфическую окраску. Русские биологи не только поддерживали доктрину эволюции, но и пытались ее развить как путем дальнейшего обоснования, так и выдвиганием собственных оригинальных концепций эволюции.

Именно в последнем качестве выступил, пожалуй, самый знаменитый в те годы в России биолог К. Э. фон Бэр, находившийся в отставке с 1862 г. О том, как Бэр воспринял теорию естественного отбора, известно из публикации Т. А. Лукиной (1975). В рукописи, датированной 1870 г., Бэр писал: «Происхождение одних от других — это предположение, лежащее на поверхности, но его доказать трудно, наука еще не располагает для этого средствами. Каков мог быть переход от членистоногого или моллюска к позвоночному, об этом спорили еще Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илер. Жоффруа доказывал, что могли быть переходы между типами. Но и внутри одного типа трудно это обнаружить, так как же можно себе представить трансформацию рыбы или пресмыкающегося в птицу, если не признать такое полнейшее колдовство, как превращение модного костяного покрова ихтиозавра в перья, головы — в беззубый клюв, плавников — в крылья?» (цит. по: Лукина, 1975, с. 93–94).

Через три года Бэр уже публично выступил против теории Дарвина со статьей «Споры вокруг дарвинизма» (Ваег, 1873). Свое долгое молчание он объяснял тем, что хотел посмотреть, как Дарвин выполнит свое брошенное вскользь обещание пролить свет на происхождение человека. Выход книги «Происхождение человека и половой отбор» разочаровал Бэра, он не мог понять, как прямоходящий и разумный человек мог произойти от древесной обезьяны. В дарвиновской трактовке происхождения человека ему чудилась угроза биологизации духовной и социальной эволюции, с которой он никак не желал согласиться. Подчеркнув опять, что он был трансформистом задолго до Дарвина, Бэр вновь изложил свою телеологическую трактовку развития, а также попытался объяснить причины ее неприятия в современной науке. Он полагал, что последнее является результатом негативной

реакции на наивную естественную теологию его предшественников, когда любое событие, любой процесс в органическом мире объясняли деятельностью Творца. Научная же телеология, по мнению Бэра, должна исходить лишь из признания организованности процессов, ход которых является целестремительным, а не целесообразным (см. подробнее: Сутт, 1977). Таким образом, в дарвинизме его не устраивало отсутствие целеполагания. Мелкие, ненаправленные изменения, лишённые сколько-нибудь целесообразного характера, по-прежнему казались ему совершенно немыслимым способом эволюции. Для него природные «силы должны быть скоординированы или направлены. Силы же, которые не направлены, так называемые слепые силы, не могут никогда произвести порядок» (Baer, 1873, S. 421).

К. Э. фон Бэр критиковал дарвинизм с позиции примата целого над его составляющими, сформулированного им в ходе эмбриологических исследований ещё в 1820–1830-х гг., когда он выработал собственные взгляды на возможность эволюции в пределах отдельных типов. Эволюцию он трактовал по аналогии с онтогенезом, рассматривая органический мир как результат развития, стремящегося к высшей цели и руководимого разумом. Это развитие, согласно Бэру, шло чаще всего путем резких изменений. Тем самым Бэр стал лидером телеологического и сальтационистского направления в российском эволюционизме.

К. Э. фон Бэр не сомневался в том, что эволюция шла в виде скачков, причем ход развития несколько менялся, благодаря чему и конечный результат его получался иным. Свою позицию он подкреплял новыми аргументами, почерпнутыми преимущественно из работ Р. А. фон Кёлликера (Kölliker, 1864), фактически присоединяясь к гипотезе гетерогенного размножения, в том числе и к включенной в нее идее полифилетического происхождения органического мира.

В целом же К. Э. Бэр до конца жизни оставался в рамках ограниченного трансформизма, признавая эволюцию лишь в пределах типа, а в качестве ее движущей силы провозглашая принцип целестремительности («Zielstrebigkeit»). Сформулированные Бэром в 1830-х гг. принципы телеологического сальтационизма предполагали, что поступательное движение органического мира к некоей цели могло идти в виде скачкообразного превращения видов, родов, семейств и эти превращения шли под влиянием некоей творческой силы, действовавшей в прошлом значительно более энергично, чем в наши дни.

Спутником К. Э. фон Бэра по Каспийской экспедиции был крупный ихтиолог Н. Я. Данилевский — автор популярной ныне книги «Россия и Европа», ставшей прообразом последующих концепций О. Шпенглера и А. Тойнби о замкнутых, циклически развивающихся типах культур. Его книга «Антидарвинизм» стала одним из наиболее детально разработанных вариантов телеологических концепций эволюции. В обширном труде объемом более 1200 страниц он попытался суммировать все возражения, высказанные дарвинизму за 25 лет его существования (Данилевский, 1885). К сожалению, ему не удалось выполнить свои обещания и изложить собственные взгляды во втором томе данного сочинения. Смерть в 1885 г. помешала ему осуществить это намерение. Вышедший после смерти автора второй том содержал лишь подготовительный материал по проблеме происхождения человека (1889). Поэтому о его взглядах всегда судили только по озвученной им критике дарвинизма.

Публикация этой книги вызвала в отечественной литературе напряженные споры. В его защиту выступили философы, стоявшие на позициях телеологии

и идеализма, например, Н. Н. Страхов (1887; 1889), который имел солидную биологическую подготовку. С другой стороны, она была подвергнута критике в статье А. С. Фаминцына (1889) и резким нападкам, выходящим за рамки научной полемики, в статьях К. А. Тимирязева (1887; 1889). Выступления этих ведущих биологов-эволюционистов произвели большое впечатление на российскую научную общественность, убедив ее в том, что опровержение дарвинизма Данилевским оказалось, по словам Н. А. Холодковского (1888), несостоятельным. Это дало основание утверждать, что «книга Данилевского, как и Виганда, не имела никакого успеха» (Филиппченко, 1923, цит. по: 1977, с. 111). Мы не будем подробно останавливаться на всей аргументации Данилевского и на дискуссиях вокруг его книги, тем более что эта дискуссия уже не раз становилась предметом специального анализа (Райков, 1957; Завадский, 1973; Строгонов, 1981). Отметим главное.

Подобно авторам других автогенетических доктрин, Данилевский исходил из убеждения о существовании внутреннего стремления к прогрессивному развитию и изначальной целесообразности живого. Но в его доктрину были включены положения о том, что эволюция есть развертывание уже существующих зачатков; она строго направлена, так как наследственная изменчивость управляется жесткими законами, а эволюционные изменения, вызываемые внутренними факторами, всегда внезапны. Основные возражения Данилевского дарвинизму были сведены Б. Е. Райковым к восьми пунктам. Среди них затерялись исключительно важные соображения о роли крупных изменений в происхождении одомашнированных животных и культурных растений. Правда, сам автор не претендовал на какие-то новые данные, опираясь в основном на материал, уже собранный в эволюционной теории, в том числе в трудах Дарвина. Анализ материала по одомашнированным животным и растениям привел его к однозначному выводу, что наиболее значительные изменения не зависят ни от внешних факторов, ни от гибридизации. Он не видел оснований принять искусственный отбор за ведущий фактор образования пород и сортов. Искусственный отбор способен дошлифовать уже возникшую исходную форму, однако основой для него служили крупные, внезапные, скачками происходящие изменения, частично уродливые или болезненные, частично же вполне нормальные. «На выведенном ими высоком фундаменте здания собственно подбор построил только сравнительно небольшую башенку» (Данилевский, 1885, ч. I, с. 511). Суть отбора состоит лишь в сохранении уже имеющихся значительных изменений, происходящих в форме более или менее внезапных преобразований.

Среди приводимых Данилевским примеров внезапного появления новых форм: однолистная земляника А. Дюшена, обнаруженная в 1763 г., многочисленные случаи появления пирамидальных разновидностей кипариса, нитчатой и плакучей туи и т. д. Особое внимание он уделит работам селекционеров Ж.-Б. Ван-Монса и Декана, которым удалось сразу получить довольно устойчивые разновидности культурных сортов груш из высеянных семян диких видов. Из приведенной Данилевским таблицы происхождения 144 сортов домашних груш следует, что 33 сорта были найдены сразу в готовом виде, причем хорошо известно, когда и в каком месте это произошло. О происхождении 30 старинных сортов ничего не известно. 18 сортов выведены Ван-Монсом путем методического подбора от резких уклонений, три сорта найдены в садах. Остальные 60 сортов выведены путем дополнительной селекции от уже имеющихся разновидностей культурных груш. Это свидетельствует о том,

что «нельзя сомневаться в той значительной роли, которую играют самопроизвольные, внезапные проявления в образовании пород» (там же, с. 411).

Немало примеров внезапного появления новых форм Данилевский извлек из трудов самого Дарвина. Здесь и традиционные ссылки на внезапное возникновение анконских и мошанских овец, скота ньята. Уродства, по мнению Данилевского, играли ведущую роль в происхождении многих пород собак (такса, мопс, легавая), голубей (дутьш, трубастый, якобинец, короткоклювый турман), рыб (китайская золотая рыбка, озерные и прудовые карпы), кур и уток (утки с крючковатым клювом, чернокожие и чернокостные куры), лошадей (арабская и английская породы) и т. д. Проведя сравнительный анализ отличий между породами, выведенными методическим отбором, и исходными отличиями между родоначальниками пород и их дикими предками, Данилевский пришел к выводу, что «главная доля в разнообразии пород должна быть приписана уродствам, наследственным болезням, крупным внезапным изменениям» (там же, с. 421). Так, например, породы лошадей обязаны своим происхождением не столько искусственному отбору, сколько тем коренным различиям, которыми характеризовались их разновидности еще до одомашнивания. Сравнивая изменчивость домашних и диких животных и растений, Данилевский отвергал довод о невозможности сохранения редко отклоняющихся форм в природе. Не находил он и оснований принять утверждение о постепенном возникновении крупных таксонов, поскольку появление каждого из них требовало такого числа согласованных мелких изменений, что вряд ли было возможно возникновение адаптированной формы. Здесь он добавил лишь единственный собственный пример: диск на голове реморы, с помощью которого она присасывается к днищу корабля, скалам, другим рыбам.

В конечном итоге, разобрав все прямые и косвенные доводы в пользу внезапного становления новых пород, новых типов организации и приспособления, Данилевский приходит к выводу, что такие события можно объяснить только разумной творческой силой. «Если эти изменения должны были происходить крупными скачками, то они не могли бы оказаться приуроченными к внешним условиям их бытия иначе, чем по определенному плану развития, имеющему в виду достижение определенной цели» (1885, ч. 2, с. 526). Он критиковал Дарвина за псевдотеологию, когда ищутся надуманные объяснения для доказательства адаптивности явно бесполезных и даже вредных признаков у животных и растений, а также случаев параллельного развития сходных структур у разных групп животных. Процесс развития, по мнению Данилевского, детерминируется внутренним законом, а не регулируется внешними обстоятельствами. В нем он усматривал не только целесообразность, но и целеполагание. Таким образом, он по существу возвращался к теологическому сальтационизму. Заменив статическую целесообразность динамической, Данилевский в качестве модели филогенеза предлагал онтогенез, «при котором в процессах, происходящих как бы во внешней для организма природе (в метаморфозе насекомых, в явлениях перемежаемости поколений и пр.), так и внутри яйца, или в материнской утробе, одни определенные формы переходят в другие, столь же определенные, и определенным образом дополняются и замещаются» (там же, с. 421). Вот почему идеи сальтационизма и неокатастрофизма составляли существенную часть воззрений Бэра и Данилевского, когда они пытались объяснить внезапное возникновение новых органов или типов.

Сто лет, прошедшие со времени появления двухтомника Данилевского, показали, что были неправы как апологеты Н. Я. Данилевского (Н. Н. Страхов, В. В. Розанов), так и его критики (К. А. Тимирязев, А. С. Фаминцын). И хотя его книга была забыта на несколько десятилетий, в разгар кризиса эволюционной теории в начале XX в. многие биологи, как будет показано в следующей главе, по существу приходили к тем же выводам.

Уничжительный приговор Ю. А. Филипченко и К. А. Тимирязева в адрес Данилевского был явно преждевременным. Критикуя его за неоригинальность телеологической трактовки эволюции, они не заметили его громадной работы по суммированию фактов, свидетельствовавших о возможности резких преобразований в процессах становления новых пород животных и сортов растений. Тем самым создавался арсенал доводов в пользу концепции, получившей уже в наши дни название «мгновенного» или «неоформогенного» видообразования. Стремление искать альтернативные пути градуальному объяснению видообразования — главная заслуга книги Данилевского. Спокойный анализ этой работы с позиций сегодняшнего дня был бы весьма своевременным и полезным.

Уже через несколько лет после выхода в свет «Происхождения видов» стала раздаваться критика дарвиновских представлений о ведущем значении в эволюции мелких и постепенных изменений. Одним из первых с такой критикой выступил знаменитый немецкий эмбриолог и сравнительный анатом Р. А. фон Кёлликер. Его статья «О дарвиновской теории творения», вышедшая в Германии в 1864 г., в том же году была перепечатана в журнале «Отечественные записки» (Кёлликер, 1864), но осталась практически незамеченной. Однако постепенно всё больше биологов и особенно палеонтологов склонялись в пользу внезапных, резких «перечеканок» как отдельных организмов, так и целых флор и фаун. Благодаря А. Виганду, О. Геру, К. Циттелю, О. М. И. Йекелю и особенно И. Вальтеру, труды которого около 20 раз издавались на русском языке, произошло возрождение идей катастрофизма уже в виде своеобразной эволюционной доктрины. Одной из наиболее оригинальных стала гипотеза гетерогенного размножения, выдвинутая в конце XIX в. ботаником С. И. Коржинским.

Справедливо считается, что она во многом предвосхитила мутационную концепцию Г. де Фриза, придавая каждому акту наследственной изменчивости (гетерогенезу) характер расо- или видообразования и объясняя всю эволюцию скачкообразной изменчивостью. Сам Коржинский не отрицал связи развиваемых им идей с трудами Кёлликера. Теория гетерогенезиса впервые была изложена Коржинским 2 января 1899 г. на заседании Физико-Химического отделения Академии наук. В том же году было опубликовано предварительное сообщение, содержащее ее краткий очерк (1899а), а затем и подробное изложение первой части задуманной работы (1899б). Краткое изложение своих взглядов Коржинский опубликовал и на немецком языке (Korschinsky, 1899). Позднее был переведен и основной текст (Korschinsky, 1901). Таким образом, с концепцией гетерогенезиса могли ознакомиться и зарубежные эволюционисты.

Суть ее, коротко говоря, состоит в том, что дарвиновские факторы — борьба за существование и естественный отбор — объявляются недостаточными для объяснения эволюции и на смену им предлагается гипотеза сальтационного возникновения новых видовых форм. К идеям такого рода Коржинский пришел не сразу,

хотя Тимирязев писал о его внезапном превращении из дарвиниста в антидарвиниста. Одним из источников его новых взглядов явился опыт исследования конкретных флор как исторических образований, опыт практического систематика. Им было сформулировано представление о виде как совокупности, состоящей из одной или нескольких рас. Говоря об изменчивости растений, Коржинский, предвосхищая понятие о генотипической и фенотипической изменчивости, выделил две ее категории: вариации — уклонения, происходящие независимо от среды в силу свойственной всем организмам тенденции к изменчивости, и модификации — уклонения, происходящие под прямым влиянием условий существования. Исследуя взаимоотношения видов растений, Коржинский придавал большое значение борьбе за существование, но вместе с тем подчеркивал, что учение о ней оставалось каким-то лишь теоретическим представлением, не имевшим реального воплощения, что побуждало его больше говорить о конкуренции видов, чем о внутривидовой конкуренции.

Коржинский так определял гетерогенезис: «Под именем гетерогенезиса (Spontane Variation, heterogene Zeugung Кёлликера, Heterogonismus Гартмана) я подразумеваю явление, которое состоит в том, что среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных. Вырастая, эти экземпляры сохраняют все свои особенности и передают их по наследству, давая таким образом начало особой расе» (1899б, с. 60). Заимствуя у Р. А. фон Кёлликера и термин «гетерогенез», и представление о внезапном возникновении новой формы в результате изменения зародышевых клеток организма, он утверждал, что его концепция «не отличается ни особой солидностью, ни убедительностью. Неудивительно поэтому, что эта теория не имеет никакого успеха и что даже в специальных руководствах и энциклопедиях мы далеко не всегда можем встретить о ней упоминания» (там же, с. 4). Устранению такой легковесности, по его мнению, должна способствовать обстоятельная сводка случаев, наблюдаемых главным образом у культивируемых человеком растений, внезапного появления и закрепления новых видовых форм, представленная Коржинским в опубликованной первой части работы. Многочисленность подобных фактов заставляет его прийти к утверждению, что «в этой сфере теория Дарвина не осветила нам явлений, которые остались столь же темными и неясными, как были прежде» (там же, с. 1); этот вопрос абсолютно игнорировали и большинство дарвинистов.

Констатируя наличие в эволюции скачкообразных изменений, Коржинский не просто восполнял пробелы в дарвиновской теории эволюции, но был намерен ее ниспровергнуть. Об этом можно судить по сформулированным им в предварительном сообщении семи пунктам, по которым «теория трансмутации» и «теория гетерогенезиса» резко расходятся. По ним можно представить, что помимо утверждения сальтационной гипотезы в его намерения входило показать, что «борьба за существование и связанный с нею отбор есть фактор, ограничивающий формы и пресекающий вариации, но ни в коем случае не содействующий получению новых форм. Это есть начало, враждебное эволюции» (1899а, с. 263). Должна была быть обоснована и мысль, что «приспособление, являющееся следствием борьбы за существование, совсем не есть синоним прогресса. Эволюцию организмов невозможно объяснить чисто механическим путем. Чтобы понять происхождение высших форм из низших, необходимо допустить существование в организмах особой тенденции прогресса, тесно связанной или тождественной с тенденцией изменчивости» (там же, с. 264).

Обоснование сальтационного характера развития живого было для Коржинского не самоцелью, а лишь частью задуманной им ревизии эволюционной теории. Преждевременная смерть помешала ему воплотить эти замыслы.

Влияние теории гетерогенезиса на последующее развитие эволюционной мысли не понять, если не принять во внимание различие, которое Коржинский проводит между «гетерогенными вариациями», возникающими внезапно и у отдельных особей, и «модификациями», характерными для множества организмов и находящимися в непосредственной зависимости от внешних условий. Гетерогенные вариации наследуются, модификации — нет. По сути дела, Коржинский формулирует таким образом представление о скачкообразной мутационной изменчивости. Не случайно на его наблюдения ссылался в своей «Мутационной теории» Г. де Фриз (De Vries, 1901, S. 50–51). Концепция Коржинского предвосхитила открытия генетиков, слилась с ними воедино — в этом и состоит главный ее исторический интерес.

Теория гетерогенезиса была подвергнута беспощадной, порою даже желчной критике со стороны К. А. Тимирязева, который даже взгляды Г. де Фриза считал более предпочтительными. Столь же категорично оценил ее В. И. Галиев: «Воззрение Коржинского, не обставленное пока никакими научными доводами, представляет собой пеструю смесь по существу неоригинальных идей с густой окраской субъективизма» (1900, с. 278). Иначе ее стали оценивать русские биологи немного позднее, когда угасло неприятие, связанное с личными мотивами. В частности Ю. А. Филипченко писал: «Работа Коржинского представляет выдающийся интерес, так как в ней совершенно ясно намечено всё то, что известно нам теперь о внезапных изменениях организмов, или мутациях, почему совершенно справедливо считать его наравне с де Фризом создателем мутационной теории, которая играет теперь столь важную роль во всех наших представлениях об изменчивости и эволюции организмов» (Филипченко, 1923, цит. по: 1977, с. 163). То, что эта оценка принадлежит генетику, вовсе не случайно. К сказанному следует добавить и то, что теория гетерогенезиса получила в общем сочувственный отклик тех биологов, которые были склонны противопоставлять дарвинизму теории сальтаций.

Таким образом, во второй половине XIX в. российские биологи предложили ряд оригинальных концепций в пользу сальтационного образования новых признаков, типов организации. Здесь было немало сторонников автогенетических и телеологических концепций. Поэтому Россия, как и Германия, которую тоже обычно именуют второй «родиной дарвинизма», уже в XIX в. с полным правом могла быть названа и «первой родиной антидарвинизма».

6.6. Кризис дарвинизма и его особенности в России

Выше уже отмечалось, что переоткрытие законов Г. Менделя на границе XX в. опровергло концепцию наследования приобретенных признаков, установив дискретный характер наследственной изменчивости, устранило возражение гипотезе естественного отбора о «заболачивающем» эффекте скрещивания. Объективно дарвинизм получил в менделизме мощного союзника, однако их взаимоотношения начались с острого столкновения, обусловленного несколькими причинами. В первых, экспериментальные методы генетики противопоставлялись спекуляциям

эволюционистов. Во-вторых, ее данные первоначально истолковывались с позиции неизменности генов и их независимости от воздействий внешней среды. В-третьих, эксперименты В. Иоганнсена (1903) показали бесплодность отбора в чистых линиях.

Антиселекционная позиция генетиков в первые два десятилетия ее развития усилила фронт недарвиновских концепций. К. М. Завадский (1973) писал даже о формировании генетического антидарвинизма, к которому причислял мутационизм (De Vries, 1901–1903; 1904), гибридогенез (Bateson, 1914; Lotsy, 1916) и преадапционизм (Cuénot, 1901). Произошло усиление и прежних недарвиновских концепций. Большой популярностью по-прежнему пользовался механоламаркизм, продолжались попытки экспериментально доказать наследование приобретенных свойств, воздействуя различными агентами на онтогенез. За наследование приобретаемых признаков в одних случаях принимался результат отбора в гетерозиготном материале, в других — отдельные мутантные формы, в третьих — длительные модификации. Многие опыты оказались просто невозпроизводимыми. Кризисное состояние эволюционизма вновь стимулировало распространение различного толка телеологических концепций эволюции, претендовавших на оригинальность: «творческая эволюция» А. Бергсона, ологенез Д. Роза, аристокенез Г. Ф. Осборна, аллогенез А. Лаббэ, апогенез Г. Л. Пржибрама и др. Произошло усиление сальтационизма и неокатастрофизма, подкреплявшегося данными экспериментальной генетики. Появились гипотезы о существовании трех- и четырехфазных циклов в истории всего органического мира и отдельных филогенетических ветвей (Э. Даккэ, Р. Ведекинд, К. Т. Бойрлен).

Все эти процессы так или иначе находили отражение в России, где активно переводились новейшие труды зарубежных биологов-эволюционистов, резко критиковавших дарвинизм и предлагавших альтернативные концепции эволюции. Особо усилился интерес к механоламаркизму и ламаркизму как главной альтернативе естественного отбора. С вековым опозданием на русском языке появился основной труд Ж.-Б. Ламарка «Философия зоологии» (Ламарк, 1911) в переводе С. В. Сапожникова. Редактором и автором вступительной статьи был доцент Московского университета В. П. Карпов. В том же году на русском языке в серии популярной естественной научной библиотеки, в выпуске которой активно участвовали видные биологи и методисты естествознания В. А. Вагнер и Б. Ф. Вериги, вышла первая книга о Ламарке и его учении. Это был перевод немецкого ламаркиста А. Вагнера (1911), и текст был открыто апологетическим.

Вскоре потоком хлынули научные, научно-популярные и околонучные биографии Ламарка, написанные российскими авторами и отражавшие остроту разгоревшейся дискуссии. В одних из них Ламарка резко критиковали за постулирование изначальной целесообразности живого и наследование приобретаемых признаков (Сафонов, 1930; Беляев, 1936). Другие, продолжая курс П. Ф. Лесгафта и В. В. Половцова, напротив, считали эти положения его заслугой или, по крайней мере, стремились доказать совместимость взглядов Ламарка с современной эволюционной теорией (Котс, 1914; Комаров, 1925). Не только К. А. Тимирязев, но и лидеры более молодого поколения российских ботаников И. П. Бородин и В. Л. Комаров продолжали рассматривать прямые воздействия внешней среды и наследование приобретенных признаков как важные дополнения к классическому дарвинизму.

Эти разногласия среди самих биологов продолжались до 1940-х гг. Так, в двухтомном издании «Философии зоологии» (1935–1937) редактором и автором биографического очерка был В. П. Карпов, а вступительные статьи написали президент АН СССР В. Л. Комаров к 1-му тому, а И. М. Поляков — ко 2-му. Появление двух вступительных статей к одному изданию объясняется глубоким расколом в биологическом сообществе СССР в 1920–1930-х гг. по проблеме наследования приобретаемых признаков. Комаров старался выпятить положительные стороны творчества Ламарка, допуская возможность наследования приобретенных признаков. Поляков же резко критиковал и самого Ламарка, и его многочисленных последователей. Далее мы покажем, что разногласия в научном сообществе благоприятствовали зарождению лысенковщины. Популярности идей ламаркизма в России способствовали многочисленные переиздания трудов Э. Геккеля. Начиная с 1902 г. вышло пять изданий книги «Мировые загадки», дважды были изданы «Чудеса жизни» (1905; 1908) и «Естественная история миротворения» (1908–1909; 1914).

В первое десятилетие XX в. усилились попытки внедрения эволюционной теории в учебный процесс средней школы. Общую биологию читали как отдельный курс в тех частных гимназиях и училищах, где педагогами были биологи, считавшие, что эволюционная теория должна стать завершением усвоения всей суммы естественнонаучных знаний. Однако постоянное «вмешательство церкви в школьное образование препятствовало развитию эволюционной теории в рамках школьной программы» (Самокиш, 2010, с. 651).

Как показал К. М. Завадский (1973), с переоткрытием законов Менделя и появлением мутационной теории Г. де Фриза в российском сообществе биологов-эволюционистов практически сразу возникли дискуссии в связи с поставленными под сомнение в опытах В. Иоганнсена (Johannsen, 1903) дарвиновскими представлениями о творческой роли естественного отбора. М. А. Мензбир (1902) первым среди ведущих российских биологов оценил мутационную теорию резко критически. По его мнению, все ее основные положения о существовании премутационных периодов, об отсутствии целесообразности в природе, о принципиальных различиях между видом и разновидностью, об исключительно элиминирующей функции отбора и т. д. являются голословными или подкреплены данными об изменчивости лишь одного, да к тому же еще плохо изученного вида. Поэтому он считал, что одностороннее и слабо обоснованное учение де Фриза нельзя даже сравнивать с монбланом фактов в теории Дарвина. Ботаникогеограф Н. И. Кузнецов (1906) доказывал, что систематик обычно наблюдает размытость границ между видами, что свидетельствует скорее в пользу градуализма Ч. Дарвина, чем новейших выводов генетиков. Встречающиеся же в природе мутантные формы, как правило, не могут стать родоначальниками новых видов, так как отменяются отбором. Даже генетик Ю. А. Филипченко (1915) считал, что мутации обеспечивают лишь регрессивную эволюцию, а поэтому теория У. Бэтсона оставляет открытым вопрос о причинах прогресса.

Однако далеко не все отзывы о мутационной теории были отрицательными. С положительной его оценкой выступил В. Л. Комаров (1901). Более того, получила поддержку идея о том, что «де Фриз в существенных чертах является дарвинистом» (Бёльше, 1905, с. 26). Положительно оценивали идеи де Фриза В. М. Шимкевич (1906) и первоначально К. А. Тимирязев (1910). В книге «Памяти Дарвина»

он писал, что существенная часть теории — естественный отбор — вполне сохраняется и у де Фриза, и уверял, что при внимательном рассмотрении теории Дарвина и де Фриза различия между ними исчезают, «так как слово “вид” применяется Де-Фризом совсем не в том смысле, как его применял Дарвин» (там же, с. 26). В том же духе затем высказывались и другие отечественные ботаники-дарвинисты Б. М. Козо-Полянский (1925), Н. И. Вавилов (1936). Впоследствии усиление критики дарвинизма с позиций мутационной теории побудило К. А. Тимирязева резко высказаться о законах Менделя, уверяя, что установленный Менделем частный случай доминирования одного из альтернативных признаков у гороха в первом поколении гибридов генетики возводят в основной закон наследственности, отрицая противоречащие ему случаи (Тимирязев, 1913).

Между тем стремительно шло распространение в России знаний о теории Менделя. В знакомстве российских биологов с новыми взглядами на наследственность важную роль сыграли переводы с немецкого языка фундаментальных сводок самого Гуго де Фриза (1910), а также первых немецких генетиков Э. Баура (1913) и К. Э. Корренса (1913). В 1912 г. научная общественность России смогла познакомиться и с первым переводом мутационной теории (де Фриз, 1912) и исследованиями гибридов Г. Менделя (1910; 1912). В 1913 г. Ю. А. Филипченко впервые прочитал в России курс по генетике, а через два года опубликовал книгу по изменчивости и ее роли в эволюции (Филипченко, 1915). Годом раньше Е. А. Богданов (1914) напечатал первую фундаментальную оригинальную сводку по генетике.

В усвоении новых идей особую роль играло Бюро по прикладной ботанике Министерства земледелия, возглавлявшееся Р. Э. Регелем. Он одним из первых в России попытался синтезировать данные экспериментальной генетики и дарвинизма (Завадский, 1973; Аверьянова, 1975). Для него эволюция была «результатом гетерогенезиса и скрещивания гетерогенно возникших форм, а также последующего естественного отбора форм, наиболее приспособленных в борьбе за существование» (Регель, 1912, с. 507). Регель пытался представить главные этапы внутривидовых преобразований, начиная от появления мутаций как первичного творческого стимула, с последующими ее рекомбинациями под контролем естественного отбора вплоть до образования разнообразных бионтов как рас, приспособленных к «локальным местообитаниям». Различия между ними нередко оказываются столь значительными, что скрещивание становится невозможным и возникают обособленные виды.

Основой для подобных выводов служили организованные Регелем процессы изучения изменчивости местных сортов, анализ их состава и приспособленности к местным условиям произрастания. Огромное значение для понимания внутривидовой эволюции и формирования микросистематики растений имели идеи Регеля о популяционной структуре вида, выделение им «формационного вида» как генетически обусловленных форм в одном и том же локальном местообитании, группировки их в ботанико-географические расы, а далее в «географические виды», которые в свою очередь составляют линнеевские виды. Описывая последовательность микроэволюционных преобразований, приводящих к видообразованию, Регель показал возможность симпатрического видообразования под действием отбора. Он много сделал для развертывания исследований генетического разнообразия культурных растений, положил начало систематическому пополнению коллекций

образцов культурных растений, высеваю их на опытных участках в разных районах Российской империи с целью выделения наследственных и ненаследственных признаков. Собранная им коллекция ячменя к 1916 г. насчитывала 2989 образцов и 677 чистых линий. Как показали А. А. Федотова и Н. П. Гончаров (2014), именно Регель заложил основы программы синтеза селекции, растениеводства, генетики и дарвинизма, реализованной его преемником Н. И. Вавиловым.

Практическая направленность этих трудов, построенных на экспериментальных данных, а не на спекуляциях, вела к росту популярности неodarвинизма, в том числе и идей А. Вейсмана о «всемогуществе естественного отбора». Отныне вейсманизм стал для одних российских эволюционистов символом современного дарвинизма, а для других стимулом для отказа от его стержня — теории естественного отбора. Именно последнее и побудило многих причислять мутационизм к числу антидарвиновских концепций.

В то же время дарвиновский юбилей 1909 г. в России показал, что кризис здесь не носил столь острый характер, как в англоамериканском или немецком языковых пространствах. Было немало биологов разных поколений и разных специальностей, выступавших в защиту дарвинизма. В феврале 1909 г. во многих университетах, институтах и научных обществах России состоялись научные заседания, посвященные Ч. Дарвину. Главное научное учреждение страны, Императорская академия наук приняла активное участие в праздновании этого юбилея (Манойленко, 2009; Самокиш, 2009). В апреле 1909 г. на заседании Физико-Математического отделения Академии наук академик В. В. Заленский зачитал текст приветственного адреса Кембриджскому университету. Представителями от Академии наук на юбилейные торжества были избраны ботаник И. П. Бородин и зоолог В. В. Заленский. Дань уважения памяти Чарльза Дарвина была выражена также актом избрания его сына, ботаника-физиолога Фрэнсиса Дарвина иностранным членом-корреспондентом Академии наук в Петербурге. Инициатива представления к избранию принадлежала лидеру российских ботаников И. П. Бородину. Примеру Императорской академии наук последовали и многие университеты и научные общества России, командировавшие в Кембридж своих представителей или приславшие поздравления. На торжествах в Кембридже в июне 1909 г. из России присутствовали: Н. И. Кузнецов, представлявший Дерптский (Юрьевский) университет; Ф. Элфвинг (Fredrik Elfving), представлявший Гельсингфорский Александровский университет; К. А. Тимирязев, представлявший Московский университет и Московское общество испытателей природы; В. М. Шимкевич, представлявший Петербургский университет. С официальным приветствием от имени России и Франции выступил лауреат Нобелевской премии И. И. Мечников.

В отличие от них университет Св. Владимира в Киеве отказался участвовать в юбилейных мероприятиях по ряду соображений религиозного, научного, социально-политического, идеологического и нравственного порядка. Поводом для этого стало письмо профессора богословия, протоиерея П. Я. Светлова в Ученый совет университета, в котором говорилось, что «на нашей русской почве... юбилейное чествование Дарвина... оказалось бы не праздником науки, а торжеством неверия над христианской верой с политической подкладкой, хотя мнимым дешевым торжеством, но всё же в высшей степени соблазнительным для верующего» (цит. по: Манойленко, 2009, с. 106).

Однако это мнение контрастировало с настроением большинства сообщества российских биологов. В своих воспоминаниях Мечников подчеркнул: «Открытие естественного подбора дало прочную точку опоры, на которой уже построено много новых истин и немаловажных приложений...» И далее: «Отсюда ясен тот всеобщий энтузиазм, выразившийся в чествовании Дарвина в Кэмбридже» (Мечников, 1946, с. 127).

К юбилею Дарвина вышли два собрания сочинений его трудов. Издательство Ю. Лепковского выпустило первое и единственное восьмитомное издание «Иллюстрированное собрание сочинений Ч. Дарвина» (1907–1909), снабженное прекрасными портретами ученого, а также некоторыми фотографиями мест, где он учился, жил и работал в Кембридже, Дауне, Лондоне и др. В подготовке и переводе отдельных томов участвовали мэтры российской биологии — И. М. Сеченов, П. П. Сушкин, К. А. Тимирязев и др. В 1909 г. под редакцией В. В. Биттнера в качестве бесплатного приложения к «Вестнику знания» под общим названием «Собрание сочинений Чарльза Дарвина» отдельными выпусками также начали выходить иллюстрированные тома трудов Дарвина в переводе А. А. Николаева (6-й том переведен Э. А. Серебряковым, 4-й, 5-й и 6-й тома вышли как приложение к «Неделе вестника знания»). Всего увидело свет 14 выпусков, причем первые 3 тома вышли в серии «Библиотека систематического знания». Был опубликован сборник «Памяти Дарвина» (1910), в котором участвовали И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, М. А. Мензбир, И. П. Павлов, Н. А. Умов и М. М. Ковалевский.

К юбилею оказались приурочены исследования Н. В. Цингера о видообразовании с помощью естественного отбора и первый вариант теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова, на которых мы подробнее остановимся в следующей главе, книга И. И. Мечникова «Этюды оптимизма», а также публикации зоологов А. А. Остроумова и А. М. Никольского, ботаника В. И. Талиева и др. Например, профессор Харьковского университета, зоолог А. М. Никольский (1909) выступил против утверждений об устарелости дарвинизма. С ним солидаризировался его коллега по университету ботаник В. И. Талиев (1910), который писал, что все попытки объявить дарвинизм устаревшим и сдать его в архив оказались безуспешны.

В то же время историк биологии и популяризатор науки В. В. Лункевич (1910, с. 133) в политических терминах констатировал многообразие форм наступления на дарвинизм в год юбилея. По его словам, оно ведется со всех сторон: и справа («реакция»), и слева («новаторы»), и сверху («академические высоты»), и снизу («вульгаризирующие популяризаторы»). Особенно яркой и активной фигурой среди них, по В. В. Лункевичу, был бывший ректор Императорского Московского университета А. А. Тихомиров, опубликовавший десятки научно-популярных и пропагандистских книжек и брошюр (1907; 1909; 1910; 1911; 1912; 1914 и др.). В молодости он был сторонником дарвинизма, а теперь настойчиво призывал к его упразднению за противоречия Священному Писанию, обвиняя современную науку и искусство в насаждении материализма и атеизма, неизбежно ведущих, по его мнению, к лжи и безнравственности.

В целом эта позиция была созвучна постреволюционным настроениям в правящих и клерикальных кругах, но явно вызвала отторжение у научного сообщества. Вскоре из-за политики министра народного просвещения Л. А. Кассо Московский университет покинула большая группа профессоров, в том числе один

из патриархов дарвинизма в России М. А. Мензбир, занимавший пост товарища ректора. Вместе с ним из университета ушли видные эволюционисты В. И. Вернадский, Н. К. Кольцов, Я. В. Самойлов, К. А. Тимирязев (Наука... 2003). Тем не менее позиции дарвинизма в Московском университете не были поколеблены. Кафедру Мензбира занял его ученик А. Н. Северцов. Дарвинисты во главе с В. М. Шимкевичем доминировали в столичном университете в Санкт-Петербурге и Императорской академии наук. Юбилей однозначно показал, что в недрах российского научного сообщества формируются новые подходы к ключевым проблемам дарвинизма — экспериментальному изучению борьбы за существование и естественного отбора, структуре вида и видообразования, путей и закономерностей макроэволюции. Их разработка началась незадолго до Первой мировой войны и возобновилась вскоре после завершения Гражданской, но уже в совершенно новых социально-политических условиях, оказавших в конечном счете негативное влияние на развитие эволюционно-биологических исследований (Советско-германские... 2001). Пагубность их воздействия на развитие эволюционного синтеза в русскоязычном сообществе биологов проявилась далеко не сразу. Первоначально же дискуссия сконцентрировалась на проблеме «дарвинизма и марксизма», в которой успел принять участие патриарх отечественного дарвинизма К. А. Тимирязев (1917). Его мнение об идентичности марксизма и дарвинизма звучало авторитетно для многих поколений российских биологов. Перефразируя слова советского поэта В. В. Маяковского, можно сказать, что отечественные эволюционисты изучали дарвинизм не по Дарвину, а по Тимирязеву. Это впоследствии сказалось в дискуссиях по лысенкоизму.

КРИЗИС ОБЩЕСТВА И ПУТИ СИНТЕЗА ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА С НОВЕЙШИМИ ОТРАСЛЯМИ БИОЛОГИИ

7.1. Социально-культурный контекст развития эволюционной теории в период формирования предпосылок для нового эволюционного синтеза: 1920–1930-е гг.

Биология в целом и эволюционная теория в частности в полной мере испытали пагубное влияние сталинской диктатуры. С конца 1920-х гг. неоднократно проходили кампании, призванные поставить под партийный контроль эволюционные исследования. В этих кампаниях многие крупные эволюционисты были отстранены от преподавательской работы, арестованы и погибли в тюрьмах и лагерях. Вместе с ними репрессиям подвергались их сотрудники и ученики, закрывались руководимые ими лаборатории, кафедры, институты (см. подробнее: Колчинский, 1999). Запрещались целые области биологии, взамен которых внедрялись «мичуринская генетика», «советский творческий дарвинизм», «павловская физиология», «агробиология» и т. д. В течение многих лет советские биологи должны были вести тяжелую борьбу с лысенкоистами (Medvedev, 1969; Резник, 1983; Сойфер, 1993; 2012). Тем не менее существовал ряд социальных и научных факторов, способствовавших развитию эволюционных исследований в СССР вплоть до августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г., которые необходимо учитывать при анализе формирования предпосылок для создания эволюционного синтеза в конце 1930-х — середине 1940-х гг.

Первые 12–15 лет после революции оказались даже благоприятными для институционализации эволюционной биологии, которая в дореволюционной России опиралась на сеть научно-исследовательских и образовательных учреждений, связанных с изучением проявлений жизни и распространением полученных знаний. Несмотря на разную ведомственную принадлежность, всё это многообразие музеев, садов, лабораторий, станций, бюро, институтов, курсов, вузов, академий и т. д. функционировало как единое целое, связанное не только общностью интересов, программ, проектов, но и одними и теми же исследователями (Летопись... 2007). Подавляющее большинство биологов одновременно работали в разных научных учреждениях и вузах, обеспечивая постоянный обмен новыми идеями, методами, концепциями. Во многих университетских городах Российской империи и особенно в ее столице имелись научно-образовательные биологические учреждения, которые были частью мировой науки. Российские ученые, как правило, готовившие магистерские и докторские диссертации в различных странах Западной Европы, проходившие стажировку в ведущих ее лабораториях, знаменитых университетах, сохраняли тесные научные контакты со своими зарубежными учителями и коллегами. Однако крупные социально-политические и экономические катаклизмы, вызванные Первой мировой войной, революционными событиями 1917 г., Гражданской войной и установлением тоталитарного режима, прервали нормальный ход развития биологии. Биология оказалась одним из главных полигонов, где испытывались методы советизации и диалектизации науки с попытками создать некие варианты

«пролетарской», «диалектико-материалистической» и советской биологии, сопровождаемые запретами целых научных направлений и отраслей знания (Колчинский, Орлов, 1990).

Тем не менее при всех различиях мировоззренческого, идейно-политического и морального характера ученых и большевиков объединяло общее отношение к науке. Обе стороны верили в социальный прогресс, достижимый при помощи науки и техники. Всячески приветствуя науку, обращенную к практике, большевики поощряли и движение научного сообщества в этом направлении. Однако власть не довольствовалась согласием ученых на сотрудничество, их признанием практической направленности науки и декларациями о преданности народу и национальным интересам. Ученые должны были стать частью общегосударственного аппарата, способствовать быстрой модернизации страны и ускоренному социалистическому строительству (За «железным»... 2002).

Этими целями объяснялась постоянная активная реорганизация сети научных учреждений в первые десятилетия советской власти. Власть стремились включить научное сообщество в советскую структуру, встав на путь ликвидации независимых научных учреждений, вузов, обществ, периодических журналов, издательств. Арестами и обысками будущих корифеев советской биологии, например В. И. Вернадского, А. А. Ухтомского, К. М. Дерюгина, власть учила научную интеллигенцию быть лояльной по отношению к режиму и его идеологии. В то же время вожди коммунизма, инициировавшие структурные и институциональные перестройки в науке с целью ее всеобщей «советизации», нуждались в ученых. Уже в 1923 г. была проведена реформа сельскохозяйственных опытных учреждений, призванная усилить практическую отдачу научных исследований и отделить прикладную науку от фундаментальной, сконцентрировать последнюю в элитных и хорошо финансируемых учреждениях. В годы нэпа практически всем крупным биологам независимо от их происхождения и политических взглядов предоставили возможность не только продолжать научную деятельность, но и руководить лабораториями, кафедрами, институтами, готовить научные кадры. У научной интеллигенции, издавна считавшей, что царское правительство практически игнорировало нужды науки, были основания полагать, что большевики создавали обстановку, стимулировавшую научные исследования, привлечение к ним талантливой молодежи.

Сразу после революции 1917 г. обозначился рост научных учреждений, занимавшихся естественнонаучными фундаментальными и прикладными проблемами биологии, в том числе и имевшими прямое отношение к эволюционной теории. В Москве в Наркомздраве были учреждены Институт экспериментальной биологии (1917), Институт физики и биофизики (1919), а в Наркомпросе — Биологический институт им. К. А. Тимирязева (1923). Практически в каждом университете создаются биологические научно-исследовательские институты.

Научному сообществу удалось убедить советское правительство в необходимости создания сети биологических институтов, кафедр, журналов, во главе которых, как правило, ставились крупные эволюционисты, например А. А. Борисяк, Н. И. Вавилов, Б. А. Келлер, Н. К. Кольцов, В. Л. Комаров, Г. А. Надсон, Л. А. Орбели, А. А. Сапегин, А. Н. Северцов, Ю. А. Филипченко, И. И. Шмальгаузен. Это создавало благоприятные условия для институционализации эволюционных исследований в необычайно широких масштабах.

После окончания Гражданской войны бурный рост демонстрировали академические учреждения (Летопись... 2007). В первое десятилетие советской власти в недрах Комиссии по изучению производительных сил России, возглавляемой В. И. Вернадским, возникли отделы: животноводства, по исследованию Севера, промышленно-географический, сапропелевый, изучения живого вещества, а также Бюро по евгенике и генетике, Почвенный институт им. В. В. Докучаева, Биогехимическая лаборатория. По предложению В. Л. Комарова в РАН была создана Комиссия по экспериментальной биологии (1923), в которую входили И. П. Бородин, Д. Н. Насонов, И. П. Павлов, В. И. Палладин, А. Н. Северцов, В. М. Шимкевич, Н. И. Вавилов, Ю. А. Филипченко и др. Они положили начало созданию организационной базы для научных исследований советских биологов.

Следующая волна реорганизации академических учреждений связана с годом «великого перелома» и созданием широкой сети научно-исследовательских институтов. В АН СССР, признанной к тому времени высшим научным учреждением страны, на базе прежних музеев, комиссий и лабораторий стали создаваться самостоятельные институты. В 1929 была создана Биологическая группа АН СССР, переименованная в 1932 г. в Биологическую ассоциацию. В ее состав входили институты (Ботанический, Зоологический, Физиологический, Сапропелевый, Палеозоологический, Институт генетики), а также лаборатории (микробиологическая, эволюционная, морфологии, биохимии и физиологии животных, биохимии и физиологии растений, зоогеографии, прикладной зоологии, экспериментальной зоологии и морфологии животных), многие из которых впоследствии также стали институтами. В связи с переездом Президиума АН СССР большинство биологических институтов было переведено в Москву.

Решительные преобразования претерпела в эти годы сельскохозяйственная наука. На базе Ученого комитета Министерства земледелия был создан Сельскохозяйственный ученый комитет, возглавляемый В. И. Вернадским, а впоследствии Н. М. Тулайковым. Существовавшие ранее бюро были переименованы в отделы: земледелия и почвоведения; бактериологии; прикладной ботаники; частного растениеводства; садоводства и огородничества; микологии и фитопатологии; зоотехнии; рыбоводства, рыболовства и промысловых животных; прикладной зоологии и энтомологии; организации опытного дела; лесной; пчеловодства и шелководства; и др. В 1922 г. Сельскохозяйственный ученый комитет был преобразован в многоотраслевой Государственный институт опытной агрономии (ГИОА), директором которого стал Н. И. Вавилов. Тем самым были реализованы планы по созданию Института опытной агрономии, разрабатывавшиеся с начала XX в. (Гончаров, 2012).

На базе ГИОА в 1929 г. была создана ВАСХНИЛ, первым президентом которой был также Н. И. Вавилов. Он же возглавил Всесоюзный институт растениеводства, ставший одним из главных центров исследований в области генетики, экологии, микросистематики и селекции. В 1928 г. был основан Генетико-селекционный институт в Одессе.

Таким образом, сложившаяся в конце XIX — начале XX в. в сельскохозяйственном ведомстве система научных учреждений стала основой организации сельскохозяйственной науки в СССР. Структуры дореволюционных учреждений стали базовыми для новых институтов — ВИРА, ВИЗРА, Института лесного хозяйства, ГосНИОРХа — или вошли в них в качестве лабораторий, бюро, отделов, опытных

и селекционных станций и т.д. Во многих из этих учреждений велись и фундаментальные исследования. Развитию сельскохозяйственной науки способствовала и реорганизация различных высших сельскохозяйственных курсов в институты: Стебутовский институт сельского хозяйства и лесоводства, Каменноостровский сельскохозяйственный институт, Петроградский агрономический институт; Московская сельскохозяйственная академия и др.

В 1918–1931 гг. Институт экспериментальной медицины (ИЭМ) существенно расширил сферу научных исследований и стал ведущим учреждением страны в области теоретической биологии и медицины. В 1932 г. его сделали Всесоюзным (ВИЭМ) и перевели в Москву, а в Ленинграде остался филиал института. В 1944 г. на базе ВИЭМ была создана Академия медицинских наук СССР (АМН). За время существования ИЭМ из его отделов выросли Институт вакцин и сывороток, Институт гриппа, Институт мозга человека и др. Сотрудники ИЭМ приняли участие в создании Института эпидемиологии и микробиологии им. Л. Пастера и Государственного рентгенологического, радиологического и ракового института.

Наряду с организацией самостоятельных институтов новое развитие получила вузовская наука. В ведущих вузах страны формируются кафедры, лаборатории и институты, разрабатывающие проблемы как самой эволюционной теории, так и тесно связанных с ней биологических дисциплин. Особо важные исследования по проблемам эволюционной теории велись на кафедре экспериментальной биологии (1918), кафедре генетики (1930), кафедре дарвинизма (1936) и в лаборатории экологии (1931) Московского государственного университета, а также в лаборатории генетики и экспериментальной зоологии (1918) и в Петергофском биологическом институте (1920) Петроградского университета, на биологических кафедрах Киевского и Харьковского университетов. Уже к концу 1930-х гг. в нашей стране не было таких отраслей биологии, имеющих прямое отношение к эволюционной теории, которые не разрабатывались бы в научно-исследовательских институтах и вузах страны. К 1930-м гг. сформировались современные структуры главных университетов страны, где были созданы самостоятельные биологические факультеты.

Расширялась и география научно-исследовательских учреждений. В разных регионах страны создаются базы и филиалы АН СССР, в которых также ведутся исследования в области биологии.

Следует сказать, что большинство новых институтов создавалось по инициативе ученых, которые разрабатывали проекты организации многих из них еще до 1917 г. Создание сети небольших институтов, комиссий, бюро и лабораторий обеспечивало быстрое развитие науки благодаря множественным источникам финансирования. Мощный интеллектуальный потенциал отечественной науки, созданный в предреволюционные десятилетия, оказался востребованным только в 1920-е гг. Большевики покровительствовали прикладным исследованиям, которые они забирали из ведения политизированных вузов и реорганизовывали под наблюдением ВСНХ. Аналогичная политика Наркомздрава и Наркомзема в области медицины и сельского хозяйства вела к оживлению исследований. Но «буржуазные» ученые должны были воздерживаться от политической деятельности, а некоторых даже отстранили от преподавательской работы, чтобы ограничить их влияние на молодежь.

Дарвинизм был определен как обязательный предмет среднего и высшего образования. Эволюционная теория, названная классиками марксизма его естествен-

нонаучной основой, казалась очень важной для создания официальной идеологии. Практически каждая статья, посвященная преподаванию эволюционной теории, начиналась словами о ее значении для формирования материалистического мировоззрения (Самокиш, 2010), а в 1918 г. были предприняты попытки создать школьные и университетские программы, в которых эволюционная теория сделалась отдельным курсом. В их составлении активно участвовали один из ведущих российских дарвинистов, ректор Петроградского университета В. М. Шимкевич и ведущий методист Б. Е. Райков, будущий крупный историк эволюционной теории. Создание такой программы оказалось делом непростым, вызвав жесткие дискуссии, а впоследствии и репрессии.

Ходило множество разных учебников и учебных пособий, авторы которых порой имели смутные представления об эволюционной теории. В течение нескольких лет были популярны учебники методиста Ф. Ф. Дучинского. Один из них: «Эволюционное учение. Рабочая книга для школы» — в течение двух лет, 1927–1929 гг., переиздавался 6 раз, а потом исчез. Возможно, из-за того, что его автор понимал дарвинизм шире, чем только учение о естественном отборе, включая в него принципы ламаркизма, мутационизма и других концепций эволюции. В 1923–1934 гг. выдержала 14 изданий книга М. А. Бубликова «Биологические беседы. Научно-популярные очерки общей биологии», хорошо иллюстрированная и предназначенная сразу и для начальной, и для средней школы. Только с 1933 г. в соответствии с постановлением ЦК ВКП(б) об издании стабильных учебников эволюционное учение в школе преподавалось по учебнику М. М. Беляева (1933) в течение 6 лет. В 1939 г. этот предмет был назван дарвинизмом. В университетах же преподавание велось по нескольким учебным пособиям, в том числе и переводным. Кроме того эволюционная идея должна была пронизывать все курсы биологических дисциплин и учебники по марксистской философии. Был налажен выпуск новых биологических журналов «Биологические науки», «Успехи биологических наук» и др., уделявших большое внимание проблемам эволюции. Эволюционная проблематика занимала видное место и в периодических изданиях, основанных в 1920-х гг. для пропаганды марксистской философии.

Плодотворная исследовательская работа в области эволюционной теории была обеспечена также эффективной системой научной информации, что было связано с созданием многих журналов общепрофильного биологического профиля. В них публиковались оригинальные работы и обзоры как советских, так и зарубежных биологов-эволюционистов. До 1948 г. постоянно переводили на русский язык и публиковали книги ведущих зарубежных генетиков и эволюционистов из разных стран Западной Европы и США: П. Каммерера, В. Л. Йоганнсена, Г. де Бира, А. Дорна, М. Неймайра, К. Циттеля, Ш. Депенере, Г. де Фриза, Т. Г. Моргана, Л. Плате, Р. Б. Гольдшмидта, Дж. С. Хаксли, Дж. Г. Симпсона, Э. Майра.

Переиздавали труды многих эволюционистов XIX в., включая апостолов дарвинизма в XIX в.: А. Р. Уоллеса, Т. Г. Гексли, Э. Геккеля, Ж. Кювье, Дж. Джэда, Ф. Мюллера, А. Ф. Л. Вейсмана и К. А. Тимирязева. С 1935 г. начали публиковать «Собрание сочинений Ч. Дарвина» в 10 томах. В свою очередь многие советские биологи-эволюционисты печатались в ведущих зарубежных изданиях. За рубежом были изданы труды Л. С. Берга, Р. Л. Берг, Н. И. Вавилова, В. И. Вернадского, Г. Ф. Гаузе, В. А. Догеля, Н. П. Дубинина, С. Г. Навашина, А. И. Опарина, А. Н. Серверцова, А. Л. Тахтаджяна, И. И. Шмальгаузена. Тем самым они получили широкую

известность и, судя по обобщающим книгам зарубежных эволюционистов (Дж. Хаксли, Ф. Г. Добржанского, Дж. Л. Стеббинса, Дж. Б. С. Холдейна), оказали заметное влияние на эволюционно-биологические исследования в других странах.

В 1920–1930-х гг. текущая научная литература на главных европейских языках не только была доступна, но, как свидетельствовал Ф. Г. Добржанский, читалась в России более систематически, чем в США (Dobzhansky, 1980a, p. 241). В то время как многие западные биологи мало интересовались эволюцией, их коллеги в СССР, как правило, пытались связать результаты собственных исследований с эволюционной проблематикой. Благодаря этому интенсивно шло создание нового эволюционного синтеза.

Важным фактором прогресса эволюционных исследований в 1920-е гг. было сохранение достаточно тесных научных контактов с зарубежными коллегами. В длительные научные командировки в Германию, США и Францию выезжали В. В. Алпатов, В. И. Вернадский, Г. Д. Карпеченко, Е. М. Крепс, М. С. Навашин, Д. Н. Насонов, Л. А. Орбели. И. П. Павлов, П. П. Сушкин (Советско-германские... 2001). Только на Международном генетическом конгрессе в Берлине в 1927 г. присутствовали около пятидесяти советских генетиков. Правда, иногда из зарубежных командировок не возвращались: Ф. Г. Добржанский остался в США навсегда, а Н. В. Тимофеев-Ресовский работал в Германии до конца войны. В длительные научные командировки отправлялись и молодые биологи, получившие высшее образование после революции (И. И. Агол, А. Р. Жебрак, С. Г. Левит, В. Н. Слепков и др.) и изначально воспринимавшие философию марксизма как единственно верную. В эти годы многие крупные зарубежные генетики и палеонтологи (О. Абель, У. Бэтсон, Л. Долло, Дж. Б. С. Холдейн, В. Иогансен, Т. Г. Морган, Г. Ф. Осборн, А. Вудворд) были избраны иностранными членами АН СССР. Ряд иностранных ученых — Э. Баур, К. Бриджес, Д. Костов, Г. Дж. Мёллер, Ю. К. Э. Шаксель и др. — работали в СССР в течение долгого времени. Правда, некоторым из них пришлось срочно уехать во второй половине 1930-х гг. (Г. Дж. Мёллер), а другие, кто не успел это сделать, погибли в застенках (например, Э. С. Бауэр) или покончили жизнь самоубийством после долгих месяцев, проведенных в заключении (Ю. К. Э. Шаксель).

Существенно было и то, что широкие круги общественности интересовались проблемами эволюции. Показателем общественного заказа на эволюционистов может служить тот факт, что вскоре после Октябрьской революции многие отечественные и зарубежные эволюционисты были избраны членами Академии наук СССР, а В. Л. Комаров и Н. И. Вавилов возглавляли соответственно Академию наук СССР (1936–1945) и Академию сельскохозяйственных наук (1929–1935). Большие средства тратились на организацию и финансирование экспедиций в различные регионы СССР и в другие страны. Только Н. И. Вавилов в эти годы посетил около сорока стран. Такое привилегированное положение эволюционной теории имело исторические корни, о которых мы говорили в предшествующей главе. Помимо национальных традиций научного сообщества России важную роль играли оценки западных социал-демократов, считавшихся теоретиками марксизма (Ф. Энгельс, К. Каутский, Э. Эвелинг и др.). Их статьи дважды издавались в сборнике «Дарвинизм и марксизм» (1923; 1925).

Вожди и идеологи Октябрьской революции (В. И. Ленин, Л. Д. Троцкий, Н. И. Бухарин) также верили, что дарвинизм поможет им в строительстве социа-

лизма. Желая заменить религию авторитетом науки, партия заботилась о благоприятных условиях для эволюционных исследований и их популяризации, не вмешиваясь сначала в сами эволюционные дискуссии, требуя от их участников лишь деклараций о том, что их концепции согласуются с диалектическим материализмом. Дарвинизм традиционно рассматривали как научную базу марксистского взгляда на общество. Из разнообразных высказываний К. Маркса о теории Дарвина, часть из которых явно свидетельствует о его симпатиях к недарвиновским концепциям, марксисты, как правило, использовали лишь его оценку «Происхождения видов» в письме к Ф. Энгельсу от 19 декабря 1860: «Эта книга дает естественноисторическую основу для наших взглядов» (Маркс, Энгельс, 1963, с. 101–102).

Власти СССР старались установить тесные связи с зарубежными марксистами. Среди них особое место занимал один из пионеров исследования антибиотиков, генетик и эволюционист Дж. Б. С. Холдейн. Будучи членом Коммунистической партии Англии, он написал книгу «Наука и марксизм», в которой значительное место отвел вопросу об использовании марксизма в современном дарвинизме (Фельдман, 1976, с. 46–55). Его книга «Факторы эволюции» была издана в СССР в 1932 г., фактически сразу после публикации в Англии. Холдейн был убежден, что марксизм особенно полезен при решении комплексных проблем, базирующихся на синтезе данных различных наук. Марксистских воззрений придерживался Г. Дж. Мёллер, который, работая в СССР, безуспешно пытался убедить И. В. Сталина в необходимости осуществлять евгенические мероприятия. В СССР эмигрировал и работал до конца Второй мировой войны крупный болгарский генетик, специалист по отдаленной гибридизации культурных растений Д. Костов.

Выполнение социального заказа на превращение биологии в естественнонаучную основу марксизма шло в условиях резкого противопоставления генетики учению о естественном отборе и оживления финалистических, ламаркистских и сальтационистских концепций. В посмертно изданной в 1922 г. книге «Исторический метод в биологии» патриарх российского дарвинизма К. А. Тимирязев со свойственной ему резкостью обрушился на все недарвиновские концепции эволюции, включая мутационную теорию и генетику. Сходство «революции», произведенной К. Марксом в общественных науках публикацией в 1859 г. труда «К критике политической экономии», с революцией в естествознании, связанной с выходом в том же году книги Ч. Дарвина «Происхождение видов», он усматривал прежде всего в объяснении общественной истории и биологической эволюции материалистическими факторами, в изгнании теологии и телеологии из социальных и естественных наук, в также в использовании актуализма (Тимирязев, 1917). Аналогии Тимирязев находил и в процессах выработки новых признаков организмов, и в изобретении орудий труда как форм приспособления живого и общества к внешним условиям существования. Сциентизм и прометейство Тимирязева были пронизаны непримиримостью к иным воззрениям. По мнению Тимирязева, в науке, в естествознании, а не в «пережитках позорно издыхающей буржуазной культуры, должна быть заложена основа идущей ей на смену культуры пролетарской — культуры будущего» (Тимирязев, 1925, с. 40). Многие советские ученые, пришедшие в науку после революции, воспринимали дарвинизм и его философию под влиянием этого труда.

Следуя установке вождей революции, с первыми докладами на тему «Дарвинизм и марксизм» в Научном обществе марксизма в Ленинграде выступили в 1922 г.

социолог Е. Г. А. Энгель и юрист Н. А. Гредескул. Пафос их выступления сводился к преувеличению аналогий, а иногда и к стиранию граней между дарвинизмом и марксизмом. Сущность теории Дарвина Гредескул усматривал в причинном объяснении целесообразности, в признании прогрессивного усложнения организмов и их взаимодействий с окружающей средой, в эктогенетическом характере эволюции. Он призывал к прямому переносу идей дарвинизма в социологию. Аналогичной позиции придерживались методист-популяризатор М. А. Бубликов и философ-пропагандист Г. А. Гурев, которые в борьбе за существование видели причину развития и органов животных («естественных технологий»), и производительных сил «искусственных технологий» (Бубликов, 1926; Гурев, 1924).

В учебнике «Эволюционное учение», выдержавшем несколько изданий, Ф. Ф. Дучинский заявил, что марксизм — продолжение дарвинизма, начиная с истории первобытного общества, где Дарвин закончил свои исследования. Вместе с тем он подчеркивал отличие результатов отбора в природе и в обществе, где «выживают часто не более талантливые, сильные, здоровые, а более изворотливые, хитрые, бесчестные» (Дучинский, 1928, с. 243). Другие марксисты (А. Н. Бартенев, Л. Боголепов, М. Попов-Подольский, В. Рожицын, В. Н. Сарабьянов и др.), столь же далекие от биологии, трактовали дарвинизм иначе — как чуждую диалектическому материализму метафизическую и градуалистическую концепцию. Дарвина критиковали также за абсолютизацию количественных изменений и случайности, за отрицание законов эволюции, за непонимание диалектики прогресса и регресса, за идеализм в трактовке происхождения человека и за скрытую телеологичность. Они призывали переработать дарвинизм на диалектико-материалистической основе. В качестве концепций, более соответствовавших марксизму, называли мутационную теорию Г. де Фриза, номогенез Л. С. Берга и механоламарксизм.

Характер дискуссии изменился, когда в середине 1925 г. в нее включились биологи, исходившие из основных положений опубликованной в 1925 г. рукописи Ф. Энгельса «Диалектика природы», разъясненных вскоре в большой статье «Энгельс и диалектика природы» главного редактора журнала «Под знаменем марксизма» А. М. Деборина. Его рассуждения о соответствии отдельных положений дарвинизма и марксизма (относительность целесообразности, всеобщность принципа причинности, единство структуры и функций, регрессивных и прогрессивных изменений, влияние организации на последующее развитие и т. д.), в том числе и его конечный вывод о необходимости преодолеть градуализм и переработать дарвинизм с позиций философии марксизма хорошо усвоили ученики Деборина в Институте красной профессуры. Однако этот вывод встретил резкое возражение ботаника Б. М. Козо-Полянского, который без оговорок принимал идентичность дарвинизма и диалектического материализма. Дарвин, вероятно, был бы удивлен, узнав, что он «всю великую мощь своего ума отдал созданию и пропаганде материалистической диалектики» и «сделал диалектику могучим орудием биологии» (Козо-Полянский, 1925, с. 39, 54). Перевод книги ученика Э. Геккеля, немецкого эмбриолога Ю. К. Э. Шакселя «Биологические теории и общественная жизнь» (1926), где он предлагал коммунистический вариант социал-дарвинизма, возможно, предопределил восприятие марксизма и дарвинизма у молодых советских биологов. В отличие от Козо-Полянского, физиолог Б. М. Завадовский (1925; 1926а) выступил против эпигонского отношения к дарвинизму и призвал дополнить его

рядом ламаркистских принципов, что закрепилось даже в курьезной опечатке «ламарксизм».

Уже к середине 1920 г. стало ясно, что вопрос об отношении дарвинизма и ламаркизма к марксизму разделяет биологов и философов на два лагеря; сторонники каждого старались доказать, что именно их взгляды соответствуют диалектическому материализму. Центрами этих дискуссий стали секция естественных и точных наук Комакадемии, Общество биологов-материалистов (ОБМ) в Москве и естественнонаучная секция Научного общества марксистов в Ленинграде. Дискуссия началась, когда биологи приступили к синтезу теории естественного отбора и генетики. Философское обоснование этого синтеза с позиций марксизма пытался дать А. С. Серебровский и его сотрудники — выпускники естественнонаучного отделения ИКП И. И. Агол и В. Н. Слепков, а также начинающий генетик Н. П. Дубинин. Не столько в эксперименте, сколько в цитатах из Энгельса они черпали аргументы в пользу того, что борьба за дарвинизм и за диалектический метод в эволюционной теории — звенья одной цепи, подчеркивая методологическую ценность высказываний Энгельса о диалектической трактовке Дарвином представлений о виде, необходимости, случайности, законе, факторе и т. д.

Наиболее последовательно эту линию проводил И. И. Агол, который предпринял первую попытку монографического анализа основных проблем эволюционной теории с позиции марксизма (Агол, 1927). Его основной тезис состоял в том, что теория Дарвина — не просто естественнонаучная концепция, но и философско-методологическая основа любого биологического исследования. Для него дарвиновская эволюция — единство противоречивых процессов: наследственности и изменчивости, необходимости и случайности. Он возражал против обвинений Дарвина в мальтузианстве. Сходной позиции придерживались Л. Я. Бляхер, М. Л. Левин, С. Г. Левит, М. М. Местергази, И. М. Поляков. Все они доказывали, что, выдвинув теорию естественного отбора, Дарвин объяснил причины эволюции, происхождение органической целесообразности и многообразие живых форм. Успех дарвинизма, по их мнению, был обусловлен материалистической трактовкой причин эволюции и раскрытием статистического характера причинности, относительного характера целесообразности живого. Дарвинизм они использовали для раскрытия диалектики случайного и необходимого, доказывая, что неопределенная наследственная изменчивость возникает закономерно под влиянием внешних и внутренних факторов, но она случайна по отношению к будущим адаптивным преобразованиям, которые направляет естественный отбор. Диалектичность концепции Дарвина состояла, по мнению этой группы авторов, в трактовке прерывистости и непрерывности в эволюции. Защищая Дарвина от обвинения в вульгарном эволюционизме, они пытались показать, что дарвиновское учение о видообразовании раскрывало, каким образом накопление мелких изменений ведет к возникновению нового качества. Они подчеркивали, что Дарвин понимал эволюцию как непрерывный процесс возникновения всё новых и новых форм и непрерывными у него были процессы дивергенции, ведущие к возрастанию сложности организмов и открывающие новые зоны существования жизни.

С подобными оценками дарвинизма были не согласны те из биологов и философов, которые считали именно свои антидарвиновские концепции эволюции бесспорной естественнонаучной основой марксизма. Б. М. Завадовский (19266) выступал против тех, кто не видит «естественное развитие дарвинизма», и призывал

к синтезу дарвинизма и ламаркизма, который станет важнейшей основой марксизма. Принципы механоламаркизма казались более очевидными и понятными широкому кругу биологов и философов, чем положения дарвинизма о причинах эволюции как сложном взаимодействии многих факторов, интегрируемом отбором. На страницах журнала «Под знаменем марксизма» появилась серия статей, авторы которых или прямо поддерживали ламаркизм, или также ратовали за его синтез с дарвинизмом. Так, В. Н. Слепков протестовал против разделения организма на генотип и фенотип, а отказ от принципа наследования приобретаемых признаков был для него в то время равносителен признанию телеологических, мистических принципов автогенеза (Слепков, 1925). Вскоре Слепков не только стал убежденным сторонником генетики, усматривавшим в ней последовательный диалектический материализм, но и разработал интересную научно-исследовательскую программу, оставшуюся, к сожалению, нереализованной из-за репрессий, которым он подвергся как принадлежащий к бухаринской школе (Ермолаев, 2004).

Ф. Ф. Дучинский также агитировал за синтез дарвинизма и ламаркизма. Отказ от наследования приобретаемых признаков, по его мнению, означал ревизию дарвинизма, после которой невозможно последовательное материалистическое объяснение эволюции, что потребует пересмотра и «самых основ марксизма» (Дучинский, 1926, с. 101, 106, 121). Гены представлялись ему какими-то таинственными существами, развивающимися по имманентным законам «совершенно независимо и обособленно от жизни организма». Сам спор дарвинистов и ламаркистов и возможность синтеза их положений был изображен как конкретизация основополагающего закона диалектического материализма о единстве и борьбе противоположностей — эктогенеза и автогенеза. По мнению орнитолога П. В. Серебровского (1927; 1928), в этот синтез следовало включить еще и ортогенез. Без этих добавлений дарвинизм был для него телеологической концепцией, так как в нем все признаки якобы считались полезными, и формообразующее воздействие среды игнорировалось. Ботаник и будущий президент АН СССР В. Л. Комаров, выступая в декабре 1928 г. на пленарном заседании НОМ, также уверял, что дарвинизм не дает ответа на вопрос о причинах возникновения полезных изменений под влиянием внешних воздействий.

В неприятии наследования приобретенных признаков ряд биологов, общественных деятелей и философов склонны были усматривать политические и классовые корни, якобы заставляющие противников механоламаркизма отрицать возможность воспитания всесторонне развитого человека из представителей рабочего класса и крестьянства. Будущий директор Института медико-генетических исследований С. Г. Левит (1927), критикуя учение о наследственной детерминированности болезней как мистическое, реакционное и буржуазное, уверял, что пролетариат уже давно стихийно признал возможность наследования приобретенных признаков, ибо в противном случае была бы не нужна вся профилактическая медицина и гигиенические мероприятия.

Вскоре в дискуссию между ламаркистами и генетиками-дарвинистами оказалась вовлечена Комакадемия. Начало дискуссии положили доклады Б. М. Завадовского (28 ноября 1925 г.)¹ и А. С. Серебровского (12 января 1926 г.)². Завадовский

¹ Архив РАН. Ф. 350. Оп. 2. Д. 48. Л. 1–63.

² Там же. Д. 112.

повторил свои доводы о необходимости синтеза дарвинизма и ламаркизма. Серебровский же отметил, что противопоставление теории Моргана–Менделя марксизму основано на недоразумении. Само противоречие марксизма современной науке могло свидетельствовать, по его мнению, только о неразработанности марксистского мировоззрения. Он полагал, что в таком случае надо исправлять не естествознание, а марксизм. Также прозвучали утверждения Серебровского о громадной хозяйственной значимости генетических исследований и его предложение о создании генофонда для воспроизводства талантливых людей. 27 мая 1926 г. с докладом «Проблема наследования влияния среды и эволюция» выступил Е. С. Смирнов, вызвав гневную отповедь со стороны А. С. Серебровского и С. С. Четверикова³. Далее прошла серия дискуссий, в которых, как правило, участвовали одни и те же лица. Особый интерес вызвали доклады М. М. Местергази (Местергази, 1927)⁴, М. В. Волоцкого⁵; стенограммы прений по поднятым в этих докладах вопросам были опубликованы в «Вестнике Комакадемии». Вопросы наследования приобретаемых признаков затрагивались также в докладах С. Г. Навашина, Г. Г. Щёголева, Ю. М. Вермеля, С. Г. Левита, С. Л. Соболя, М. Л. Левина, М. А. Гремяцкого, Г. Э. Корицкого.

В январе 1926 г. по поручению президиума Комакадемии О. Ю. Шмидт обратился с предложением к известному австрийскому механоламаркисту П. Каммереру приехать в СССР⁶. Во время его пребывания в Москве в мае 1926 г. было принято решение стимулировать создание для Каммерера специальной лаборатории в Комакадемии для экспериментальных работ по наследованию приобретаемых признаков. Каммерер принял приглашение, но 23 сентября 1926 г. покончил жизнь самоубийством после публикации статьи в журнале «Nature» о фальсификации результатов его исследования о наследственном увеличении пигментации на брачных мозолях жабы-повитухи. Его советские единомышленники постарались представить дело так, что Каммерер пал жертвой со стороны клерикалов и буржуазных ученых, не желавших простить ему приверженность материализму (Памяти проф. ... 1926). Более того, в некрологе по поводу смерти П. Каммерера в «Вестнике Комакадемии» утверждалось, что руководство Комакадемии якобы получило от некоего Четверикова открытку с поздравлением по поводу самоубийства Каммерера.

Через два года на экраны вышел фильм «Саламандра», снятый по сценарию А. В. Луначарского, бывшего тогда наркомом просвещения. В нем в форме политического детектива описывалась классовая подоплека спора о наследовании приобретаемых признаков, и гибель Каммерера изображали как результат заговора клерикалов, банкиров, фашистов и фальшивомонетчиков. Впоследствии, столкнувшись с резкой критикой этого фильма со стороны зарубежных и советских ученых, Луначарский признал, что он не слишком компетентен в биологии, но испытывал искреннюю симпатию к сторонникам идеи прямой зависимости животных форм от среды, что якобы позволит разрушить веру в существование наследственной аристократии (Луначарский, 1929, с. 4).

³ Там же. Д. 115. Л. 1–70.

⁴ Там же. Д. 93. Л. 1–68.

⁵ Там же. Д. 68. Л. 1–71.

⁶ Там же. Оп. 1. Д. 50. Л. 3–5.

Опыты Г. Дж. Мёллера по искусственному мутагенезу окончательно доказали, что обвинения генетиков в автогенезе и абсолютизации неизменности генов лишены оснований. Состоявшийся в 1927 г. Международный генетический конгресс в Берлине продемонстрировал, что проблема наследования приобретаемых признаков потеряла свою актуальность. Однако сторонники механоламаркистов в СССР не спешили менять свои теоретические взгляды. Соглашаясь с тем, что нет опытов, подтверждающих наследование приобретаемых признаков, они утверждали, что нет и опытов, окончательно опровергающих такое наследование.

Постепенно агрессивность приверженцев генетики по отношению к ламаркизму росла. Всё чаще основное внимание уделяли критике его философских основ, постулируя неизбежность перехода ламаркизма в теологию. Эту идею настойчиво пропагандировал И. И. Агол (1927), который уверял, что ламаркизм неизбежно телеологичен в объяснении процессов развития, признавая изначальную целесообразность реакций организма на воздействия внешней среды. По его мнению, за ширмой материалистических терминов в ламаркизме скрывается «большой идеалистический и виталистический заряд». А. С. Серебровский (1928) и его ученик Н. П. Дубинин (1929) главную заслугу дарвинизма и генетики в развитии диалектического материализма видели в обосновании принципа статистической детерминации эволюции живого. Ламаркисты же сводили эволюционный процесс, охватывающий популяции и виды, к физиологическим процессам отдельной особи, тогда как массовые явления несводимы к единичным, поскольку здесь действуют принципиально различные типы закономерностей: статистические и динамические.

К концу 1920-х гг. всё больше биологов и врачей, ранее симпатизировавших механоламаркизму, начали переходить на позицию дарвинизма как концепции, соответствовавшей марксизму. Начинала доминировать точка зрения, высказанная в редакционной статье вышедшего в 1929 г. первого номера журнала «Естествознание и марксизм». В ней именно теорию Дарвина признавали монолитной системой знаний, позволяющей решать сложные фундаментальные и практические проблемы, которые возникают в ходе социалистического строительства. Согласно этой статье, все остальные эволюционные концепции и прежде всего механоламаркизм должны быть удалены как идеологически вредные и научно несостоятельные. Статья соответствовала решениям Второго всесоюзного совещания марксистско-ленинских учреждений, состоявшегося 8–13 апреля 1929 г., которым по специальному постановлению ЦК ВКП(б) был придан директивный характер. Вскоре И. И. Аголу и его сторонникам поручили превратить современную биологию в марксистскую (Колчинский, 1999, с. 156–160).

Философ и популяризатор биологии М. М. Местергази (1930, с. 153) тогда же написал: «У ламаркизма всё в прошлом». Но прогнозы в науке редко сбываются, а в условиях тоталитарных режимов, где судьбу того или иного учения определяют вкусы и пристрастия политических деятелей, бессмысленны. Оказалось, что спор не только не завершён, но это лишь начало трагического противостояния ламаркизма и дарвинизма, в котором марксистскую философию будут активно использовать обе стороны для шельмования идейных противников и завоевания симпатии властей. Далее события в эволюционной теории и генетике в СССР стали в значительной степени определяться политическими и идеологическими факторами, о которых речь пойдет в последнем параграфе этой главы. Здесь же отметим, что

в сложившихся условиях противники дарвинизма вынуждены были выдавать свои взгляды за развитие учения естественного отбора. Особенно преуспел в этом позднее Т. Д. Лысенко, который добился, чтобы его андидарвиновские построения были объявлены «советским творческим дарвинизмом» и внедрены в учебные программы, включая философию⁷. Весьма популярной стала и идея о прекращении дискуссий путем широкого синтеза знаний о факторах и закономерностях эволюции.

7.2. Изучение генетических факторов микроэволюции

Выход из кризиса дарвинизма был возможен лишь при условии экспериментального изучения начальных этапов эволюции, что вело к формированию различных направлений, по которым шло экспериментальное и математическое изучение факторов и причин эволюции, обуславливающих адаптивные преобразования внутри вида. Для решения этой задачи в СССР интенсивно развивались исследования по генетике популяций, по естественному и искусственному мутагенезу, гибридизации, географии, борьбе за существование и естественному отбору, структуре вида и начальных этапов видообразования. Исследования в области фенотипики, экспериментальной эмбриологии и морфологии создавали базу для познания онтогенетических основ эволюционного процесса и закономерностей видообразования и макрофилогенеза.

В главе 5 говорилось, что критика дарвинизма уже в конце XIX в. заставила ученых разных стран обратиться к поиску доказательств эволюционной роли естественного отбора, систематическое изучение которого начали английские биометрики (У. В. Р. Уэлдон, Г. Бемпас, Э. Б. Паультон и др.). Они доказали избирательную элиминацию в природе под воздействием различных факторов среды. Однако их работы были подвернуты резкой критике со стороны генетиков, указавших на то, что опыты велись, как правило, на основе изучения непрерывной изменчивости, которая была ненаследственна и соответственно не имела эволюционного значения.

В числе последующих исследований естественного отбора особое место заняли опыты и наблюдения Н. В. Цингера (1909; 1913), который на торице, рыжике и погремках показал преобразующее действие отбора, ведущего к видообразованию. Классическими были признаны работы Цингера по изучению расообразования у большого погремка (*Alectorolophus major*). В пределах этого вида он обнаружил несколько рас, различающихся сроками созревания и связанными с ними признаками (форма роста, число междоузлий), а также признаками, обеспечивающими приспособление в качестве сорняка ржи (совпадение времени раскрытия коробочек семян со сроками уборки урожая ржи). Образование сезонных — раннецветущих и позднецветущих — рас Цингер объяснял разными направлениями отбора, в частности разными сроками скашивания лугов. Как обнаружил Цингер, вид погремка состоит

⁷ В своих заявлениях в 1930-х гг. Лысенко не раз упоминал, что до встречи с И. И. Презентом он учения Ч. Дарвина не знал. В устной истории сохранился даже анекдот об их первой встрече в Ленинграде в 1929 г. на Всесоюзной конференции по генетике, селекции и семеноводству. По рассказам, услышав от Презента совет внимательно почитать Дарвина, Лысенко спросил, присутствует ли Дарвин на конференции, так как он хотел бы лично поговорить с ним (Сойфер, 1993).

не из двух, а из нескольких рас, что является предпосылкой для его более широкой адаптивной радиации. Работы Цингера вошли в учебники в качестве удачного примера селекционистского объяснения причин и способов видообразования.

Р.Г. Бетнер (1917) продолжил работы Цингера и обратил внимание на то, что тонкие приспособления многих сорных растений (рыжики, шпергели, гречишные, плевелы) к посевам культурных форм обусловлены отбором, агентом которого является техническое совершенствование зерноочистительных машин. Наблюдениями над воробейником полевым (*Lithospermum arvense*) Бетнер полностью подтвердил выводы Цингера о способах адаптации рыжика (род *Camelina*) как сорняка культурных растений. При образовании форм *L. arvense*, засоряющих озимые и яровые посевы злаков, роль агента отбора сыграло свойство плодов воробейника оставлять на цветоложе при созревании один орешек. Оно является приспособлением, позволяющим сорному воробейнику сохраняться в составе культурных злаков, когда орешки оказываются примешанными к вымолоченному зерну. Аналогичные приспособления обнаружил А.Н. Сутулов (1914) у одного из видов гречишки, засоряющей посевы льна.

Исследования адаптивных преобразований, проведенные Цингером и его коллегами, по сути дела были первыми шагами на пути к синтезу дарвинизма с экологией. Эти исследования представляли собой реальные шаги в создании учения о микроэволюции, составившего ядро будущей СТЭ. Сложнее обстояло дело с объединением дарвинизма и генетики, хотя необходимость такого союза диктовалась всей логикой эволюционной теории, исходным постулатом которой было признание неопределенной изменчивости начальным фактором эволюции. Конфронтация между генетиками-экспериментаторами (Г. де Фризом, У. Бэтсоном и Я. Лотси) и представителями классического дарвинизма (А.Р. Уоллесом, М.А. Мензбиром, К.А. Тимирязевым и Э.Р. Ланкастером) определялась дискуссией в основном по одному вопросу: что является творческой силой эволюции — наследственная изменчивость (мутации, комбинации) или естественный отбор.

Тем не менее многие русские селекционеры и биологи уже в то время говорили о необходимости будущего синтеза. Так, цитолог и генетик Н.К. Кольцов писал: «Гены, менделирующие признаки, мутации, чистые линии и изогенные единицы — все эти понятия, являющиеся важными приобретениями последнего времени, ни в коем случае не противоречат основам теории Дарвина, а только пополняют и углубляют ее» (Кольцов, 1915, с. 1264). Примерно так же оценивал взаимоотношения мутационной теории и дарвинизма селекционер А.И. Стебут. По его мнению, их объединение давно назрело, во всяком случае в представлении селекционеров-садоводов (Стебут, 1911, с. 114–116). Его взгляды хорошо отражали позицию тех, кто работал с конкретным материалом по изменчивости и занимался реальными проблемами селекции культурных растений, пытаясь преодолеть коллизию между генетиками и дарвинистами.

Заведующий бюро прикладной ботаники Р.Э. Регель (1912; 1917) описал на материале культурных растений возможные процессы внутривидовых преобразований на основе объединения известных к тому времени данных по изменчивости с дарвинизмом. Поскольку прогрессивные мутации (т.е. вызывающие появление новых признаков), по мнению Регеля, наблюдаются редко, особое значение приобретают комбинаторика, в результате которой выявляется преимущество тех бионтов, «которые в силу своих биологических особенностей, свойственных данной ком-

бинации наследственных факторов, определяющих приспособленность этих форм, окажутся наиболее приспособленными к данным окружающим условиям» (1912, с. 494). При этом исход борьбы за существование может быть различным: при незначительных колебаниях условий среды устанавливается относительное равновесие форм, при резких — вытеснение одних форм другими. Далее Регель отмечал, что различие между выжившими формами (бионтами) может стать столь значительным, что наступает репродуктивная изоляция и тогда образуются самостоятельные виды. Таким образом, скрещивания и отбор комбинаций создают ту последовательность и постепенность видообразования и формирования адаптации, которые «так гениально обрисовал Дарвин» (там же, с. 495). Кроме того, он подчеркивал, что могущество естественного отбора было установлено Дарвином на основании обычных массовых наблюдений, и что именно в «результате (конкуренции при массовом отборе сохраняются лучше приспособленные к данным условиям» (там же, с. 520).

Спустя полтора десятилетия Сукачёв поставил опыты, на которых мы остановимся в следующем параграфе, подтвердившие мысль о межбиотипной борьбе за существование как причине дифференциации сортосмесей. Позднее в классической работе Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937a) был описан ход микроэволюции с участием тех факторов и причин эволюции и в той последовательности их действия, как об этом в общей форме писал Р. Э. Регель. Ему и другим отечественным селекционерам-эволюционистам, особенно Стебуту, удалось наметить односторонность мутационизма и гибридогенеза, демонстрируя, как рациональные моменты этих концепций (понятия мутационной и комбинаторной изменчивости) должны быть включены в дарвинистскую схему эволюции.

К фундаментальным работам, положившим начало синтезу генетики и дарвинизма, принадлежит статья С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926), в которой были указаны реальные пути сближения и взаимного обогащения генетики и дарвинизма. Она заложила теоретические основы генетики природных популяций и послужила программой для многих экспериментальных исследований, выполненных как в СССР, так и за рубежом. Четвериков в генетическом плане глубоко проанализировал такие фундаментальные проблемы, как вид, изоляция, взаимодействие мутагенеза и отбора, размах изменчивости природных популяций. Он предсказал, что природные популяции буквально насыщены разнообразными рецессивными мутациями, затрагивающими все признаки организма и представляющими собой неисчерпаемый материал для действия естественного отбора.

Четвериков показал также роль динамики численности и размера популяций в возникновении и сохранении геновариаций и подчеркнул большое значение стохастических процессов в изменении генетической структуры малочисленных популяций. Им выделены различные формы изоляции (географическая, экологическая, поведенческая, физиологическая) и показано, что в условиях непрерывного накопления геновариаций изоляция сама по себе становится причиной внутривидовой дифференциации.

Особенное внимание Четвериков уделял эволюционно-генетическим процессам в популяциях на границах ареала вида, где идет особенно интенсивная борьба за существование и возникают благоприятные возможности для сочетания стохастических и селективных процессов. При этом Четвериков главную творческую

роль в эволюции популяций отводил естественному отбору, который обеспечивает создание наиболее благоприятных комплексов генов, проверяя мутации в разных генетических средах.

Выдвинутое Четвериковым положение о высокой гетерозиготности природных популяций было подтверждено уже в конце 1920-х — первой половине 1930-х гг. многочисленными исследованиями его учеников и последователей на различных видах дрозофилы как у нас в стране (Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, Н. П. Дубинин, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов), так и за рубежом (Ф. Г. Добржанский с учениками в США и Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские в Германии). В итоге снималось одно из самых существенных возражений дарвинизму об отсутствии достаточного материала для действия естественного отбора. К концу 1930-х гг. исследования генетических процессов в природных популяциях достигли большого размаха, и современные генетико-эволюционные представления намного ближе к генетической школе Четверикова, чем к математической теории популяций, развитой англоязычными учеными. Под влиянием работ Четверикова и его последователей за рубежом сложилась американская школа генетиков-эволюционистов Ф. Г. Добржанского, о которой шла речь в главах 4 и 5, и генетика популяций в Германии, на исследованиях которой мы остановимся в следующей части.

Для изучения генетических основ эволюционного процесса большое значение имели также исследования хромосомных перестроек и их эволюционной роли, дробимости гена и геногеографии, проведенные в 1920-х гг. А. С. Серебровским и его сотрудниками. В условиях кризиса эволюционной теории Серебровский сразу встал на сторону тех, кто считал, что переоткрытие законов Менделя и хромосомная теория наследственности способствуют углублению и развитию дарвинизма. С первых публикаций по эволюционной теории он отстаивал идею необходимости всестороннего синтеза данных генетики с теорией естественного отбора (1924; 1926а). Главным объектом генетических исследований Серебровского были сельскохозяйственные животные и особенно куры. Но им были выполнены и классические работы по генетике дрозофилы.

Получив в 1922 г. от Г. Дж. Мёллера культуры с мутациями дрозофилы, Серебровский позднее обосновал положение о сложной структуре и делимости гена (1926б). Эта гипотеза вскоре была подтверждена при повторении опытов Мёллера о прямолинейной зависимости частоты мутаций от дозы облучения рентгеновскими лучами, когда Серебровский вместе с сотрудниками экспериментально показал, что выделенные разнообразные мутации гена *scute* связаны с изменениями в разных участках гена. В результате изучения серии множественных аллелей Серебровский создал теорию ступенчатого аллеломорфизма (центровую теорию гена), доказал возможность различных внутригенных перестроек и развил гипотезу о происхождении новых генов путем дупликации генов-предшественников, окончательно подтвержденную методами молекулярной генетики и теорией дупликаций С. Оно (1973).

Серебровский внес огромный вклад в создание популяционной генетики и ее синтез с дарвинизмом. В конце 1920-х — начале 1930-х гг. он проводил интенсивные исследования географического распределения генов в популяциях домашних кур на Кавказе и заложил основы геногеографии животных. Он впервые использовал понятие «генофонд» популяции, впоследствии широко используемое в литературе без указаний на автора. Серебровский последовательно отстаивал идею

о том, что эволюция — это изменения не отдельных генотипов, а генофондов популяций, контролируемых естественным отбором. Он описал различные случаи микроэволюции при характеристике популяций кур и показал, что резкая их дифференциация вызывается процессами, которые значительно позднее будут называть принципом основателя или генетическим дрейфом С. Райта. Обсуждая популяционно-эволюционную роль генетических процессов в 1927 г., Серебровский называл их автоматическими процессами.

Для доказательства положения дарвинизма, что неопределенная изменчивость (мутации) может вызываться внешними причинами, важную роль сыграли исследования искусственного мутагенеза. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (1925; 1928) впервые показали на низших грибах многократное усиление интенсивности мутагенеза под действием рентгеновских лучей. Через два года последовали классические исследования Г. Дж. Мёллера, открывшего индуцированный мутагенез у дрозофилы. В дальнейшем на различных объектах было выполнено множество исследований по индуцированному радиационному и химическому мутагенезу (Л. Н. Делоне, М. Е. Лобашёв, И. А. Рапопорт, А. А. Сапегин, В. В. Сахаров, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские).

Трудно переоценить важность организованного Н. И. Вавиловым в 1920-х гг. планомерного исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, закономерностей распространения генов в различных географических районах. Эти работы сыграли важную роль в разработке политипитической концепции вида, и о них мы скажем подробнее в следующей главе.

Сформулированный в 1920 г. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости подкрепил дарвиновский взгляд на генетические основы параллельной эволюции. Этот закон дал возможность объединить в стройную систему большое разнообразие органических форм, подвести эволюционно-биологический фундамент под систематику растений, а также некоторых групп животных (Шимкевич, 1921; Догель, 1923; Терентьев, 1923).

Велика роль в познании генетических основ эволюции цитогенетических исследований Г. А. Левитского (1924; 1925), М. С. Навашина (1928; 1934; 1936), Г. Д. Карпеченко (1924; 1927; 1930) и др. Интенсивно изучалась кариотипическая дифференциация видов, роль полиплоидии и отдаленной гибридизации в видообразовании. Особое значение имели опыты по соединению диплоидных наборов хромосом различных видов, т. е. экспериментальное получение амфидиплоидов, среди которых были и новые видовые формы, и виды, уже существующие в природе. Таким путем были получены известные гибриды: ржано-пшеничные (Г. К. Мейстер), капустно-редечный (Г. Д. Карпеченко), алычи с терном (В. А. Рыбин). Исследования Карпеченко по отдаленной гибридизации Левитский назвал «триумфом цитогенетического метода в изучении вопросов эволюции» (1939, с. 36). Наконец, в работах советских генетиков Н. П. Дубинина, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова, Г. Г. Тинякова, Н. И. Шапиро было показано, что само строение аппарата наследственности и формы мутационной изменчивости являются результатами эволюции и находятся под контролем естественного отбора (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977).

Эти многочисленные и разнообразные исследования обеспечивали синтез генетики и дарвинизма, подводя генетический фундамент под учение о естественном отборе.

7.3. Изучение экологических факторов микроэволюции

Многочисленными были и пути исследования экологических аспектов эволюции, включающие опыты и наблюдения по борьбе за существование, динамике численности популяций, работы по экологической систематике и теории акклиматизации. Особую роль в синтезе экологии и дарвинизма в русскоязычном пространстве сыграли работы геоботаника В. Н. Сукачёва, эколога Г. Ф. Гаузе и натуралиста С. А. Северцова (Галл, 1976; 1983; 2012а; Галл, Гаузе, 1983; Крисаченко, 1988; Георгиевский, 2012).

В начале 1920-х гг., когда концепция «борьбы за существование» была непопулярна среди биологов, Сукачёв предложил программу работ по экспериментальной фитосоциологии, положившей начало многолетним работам по изучению борьбы за существование и естественного отбора в одновидовых и смешанных насаждениях в условиях различных плотностей, генетической гетерогенности, отличий в климате, освещенности, почве и т. д. (1925). Вместе со своими учениками (В. П. Кушниренко, Е. А. Смирновой, В. Б. Сочавой, Л. И. Успенской) он экспериментально доказал селективное значение внутривидовой конкуренции и зависимость адаптивной ценности одного и того же генотипа от плотности популяции и внутривидовой конкуренции (Сукачёв, 1927; 1935). В опытах на различных биотипах одуванчика *Taraxacum officinale* и овсяницы валлийской *Festuca sulcata* было доказано, что мелкие эколого-физиологические различия между биотипами обеспечивают дифференцированное выживание и размножение. На культурных однолетних и многолетних растениях обнаружили оптимальные зоны плотностей для каждого вида и показали, что усиление борьбы за существование увеличивает внутривидовую дифференциацию по способности к плодоношению, прохождению фенофаз, по высоте и диаметру стебля, весу растений и семян и т. д. (Сукачёв, 1941).

Эти работы сыграли важную роль в синтезе экологии растений и дарвинизма и вошли в труды основоположников СТЭ (Дж. Б. С. Холдейна, Ф. Г. Добржанского, Дж. Хаксли). Впоследствии они стимулировали серию экспериментов, опровергавших лысенкоистские утверждения об отсутствии внутривидовой конкуренции (Сукачёв, 1946; Завадский, 1947). Классические опыты Сукачёва и его сотрудников, начатые в середине 1920-х гг., доказали не только селективное значение внутривидовой конкуренции у растений, но и изменение адаптивной ценности отдельных генотипов.

Экспериментально-математические исследования Г. Ф. Гаузе по борьбе за существование у микроорганизмов, инфузорий, низших грибов и насекомых недавно были монографически проанализированы Я. М. Галлом (2012а). Он показал, что в результате их проведения были установлены такие закономерности конкурентных отношений, как принцип, или закон Гаузе (конкурентное исключение), и экспериментально обоснован ряд закономерностей взаимодействия хищника и жертвы, исход которых зависит от многих переменных факторов (иммиграции, наличия убежищ для жертв, наличия паразитов у хищников или жертв и т. д.) (1934а; б; 1935 и др.). Исследуя методами биометрии сезонную, половую и географическую изменчивости у стадных и одиночных форм азиатской саранчи, Гаузе разработал математический аппарат для изучения ряда ботанических ассоциаций, использовал кривую Гаусса для изучения распространения видов прямокрылых и использовал

логистическую кривую для описания роста населения Ленинграда и Европейской части СССР (Gause, 1930; 1931). В опубликованной в США статье «Экология популяций» (Gause, 1932) он поставил вопрос о необходимости связать полевую экологию с экспериментальными исследованиями и математическим моделированием и показал влияние микроклимата на плотность популяций отдельных видов.

В 1930-х гг. Г. Ф. Гаузе вместе с Н. П. Смарагдовой выполнил ряд работ по взаимосвязи мутаций и модификаций в процессе естественного отбора. На пресноводных и соленоводных простейших экспериментально была доказана возможность замены адаптивных модификаций мутациями под воздействием стабилизирующего отбора (Гаузе, Смарагдова, 1939). Были вскрыты различные направления и механизмы действия естественного отбора в зависимости от столкновения вида с изменчивостью видоспецифического или уникального фактора среды. Тем самым было доказано, что при выработке новых адаптаций важны не только генетические, но и экологические факторы (Гаузе, 1939а; б; 1940а; б). Основные результаты своих исследований экологических факторов эволюции и принципов популяционной экологии Гаузе изложил в неоднократно изданной в США книге «The Struggle for Existence» (Gause, 1934) и в 1941 г. в специальной книге «Экология и проблема возникновения видов», которая уже была набрана, но не вышла в свет из-за начавшейся Второй мировой войны и была опубликована только в 1984 г. На ее анализе мы остановимся в следующей главе.

Сравнительный анализ динамики численности различных видов позвоночных животных был дан в работах С. А. Северцова. К проблемам эволюционной экологии он обратился в начале 1930-х гг., пытаясь осмыслить с позиций дарвинизма концепцию биологического потенциала и сопротивления среды, понятие «ниши», собственные данные о динамике размножения, продолжительности жизни, темпах размножения, коэффициентах смертности более чем у двадцати видов птиц и млекопитающих. Он дифференцировал понятие «сопротивление среды», выделив разные формы индивидуальной смертности от хищников, незаразных болезней и случайностей и массовые гибели при эпизоотиях и стихийных бедствиях. Одним из первых среди экологов Северцов понял, что эволюционные процессы протекают на уровне популяции (1936; 1937; 1940б).

Его широкие полевые исследования экологии различных видов высших позвоночных привели к формированию представлений о популяции как о составной части биоценоза, обладающей экологической самостоятельностью, особым типом динамики численности, демографической структурой и т. д. Установив специфичность коэффициента смертности для каждого вида птиц и млекопитающих и их возрастных групп, Северцов предложил математические построения для исчисления коэффициентов видовой смертности, плодовитости и продолжительности жизни как показателей адаптированности организмов и интенсивности борьбы за существование. Северцов внес решающий вклад в создание популяционной экологии путем синтеза представлений о морфологических закономерностях эволюции, борьбы за существование и естественного отбора с данными полевой и математической экологии, сравнительной зоопсихологии.

И. И. Калабухов (1941) проанализировал большой материал, добытый полевыми экологами, по изучению динамики численности популяций мышевидных грызунов, выясняя, как изменяется соотношение различных форм в разные сезоны.

Он пришел к выводу, что на всех этапах колебания численности популяций проявляется действие естественного отбора. Так, северокавказские популяции домашней мыши (*Mus musculus*) в периоды массового размножения состояли из примерно одинакового числа светло- и темноокрашенных форм. В условиях же «депрессии» численности популяции соотношение форм изменяется строго закономерно. В периоды массовых размножений грызунов, по мнению Калабухова, действует естественный отбор, поскольку всегда проявится влияние какого-либо лимитирующего фактора (хотя бы плотности популяции) и в этих условиях инфекции выступают мощным селективным фактором. Впоследствии он проведет интересные исследования о морфофизиологических и энергетических последствиях борьбы за существование (1946).

Различные аспекты проблемы борьбы за существование и динамики численности популяции исследовались зоологами В.В. Алпатовым, А.П. Ильинским, Н.П. Наумовым, С.Д. Перелешиним, В.Н. Полежаевым, ботаниками Д.И. Баранским, С.Ф. Закарьян, Н.Н. Кулешовым, В.Н. Любименко, В.Е. Писаревым, А.А. Сапегиним (см. подробнее: Галл, 1976; 1983). В результате был накоплен большой фактический материал, подтверждающий одно из центральных положений дарвинизма о борьбе за существование как причине естественного отбора.

7.4. Экспериментальные и полевые исследования естественного отбора

Успехи генетики и экологии устранили механоламаркистские представления о причинах эволюции. Это создало благоприятные условия для всесторонних исследований естественного отбора. В ходе экспериментальных работ была установлена высокая интенсивность естественного отбора, в десятки раз превышающая теоретические расчеты Р.А. Фишера (Дубинин и др., 1937а; б; Оленов, 1937; Гаузе, 1939а; б; 1940а).

Во многих работах было показано селективное значение мелких индивидуальных различий, составляющих основу для адаптивных преобразований популяций (Beljajeff, 1927; Гаузе, Смарагдова, 1939 и др.). Благодаря изучению генетического полиморфизма популяций в тесной связи с экологическими условиями впервые было установлено, что полиморфизм создается и поддерживается естественным отбором. Одновременно проводилось изучение механизмов включения и закрепления мутаций в генофонде популяций. Отмечалось, что генотипическая гетерогенность популяций определяется не только интенсивностью мутагенеза, но и действием естественного отбора, который может благоприятствовать гетерозиготным особям.

Независимо от С. Райта Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов в 1932 г. выдвинули идею генетико-автоматических процессов, положившую начало дискуссиям об эволюционном значении случайных изменений в концентрации генов в малых изолированных популяциях. Ими с соавторами было также показано адаптивное значение резко выраженных мутаций и возможность на их основе расообразования в природе (Дубинин и др., 1937а, с. 338). На Михайловском перевале в Крыму наблюдалось образование своеобразного экотипа *D. melanogaster* по признаку «расставленные крылья» (divergent). В ямах с остатками переработанных фруктов Ромашов нашел большое число особей, гомозиготных по гену divergent. Лишенные способности летать, они создали эндемичный очаг, вытесняя нормальные особи и демонстрируя

способность естественного отбора не просто элиминировать неприспособленные особи, а адаптивно изменять генетическую структуру популяции.

В середине 1930-х гг. были исследованы судьбы мутантных особей, интродуцированных в природные популяции. Ю. М. Оленов с сотрудниками (1937) наблюдал интенсивный отрицательный отбор против введенных в природные популяции *D. melanogaster* особей с доминантными мутациями *Bar*, *white*, *arislopedias*. В лабораторных условиях все три мутации обладали высокой жизнеспособностью. С. М. Гершензон, И. Л. Захарченко и М. К. Скарбан (1940) изучали судьбу введенных в природную популяцию *D. melanogaster* носителей пяти различных доминантных аутосомных мутаций (строение крыла). Носители мутаций *yellow* и *Analisis incompletus* (укорочение анальной жилки) в течение нескольких лет не только сохранялись в больших популяциях, но их численность даже возросла. Это позволило предположить, что в какие-то периоды жизненного цикла популяции мутации адаптивны, что уравнивает их элиминацию в другие периоды.

Мелкие изменения жилкования крыла у двукрылых обычно приводили как пример адаптивно нейтральных признаков. Гершензон (1941а) попытался выяснить, носит ли элиминация по данному признаку избирательный характер в популяции *D. virilis*. Интродуцированная недалеко от Киева популяция состояла из мутантных особей с рецессивным аутосомным признаком *veinlet* (укорочение жилок крыла). Анализ показал, что этот признак в среднем более резко выражен у контрольных мух, чем у мух, пойманных на приманках, т. е. вероятность гибели особей с более резким выражением признака возрастала. Гершензон сделал вывод, что в мутантной популяции *veinlet* шел интенсивный отбор и изучаемый признак не является адаптивно нейтральным. В исследованиях Р. Л. Берг (1942) также наблюдался отбор против мутаций, затрагивающих жилкование крыла.

Исследования российских генетиков доказали достоверность выводов классического дарвинизма о естественном отборе как главной причине всего многообразия органических форм.

В процессе изучения механизмов поддержания полиморфизма и выявления его эволюционной роли в СССР сложились многочисленные научные коллективы (Н. П. Дубинин, С. М. Гершензон, Д. Д. Ромашов, Я. Я. Лусис). В их работах было показано, что генетический полиморфизм представляет собой сложную адаптацию популяционно-видового ранга, дающую возможность популяции выжить в разнообразных и часто меняющихся средах, и в то же время он может служить источником новых эволюционных преобразований.

Роль естественного отбора в распространении и в динамике меланистических форм у хомяков была показана в исследованиях Гершензона (1946). Сравнительный анализ генетического состава популяций *Cricetus cricetus* из многих районов Украины и Башкирии показал широкое распространение у них темноокрашенных форм. Гершензон изучал разные популяции. В одних меланисты были «вкраплены» единичными экземплярами, в других они полностью преобладали. При этом исследовалась пространственная и временная (сезонная и годовая) динамика форм. Анализируя возможные причины поддержания генетического полиморфизма (мутационный процесс, миграции, генетико-автоматические процессы), Гершензон пришел к выводу, что главным фактором был естественный отбор. Об этом свидетельствовали четкие зависимости между наличием меланистических форм

в популяции и метеорологическими условиями (температура, влажность), почвенными условиями (чернозем), растительностью (лесостепь) и плотностью самой популяции. Был выявлен балансированный полиморфизм: число меланистов возрастало зимой и снижалось летом. Во время зимней спячки они реже подвергались гибели. В Башкирии он наблюдал образование популяций, в которой более 90 % были меланисты. Этот факт он трактовал как преобразование полиморфизма вплоть до возникновения нового мутантного экотипа.

С середины 1930-х гг. Н. П. Дубинин с сотрудниками изучал хромосомный полиморфизм в популяциях дрозофил, поддерживаемый естественным отбором в пользу гетерозиготных кариотипов. Изучая циклические изменения ряда инверсий в популяциях *D. funebris* в течение ряда лет, Н. П. Дубинин и Г. Г. Тиняков (1946) констатировали возникновение новых рас на основе хромосомных перестроек. В городских популяциях *D. funebris* содержалось 50–70% инверсий (в отдельных популяциях — 90%), а в сельских местностях концентрация инверсий в популяции не превышала 1,5%. Было установлено, что в условиях более коротких сроков «зимовки» изучаемые инверсии в гетерозиготном состоянии превосходили нормальные формы. При длительных же сроках «зимовки» (2,5 мес.) выживали лишь носители инверсий.

Дубинин и Тиняков (1947) непосредственно в природе поставили эксперимент для выявления естественного отбора, действующего в пользу гетерозигот. 10^5 особей *D. funebris*, несущих инверсию П-1, было выпущено в начале лета в сельскую популяцию. Через два месяца численность инверсии резко возросла (от 0,35 до 40%). В популяции шел интенсивный отрицательный отбор против нормальных и инверсионных гомозигот. Зимой же шел общий отрицательный отбор против инверсий и гомозигот, и гетерозигот. Летом изменился вектор отбора и концентрация инверсий преимущественно в гетерозиготном состоянии вновь возросла. К сожалению, эти интересные исследования отбора в пользу гетерозигот были насильственно прерваны в 1948 г.

Подобные исследования проливали свет и на проблему отношений мутаций и естественного отбора. Прямые эксперименты и наблюдения в природе свидетельствовали о том, что во многих случаях не только отдельные мутации, но и рекомбинации играют большую роль в эволюции. В этой связи следует упомянуть о многочисленных и очень скрупулезных исследованиях по изменчивости жилкования крыла (абберативный полиморфизм) у видов дрозофил и других насекомых, выполненных в 1940-х гг. В. Н. Беляевой и Д. Д. Ромашовым (Беляева, 1946; Беляева, Ромашов, 1946). В течение нескольких лет они обследовали популяции 54 видов из девяти различных семейств подотряда *Brachycera* и установили, что изменчивость географически отдаленных популяций различных видов носит сходный характер, затрагивает определенные области крыла. Большинство обнаруженных в природе изменений носило характер малых мутаций, и их доминирование было неполным. Исследователи высказали предположение, что абберативный полиморфизм является сбалансированным и поддерживается разнонаправленными давлениями естественного отбора.

Большое значение имели также и экспериментальные работы М. М. Камшилова (1939а; б; 1941а; б) над *Drosophila melanogaster*, которые показали, что в ходе отбора меняются не отдельные признаки, а происходит перестройка всей системы корреляций онтогенеза.

Универсальность естественного отбора как главного фактора эволюции была продемонстрирована на разнообразных растительных и животных объектах. Советские биологи получили первые убедительные доказательства того, что у микроорганизмов формирование адаптации происходит также под действием естественного отбора, а не путем прямого приспособления. Так, Ю. М. Оленов (1940) показал, что способность к сбраживанию галактозы у дрожжевых грибов достигается путем отбора мутантных клеток. Г. Ф. Гаузе (1943) объяснил возникновение антибиотиков дарвиновскими факторами эволюции. Путем отбора некоторых мутантных штаммов грибов-продуцентов антибиотиков удалось повысить их продуктивность в 20–500 раз (С. И. Алиханян).

О масштабе исследований в области причин эволюции свидетельствует тот факт, что на Всесоюзной конференции по дарвинизму, состоявшейся в феврале 1948 г., большинство докладов (докладчики В. Е. Альтшулер, Н. В. Дубовский, А. Л. Зеликман, В. С. Ивлев, В. С. Кирпичников, А. И. Купцов, Е. И. Лукин, Н. П. Наумов, А. А. Парамонов, И. М. Поляков, В. И. Полянский, В. Л. Рыжков, С. Я. Соколов, В. Н. Сукачѳ, И. И. Шмальгаузен и др.) было посвящено проблемам борьбы за существование и естественного отбора (Сукачѳ, 1948; Галл, 1976).

Советскими биологами активно разрабатывалась проблема эволюционной роли фенотипической изменчивости в эволюции. В середине 1930-х гг. В. С. Кирпичников (1935) и Е. И. Лукин (1935; 1936; 1942) разработали гипотезы о возможных механизмах наследственного закрепления адаптивных модификаций под воздействием естественного отбора. В конце 1930-х — начале 1940-х гг. И. И. Шмальгаузен (1940а; б; 1941а; б) сформулировал теорию стабилизирующего отбора. В рамках этой теории во всей широте обсуждались вопросы о роли ненаследуемых факторов и онтогенетических перестроек в эволюции, включая проблемы совершенствования организации и органообразования. Шмальгаузен показал, что прогрессивная эволюция происходит на основе совместного действия движущего и стабилизирующего отбора.

Были найдены оригинальные способы экспериментального изучения роли адаптивных модификаций в эволюции. Ю. И. Полянский и А. А. Стрелков (1938) на комменсальных инфузориях показали, что адаптивные модификации, так же как и мутации, могут служить материалом для действия естественного отбора. На простейших насекомых была доказана возможность замены адаптивных модификаций мутациями (генокопиями) и начато изучение роли этих процессов в создании экологической и географической изменчивости (Гаузе, 1940а; б; 1941а; б; Смарагдова, 1941) (см. подробнее: Галл, 1983; 2012а).

Синтез генетики и дарвинизма означал возрождение на новой базе учения о естественном отборе. Малые мутации стали пониматься как основной источник для его действия. Это вызвало необходимость перейти к изучению частоты возникновения и распространения мутаций в природных популяциях. Такие исследования должны были дать ответ на вопрос о мутациях как о достаточном материале для действия естественного отбора. Эти доказательства предоставили отечественные исследования по генетике. После установления большого генетического разнообразия природных популяций были получены и утвердительные ответы на вопрос, а могут ли обнаруженные мутации составить пригодный материал для адаптивной эволюции и какова роль естественного отбора в поддержании и в динамике генных частот в популяциях.

Теоретические расчеты о возможных скоростях мутационного процесса и отбора в природе были проверены в многочисленных работах по выявлению полезности мутаций. Такие исследования были выполнены прежде всего российской школой по генетике популяций и ее ответвлениями в США (Ф.Г. Добржанский) и Германии (Н.В. Тимофеев-Ресовский). Исследования полиморфизма в природных популяциях показали ценность генетико-эволюционных представлений в синтезе с экологией и систематикой. Широким кругам биологов стало ясно, что мутации и рекомбинации действительно представляют собой источник адаптации популяции и видов. Но и генетики поняли, что без знания экологии и биологии популяций и видов чисто генетико-эволюционные представления выглядят абстракцией. Изучение проблем полиморфизма русскими генетиками-эволюционистами показало значение генетико-популяционных представлений в эволюционной теории, так как на уровне организма проблема полиморфизма неразрешима.

Основная значимость исследований российских ученых в первой трети XX в. заключалась в показе того, что естественный отбор наряду с генетической основой имеет не менее фундаментальную экологическую составляющую, игнорируя которую, нельзя понять механизмы и направления его действия. Только единство экологии и генетики позволило понять, что именно естественный отбор является главным фактором эволюции.

7.5. Критерии, географическая изменчивость и экологическая структура вида

Накопление данных о переходных формах, построение родословных схем не только покончило с прежними представлениями об устойчивости и дискретности видов, но и поставило под сомнение само их существование. Некоторые биологи стали признавать реально существующей только особь. Для восстановления в правах представления о виде как основной единице систематики необходимо было сконцентрироваться на изучении его как устойчивого образования, имеющего сложную иерархическую структуру. Изучение этих двух характеристик вида началось на рубеже XIX–XX вв. Первыми к нему приступили отечественные ботаники, развивавшие учение о виде путем выделения его новых критериев и сведения их в единую систему. Трактровка вида, опиравшаяся в основном на морфологический критерий, благодаря С.И. Коржинскому (1892) и В.Л. Комарову (1901) стала дополняться географическим критерием, базировавшимся на реальном существовании географической расы. Коржинский обратил внимание на сложную структуру вида, включающую в себя несколько географических рас.

В.Л. Комаров поддержал идею С.И. Коржинского о разделении географических рас (подвидов) по критерию репродуктивной изоляции, признавая целостность вида как системы. При этом он развивал миграционную гипотезу видообразования (Комаров, 1908). По его мнению, одна из ветвей в роде *Caragana* эволюционировала путем филетической переработки мигрирующих популяций по мере их продвижения в новые условия (через Среднюю и Центральную Азию в Китай). Серия примыкающих друг к другу видов была обнаружена Комаровым и в других группах растений. К настоящему времени известно много примеров подобной сомкнутости

ареалов близких видов и даже образование кольцевых перекрытий ареалов, например у больших чаек группы *Lams argentatus*.

В середине 1910-х гг. И. К. Пачоский (1914) первым среди российских ботаников начал систематическое изучение проблемы целостности вида. Для него уже географическая раса была целостной системой, состоящей из элементарных рас (биотипов), которые связаны между собой общей судьбой вида и существующих совместно. Он обратил внимание на внутривидовой полиморфизм не только как на приспособления вида к разным участкам ареала, но и как на одну из предпосылок видообразования. Обоснованный геоботаником и почвоведом Б. А. Келлером (1907; 1923) морфолого-экологический метод также способствовал представлению о сложной организации вида, устанавливая различия внутривидовых форм (экологических рас) по их приспособлениям к разным условиям местообитания, но не давал доказательств их константности.

Положение о полиморфной структуре вида как исходном условии его дифференциации составляло основу работы В. И. Талиева (1915), посвященной изучению видообразования в родах зубянки *Dentaria* и костенца *Holosteum*. По его мнению, существуют серии промежуточных форм между близкими видами. В качестве примера он приводил отношения между видами *D. bulbifera* и *D. quinquefolia*. Этот «разлитой» полиморфизм был следствием гибридизации между ранее дискретными видами.

Представление о виде как сложной системе получило развитие и в зоологической систематике. Одним из первых концепцию полиморфного вида у животных начал разрабатывать энтомолог и зоогеограф А. П. Семёнов-Тян-Шанский (1910). Выделив внутривидовые формы, он построил их в соподчиненный ряд: вид — географическая раса (подвид) — племя (локальная географическая раса) — морфа (зарождающаяся раса).

Осознание сложности структуры вида требовало поисков новых критериев и внутривидовых единиц. Накануне Первой мировой войны биохимик А. С. Щепотьев (1914) сформулировал представления о биохимической специфичности вида. В подтверждение он привел данные о видовой специфичности иммунных реакций и трансплантации тканей: несовместимость крови донора и реципиента и преципитация — выпадение в осадок белка при смешивании с антигенами (микробами или чужеродными белками). Щепотьев обратил внимание на относительный характер биохимического критерия. Например, при введении сыворотки угря особям других видов рыб преципитация не наблюдалась. С. Л. Иванов (1914) указал на биохимические различия между видами и предложил объединить биохимический и физиологический критерии в единый физиолого-биохимический критерий вида.

К тому времени орнитологи во всех странах заняли ведущие позиции в обсуждении структуры и видов, и видообразования, разрабатывая сходные концепции в Германии (Э. Штреземан, Б. Ренш, Э. Майр) и в России (М. А. Мензбир, В. Л. Бианки, П. В. Серебровский). По мнению ведущего российского орнитолога В. Л. Бианки (1916) — отца знаменитого писателя-анималиста В. В. Бианки, ни один из предложенных к тому времени критериев вида (морфологический, географический, физиологический, химический) нельзя считать абсолютным. Истинный критерий для определения вида — это бесплодие (т. е. нескрещиваемость), в разработке которого Бианки видел заслугу менделистов. Вместе с тем критерия нескрещиваемости,

по его мнению, также недостаточно, так как есть немало примеров плодовитости гибридов от особей, принадлежащих к четко различающимся видам, в том числе при скрещивании кавказского и японского фазанов. По мнению Бианки, при выделении вида необходимо учитывать специфику среды обитания и привлекать «всю гамму сложных взаимоотношений, существующих между организмами, между ними и окружающей их средой, мертвой природой, не забывая, что вид является функцией не одной наследственности, но и всех внешних влияний» (Бианки, 1916, с. 289). Таким образом, Бианки указал на еще одну характеристику вида — его экологическую определенность, т. е. наличие собственной экологической ниши.

Разбирая вопрос о географической изоляции, всемирно известный орнитолог М. А. Мензбир (1927) связывал этот фактор видообразования с экологической несовместимостью форм, обладающих разной плодовитостью. Если новая разновидность в условиях совместного обитания с материнским видом имеет большую плодовитость, она вытесняет последнюю в борьбе за существование. В этом замечании Мензбира содержится мысль об отборе на плодовитость и об отборе как дифференцированном выживании внутривидовых форм по такому признаку, как способность к более эффективному размножению.

Таким образом, в первые десятилетия XX в. российские систематики сформулировали представления о виде как о сложной системе более мелких форм, характеризующейся рядом критериев (дискретность, географическая и экологическая определенность, нескрещиваемость, биохимическая специфичность), которые позволяли выделять вид как особую форму организации жизни. Послереволюционные изменения в биологии создали предпосылки для развертывания крупномасштабных исследований внутривидового полиморфизма и структуры вида по трем тесно связанным направлениям: изучение географической изменчивости, создание генэкологии и выделение внутривидовых единиц.

Для понимания наследственной закрепленности и приспособительного значения внутривидовых форм необходимо было исследовать географическую изменчивость видов и их эколого-генетическую дифференцированность. Обширные исследования в этой области были проведены по культурным и дикорастущим растениям во Всесоюзном институте растениеводства под руководством Н. И. Вавилова. Особый интерес представляли результаты организованных им опытов на огромной территории в 115 пунктах, из которых крайние были разделены в долготном направлении — 107° , а в широтном — 30° . Большая часть опытов была проведена в течение четырех лет (1923–1926) на 185 чистотинейных сортах, принадлежащих к 40 видам. Многие пункты были расположены в горных местностях на большой высоте. В опытах были установлены закономерные изменения морфологических и биохимических признаков растений, продолжительности вегетационного периода, приспособлений к продолжительности дневного освещения и др. Главная цель опытов состояла в том, чтобы выяснить, в каких условиях испытываемые сорта более продуктивны и менее подвержены отрицательному воздействию различных факторов среды. Вместе с тем полученные данные представляли общебиологический интерес, так как показали, что закономерным географическим изменениям подвержены разнообразные признаки и процессы растений. Было также установлено, с какими факторами среды были связаны эти изменения. Выяснение их приспособительного значения свидетельствовало об их возникновении в результате естественного отбора.

В середине 1930-х гг. началось издание многотомного фундаментального труда «Биохимия культурных растений» (Биохимия... 1936–1948) под общей редакцией Н. Н. Иванова — одного из ближайших сотрудников Вавилова по ВИРу. В нем на базе детального изучения химического состава растений (белков, жиров, углеводов, ферментов и др.) был сделан вывод, что биохимические процессы играют важную роль в приспособлении организмов к внешней среде. Еще раньше биохимик и физиолог растений С. Л. Иванов (1924; 1937 и др.), изучив закономерные географические изменения жиров у многих дикорастущих, а отчасти культурных видов растений, высказал соображения об адаптивном значении установленных изменений. Адаптивный характер географических изменений растений особенно четко был выражен в их отношении к продолжительности светового периода суток. Обстоятельные исследования фотопериодических адаптаций ряда видов разного географического происхождения были проведены В. Н. Любищенко совместно с О. А. Щегловой (1927), А. В. Дорошенко и В. И. Разумовым (1929 и др.).

Многолетние исследования географических изменений растений в связи с приспособлением их к жизни в сообществе с другими растениями были выполнены М. А. Розановой (1930) и Е. Н. Синской (1931) с сотрудниками. Начиная с 1924 г. микробиолог Е. Н. Мишустин (1947) проводил обширные исследования географической изменчивости почвенных бактерий, включая эксперименты на *Bacillus micoides* с целью доказать возникновение географических рас на основе отбора мелких мутаций. Он установил, что различные географические расы на жидких и твердых питательных средах по-разному развивались в присутствии больших концентраций NaCl. Лучше всего развивались бактерии из краснодарской почвы, которые переносили более высокое осмотическое давление в окружающей среде по сравнению с московскими и харьковскими. Проверочные опыты показали, что большие концентрации NaCl переносились лишь отдельными мутантными клетками. Во второй серии работ Мишустин изучал механизмы адаптации бактерий к температуре. Адаптация популяции к повышенным температурам достигалась путем естественного отбора термоустойчивых клеток. При максимальной температуре (37 °С) развивалось не более 3% клеток от исходной численности. В итоге был сделан вывод: «Адаптация бактерий к повышенной концентрации какого-либо фактора среды происходит путем отбора отклоняющихся форм» (Мишустин, 1947, с. 275).

В ряде работ энтомолога В. В. Алпатова (1924; 1927; Алпатов, Тюнин, 1925) были выявлены географические закономерности в изменении длины хоботка, общей величины тела и некоторых других признаков домашней пчелы. Он показал, что изменение хоботка имеет приспособительное значение и происходит в соответствии с изменениями строения цветов, нектар которых сосут пчелы. Алпатов настойчиво пропагандировал применение точных биометрических методов в изучении изменчивости организмов. Его ученик Г. Ф. Гаузе (1939б), изучая географические изменения у инфузорий, выяснил их адаптивный характер и экспериментально доказал, что наследственные изменения более адаптивны, чем аналогичные ненаследственные изменения. Этот вывод имел существенное значение в дискуссиях со сторонниками ламаркистской интерпретации географической изменчивости, которые по-прежнему находили своих сторонников.

Одним из наиболее именитых среди них был крупный орнитолог в Зоологическом институте П. В. Серебровский (1925), изучавший географические изменения

окраски птиц. По его словам, им были просмотрены почти все виды Палеарктики и их разновидности, а также большое число птиц Китая, Индии и т. д. Он отмечал, что количество фактов, подтверждающих правило Глогера, — тысячи, а отрицающих его — десятки. Некоторые исключения из правила объясняются историческими причинами, в частности тем, что птицы, обитающие на определенной территории, вселились на нее недавно с мест, отличающихся другими климатическими условиями. Изученные изменения Серебровский объяснял прямым воздействием факторов среды на пигментацию и унаследованием вызванных изменений. Напомним, что такой же точки зрения придерживался Дж. Аллен, установивший правило, что по мере продвижения на север выступающие части тела (хвост, конечности, уши) у теплокровных животных относительно укорачиваются.

Обширные исследования географических изменений размеров тела, количества позвонков, величины икринок и личинок, количества производимых личинок рыб северных морей, принадлежащих к семи семействам, провел Т. С. Расс и пришел к выводу: «Общая картина различий арктических и бореальных видов по всем рассмотренным нами семействам настолько сходна, что единственно возможный путь истолкования этих различий лежит в допущении параллельных путей эволюции арктических видов разных семейств, выработавших в процессе эволюции сходные приспособления к условиям жизни в арктических морях» (Расс, 1941, с. 43). Этот вывод согласуется с рядом работ по географическим изменениям гомойотермных животных. Расс отмечал, что изученные рыбы достигают максимальных размеров на стыке умеренных и арктических вод. В более теплых (южнобореальных и т. д.) и в более холодных (арктических) водах величина тела организма, как правило, меньше. Отмеченная закономерность, по мнению Расса, подтвердила правило К. Бергмана.

В 1930-х гг. харьковский зоолог Е. И. Лукин провел детальные исследования географических изменений величины тела у широко распространенного красноклопа бескрылого *Pyrhocoris apterus* и пришел к выводу, что его размеры возрастают там, где условия питания более благоприятны. Такие условия могут наблюдаться и в северных, и в южных частях ареала (Лукин, 1939а; 1940). Проведенные одновременно исследования величины тела пирокорисов в разных по кормности биотопах привели к аналогичному выводу (Лукин, 1939б). Поскольку особенности географических и биотопических форм наследственно закреплены, нельзя говорить о прямом влиянии условий питания на размеры изученного вида. В биотопах, менее обеспеченных пищей, мелкие особи имеют преимущество по сравнению с крупными, так как, несмотря на менее экономный обмен веществ, они нуждаются в меньшем количестве пищи, и это позволяет поддерживать достаточную численность особей в популяциях.

Комплексное изучение разных внутривидовых изменений (биотопических, географических, сезонных, годовых) помогает установить, с какими факторами среды связаны эти изменения, а это облегчает выяснение их адаптивного значения (Лукин, 1939а; б). Возникновение географических и биотопических форм путем естественного отбора автор не подвергал сомнению.

По предложению Н. И. Вавилова Н. Н. Колесник в конце 1920-х гг. начал многолетнее исследование геногеографической изменчивости домашних животных. Обследование пород крупного рогатого скота на территории Азиатской части СССР и Монголии позволило сделать вывод, что эти животные тоже подвергаются

закономерным географическим изменениям (Колесник, 1948). В частности, было отмечено, что малорослый сибирский (якутский) скот имеет эйрисомное телосложение с более короткими придатками тела. Благодаря этому уменьшается отношение поверхности тела к его объему и, следовательно, уменьшается теплоотдача. Позднее Колесник, рассматривая этот вопрос более широко, отметил, что большинство видов домашних животных в результате определенного действия естественного отбора упорно сохраняет свои адаптивные особенности в отношении общих размеров тела и типов телосложения.

Все эти работы были выполнены в соответствии с требованиями биометрии. Они позволили выявить закономерные географическую и экологическую изменчивости видов в природе, а также культурных растений и домашних животных. Широкое применение экспериментальных методов позволило выявить ее адаптивность и подтвердить ее возникновение путем воздействия различных форм отбора. Независимо от объекта исследований адаптивный характер особенностей внутривидовых форм и близких видов не вызывал сомнения. Собранные доказательства возникновения закономерных адаптивных географических изменений способствовали устранению ортогенетических и автогенетических концепций.

В преодолении кризиса эволюционной теории особая роль принадлежала генэкологии, сформировавшейся в результате объединения экспериментальных методов генетики с наблюдениями экологов в природной обстановке. Здесь предметом исследования оказался целый комплекс генетических и экологических факторов, а анализ структуры вида и популяции стал главным способом выявления микроэволюционных преобразований. В центре внимания была сложная система абиогических условий, экологических факторов миграции и изоляции, модификационной и генотипической изменчивости, взаимодействие которых через процессы естественного отбора отражалось в экологической структуре вида. Если генетики популяций, как правило, изучали отдельные признаки, а экологи — комплексные приспособительные различия между видами и группами видов без учета их генетической природы, то в генэкологии генетический эксперимент сочетался с анализом наследственной фиксированности и наблюдения экологов в природе — с оценкой адаптивного значения комплексов признаков.

Основателем генэкологии в ботанике считается шведский биолог Г. Турессон, который в начале 1920-х гг. сформулировал ее задачи и методы, ввел основные понятия (экотип, экофен, эковид, генэкология). Но в СССР исследования по генэкологии были начаты почти одновременно с Турессоном и проводились главным образом Е. Н. Синской и большой группой ее сотрудников во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР), возглавляемом Н. И. Вавиловым, а также М. А. Розановой и ее учениками в Петергофском биологическом институте при ЛГУ. В первых генэкологических работах (Е. Н. Синской — на крестоцветных, М. А. Розановой — на лютиках) иллюстрировались уже описанные Турессоном закономерности. Но в дальнейшем оказалось, что методы генэкологического анализа хорошо подходят для реализации задуманной Н. И. Вавиловым реформы систематики культурных растений. Значение их работ для понимания структуры вида и микроэволюции блестяще показал К. М. Завадский (1968), анализ которого не устарел и в наши дни.

В 1928–1930 гг. Е. Н. Синская и М. А. Розанова выступили с теоретическими обобщениями, намечавшими два пути развития «аналитической» или «экспериментальной» систематики. Розанова считала основной задачей исследование

закономерностей географической дифференциации вида, а Синская — процессов формирования новых экотипов и видов. Данные различия отразились на вкладе этих ученых в развитие генэкологии. За исключением своей первой работы о лютиках в 1932 г. Розанова практически занималась описанием географической изменчивости по отдельным признакам, гибридными формами, кариосистематикой (на видах родов *Rubus*, *Fragaria* и др.). Генэкологию Розанова рассматривала как один из методов исследования проблемы «вид и среда», включая ее вместе с другими направлениями (морфолого-географическим, кариологическим и пр.) в цитогенетические основы экспериментальной систематики. Синская на крестоцветных, злаках, бобовых исследовала особенности и состав их популяций в разных частях ареала, в разных биотопах, у диких и в разной степени окультуренных представителей. Она разработала классификацию экотипов (1928), изучила различия в изменчивости разных признаков и разделила их на группы по адаптивному значению (1933), развивала представления об экологической структуре местных популяций (1938; 1939), предложила концепцию «растительной конституции» (1946).

Идеи генэкологии довольно быстро нашли отклик у российских ботаников. В 1920–1930-х гг. появились работы сотрудников ВИР З. Н. Жеребиной, В. Т. Красочкина, А. И. Купцова, М. К. Рубашевской, М. С. Щенковой и др. Представления об эколого-географической дифференциации вида нашли отражение в классификации культурных растений, создаваемой на основе изучения мировых коллекций и отраженной в многотомном издании «Культурная флора СССР». Экотипы некоторых дикорастущих растений были описаны сотрудниками Розановой — В. А. Королевой, А. П. Соколовской, О. С. Стрелковой, а также Г. И. Поплавской. Перспективность изучения экологии для характеристики видов и более мелких таксонов показал Е. П. Коровин (1928; 1940).

Переход от классических морфологических методов к экспериментальной систематике значительно медленнее происходил в зоологии. Наиболее близки к генэкологии были работы, посвященные «биологическим расам» паразитов, фитофагов (см. обзоры: Арнольди, 1941; Кожанчиков, 1941; 1946). Однако и в этих работах генетические основы наблюдаемых различий не изучались.

Первоначальный интерес к экологической характеристике вида у русских зоологов возник под влиянием М. А. Мензбира (1882), призывавшего к изучению «образа жизни» видов для понимания их истории, а также истории фауны. Ученниками Мензбира были В. В. Станчинский (1923; 1926; 1927а; б) и Д. Н. Кашкаров (1931; 1933; 1938; 1939). В орнитологических работах Станчинский проанализировал влияние основных экологических факторов на становление границ ареалов и «экологическую дивергенцию» видов и подвидов при расселении или при изменении условий среды (например в результате деятельности человека). Станчинский описывал различия близких видов и подвидов по поведению (характер питания, гнездования), по морфологическим признакам, соответствующим условиям занимаемых ими биотопов. У широко расселенных видов он отмечал различия в сроках миграции, гнездования, в числе и размерах кладок. Приводимый им фактический материал относится преимущественно к территориально разобщенным формам.

Работы В. В. Станчинского были первыми в орнитологии попытками анализа роли экологических факторов в дифференциации вида. Позднее А. Н. Промптов (1933; 1934а; б; 1936) развивал его идеи. Они были уже характерны для многих

зоологов в тот период. Признавая ведущую роль естественного отбора в эволюции, Промптов категорически возражал против рассмотрения мутаций как основного материала для отбора. Станчинский считал, что наблюдаемая в природе «массовая групповая наследственная изменчивость» — явление совершенно иного порядка и иной природы, чем лабораторные мутации.

Д. Н. Кашкаров в книгах «Среда и сообщество» (1933) и «Основы экологии животных» (1938) развивал собственные представления о взаимоотношении экологических исследований и эволюционной теории. Высоко оценивая работы Г. Турессона и Е. Н. Синской, он приводил данные, которые, по его мнению, можно интерпретировать как «экотипы в зоологии». По его наблюдениям, пустынные формы (виды, подвиды) многих птиц отличаются от лесных и прочих своими размерами и окраской (горная куропатка, славка-завирушка, большая синица и др.). Аналогичные различия отмечены Кашкаровым у горных и равнинных популяций косули, кабана. Он опирается и на работы других отечественных зоологов, например А. М. Судиловской, которая в 1935 г. наблюдала это явление у горных, горно-пустынных и пустынных популяций синички расписной. Виды, начинающие заселять пустыню и различные биотопы в ней (пески, глинистые участки, заросли саксаула и пр.), отличаются от исходных форм пропорциями конечностей, окраской, характером суточной активности (гекконы, быстрая ящерка). Явно экологический характер имели различия рас рыб, описанные Л. С. Бергом (1934), и аналогичные им формы иссыккульского османа, популяции маринки в реке и в озере Сары-Чилек. К экотипам относил Кашкаров и биологические расы насекомых, отмечая определенный параллелизм экологической дифференциации пустынных видов грызунов в Средней Азии и в США.

Особо следует отметить разработанные Д. Н. Кашкаровым и Е. П. Коровиным (1931) представления об экологических механизмах миграции видов. По существу это было обоснование роли экологической изоляции и экологической пластичности в процессах расселения видов. Авторы считали необходимым различать: а) миграцию при расселении по доступной территории вместе с другими видами, характерными для определенного ценоза, — «сукцессионную»; б) миграцию с освоением новых для вида биотопов — «автономную».

Д. Н. Кашкаров наметил те направления экологических исследований, которые важны для разработки, уточнения, обоснования общих положений эволюционной теории. Среди них — установление роли экологической изоляции, наблюдения за изменчивостью организмов в природе со сравнением разных частей ареала в разные годы, изучение взаимосвязи эволюции видов и ценозов. Центральное место он отводил проблеме адаптивности «видовых» признаков, которая могла быть решена путем изучения процесса формирования адаптации от его первых шагов — образования мелких систематических единиц внутри вида. Он критически оценивал данные о так называемых приспособительных окрасках, с одной стороны, не всегда являющихся адаптивными, с другой — не обеспечивающих абсолютной защищенности. Возвращаясь к более ранним своим работам, Кашкаров указывает, что под контролем отбора могут находиться не только определенные признаки организмов, но и сама способность к наиболее целесообразным изменениям. Вопрос об оценке адаптивности эволюции и отражении ее в современной таксономии, о сравнительной роли этологических, физиологических и морфологических признаков на разных этапах дивергенции был поставлен Кашкаровым в программной статье 1939 г.

Таким образом, эволюционно-экологические исследования зоологов в рассматриваемый период ограничивались в основном описанием и общим анализом адаптивной природы подвидовых и видовых различий. Трагическая судьба создателей генэкологии животных прямо сказалась и на ее развитии в СССР. В. В. Станчинский стал одной из первых жертв И. И. Презента, был арестован первый раз уже в 1933 г. и пробыл в заключении до 1936 г. Запрещен был и основанный им «Журнал экологии и биоценологии». После повторного ареста в 1940 г. Станчинский уже не вернулся и погиб в лагере. Под огонь жесткой критики И. И. Презента в середине 1930-х гг. попал и Д. Н. Кашкаров, скончавшийся в эвакуации в 1941 г. А. Н. Промптов, затравленный лысенкоистами после августовской сессии ВАСХНИЛ, кончил жизнь самоубийством в 1948 г.

Репрессии не обошли стороной и генэкологию растений, которая развивалась усилиями сотрудниц Н. И. Вавилова, вступившего с середины 1930-х гг. в неравную схватку с Т. Д. Лысенко и погибшего в Саратовской тюрьме в январе 1943 г. Тем не менее представители генэкологического направления в ботанике перешли от географических подвидов и экотипов разных масштабов к изучению более тонкой структуры вида, а затем к исследованию местных популяций. В их работах нашел широкое применение экспериментальный метод генетического анализа. Вместе с тем преимущественным объектом изучения у ботаников оставались изменения комплексных особенностей, скоррелированных сочетаний признаков.

Различия в развитии экологического анализа структуры вида в ботанике и зоологии в какой-то степени объясняются специфическими особенностями изучаемых объектов. У растений «формы местообитаний», т. е. экологические расы, экотипы, имеют большее распространение и характеризуются не только физиологическими, но и морфологическими особенностями; по крайней мере, они более четко выражены. У животных, в особенности у теплокровных, с сильно развитыми механизмами морфогенетического гомеостаза и значительной степенью независимости от внешних условий, локальная генетико-физиологическая изменчивость обычно не проявляется в фенотипе и наблюдается тенденция к значительному фенотипическому единообразию на обширных пространствах (Майр, 1968, с. 288). Вместе с тем Майр отмечает, что «изучением экологических рас у животных до сих пор странным образом пренебрегают» (там же, с. 287).

Большая распространенность и более явная выраженность экологической дифференциации вида у растений послужили объективной основой для разработки генэкологических представлений об адаптивной структуре вида и местной популяции в первую очередь ботаниками. Исследователи экологической дифференциации вида внесли существенный вклад в анализ комплексных изменений, возникающих в процессе адаптивной радиации на начальных ее этапах, подобно тому как изучение географической изменчивости позволило выяснить селективную основу ее возникновения и существования.

Проблема структуры вида относится к числу проблем, разработка которых интенсивно проводилась целыми научными коллективами отечественных ботаников на основе комплексного применения географо-морфологического, экспериментально-экологического и генетического методов изучения внутривидового полиморфизма в природе, в питомниках и в лабораториях. Они показали, что структура вида выражена в его полиморфизме, а разнообразные, уже проверенные, переработанные

отбором и имеющие приспособительное значение формы и группы (географические и экологические расы, местные популяции, различные внутривидовые единицы) связаны закономерными внутривидовыми отношениями, интегрирующими их в единые целостные системы. Поэтому внутривидовые различия, еще не успевшие подвергнуться естественному отбору (новые мутации и морфозы), а также различия неадаптивные, вызываемые плейотропизмом, селективными корреляциями или генетико-автоматическими процессами, не рассматривались как структурные единицы.

Благодаря применению методов экспериментальной генетики (путем гибридизации и изучения расщепления признаков, путем инцукта и разведения изолированных семей, чистых линий и т.п.) вид был разложен на массу мелких, константно различающихся между собой форм. Однако выделяемые при таком анализе отдельные биотипы или формы, различающиеся по одному константному признаку, не рассматривались с точки зрения способности их к самостоятельному существованию и воспроизведению в природной обстановке. В действительности эти формы были лишь зависимыми компонентами популяций, не проверенными отбором на жизнеспособность и конкурентоспособность.

Изучение популяционной структуры вида стало возможным после широкого применения методов генэкологии, на базе которой сложилось экспериментально-экологическое направление в микросистематике, связанное с теоретическим обоснованием Н. И. Вавиловым дифференциального ботанико-географического метода и введением его в практику изучения исходного материала для селекции. Эти работы были выполнены М. А. Розановой и Е. Н. Синской. Благодаря их трудам формировалась экспериментальная систематика, названная еще дифференциальной (Вавилов, 1926), аналитической (Розанова, 1930) или микросистематикой (Завадский, 1961).

Большой вклад в разработку проблемы вида и его внутренней организации сделал Н. И. Вавилов. Фактической основой его представлений послужил огромный материал, собранный им и коллективом ВИР при изучении сортового состава многих видов культурных растений и ближайших к ним природных видов. Главной особенностью работ Вавилова и его школы был комплексный подход к анализу вида, сочетавший генетические испытания материала в питомниках, географические посеы образцов на многочисленных станциях и экологические наблюдения. Невиданной была и широта охвата материала. Исследовалось множество популяций каждого вида по возможности из всех частей ареала и из разных местообитаний.

В итоге было доказано, что все виды полиморфны и состоят из большего или меньшего числа внутривидовых форм. Вавилов писал: «Изучение нескольких сот видов культурных растений, проведенное большим коллективом, привело нас, прежде всего, к понятию линееевского вида, в том числе культурных растений как определенной сложной системы» (1935а, с. 7). Разъясняя свою позицию, он уточнял: вид «представляет собой более или менее обособленную сложную подвижную морфофизиологическую систему, связанную в своем генезисе с определенной средой и ареалом» (там же).

Результаты огромной аналитической работы послужили основой представлений Вавилова о структуре вида растений, которые формировались в два этапа. Первоначально этот вопрос решался им в духе идей ранней генетики, что нашло отражение

в работе 1920 г. «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», вышедшей в 1935 г. отдельной книгой (Вавилов, 1935б). Вавилов отмечал, что линнеевский вид, считавшийся в XIX в. «основной конечной единицей», предстал теперь хотя и реальным, но сборным образованием, формой коллективного существования «элементарных видов» (по Г. де Фризу), или жорданонов (по Я. Лотси). Тысячи жорданонов установлены у мягкой пшеницы, возделываемой в различных районах Азии и Европы, у местных азиатских и африканских форм культурного ячменя, у риса и других культур, столь же велико число генетически различных внутривидовых форм у диких плодовых, у сорных растений и т. д. В связи с этим Вавилов считал, что только путем их детального изучения можно подойти к действительному пониманию вида. Рассматривая вид как сложное явление, многообразие которого целесообразно определять «числом расовых признаков», Вавилов трактовал его по существу как систему признаков или генотипов. В качестве элементарной единицы вида он признавал расу, а общая структура линнеевского вида представлялась ему как ряд соподчиненных единиц: подвиды, разновидности, расы.

Глубокое влияние на теоретические представления Вавилова о виде и его структуре оказало изучение в 1920-х гг. многих видов растений в естественных местах их произрастания. Большое значение имело также внедрение в практику исследований разработанного Вавиловым дифференциального ботанико-географического метода, который он рассматривал как «единственный путь к действительному практическому овладению линнеевским видом» (Вавилов, 1931, с. 125). Этот метод предполагал морфолого-физиологическое и генетическое изучение вида, анализ экологической и географической изменчивости составляющих его форм с обязательным учетом признаков не только наиболее часто встречающихся особей, но и всех отклонений от типичной формы вида. Ботанико-географический метод позволял дать исчерпывающую характеристику виду и его структуре.

К началу 1930-х гг. Вавилов приходит к мысли, что для понимания вида как целостной системы недостаточно знаний только о его генетическом потенциале. Развитие генетического представления о виде, писал он, большой шаг в понимании вида. Но оно недостаточно, поскольку не учитывает закономерностей экологического формообразования внутри вида и «основного атрибута линнеевского вида: приуроченность к определенной географической области» (1931, с. 125). Попытка синтезировать генетические представления о виде с эколого-географической и морфолого-физиологической концепциями была предпринята Вавиловым в работе «Линнеевский вид как система» (1931).

Новые данные, полученные на основе ботанико-географического метода, наглядно показывали, как под влиянием естественного отбора в локальных условиях среды и географической изоляции обособляются наиболее соответствующие данной среде группы рас — эколого-географические подразделения вида, различающиеся комплексом морфологических и физиологических признаков. Эколого-географическая дифференциация вида особенно заметно происходит при расселении вида, когда в новых условиях идет интенсивный отбор и выделяются расы (экоотипы), соответствующие данной среде. Вот почему виды, занимающие обширные ареалы, нередко выделяют резко различные эколого-географические комплексы форм.

Таким образом, Н. И. Вавилов поставил задачу изучать «географическую и экологическую динамику вида как системы» (1931, с. 127). Линнеевские виды он

отныне рассматривал не как системы признаков, а как сложную систему внутривидовых единиц: систему естественных группировок рас (экотипов или климатипов). Эти выводы были подкреплены серией монографических исследований, выполненных сотрудниками ВИР (например Е. Ф. Пальмовой на пшеницах, М. А. Розановой на малине, Е. Н. Синской на люцернах и др.).

Для понимания сложной структуры вида большое значение имело и изучение местных сортов сельскохозяйственных растений, длительное время выращиваемых в одном и том же районе и представлявших собой по существу местные популяции видов растений, сформированные действием бессознательного искусственного и естественного отбора. Поэтому анализ строения и преобразования местных сортов стал важным способом изучения структуры местных популяций видов растений и их эволюционной динамики. Исследованиями Д. И. Баранского, П. И. Богдана, В. В. Колкунова, П. Н. Константинова, Н. Н. Кулешова, П. И. Лисицына, А. Л. Мазлумова, К. Г. Ренарда, В. Ф. Савицкого, И. С. Травина и др. был подтвержден факт высокой гетерогенности местных сортов пшениц, ячменей, овсов, льна, сахарной свеклы, клевера и др. культур и собран большой материал по характеристике форм, входящих в их состав. Элементарными единицами в пределах местного сорта-популяции признавались два типа форм: более крупные, отличающиеся друг от друга одним константным признаком, — разновидности, и многочисленные мелкие формы — расы, обладающие своими характерными особенностями и способные передавать их потомству, что нашло отражение в работах Е. Ф. Пальмовой в 1922 г., К. Г. Ренарда в 1924–1930 гг., Г. Р. Рего в 1927 г., С. И. Жегалова в 1930 г.

Особенно ценными были исследования так называемого перерождения местных сортов, т. е. ухудшение хозяйственно или биологически важных признаков сорта (урожайность, иммунность, засухо- и морозоустойчивость и т. п.). Такие изменения наблюдали при длительном выращивании сорта в одном и том же районе или при перенесении сорта в другой район, с иным сочетанием факторов среды. Исследования перерождения местных сортов и искусственных сортосмесей, осуществленные А. А. Сапегиним (1922), В. Е. Писаревым (1923) и Н. Н. Кулешовым (1926), показали, что преобразование их состава сводится к закономерному изменению числовых соотношений между входящими в них компонентами. Эти исследования привели к выводу, что сосуществование в популяции различных форм увеличивает возможности ее приспособления к изменяющимся факторам внешней среды.

Еще один аспект адаптивного полиморфизма популяций был вскрыт селекционером Д. И. Баранским (1926; 1930). Изучение им причин изменения состава искусственных сортосмесей ячменей показало, что главной причиной, направляющей перестройку сортосмеси, является наличие в популяции форм, обладающих широкой экологической пластичностью, т. е. форм, способных сохранять устойчивость наиболее жизненно важных свойств при воздействии неблагоприятных условий.

Таким образом, исследования селекционеров и растениеводов в 1920–1930-х гг. не только вскрыли полиморфный состав популяций, но и доказали его адаптивный характер.

Фактической основой для изучения экологической структуры популяций стали материалы обширных наблюдений за растительными популяциями, собранные

Е. Н. Синской и ее сотрудниками в экспедициях 1934–1939 гг. Анализ географических серий местных популяций, прослеживание направленных изменений состава популяций вида в вертикальном и широтно-меридиональном направлениях дал возможность сравнительных исследований экологической изменчивости популяций. При этом учитывали изменения не только отдельных признаков, но и их комплекса: архитектура куста, время цветения, форма листа, соцветия и т. д. Выделявшиеся в местных популяциях формы проверяли в питомниках: выясняли наследственную обусловленность их признаков, проводили их скрещивания и испытания в условиях оранжереи. Участники экспедиций изучали особенности и состав популяций многих видов из семейств бобовых и злаковых. Исследования показали, что экотип — это сложная полиморфная система, что несмотря на «единство типа» он чрезвычайно изменчив внутри себя (Синская, 1948, с. 52). Изменчивость экотипа выражена тем слабее, чем менее благоприятны условия, в которых он сформировался, чем ближе эти условия к крайнему пределу возможного распространения. Наиболее изменчивые экотипы встречаются в современных центрах видообразования.

Степень полиморфизма экотипа определяется изменчивостью составляющих его популяций. Популяции, где полиморфизм представлен разнообразием изореагентов, т. е. мелкими формами, которые помимо признаков экотипа характеризуются еще наследственно обусловленными признаками, не имеющими в данном местобитании приспособительного значения (степень опушения и рассеченности листа, форма и интенсивность окраски лепестков и т. п.), составляют, по Синской, первый тип структуры популяций — популяции с «неэкологической структурой» или с «разлитым полиморфизмом» (Синская, 1939, с. 446; 1948, с. 57). Такие популяции, как правило, существуют в среде, которая, хотя и подвержена частым колебаниям, но в целом благоприятна для вида.

Второй тип — популяции с четко выраженными структурными элементами. При изменении условий на месте произрастания или же при расселении в несколько более суровые условия наряду с широкой амплитудой изменчивости по отдельным признакам (изореагенты) в популяции оформляются и становятся различными отдельные элементы, представляющие собой простейшие формы группового приспособления вида. Популяции подобного типа были названы Синской «экотипическими популяциями с экологической структурой» (Синская, 1939, с. 456), а элементарная единица их структуры — «экоэлементом» (Синская, 1938, с. 4). Реальность существования экоэлементов доказывалась многочисленными примерами и особенно материалами по составу популяций, полученными М. С. Щенковой. Экоэлементы Синская рассматривала как «элементарные экотипы», «зачатки экотипов» (1938, с. 4) или «микроекотипы», складывающиеся в недрах популяции (1948).

Таким образом, проведенные в 1920–1939 гг. исследования структуры вида у растений способствовали выработке представлений о них как о целостной, иерархически построенной системе, включающей разнообразные внутривидовые единицы, среди которых основным структурным элементом является местная (локальная) популяция. Вопрос о значении структуры вида для познания эволюционных преобразований разрабатывался в нашей стране преимущественно на материалах, полученных при изучении высших растений.

7.6. Теория филэмбриогенезов и морфологические закономерности эволюции

Выступая на XII Съезде русских естествоиспытателей и врачей в 1910 г. с речью «Эволюция и эмбриология», А. Н. Северцов поставил задачу создать теорию филэмбриогенезов, которая должна выяснить, «каким образом и когда филогенетические приспособительные изменения в организации проявляются в индивидуальной жизни животных» (1910, с. 8–9). Здесь он впервые предложил очерк теории филэмбриогенезов, в котором показал, что биогенетический закон Геккеля–Мюллера является частным случаем более общих морфологических отношений между филогенезом и онтогенезом. Северцов установил, что при эволюции органов посредством ранних эмбриональных изменений рекапитуляции либо отсутствуют вовсе, либо проявляются только на самых ранних стадиях и что биогенетический закон действует лишь в случае эволюции путем «надставок стадий». Вторая часть речи была посвящена защите дарвинизма и исторического метода исследований. Северцов обратил внимание на то, что многие специалисты по физиологической эмбриологии забывают, что «онтогенез есть функция филогенеза» и что «без понимания законов эволюции мы не можем понять и законов индивидуального развития, скажу больше, законов жизни». Далее, вступая в полемику с неовиталистами, Северцов подчеркивал: «Напрасно было бы искать у неовиталистов подробного и обстоятельного опровержения дарвинизма, вместо него мы в громадном большинстве случаев находим только голословное и радостное заявление, что “дарвинизм умер” и что говорить о нем больше не стоит, или старые, давно опровергнутые ссылки на то, что это теория случайностей <...> Для нас важно отметить тот факт, что неовиталистами дарвинизм не опровергается, а просто отвергается». Дарвинизм не умер, а живет и должен развиваться — такова была главная идея второй части речи Северцова.

Через два года Северцов издает «Этюды по теории эволюции» (1912), в которых теория филэмбриогенезов обосновывается более полно. Он подразделил филогенетические изменения на прогрессивные и регрессивные, дал определение этих понятий и рассмотрел морфологические критерии прогресса и регресса. Под прогрессом Северцов понимал изменения организации, ведущие к повышению приспособленности. Явления прогресса были дифференцированы им на общий прогресс, или повышение приспособленности целостного организма, и частный прогресс, или изменение одного или нескольких органов. В 1914 г. Северцов сформулировал представление о прогрессе как об общем законе эволюции, как о сути эволюционного учения и предложил различать биологическую, морфологическую и физиологическую стороны процесса эволюции. Он сформулировал мысль об основных направлениях эволюционного процесса. Относя к общим филогенетическим закономерностям «соотношение между прогрессивной эволюцией, специализацией и регрессивной эволюцией», Северцов выдвинул положение о соотношении этих направлений как закономерной смене фаз в эволюции и показал, что после периода прогрессивной эволюции может наступить регрессивная фаза.

В дальнейшем А. Н. Северцов выделил в поступательном развитии органического мира прогресс биологический, морфологический и физиологический. Тем самым прогресс исследовался как комплексная проблема, исчерпывающее решение которой возможно только путем синтеза данных ряда биологических дисциплин.

Он показал, что в развитии организма как целого разные типы прогресса могут сочетаться, протекать параллельно и взаимосвязанно. Ведущую роль в эволюции он отвел биологическому прогрессу, определяющему победу в борьбе за существование. При этом биологический прогресс может сопровождаться морфологическим и физиологическим регрессом. Во всех упомянутых выше работах Северцов касался проблемы прогресса попутно. Его первая специальная сводка по этому вопросу появилась в 1925 г. в виде небольшой книги, которая в 1934 г. была переиздана в значительно расширенном виде. В ней содержалось учение о главных направлениях эволюции. Тремя годами раньше в Германии вышла его фундаментальная монография «Морфологические закономерности эволюции» (Sewertzoff, 1931), оказавшая огромное влияние на одного из главных архитекторов СТЭ — Б. Ренша (Rensch, 1947). В СССР эта книга была опубликована в 1939 г.

Биологический прогресс, по А. Н. Северцову, совершается последовательно путем образования сначала новых рас, затем разновидностей и, наконец, новых видов. К победе в борьбе за существование ведут несколько типов морфологических изменений: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы и общая дегенерация. При ароморфозе повышается общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков. Это достигается дифференциацией и усложнением функций органов и соответствующим изменением их строения. Последнее находит выражение в гистологических изменениях, в изменениях величины и формы органов, в дифференциации органов и в увеличении их числа, а также в распределении и расположении многократно повторяющихся органов и их концентрации. Примерами ароморфоза может служить эволюция сердца позвоночных, превращение конечностей из плавающих в ползающие. Приводимые Северцовым примеры ароморфоза представляют собой изменения в строении отдельных органов. Но он попытался понять, как эти изменения сказываются на всем организме. По Северцову, совмещение прогрессивных изменений одних частей со статическим положением других ведет к подъему всей организации. В тех случаях, когда прогресс одних частей совмещается с регрессом других, о направлении изменений организации позволяет судить сопоставление прогрессивных и регрессивных признаков.

Перспективное значение эволюционных изменений неодинаково. Если одни из них прокладывают дорогу поступательному движению эволюционного процесса, то другие как бы останавливают его. К первым Северцов отнес ароморфозы, ко вторым идиоадаптации — приспособительные изменения, не повышающие и не понижающие энергию жизнедеятельности взрослых потомков. Ароморфозы и идиоадаптации теснейшим образом связаны между собой. Отсутствие ароморфоза на данном этапе эволюции вовсе не означает ее полной остановки.

В промежутках между узловыми точками эволюционного процесса, как охарактеризовал ароморфозы А. Н. Северцов, формы могут испытывать значительные количественные изменения (идеоадаптации). К последним относятся изменения окраски животных, адаптивные изменения формы тела и специализация. Два последних различаются между собой. Примерами адаптивного изменения формы тела могут служить плоская форма тела скатов и камбал, а примерами специализации — приспособления к подземному образу жизни у кротов, к жизни на отвесных скалах у гекконов, к древесному образу жизни у хамелеонов и ленивцев. В случае специализации, которую Северцов рассматривал как частный случай идиоадаптации,

имеет место приспособление всей организации животного к узким и стабильным условиям среды.

Третье направление биологического прогресса — ценогенезы, представляют собой полезные эмбриональные приспособления, которые развиваются и исчезают на протяжении онтогенеза и благодаря которым обеспечивается возрастание численности потомства, хотя общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяются. К ценогенезам относятся, например, приспособительная окраска и твердые оболочки яиц, желток, органы личиночного питания и дыхания.

Наконец, четвертое направление — морфологический регресс, или общая дегенерация, — представляет собой приспособительные изменения взрослых форм, понижающие общую энергию жизнедеятельности. В конечном счете регрессивные изменения ведут к биологическому прогрессу — увеличению числа особей дегенерировавших форм, расширению ареала их распространения и возникновению новых дочерних видов. Так обстоит дело у оболочников, ленточных червей, усоногих раков и др. животных. Эволюцию путем общей дегенерации отличает прежде всего прогрессивное развитие половой системы, различного рода ценогенезов и органов пассивной защиты.

На большом значении регресса в эволюции организмов особенно настаивал Н. К. Кольцов (1933). Принимая тезис, что общее направление эволюции организмов на Земле прогрессивное и что она совершается от простого к сложному, Кольцов отводил весьма значительную роль неотении. Неотенические изменения сказались на эволюции всех крупных таксонов животного мира. Схематическое изображение филогенеза в виде дерева или хвоща, по его мнению, не отражает широкого распространения регресса. Кольцов предложил свою схему эволюции, имевшую вид «мангровой заросли». Такие критерии прогресса, как увеличение числа особей вида и расширение площади его расселения, Кольцов считал ненадежными.

А. Н. Северцов пытался выяснить факторы, определяющие переход данной формы с одного пути эволюции на другой. Он высказал предположение, что изменение направления эволюции зависит от характера и высоты организации животного, от характера и скорости изменения внешней среды и от соотношения между изменениями среды и организацией и функциями животного. Северцов предложил свое объяснение редкости нахождения переходных форм между крупными таксонами животных. Причину этого явления он усмотрел в редкости и относительной краткости периодов ароморфоза, а также в монофилетическом характере эволюции.

Различение ароморфозов, идиоадаптаций и ценогенезов дало Северцову ключ к пониманию сосуществования в современной фауне высокоорганизованных и примитивных, древних форм. Дело не в том, утверждал Северцов, полемизируя с лamarкистски настроенными палеонтологами, что среда, в которой живут древние формы, оставалась неизменной. Выживание таких форм составляет не исключение, а правило, и не может быть сведено к неизменности условий существования; оно объясняется тем, что эволюция данной группы совершалась по пути идиоадаптации, а не ароморфоза.

Разработанное А. Н. Северцовым учение о главных направлениях эволюции создавало предпосылки для описания морфологических закономерностей макроэволюции. Благодаря ему проблема прогресса стала доступной целенаправленному изучению на основе эмпирических данных. Сам Северцов отнюдь не сводил

ее к морфологическим изменениям. Уже в первых своих работах о прогрессе он, выделив основные стороны этого процесса, одновременно отметил целостный характер прогрессивной эволюции и вытекающую отсюда необходимость увязывать морфологическую, биологическую и физиологическую стороны прогресса. Учение о главных направлениях эволюционного процесса оставило без ответа вопросы о причинах перехода той или иной формы в одних случаях на путь ароморфоза, в других — на путь идиоадаптации.

Вместе с тем оно стимулировало изучение путей и закономерностей эволюции, вовлекая в изучение макроэволюции различные отрасли биологии — сравнительную анатомию беспозвоночных, ботанику, гистологию, физиологию, экологию, биохимию. Это учение стимулировало развитие эволюционной морфологии, послужив основой для объединения эволюционно-морфологических теорий в единую концепцию — морфобиологическую теорию эволюции. Теория филэмбриогенеза, изучение способов филогенетических изменений органов, теория редукции, учение о корреляции и о главных направлениях эволюции создавали предпосылки для объединения их в будущем в логически стройную концепцию макроэволюции, в которой был бы осуществлен синтез теории естественного отбора, генетики, экологии и экспериментальной эмбриологии.

Работы А. Н. Северцова в значительной степени предопределили все последующие исследования в области макроэволюции и стали фактически первой попыткой последовательного объяснения ее адаптивного характера (Матвеев, 1937; Матвеев, Дружинин, 1939; Adams, 1980a; Levit, Hofffeld, Olsson, 2006; Северцов, 2012). По существу, он впервые продемонстрировал эффективность принципа единства микро- и макроэволюции и доказал его огромный эвристический потенциал в познании факторов и закономерностей макроэволюции. Его учение о филэмбриогенезах позволило создать принципиально новое понимание взаимосвязи онто- и филогенеза, согласно которому разнообразные преобразования индивидуального развития являются основой филогенетических перестроек. Огромное значение этого учения по существу стало осознаваться в мировом научном сообществе только в конце XX — начале XXI в., когда в связи с успехами в изучении молекулярных основ индивидуального развития на передний план выдвинулась проблема «Devo-Evo» (Wake, 1996; Olsson, Levit, Hofffeld, 2010).

Сыграв исключительно важную роль в подготовке ряда важных блоков синтетической теории эволюции, Северцов вместе тем не был непосредственным ее архитектором. Его идеи и положения вошли в СТЭ благодаря трудам его многочисленных учеников и последователей в области зоологии, и прежде всего И. И. Шмальгаузена (1938; 1939a; 1946a), и приобрели общепризнанное значение в работах ботаников Б. М. Козо-Полянского (1937), А. Л. Тахтаджяна (1943; 1945; 1954) и К. М. Завадского (1958).

7.7. Гипотезы симбиогенеза и эволюции биосферы

Причины и механизмы усложнения строения и функций организмов в филогенезе были и остаются сложнейшей проблемой эволюционной теории. В период кризиса возросли многочисленные недарвиновские попытки ее решения, о которых речь пойдет ниже. В то же время в русскоязычном пространстве были выдвинуты

принципиально новые подходы к ее решению, выходящие за пределы традиционных альтернативных парадигм: дарвинизм–ламаркизм, тихогенез–номогенез, градуализм–сальтационизм и т. д. Значимость некоторых из этих гипотез стала очевидной только в наши дни. К их числу относятся концепции симбиогенеза — А. С. Фаминцына, К. С. Мережковского, Б. М. Козо-Полянского (Хахина, 1979; Khakhina, 1992; Манойленко, 2012), и эволюции биосферы В. И. Вернадского, А. П. Виноградова (Колчинский, 1990б).

Традиционный дарвиновский подход базировался на представлении, что все черты и признаки организма, в том числе и наиболее общие, составляющие фундамент плана строения того или иного типа, являются приспособительными в своей основе и возникли путем селективного накопления множества мелких наследственных различий. Длительный кумулятивный процесс таких изменений приводит к дифференциации, к расчленению ранее единой системы, части которой в дальнейшем всё более обособляются друг от друга, давая начало новым системам органов и тканей. Вместе с тем постепенно накапливались факты о том, что возможен и другой способ усложнения организации индивида. Он осуществляется через объединение организмов-симбионтов путем нарастающей в процессе эволюции интеграции (связи) между ними. Этот процесс при усилении полезной для особей связи между компонентами и целостности всей системы может привести в некоторых случаях к столь тесному объединению симбионтов, что возникает новый сложный комплексный организм или сложный комплексный орган.

Более того, в процессе эволюции степень связи между симбиотирующими организмами может изменяться. В эволюции множества экосистем эти изменения происходят всё время на биоценологическом уровне. В отдельных случаях эволюционные преобразования симбиотических связей заходят столь далеко, а интеграция становится такой глубокой, что биоценологические отношения перерастают в физиологические, а компоненты становятся частями (тканями, органами) нового комплексного индивида. Эволюционное изменение биоценологических отношений, в результате которого на базе компонентов симбиоза возникает новый более сложный организм или симбиорган, составляет сущность процесса симбиогенеза и характеризует эволюционную роль симбиоза.

Впервые гипотеза симбиогенеза была высказана ботаником А. С. Фаминцыным и зоологом К. С. Мережковским в разгар кризиса дарвинизма в 1905–1907 гг. на базе многолетних экспериментальных работ по симбиозу и основанных на них эволюционно-теоретических представлений. Далее шла разработка фактической и логической аргументации в пользу гипотезы симбиогенеза, более полная разработка самой гипотезы и первая ее систематическая критика. Наконец, в середине 1920-х гг., была предпринята попытка соединить учение о симбиогенезе с дарвинизмом.

Наиболее полно концепция А. С. Фаминцына об эволюционном значении симбиоза была изложена в статье «О роли симбиоза в эволюции организмов» (1907а). В ней утверждалось, что усложнение организации и функций организмов в процессе эволюции может осуществляться не только путем дифференциации исходной, более простой формы, но и на основе «симбиотического соединения самостоятельных организмов в жизненную единицу высшего порядка» (Фаминцын, 1907б, с. 143). Базой для подобной гипотезы служили многолетние

работы по образованию зооспор у лишайников; изучению симбиоза одноклеточных зеленых и желтых водорослей с некоторыми видами беспозвоночных животных; по поведению пластид в семенах и проростках подсолнечника; по выделению хлоропластов из растительной клетки и по культивированию их на искусственных средах. Эти работы были проведены для того, чтобы экспериментально моделировать процесс образования сложного организма из более простых и разных по происхождению форм.

Идея о роли симбиоза как фактора эволюции нашла свое отражение в попытке А. С. Фаминцына сформулировать представление о клетке как «симбиотическом комплексе». Для него растительная клетка — продукт эволюционно сложившегося симбиоза двух простых организмов: «зеленого с хлоропластами (или одним хлоропластом) и бесцветного, амебовидного, построенного из плазмы и ядра» (1907а, с. 4). Основные органеллы клетки (хлоропласты, центросома, ядро) возникли не путем дифференциации плазмы, а представляют собою самостоятельные симбиотические структуры, которые следует рассматривать как клетки, находящиеся в другой клетке.

Не найдя в дарвинизме удовлетворительного решения вопроса о причинах усложнения организмов в процессе эволюции, А. С. Фаминцын предпринял попытку найти эволюционный фактор, который мог бы объяснить причины прогрессивного развития от простого к сложному. Уже в работах 1890-х гг. он допускал, что сложные организмы могли возникнуть «через соединение элементарных организмов в колонии и преобразования совокупности их в единицы высшего порядка» (Фаминцын, 1890, с. 38). Позднее это положение получает развитие и становится основой всей его концепции о роли симбиоза в эволюции (1907а; б; 1912а; б; 1916; 1918).

В отличие от А. С. Фаминцына, сосредоточившегося на эмпирическом обосновании своей идеи, К. С. Мережковский стремился главным образом к логической аргументации своих суждений. С изложением своих взглядов на эволюционную роль симбиоза Мережковский впервые выступил в статье «О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений» (Mereschkowsky, 1905). Более подробно и аргументированно он высказал их в книге «Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов» (Мережковский, 1909), а также в более поздних работах (Merejkovsky, 1920). В основу гипотезы симбиогенеза им были положены две относительно самостоятельные концепции. Первая из них сводилась к представлению о том, что любая клетка растения и животного по своей природе есть сложная комбинация и объединение (симбиоз) в одно целое изначально разнородных свободноживущих и очень примитивных живых существ. Это положение базировалось на предположении о симбиотической природе хроматофоров.

Наиболее важными аргументами в пользу этого предположения Мережковский считал: явление непрерывности (преемственности) пластид; функциональную независимость хроматофоров от ядра клетки (самостоятельность пластид); аналогию хроматофоров с типичными эндосимбионтами (зоохлореллами и зооксантеллами), особенно ярко проявляющуюся в сходстве морфологических признаков и способах передачи из поколения в поколение, а также черты в строении и размножении хроматофоров и одноклеточных синезеленых водорослей (Суанорфусеае). Вероятными

предками хроматофоров, по мысли Мережковского, могли быть примитивные представители сине-зеленых, как *Aphanocapsa* или *Microcystis*.

Другую основу гипотезы симбиогенеза составила «теория двух плазм». К. С. Мережковский предположил, что вся органическая природа состоит из двух различных по своим свойствам плазм. Первая, названная им микоплазмой, характерна для всех бактерий, грибов (за исключением фикомицетов), цианофиций (синезеленых водорослей), а также для хроматофоров и ядра. Все другие растения и животные состоят из амебоплазмы, хотя в их клетки входит и микоплазма, представленная у животных в ядре, а у растений — в ядре и пластидах. О наличии в природе двух плазм свидетельствовали принципиально качественные отличия, которыми обладали их носители. Собрав, как он считал, достаточные свидетельства различий между двумя большими группами организмов (*Mycoidaei* и *Amoeboidaei* — по терминологии автора), Мережковский предположил далее, что первые носители микоплазмы и амебоплазмы возникли независимо и в разные эпохи истории земли. Первыми организмами, состоявшими из микоплазмы, были бактерии. С течением времени из первичных простых биоккокков образовались более крупные и сложные формы бактерий, а также высокоорганизованные группы организмов — грибы и цианеи. Амебоплазма появилась позднее в виде маленьких «безъядерных монер», амебообразно передвигавшихся и питавшихся бактериями. В большинстве случаев эти бактерии переваривались монерами, но попадались среди биоккокков и такие, которые обладали способностью противостоять им. Эти бактерии оставались жить внутри монер и образовывали с ними симбиоз. Амебодные монеры и бактерии, вступив в симбиоз и образовав в физиологическом отношении единый самостоятельный организм, привели к возникновению клетки с оформленным ядром. Этот симбиоз дал начало флагеллятам и амебам — исходным формам всего животного царства. Однако в процессе эволюции осуществился еще второй этап симбиоза: произошло внедрение в амёбы и флагелляты новых представителей микоидов — цианей, эволюционировавших из первичных бактерий и ко времени вступления в сожительство давших большой веер разнообразных форм. Этот симбиоз привел к образованию нескольких самостоятельных и возникших независимо друг от друга ветвей растительного царства. Таким образом, из «теории двух плазм» вытекало признание симбиоза в качестве главного механизма происхождения и эволюции организмов.

В связи с этим возникла необходимость пересмотра традиционных филогенетических схем и создания новой общей системы органического мира. К. С. Мережковский считал, что существует три царства организмов: микоиды, растения и животные. Право на выделение царства микоидов давало то, что бактерии, грибы и цианеи, входящие в эту группу, не были результатом симбиоза и развивались из самых первых организмов — бактерий. Царства же растений и животных возникли в результате симбиоза, причем животные — путем простого, а растения — двойного симбиоза. Однако, признавая реальность царства растений и царства животных, Мережковский считал, что такое деление является недостаточным. По его мнению, у ныне живущих организмов имеются значительно более фундаментальные отличия, чем те, по которым различаются между собой высшие растения и высшие животные. Они касаются внутреннего строения их клеток. Если сравнивать организмы по строению клетки, то растения и животные окажутся значительно более схожими, чем настоящие водоросли. И поэтому, если воспользоваться таким признаком, как тип

строения клетки, то растения и животные должны оказаться в одной систематической группе.

Таким образом, К. С. Мережковский впервые поставил вопрос о существовании в природе двух больших самостоятельных групп организмов: прокариотов и эукариотов — и пришел к заключению, что единственно возможной причиной возникновения сложной организации клетки был симбиоз. По его мнению, эндосимбиоз был ведущим фактором, под воздействием которого из первичной прокариотической клетки возникла клетка эукариотов. В 1909 г. Мережковский для обозначения способа эволюции путем симбиоза предложил специальный термин «симбиогенез». Более развернутое его определение он дал позднее. «Я назвал этот процесс симбиогенезом, что означает: происхождение организмов путем комбинации или соединения двух или многих существ, вступающих в симбиоз» (Merejkowsky, 1920, p. 65).

В 1920–1940-е гг. ботаник Б. М. Козо-Полянский сделал первую попытку объединить представления об эволюции путем симбиоза с теорией естественного отбора (1921; 1924). Разрабатывая теоретические аспекты проблемы симбиогенеза, Козо-Полянский большое внимание уделил ее основным понятиям: симбиоз, консорция, симбиогенез. Определяя симбиоз, он исходил из биологической полезности и экологического преимущества, которые получают организмы, вступая в тесное совместное существование. Симбиоз он расценивал как особую форму приспособления, обеспечивающую биологический прогресс организмов — его участников. Понятием «консорция» он обозначил сочетание простых и разнородных организмов, которое представляет собой морфологически, физиологически и экологически единый организм. Возникновение консорций, по Козо-Полянскому, это длительный исторический процесс, совершающийся под действием естественного отбора. При этом из массы возникающих путем симбиоза сочетаний организмов остаются только наиболее приспособленные консорции.

Стремясь оттенить исторический характер этого процесса, Козо-Полянский предлагал различать понятие «симбиогенез» в узком и широком смысле слова. Под симбиогенезом в узком смысле он понимал особую категорию изменений, возникающих на основе естественного синтеза двух или более разнородных организмов. Здесь симбиогенез есть особый способ формообразования в природе. Симбиогенезом в широком смысле слова он обозначал длительный исторический процесс, когда путем отбора полезных симбиотических сочетаний возникает сложный комплексный организм или физиологически целостная система (консорций).

Большие усилия были предприняты Козо-Полянским для обоснования проблемы симбиогенеза с фактической стороны. Ученый сосредоточил внимание на нескольких группах фактов. Первая указывает на существование многочисленной группы примитивных организмов (бактерий и синезеленых водорослей), не имеющих еще обычного клеточного строения, и на способность их к симбиотическим процессам (консорциям). Последнее обстоятельство представляло особый интерес для теории симбиогенеза, так как зооглей-консорции могли бы служить хорошими моделями настоящих (т. е. эукариотических) клеток. В книге «Новый принцип биологии: Очерк теории симбиогенеза» (1924) Козо-Полянский привел много примеров существования в природе зооглей-консорциев, особо подчеркивая, что

первоначально все они были описаны в качестве самостоятельных организмов и только в дальнейшем, после тщательного исследования, была обнаружена их симбиотическая природа.

Вторая группа фактов относится к клетке и ее органоидам. Было использовано много данных, свидетельствующих с одной стороны о высокой физиологической самостоятельности органоидов клетки, а с другой — об их сходстве с бактериями и синезелеными водорослями. Обобщая материалы, касающиеся структурных и функциональных особенностей отдельных органоидов клетки, Козо-Полянский заключает: «Клетка представляет собой собрание разнородных, автономных жизненных единиц... ведущих симбиотический образ жизни» (1924, с. 63); органоиды клетки представляют собой результат «присоединения и внедрения со стороны перед тем автономных и ведущих самостоятельное существование жизненных единиц» (там же, с. 120).

Третья группа фактов, приводимая Козо-Полянским для обоснования концепции симбиогенеза, относится к существованию в природе комплексных, «суммарных» организмов и наличию у растений и животных симбиотканей и симбиоорганов (мицетомов). Таковы, например, лишайники и губководоросли (*Spongocladia*), железы у *Anthoceros laevis*, слизевые железы листа у *Azolla caroliniana*, железы на надземном стебле и корневище у представителей всех видов рода *Gunnera*, листовые железы у представителей семейства мирсиновых и мареновых, повторно ветвящиеся кораллоподобные органы у форм всех родов саговников и т.д. Козо-Полянский приводил также примеры существования симбиотканей и симбиоорганов у насекомых, которые имеют отношение к функции пищеварительного аппарата, полового аппарата, а также органам свечения.

В течение долгого времени эти оригинальные идеи оставались малоизвестными, пока успехи молекулярной биологии, геномики и биоинформатики не подтвердили их верность. Общепризнанными стали представления о симбиогенезе как важнейшем механизме макроэволюции. Новые наблюдения, представленные совместно с современными примерами живых организмов, подтвердили правильность «нового принципа» Б.М. Козо-Полянского (1924) о важности симбиогенеза в процессе эволюции жизни на Земле в течение не менее двух миллиардов лет. Не случайно его книга вышла на английском языке в одном из наиболее престижных научных издательств мира (Kozo-Poljansky, 2010).

Всё более широкое признание получают такие механизмы симбиогенеза, как генетическое слияние, в особенности видообразование через приобретение геномов, кариотипическое расщепление (образование неоцентромер и связанное с этим изменение хромосом), концепция ларвального переноса у животных (Д.И. Уильямсон). Всемирную известность получили работы Л. Маргулис о симбиотическом происхождении эукариотной клетки и роли органелл в наследственности, внесшие огромный вклад в обоснование и развитие теории симбиогенеза как важнейшего механизма макроэволюции (Margulis, 1970; 1993). Отталкиваясь от идей российских биологов-эволюционистов (А.С. Фаминцына, К.С. Мережковского, Б.М. Козо-Полянского) и опираясь на результаты собственных цитологических, микробиологических и палеомикробиологических исследований, она выдвинула гипотезу о симбиотической эволюции митохондрий и хлоропластов, ставшую поворотным моментом в истории концепции симбиогенеза. Именно благодаря Маргулис

концепция симбиогенеза приобрела статус теории, принятой научным сообществом и ставшей важным разделом современной теории эволюции.

Характерна и тесная связь современной теории симбиогенеза с проблемой эволюции биосферы, сформированной В. И. Вернадским в период, когда изучали только эволюцию организмов и видов. В работах, написанных в конце 1920-х гг. (Вернадский, 1921; 1925; 1926; 1927; 1928), и в посмертно изданных трудах «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» (1965) и «Размышления натуралиста» (1977) Вернадский неоднократно обращался к проблемам эволюции биосферы как результату взаимодействия органического мира с окружающей средой.

Ведущую роль в этом взаимодействии он отводил жизни, которую признавал «великим, постоянным и непрерывным нарушителем химической косности нашей планеты». «Эволюционный процесс, — подчеркивал В. И. Вернадский, — непрерывно в течение всего геологического времени охватывает всю биосферу и различным образом, менее резко, но сказывается на ее косных телах. Уже по одному этому мы можем и должны говорить об эволюционном процессе самой биосферы в целом (подчеркнуто автором. — Э. К.)» (Вернадский, 1977, с. 18). Он постоянно обращался к мысли о том, что в истории биосферы растет «мощность выявления живого вещества», и, следовательно, увеличивается его преобразующее воздействие на атмосферу, гидросферу и литосферу.

Эволюцию биосферы Вернадский связывал с постоянным противоречием между безграничной способностью организмов к размножению и ограниченностью в каждый момент геологической истории имеющихся для них ресурсов. Разрешалось это противоречие возникновением новых видов, способных овладеть новыми источниками вещества и энергии и экономично их использовать. Это вело к общему усложнению структуры биосферы и увеличению разнообразия органических форм.

Подчеркивая неразрывную связь эволюции видов с эволюцией биосферы, Вернадский искал интегральные характеристики эволюции биосферы, ее специфические закономерности и тенденции. Преобразования химического состава видов, их общей биомассы и геохимической энергии он рассматривал прежде всего в плане влияния на химическое строение биосферы, ее биогеохимические функции и энергетику. В эволюции биосферы Вернадский выделял несколько основных тенденций: расширение области миграции элементов в связи с захватом жизнью новых областей, усиление преобразующего влияния жизни на среду; общее ускорение темпов миграции элементов в биосфере; появление качественно новых форм биогенной миграции элементов, не связанных непосредственно с внутриорганизменным метаболизмом (строительная и предметная деятельность животных); усиление отдельных биогеохимических функций (например, кальциевой на границе протерозоя и фанерозоя); концентрация солнечной энергии в поверхностной оболочке Земли. Эти преобразования шли в соответствии с тремя биогеохимическими принципами, сформулированными Вернадским. Суть их заключалась в том, что все преобразования живого вещества направлены на достижение максимума в биогенной миграции атомов.

Одним из показателей эволюции биосферы служат изменения в ее биогеохимических функциях, под которыми Вернадский понимал способность ор-

ганизмов осуществлять миграцию элементов в биосфере. Этой способностью и обусловлены грандиозные изменения в химическом строении атмосферы, гидросферы, литосферы и педосферы. Прежде всего это проявилось в преобразованиях окислительно-восстановительной обстановки на границе докембрия и фанерозоя, в конце силура и в последующих колебательных преобразованиях соотношений кислорода и углерода, в свою очередь воздействовавших на интенсивность видообразования. Так, в эпохи максимального содержания кислорода в атмосфере увеличивалось разнообразие животных, а повышение концентраций углерода стимулировало эволюцию растений с совершенными механизмами фотосинтеза.

Начиная с трудов Я. В. Самойлова (1929) и особенно А. П. Виноградова (1932; 1935–1944) наиболее интенсивно исследовалась эволюция концентрационных функций. Среди выявленных закономерностей было показано увеличение числа биогеохимических функций у высших организмов, специализация организмов по их функциям, параллелизмы в эволюции функций в генетически несвязанных филумах, увеличение роли одних функций и уменьшение других, перенос отдельных функций с одной группы на другую и т. д. Было показано, что часто имеется прямая зависимость интенсивности концентрационных функций от эволюционной продвинутоности группы. Было показано, что мощными концентратами в филуме выступают обычно более прогрессивные формы, так как эволюция концентрационных функций идет в соответствии со вторым биогеохимическим принципом Вернадского — жизнь эволюционирует в сторону создания форм, усиливающих биогенную миграцию атомов. Вместе с тем некоторые концентрационные функции получают наибольшее развитие лишь на отдельных этапах ее эволюции. Так, например, плауны, доминирующие в карбоне, активно осуществляли концентрацию алюминия, в значительной степени сейчас подавленную.

Одновременно с В. И. Вернадским В. Л. Комаров (1921), развивая идеи о том, что борьба за существование — это прежде всего борьба за энергию, высказал мысль, что увеличение биоразнообразия представляет собой способ усложнения циклов трансформации энергии на Земле и повышения энергетической эффективности жизни. Это обеспечивалось выработкой у растений адаптации к максимальному поглощению солнечной энергии. На континентах оно достигается увеличением фотосинтезирующей поверхности (образование листовой мозаики, формирование непрерывного растительного покрова, его ярусной структуры), а также дивергенции растений по сезонам вегетации. Появление новых групп гетеротрофов, максимально использующих лишь накопленную автотрофами энергию, также направлено на повышение энергетической эффективности биосферы.

Современные данные позволили конкретизировать идеи Вернадского, учитывая, что параметрами биосферы как целостной системы служат ее общая биомасса и биологическая продуктивность, энергетика и информационная «емкость», биогеохимические функции и общепланетарный биотический круговорот (Жолчинский, 1990б). Появляется возможность уточнить, что следует понимать под эволюцией биосферы как целостной системы и каковы основные тенденции и закономерности этой эволюции. В этой связи особый интерес представляет современная версия гипотезы «Геи», выдвинутая Дж. Лавелоком (Lovelock, 1979), пришедшим несколько десятилетий спустя к тем же идеям, что и В. И. Вернадский.

7.8. Недарвиновские концепции эволюции

Официальная поддержка дарвинизма со стороны властей не только не изжила, но, напротив, усилила критическое отношение к нему. Основные типы эволюционных концепций (автогенез, мутационизм-неокатастрофизм или сальтационизм и неоламаркизм), существовавшие тогда в мировой науке, имели своих сторонников и в Советском Союзе.

Было немало ученых, которые усматривали выход из кризиса в создании и разработке принципиально иных концепций эволюции, и прежде всего мутационизма, гибридогенеза, преадапационизма. Однако они не получили широкого распространения в нашей стране. Лишь отдельные их элементы можно встретить в работах Н. И. Вавилова, Ю. А. Филипченко, М. Г. Попова, опубликованных в начале 1920-х гг. Но вскоре Вавилов пришел к выводу, что «единственную до настоящего времени научную материалистическую попытку объяснения эволюции представляет теория естественного отбора» (1932, с. 511).

На первых порах особый интерес вызвал «Номогенез» (1922) Л. С. Берга, настаивавшего на закономерности эволюции, на стремлении живого к прогрессу и его изначальной целесообразности. Здесь по существу были систематизированы все возражения дарвинизму, выдвинутые за 60 лет его существования. В «Номогенез» входили основные положения автогенеза, эктогенеза и сальтационизма: эволюция была разворачиванием уже существующих зачатков; она строго направлена, так как наследственной изменчивостью управляют жесткие законы; эволюционные изменения, обусловленные внутренними факторами, всегда внезапны; эволюционные изменения, вызываемые прямым воздействием «географического ландшафта» на зародышевую плазму всех обитателей данного региона, напротив, были постепенны и строго детерминированы внутренними свойствами. По мнению Берга, дарвинизм давно стал тормозом для развития эволюционной теории, защищая «ложное представление о борьбе за существование и отборе как факторах прогресса» (Берг, 1977, с. 96).

Даже многие известные в будущем дарвинисты, например Н. И. Вавилов и Ф. Г. Добржанский, симпатизировали теории Берга, когда она только появилась. По воспоминаниям Е. И. Лукина, в дискуссиях, проходивших в Харькове в 1922–1923 гг. в связи с публикацией «Номогенеза», участвовали преподаватели разных институтов, присутствовало много студентов, которые с интересом слушали выступавших ораторов⁸. И хотя среди биологов оказалось немного открытых приверженцев Берга, его воззрениям сочувствовали биологи, не принимавшие учение о естественном отборе. Некоторые философы-марксисты (В. Рожицын, В. Н. Сарабьянов) также объявили номогенез эволюционной теорией, наиболее соответствовавшей марксизму.

Вместе с тем она была атакована с разных сторон как по биологическим, так и по идеологическим соображениям. Как новую вылазку антидарвинизма ее оценили биологи старшего поколения (Шимкевич, 1923; Холодковский, 1923; Козо-Полянский, 1923; Талиев, 1926; Теория номогенеза, 1928 и др.). Даже Ю. А. Филипченко, сочувственно относившийся к автогенезу, признавал уязвимость

⁸ Видеозапись интервью с Е. И. Лукиным в сентябре 1990 г.

биологической аргументации Берга. Молодые биологи-марксисты оценивали эту доктрину как несовместимую с диалектическим материализмом (Агол, 1927, с. 39–40) и указывали на логические ошибки Берга, противоречивость его высказываний, близость номогенеза к витализму в трактовке органической целесообразности, на абсолютизацию необходимости, отрицание случайности в эволюции, непризнание статистического характера детерминации, абсолютизацию скачков и т.д. Выступая 25 ноября 1923 г. на пленарном заседании НОМ, А. П. Омельченко в докладе «Новый антидарвинизм» уверял, что номогенез под оболочкой последнего слова науки оказывает поддержку богословию и выражает идею «творческого начала».

Как показало последующее развитие эволюционной теории, в рамках этих концепций содержался ряд интересных положений о влиянии предшествующих состояний на последующее развитие, о широком распространении параллелизмов и конвергенции в филогенезе. Отправным моментом номогенетического преадапционизма, как писал сам Л. С. Берг, послужили описанные А. П. Павловым явления своеобразного «опережения» онтогенезом предков филогенезом потомков. Изучая эволюцию внутренней скульптуры раковины у нижнемеловых аммонитов, Павлов пришел к выводу, что *Keplerites* не повторяют признаки предков, а как бы «предсказывают» признаки потомков — *Cosmoceras*. Подмеченную закономерность он назвал филогенетическим ускорением (Pavlov, 1901).

Не получила поддержки и автогенетическая концепция А. А. Любищева (по его терминологии «филогенетический преформизм»), хотя сам он уверял, что она ближе к диалектическому материализму, чем любая другая гипотеза эволюции. По его мнению, «революционность и периодичность в эволюции жизни» свидетельствуют о «спиралеобразном характере филогенеза, что, видимо, является одной из существенных особенностей гегелевской диалектики» (Любищев, 1925) и свидетельствует о некоем «едином законе диалектического развития организма». Гегельянская терминология не способствовала популярности Любищева среди биологов и в то же время не спасла его от критики со стороны марксистов.

Фактически обе автогенетические гипотезы были первыми естественнонаучными концепциями, осужденными у нас по идеологическим соображениям. И хотя идеи, близкие к номогенезу, можно было впоследствии встретить в сочинениях В. Н. Беклемишева, А. А. Заварзина, П. Г. Светлова, идеологический характер критики Берга и Любищева обеспечил их забвение на долгие годы. Чаще всего их вспоминали только для того, чтобы лишний раз призвать к «разоблачению идеалистических концепций» в биологии. Стремясь не допустить избрания Л. С. Берга в Академию наук, сторонники Т. Д. Лысенко в 1939 г. писали в газете «Правда», что книга Берга — «законченный антидарвинистский трактат, усиливающий позиции идеализма и поповщины» и что «на “Номогенез” Берга ссылаются активные антидарвинисты, вроде фашиствующего палеонтолога Шиндевольфа»⁹ (Бах и др., 1939). Им удалось на семь лет задержать избрание Л. С. Берга действительным членом АН СССР. Поэтому номогенетики старались не заявлять открыто о своих взглядах. Только в 1970-х гг. номогенез вновь стал обсуждаться как научная концепция, его

⁹ Кстати, О. Шиндевольф в отличие от большинства палеонтологов Третьего рейха к национал-социализму относился очень критично, никогда не использовал его терминологию, что в какой-то степени создавало ему препятствия в карьерном росте (Колчинский, 2012г).

основные труды по эволюции были переизданы со вступительной статьей К. М. Завадского и А. Б. Георгиевского (1977).

В отличие от автогенеза сальтационизм и неокатастрофизм были популярны среди эволюционистов в 1920-х гг. С их позиций объясняли не только возникновение новых органов или типов, но и крупномасштабные трансформации флор и фаун: М. В. Павлова (1924), А. П. Павлов (1924), П. П. Сушкин (1922), Н. Н. Яковлев (1922а; б), М. И. Голенкин (1927) и др. Среди факторов, вызывавших коренные изменения в органическом мире, называли орогенез, похолодание, вулканизм, отравление вулканическими газами, изменение интенсивности солнечного освещения и т. д.

В наиболее целостном виде неокатастрофизм был изложен в концепции исторической биогенетики Д. Н. Соболева (1924; 1927; 1928), который попытался синтезировать представления о макроэволюции, выдвинутые в автогенетических и эктогенетических концепциях сальтационизма. Он развивал представления о циклах в коренных преобразованиях органического мира как целостной системы, находящейся в неразрывном единстве с абиотической средой.

Предложенный А. П. Павловым принцип «филогенетического ускорения» (Pavlov, 1901) Д. Н. Соболев истолковывал как выражение изначальной запрограммированности исторического развития. По мнению Соболева, филогенетическое ускорение есть следствие «предварения признаков», будто бы установленного им при изучении филогении девонских гониатитов (1914). На ранних стадиях онтогенеза предков этой группы на поверхности раковины появлялись образования в форме витков, исчезающие по достижении взрослого состояния и затем вновь появлявшиеся у потомков, но уже в качестве признака, устойчивого на протяжении всей жизни индивида. Из этого частного факта Соболев сделал вывод, что эволюция есть развертывание определенного плана, т. е. она осуществляется по внутренним законам, независимо ни от прямого влияния среды, ни от естественного отбора. До появления книги Берга «Номогенез», писал Соболев (1924), изложенные им в 1914 г. идеи, близкие номогенезу, встретили далеко не радушный прием среди отечественных эволюционистов. Причина этого, по свидетельству Соболева, заключалась в «еретическом характере» проводимых им идей, чуждых взглядам большинства русских биологов.

В целом сальтационизму в те годы не было уделено должного внимания из-за дискуссий между мутационистами, механоламаркистами и дарвинистами. В то же время многие ортодоксальные дарвинисты поспешили отвергнуть эти концепции, указав на их близость к катастрофическим идеям Ж. Кювье. Особенно досталось Соболеву, концепция которого вместе с воззрениями Берга и Любищева стала излюбленным примером идеалистических и телеологических концепций эволюции. Так, например, палеонтолог Л. Ш. Давиташвили уверял, что «любой естествоиспытатель, свободный от реакционных взглядов, столь сильных в наше время в науке капиталистических стран, откажется принять» концепцию Соболева (Давиташвили, 1940, с. 121).

В целом даже среди генетиков было немало сторонников недарвиновских концепций эволюции. Создатель первой в России кафедры генетики Ю. А. Филипченко в 1923 г. высказал идею о различии механизмов макро- и микроэволюции. По его мнению, только адаптивные преобразования внутри популяций могут быть

объяснены взаимодействием мутагенеза и отбора, а возникновение крупных таксонов связано с изменением цитоплазмы. Предложенное им разграничение двух уровней эволюции было изложено в вышедшей на немецком языке книге «Изменчивость и мутации» (Philipstschenko, 1927), оказав огромное влияние на дальнейшее развитие эволюционной мысли, особенно в Германии.

Выше уже отмечалось, что в те годы среди российских биологов, включая Н. И. Вавилова, были последователи мутационизма и гибридогенеза. Некоторые диалектизаторы биологии, следуя за К. Каутским и Г. В. Плехановым в оценке мутационной концепции Г. де Фриза как учения «о скачкообразном развитии видов» (Плеханов, 1957, с. 149), заявили, что именно де Фриз наиболее правильно решил вопрос о смене революционных и эволюционных фаз в истории органического мира. Однако были и резкие выступления против мутационизма. Так, Д. Г. Гульбе утверждал, что в теории мутаций проблема причинности и некоторые другие вопросы решены виталистически, метафизически и даже идеалистически (Гульбе, 1924). Де Фризу досталось и за отрицание непрерывности изменений, игнорирование влияния внешней среды, отрицание связи периодов стабильности вида с периодами его коренных преобразований, отрыв количественных изменений от качественных. Гульбе был уверен, что теория де Фриза «несостоятельная с точки зрения диалектического материализма, неизбежно должна оказаться несостоятельной и перед лицом современного естествознания» (там же, с. 161). Такая оценка теории де Фриза вызывала и резкие возражения. Указывали на ее близость дарвинизму в вопросах о роли крупных и мелких мутаций в эволюции, о наследственной изменчивости как материальной предпосылке отбора, о роли мутаций и отбора в эволюции, и делался вывод, что обе теории дополняют «друг друга, создавая стройную общую теорию развития органической жизни на Земле» (Дучинский, 1925).

В целом резкая философская критика номогенетических и сальтационистских (мутационистических) концепций эволюции привела к тому, что их сторонники в дальнейшем выдавали свои воззрения за творческое развитие дарвинизма. Отдельные их идеи в утрированной форме были представлены в концепциях лысенкоистов. В отличие от номогенетических и сальтационистских построений, концепция механоламаркизма прочно укоренилась в СССР. Анализ причин широкого распространения механоламаркизма и дискуссий вокруг проблемы наследования приобретенных признаков не раз становился предметом исследований отечественных и зарубежных авторов (Гайсинович, 1968; 1988; Бляхер, 1971; Завадский, 1973; Колчинский, 1999).

Здесь лишь в самых общих чертах еще раз подчеркну, что в 1920-х гг. в Советском Союзе прошла серия дискуссий по вопросу о наследовании приобретенных признаков. Особенно активными сторонниками механоламаркизма были Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель, Б. С. Кузин, издавшие книгу «Очерки по теории эволюции» (1924). В ней утверждалось, что «эволюция есть чистый эктогенез», осуществляемый путем наследования приобретенных признаков. По мнению авторов, только благодаря эктогенезу можно познать причины и законы эволюции, единство организма и среды. При этом они утверждали, что генетика ничего не дает для понимания процессов эволюции, так как отрицает наследование приобретаемых признаков. П. В. Серебровский выступил с утверждением о переходе длительных модификаций в наследственные изменения, об ортогенетической эволюции под

непосредственным воздействием климатических и других абиотических факторов (1928). Делались попытки экспериментально доказать наследование приобретаемых признаков. Некоторые авторы стремились эклектически соединить элементы механоламаркизма и дарвинизма (например Б. М. Завадовский, 1926а).

Как и номогенез, механоламаркизм был встречен резкой критикой прежде всего со стороны генетиков и эмбриологов (Серебровский, 1924; Филипченко, 1925; Добжанский, 1926в; Агол, 1927). Наряду с критическим анализом фактических и теоретических основ механоламаркизма, звучали и идеологические обвинения в адрес его сторонников, в том числе и в неизбежном признании телеологии (Финкельштейн, 1928; Поляков, 1928). Заметным явлением стал критический анализ механоламаркизма с позиций достижений генетики и теории естественного отбора в статье А. С. Серебровского «Опыт качественной характеристики процесса органической эволюции» (1929), в которой в качестве основной ошибки механоламаркизма указано сведение эволюционного процесса к физиологии. Успехи генетики и дарвинизма, движущихся к синтезу, а также последовательно естественнонаучная интерпретация вопроса о роли ненаследственной изменчивости в эволюции, предложенная в середине 1930-х гг. группой российских биологов, еще больше сужали сферу влияния механоламаркизма.

Тем не менее механоламаркизм оказался очень живучим. Уже в середине 1930-х гг. вновь развернулись дискуссии вокруг проблемы наследования приобретаемых признаков, о которой впервые рассказал Ж. А. Медведев в рукописи «Биологические науки и культ личности Сталина», подготовленной в 1962 г., но оставшейся неопубликованной. После долгих лет репрессий автор эмигрировал и опубликовал за рубежом всемирно известную книгу «Взлет и падение Лысенко» (Medvedev, 1969), которая в России увидела свет лишь четверть века спустя (Медведев, 1993). В дальнейшем этой теме были посвящены десятки книг и огромное количество статей, как у нас в стране, так и за рубежом (Фролов, 1968; 1988; Joravsky, 1970; Бляхер, 1971; Резник, 1983; Сойфер, 1993, 2012; Roll-Hansen, 2005; Фудзиока Цуеши, 2010; Wolfe, 2010; de Jong-Lambert, 2012; de Jong-Lambert, Kremetsov, 2012).

Хотя и в эти годы вновь было продемонстрировано несоответствие исследовательских установок ламаркизма данным генетики, число его сторонников росло преимущественно среди растениеводов и животноводов. Подвергнутый критике со стороны генетиков, эволюционистов различных специальностей и философов, механоламаркизм не только не сошел с научной арены, но, напротив, стал одним из основных теоретических источников лысенкоизма. Более того, ламаркистские представления о наследовании приобретаемых признаков в работах Т. Д. Лысенко и И. И. Презента стали именоваться «истинным», или «творческим» дарвинизмом. В трудах механоламаркистов создатели советского творческого дарвинизма пытались найти обоснование своих воззрений, а также заимствовали некоторые теоретические принципы и философские рассуждения.

Активность ламаркистов в 1920-е гг. отнюдь не связана с симпатиями некоторых вождей советского государства к ламаркизму, как это часто утверждается в литературе. Некоторые из них (Г. Г. Боссе, Б. А. Келлер, С. С. Перов) впоследствии действительно поддержали борьбу Т. Д. Лысенко и И. И. Презента против генетики. Другие же (А. П. Владимирский, Ю. М. Вермель, В. Л. Комаров, Б. С. Кузин, П. В. Серебровский) по разным причинам не вмешивались в дальнейшем в споры

вокруг тезиса о наследовании приобретаемых признаков, который в 1930-х гг. стал главным лозунгом Т. Д. Лысенко и его идеолога И. И. Презента в борьбе за «советский творческий» дарвинизм. Лысенкоизм из-за воинствующего невежества его сторонников явно был неприемлем для таких механоламаркистов, как А. П. Владимирский и В. Л. Комаров. Некоторые из них сами пострадали от репрессий и сгинули в тюрьмах и лагерях. Так, например, в 1935 г. были арестованы Ю. М. Вермель и Б. С. Кузин. Первый через три года погиб в лагере, а второй после освобождения до 1953 г. находился в ссылке в Казахстане.

В 1920-х гг. дискуссии между сторонниками и противниками принципа наследования приобретаемых признаков шли фактически во всех странах. На их ход влияло и традиционное восприятие принципа наследования приобретенных признаков как существенное дополнение к теории естественного отбора, а не как противопоставление ей. Этим дискуссиям порой придавали политическое и даже националистическое значение, например в немецкоязычном пространстве, где ему симпатизировал ряд биологов, придерживавшихся левых взглядов. Но только в СССР от позиции того или иного биолога в данной дискуссии зависела не только профессиональная карьера, но даже право на свободу, а порой и на жизнь.

Научная критика ошибочных концепций представляет собой необходимый элемент творческой работы. Поэтому устранение номогенетических, механоламаркистских и псеводарвинистских концепций, имевших сторонников среди биологов, готовило почву для нового синтеза в эволюционной теории. Однако социально-политическая среда прямо вмешалась в нормальный ход развития науки. Беспрецедентный рост научных учреждений и формирование новых научных направлений создавало у биологического сообщества в годы нэпа ощущение стабильности и безопасности. Однако вскоре «Великий перелом», «культурная революция» и последовавший вслед за тем «Большой террор» ввергли отечественную науку в катастрофу, прямо сказавшуюся на ходе и пути создания СТЭ в СССР.

Глава 8
НАСИЛЬСТВЕННО ПРЕРВАНЫЙ СИНТЕЗ

8.1. Идеологизация и советизация российской биологии

Глобальный экономический кризис («Великая депрессия») 1929–1933 гг. в США, потрясший основы экономики и финансов крупнейшей капиталистической страны, эхом отозвался во всем мире. Ученые в очередной раз осознали, что без помощи государства им не выжить, и прилагали максимум усилий, чтобы добиться бюджетного финансирования. С другой стороны, правительство вынуждено было искать пути спасения науки, достижения которой оно намеревалось интенсивно использовать в экономике США. Но при этом во всех странах наметилась тенденция ставить ее под прямое управление. Технические средства того времени существенно облегчили международную кооперацию и разделение труда в науке, обеспечили надежность международных коммуникаций. Ученые были объединены в разного рода международные сообщества, комиссии, комитеты, советы, редакции международных журналов, участвовали в совместных экспедициях, лабораторных исследованиях и т. д. Система стажировок и командировок в другие страны, конгрессы, престижные во всем мире премии, общий научный язык преодолевали любые государственные и политико-идеологические преграды. Все режимы стремились убедить ученых пойти на ограничение научных интересов ради высших национальных целей — обеспечить национальную безопасность и готовиться к неизбежной войне. Как подчеркнул Р. Мак-Леод, сейчас стало возможно прочитать историю науки и историю подготовки и технического обеспечения войн как параллельную, часто пересекающуюся и взаимополезную деятельность (MacLeod, 2000).

История науки этого периода — это прежде всего история участия ученых в подготовке к войне и в усилиях для ее успешного завершения. В этих условиях ученых других стран неизбежно рассматривали как будущих союзников или врагов. Интернационала ученых в период подготовки ко Второй мировой войне уже не существовало. Раньше всех на путь научной автаркии встала Советская Россия, оказавшаяся без союзников после Первой мировой войны и пытавшаяся найти собственный путь выхода из глобального национального кризиса. Стабилизация периода нэпа оказалась недолгой, но успехи советской науки в те годы создали у правителей иллюзию, что не последнюю роль в этом сыграла их политика. Они были уверены, что ключи от будущего у них в руках и задача заключается лишь в том, чтобы поскорее заставить всех маршировать по избранному пути.

Это должна была обеспечить «культурная революция» в науке и образовании, призванная окончательно подчинить науку задачам социалистического строительства (Fitzpatrick, 1992; Plaggenberg, 1996; Колчинский, 1999). Для реализации этих целей И. В. Сталин и его соратники, победившие во внутривластной борьбе, опирались на мощный революционный настрой тех слоев, которые считали, что социалистическая реконструкция общества в годы нэпа фактически замерла, что вместо

этого реставрировались буржуазные институты, а бывшие специалисты третировали пролетарские кадры.

В кампаниях «культурной революции» не было рациональной единой схемы, ее направление и лозунги не раз менялись. Существует точка зрения, что нет оснований выделять «культурную революцию» в качестве решающего момента в превращении СССР периода нэпа в сталинский. По мнению К. Кларк, это превращение шло по модели «прерывистой эволюции», т.е. серии катаклизмов, чисток, культурных революций, оттепелей, больших откатов и т.д. (Clark, 1995, р. IX). В них было и нечто общее. В стремлении добиться безоговорочного подчинения научного сообщества власть придавала извечным антиавторитарным и иконоборческим инстинктам младших по рангу против старших характер жестокой борьбы с классовым врагом. Этим естественная борьба поколений приобрела жестоко-агрессивный, дезорганизирующий характер, стимулировала примитивные нападки под флагом классовой ненависти, что для многих ученых стало причиной личных и профессиональных трагедий.

Накануне «культурной революции» речь шла о решительном приближении академической научной работы к промышленности и сельскому хозяйству. Предполагалось это делать на базе использования новейших достижений мировой науки. Такая постановка вопроса была приемлема для биологов, заинтересованных в практическом использовании их знаний и достижений. Они полагали, что тесная связь их исследований с политико-социальными задачами не будет потерей ни для науки, ни для общества, а, напротив, сулит большие перспективы. Их рекрутирование на службу государству всецело соответствовало профессиональным интересам. В то же время большинство представителей фундаментальной науки полагали, что признание приоритета практических исследований в условиях доминирования социалистической идеологии угрожает свободе научного творчества и в конечном счете может принести ущерб науке. Они сопротивлялись большевизации Академии наук, диалектизации естествознания и внедрению планирования в науку. В этом столкновении альтернативных представлений о месте науки в социалистическом обществе под напором власти победила противоположная точка зрения. В конце 1920-х — начале 1930-х гг. принцип планирования стал основополагающим в организации науки.

Руководство страны сочло, что настало время через подготовленные в послереволюционные годы кадры вмешаться в тематику научных исследований и дискуссии, вынося вердикты о соответствии тех или иных теорий и концепций проводимым в стране преобразованиям. В стране развернули «спецеедскую» кампанию, призванную закрепить в сознании общественности идеологему о неискоренимой враждебности бывших специалистов по отношению к советской власти и их готовности ради ее свержения идти на любые преступления вплоть до прямого предательства, террористических актов и вредительства.

Ранее ожесточенная внутрипартийная борьба не позволяла контролировать все научные исследования. Этим объяснялась некоторая вялость партийной политики в области науки в годы нэпа. К началу «культурной революции» ключевые посты в Комакадемии и других марксистских организациях заняли приверженцы А. М. Деборина. В гегелевской диалектике, в трудах Маркса и Энгельса они видели методологическую и мировоззренческую основу естествознания и стремились все

науки подчинить идеологическому диктату. Предлагалось создать некое марксистское естествознание. 16 мая 1928 г. на VIII съезде ВЛКСМ И. В. Сталин провозгласил «массовый поход революционной молодежи в науку», которую представил крепостью со многими отраслями знания. Он указывал: «Эту крепость мы должны взять во что бы то ни стало. Эту крепость должна взять молодежь, если она хочет быть строителем новой жизни, если она хочет стать действительной сменой старой гвардии» (Сталин, 1949, с. 77).

Объективными причинами для перехода к более жесткому контролю над наукой было соперничество новых коммунистических научных учреждений и обществ, сконцентрированных главным образом в Москве и тесно связанных с правительственными кругами, с традиционными школами и институтами, базировавшимися прежде всего в Ленинграде, стремление партийно-правительственной бюрократии лишить АН СССР ее особого статуса как высшего научного учреждения страны и дать возможность партийному аппарату прямо воздействовать на избрание новых «бессмертных» академиков (Перченок, 1991; 1995; Каганович, 2006).

Сложившаяся к тому времени система подготовки «пролетарских» кадров в Комакадемии и в Институте красной профессуры не обеспечивала вытеснение «буржуазных» специалистов. Стремление коренным образом изменить ситуацию вызвало «культурную революцию» в науке. Существовали и политические мотивы этого процесса — преобладание в научной интеллигенции групп, скептически относившихся к действиям властей. Поворот от курса на «мировую революцию» к «построению социализма в отдельно взятой стране» неизбежно сказался на отношении большевиков к международному сотрудничеству ученых. Оно было резко сокращено, а к 1937 г. практически прекращено. Ушли в прошлое и поездки российских ученых за рубеж для стажировки в лучших лабораториях других стран, и длительная работа иностранных специалистов в СССР. На смену политике поощрения контактов с зарубежной наукой и гордости за советских ученых, приглашаемых на международные форумы, пришло восприятие науки как «одного из орудий в борьбе с капиталистическим миром». Ученым, выезжавшим за границу, и раньше предписывали «выявлять секреты капиталистической науки», скрывая достижения пролетарской науки, хотя далеко не все на это соглашались. Теперь же связи с зарубежными учеными стали подозрительными, их заведомо трактовали как преступление. Система информации о состоянии науки за рубежом включала всё большее число идеологов, призванных возвышать собственные ценности и культивировать чувство враждебности к чужим. Ужесточавшаяся цензура и централизация научной информации призваны были обеспечить закрытость общества.

Однако не только и не столько борьба с «буржуазными» учеными, сколько конкуренция за руководящие посты и покровительство партийной элиты, за финансы и влияние были движущими силами в советизации биологии. Победители в «дискуссиях» со спокойной совестью занимали освобожденные после низвержения предшественников-конкурентов места. Возглавивший биологию в Комакадемии Б. П. Токин уже готов был бороться с Н. И. Вавиловым (Против... 1931, с. 12). Но не успел он разобраться с «механистическими материалистами и меньшевистствующими идеалистами», как будущий автор концепции «живого вещества» О. Б. Лепешинская обратилась в ЦК ВКП(б) с предложением назначить следствие по его

делу¹. В архивах немало документов о том, как будущие борцы с лысенкоизмом использовали сложившуюся ситуацию для дискредитации своих научных оппонентов. Для биологии главным «выдвиженцем» «культурной революции» оказался И. И. Презент, ставший впоследствии правой рукой Т. Д. Лысенко и его главным идеологом. Презент возглавил в Ленинграде отделение Общества биологов-марксистов (ОБМ), естественнонаучную секцию Общества воинствующих материалистов-диалектиков (ОВМД), Биологическую секцию в Ленинградском отделении Комакадемии (ЛОКА), вошедшую в 1931 г. в Институт естествознания ЛОКА, кафедру диалектики природы и эволюционного учения в ЛГУ и ряд других организаций, созданных для проведения политики партии среди биологов.

Как никто другой, Презент умел придать любой дискуссии характер обострившейся классовой борьбы, будь то обсуждение методики преподавания или охраны природы. На первом заседании Биологической секции ЛОКА в январе 1931 г. он вещал: «Октябрьская революция в отношении перетряхивания теоретических установок только начинается... Нужно взять на критику всех. Черновой просмотр, сборка материала должны вестись широко и массово во всех учреждениях»². Первоначально предполагалось заняться реакционными течениями в генетике и ботанике, где доминировали школы Н. И. Вавилова, А. С. Серебровского, Н. К. Кольцова, и выявить их вредительское влияние на работу прикладных учреждений. В планы также включали подготовку всесоюзных съездов, реорганизацию научных обществ, методичный просмотр всех кафедр биологического профиля в вузах, их трудов за весь период после революции. От ученых Презент требовал ссылки на партийные документы, заявляя, что в биологии нет научных школ, есть только школы партийные и антипартийные. Деятельность Презента ярко отразила новые тенденции в диалектизации биологии — крушение традиционных научных школ. Блестящий талант оратора и полемиста, активная позиция, граничащая с авантюризмом смелость, рассказы о «героическом революционном прошлом», забота о ближних, успех у женщин и т. д. — всё это привлекало к Презенту многих людей. Среди его поклонников в те годы было немало будущих непреклонных борцов с лысенкоизмом.

В период культурной революции сложилась традиция переносить политические лозунги в биологию, отождествляя ее концепции и политику. Биологию стали воспринимать как классовую и партийную. Крупнейшие обобщения мирового значения назывались буржуазными, вредительскими, идеалистическими, кулацкими, расистскими, фашистскими и т. п. Усилилось противопоставление советских исследований мировой науке. Внедрялись и административные методы борьбы с неугодными направлениями. Так, директор Биологического института им. К. А. Тимирязева при Комакадемии Р. И. Белкин 24 декабря 1931 г. сообщал президиуму Комакадемии, что сотрудники экологической лаборатории (Е. С. Смирнов, Б. С. Кузин, Ю. М. Вермель, Г. Ф. Гаузе), «используют нынешнюю борьбу с антимарксистскими взглядами Деборина и борьбу с идеалистическими ошибками группы генетиков (Серебровского, Агола, Левита, Левина) в свою пользу, решительно сопротивляясь совершаемому Институтом повороту в научно-исследовательской работе»³. В письме отмечалась

¹ Архив РАН. Ф. 1588. Оп. 2. Д. 103. Л. 1.

² ПФА РАН. Ф. 240. Оп. 1. Д. 5. Л. 58.

³ Архив РАН. Ф. 350. Оп. 1. Д. 471. Л. 4 — 4 об.

научная несостоятельность попыток продолжить опыты П. Каммерера, в которых используется генетически непроверенный материал и в итоге «желаемое выдается за сущее». По мнению Белкина, эти работы потеряли «политическую и социальную значимость» и только дискредитировали Комакадемию. В итоге — сугубо административный аргумент: сотрудников экологической лаборатории уволить, а ее работу коренным образом перестроить.

Однозначен был и вывод бригады ЦК ВКП(б), обследовавшей этот институт в мае 1931 г. Проверявшие отмечали, что по вине предыдущего директора, генетика, эволюциониста и философа И. И. Агола институт находится в тяжелом положении и по социальному составу сотрудников, и по «политической направленности исследований»⁴. Агол якобы мешал приему в институт членов ВЛКСМ, пренебрежительно относился к выпускникам естественного отделения ИКП, не вел с механистами серьезной борьбы, сохранял экологическую лабораторию, состоящую в основном из механоламаркистов, покровительствовал «ползучему эмпиризму» и т. д. Вспоминалась не только его связь с группой Деборина, но и кратковременная поддержка в 1923 г. троцкистов.

Вскоре Б. П. Токин сменил Белкина на посту директора этого же института. Теперь уже он указывал: «Нужна решительная борьба, разоблачение реакционных “теорий” отдельных научных работников, пытавшихся ограничить возможность вмешательства экспериментатора, исследователя в ход развития животных и растений, обосновывающих созерцательное, пассивное, любительское отношение к живой природе» (Мицкевич, Токин, 1932, с. 127). В обязанности биологам, «марксистам-ленинцам», вменялось в кратчайшие сроки решать проблемы превращения озимых сортов культурных растений в яровые, хлопковой и каучуковой независимости, борьбы с засухой и т. д. «Массы» биологов должны были вернуться к задачам социалистического строительства. В соответствии с устанавливавшимся ритуалом дискуссий Б. П. Токин свою деятельность начал с критики предшественников на посту директора Биологического института им. К. А. Тимирязева, обвиняя И. И. Агола в «аполитичности» проводимых исследований, в отрыве их от задач социалистического строительства, в протаскивании реакционных идей, прикрываемых марксистской и диалектической фразеологией (Против... 1931).

Нападки Токина прямо касались тех, кто участвовал в эволюционно-биологических исследованиях, особенно генетиков. Его возмущало «святое» невмешательство в методологические установки Н. И. Вавилова и М. М. Завадовского, снисходительное отношение Б. М. Завадовского, М. Л. Левина, А. С. Серебровского к ламаркистским ошибкам Ф. Энгельса, зачарованность И. И. Агола, М. Л. Левина, С. Л. Левита, А. С. Серебровского реакционными идеями буржуазной генетики. Досталось от него и недавним противникам деборинцев — механистам, которые, по его словам, «обросли всяческими консервативными идеями и теориями», «протянули руку ламаркистам», вредят борьбе с идеализмом, «тормозят разработку вопросов эволюции, проблем индивидуального развития». Токин предостерег механистов от «истерической радости» по поводу краха генетиков-деборинцев и призвал на борьбу до конца с обоими направлениями в философских вопросах биологии. Все надежды на реализацию планов диалектизации биологии Токин связывал с «пролетарской

⁴ Архив РАН. Ф. 350. Оп. 1. Д. 471. Л. 4 — 4 об.

и коммунистической молодежи», с «большевиком-биологом», имеющим опыт гражданской войны, а также борьбы с троцкизмом и правым уклоном.

Эти высказывания Токина не вызывали возражений. Дискуссии носили характер хорошо отрепетированного спектакля. Критикуемые (М. Л. Левин, А. С. Серебровский и др.) каялись в инкриминируемых им ошибках и преступлениях. В письме в редакцию газеты «Правда», опубликованном в журнале «Под знаменем марксизма» (1932, № 3–4), генетик И. И. Агол «признавался» в игнорировании основных вопросов социалистического строительства, в подмене марксистской методологии естественнонаучными теориями, в либеральном отношении к буржуазной науке, контрабандном протаскивании «писаний и идей», выдаваемых за марксизм, в биологизации социологии и т. п. Он обещал все силы приложить для борьбы с собственными теоретическими воззрениями. В те годы подобным образом еще можно было на время заслужить прощение. Агола назначили главным редактором нового журнала «Успехи современной биологии», а через год — вице-президентом Всеукраинской ассоциации марксистских учреждений и потом заведующим отделом генетики в Институте зоологии и биологии АН УССР.

Некоторые биологи предпринимали слабые попытки как-то парировать часть обвинений в свой адрес. В частности, Н. К. Кольцов — директор Института экспериментальной биологии, в котором велись активные генетико-популяционные исследования, — сказал, что непродуктивно заниматься только критикой, надо обсуждать конкретные биологические проблемы, имеющие громадное хозяйственное значение. Едко подметил он и суть происходящих событий, обусловленных желанием нового поколения свергнуть прежние авторитеты и занять их места (Против... 1931, с. 47). Это высказывание Кольцова особенно задело новых руководителей ОБМ, которые доказывали, что главным мотивом их действий является не личная корысть, а стремление отстаивать интересы пролетариата в науке (там же, с. 83–84).

В программу действий ОБМ вошло «разоблачение идеалистических концепций Гурвича, Любищева, Беклемишева, Берга, Соболева и др., так же как и механистических школ и концепций Н. Кольцова, М. М. Завадовского, И. Павлова, П. Лазарева, А. Самойлова. <...> Борьба с ламаркистскими направлениями типа Е. Богданова, Е. Смирнова вместе с решительной борьбой против автогенетической концепции Серебровского, Левита, Левина, Агола и др.» (там же, с. 89). Сам перечень фамилий показывает, что проработке подлежали фактически все ведущие биологи-эволюционисты. Создавались специальные бригады для «углубленной проработки и критики» биологических школ, лидирующих в синтезе генетики и дарвинизма — А. С. Серебровского, Н. И. Вавилова, Н. К. Кольцова.

Аналогичные бригады были сформированы во всех научных исследовательских и учебных заведениях биологического профиля. В ходе проработок крупнейших ученых заставляли каяться в философских и идеологических ошибках, в том числе и в признании дарвинизма общей методологией биологии. Дарвинизм всё чаще критиковали как плоскоэволюционную теорию развития. Запрету стали подвергать целые научные направления и даже дисциплины. Первой жертвой такого подхода стали геоботаника и фитосоциология, сторонники которой доказывали аналогичность строения и функционирования растительных ценозов и общества. Подобная антропоморфизация растений была подвергнута резкой критике как наглядный пример биологизаторства, а сам термин после ряда выступлений в печати стал бранным

(Овчинников, 1928; Бугаев, 1929). Вместе с фитоценологией под критику попала экология за преклонение перед природой и призывы к ее охране.

В условиях обозначившегося политического противостояния сторонников двух идеологий (национал-социалистической и коммунистической) апостолов евгеники в СССР — Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского, Ю. А. Филипченко, обвинили в пропаганде «черносотенного бреда», «звериного шовинизма» и «зоологической ненависти к людям» (Баткис, 1931; Кольман, 1936; Бах и др., 1939). Если зарубежным евгеникам инкриминировали обоснование законов о стерилизации, организацию еврейских погромов, распространение человеконенавистнической идеологии, то советским — поддержку их деятельности. В итоге Н. К. Кольцов был отстранен от преподавания в МГУ и снят с поста директора основанного им Института экспериментальной биологии. Лишился своей кафедры генетики в Ленинградском университете Ю. А. Филипченко, вскоре умерший от менингита. К травле своих учителей подключились и молодые генетики. С гордостью за свою принципиальность и верность партийным установкам Н. П. Дубинин вспоминал, как прямо заявил А. С. Серебровскому, что его статья о социалистической антропотехнике «реакционная, антимарксистская и ничего, кроме вреда, генетике принести не может», так как «ничего не имеет общего с учением марксизма о личности и обществе» (Дубинин, 1973, с. 106). Возмущенный таким поведением своего ученика и соавтора Серебровский тем не менее промолчал, не желая унижаться. Вскоре сам Дубинин вместе с В. Е. Альтшулером, М. С. Навашиным и другими был уволен из Биологического института им. К. А. Тимирязева за неспособность обеспечить «развитие классовой пролетарской науки» (там же, с. 107). Отныне само упоминание евгеники стало ассоциироваться с расизмом и фашизмом, а исследования по генетике человека назывались медико-генетическими.

В декабре 1930 г. был арестован И. И. Иванов, предлагавший путем искусственного осеменения и отдаленной гибридизации повысить продуктивность сельскохозяйственных животных и пытавшийся получить гибриды человека с различными видами человекообразных обезьян. В том же году ликвидировали Русское евгеническое общество и секцию евгеники в Институте экспериментальной биологии. Директор Биомедицинского института и руководитель его отдела наследственности и конституции человека С. Г. Левит был снят со своих должностей в 1932 г. после возвращения из длительной заграничной командировки в США.

Постепенно главным объектом критических нападок становилась генетика. Например, член президиума ОБМ Г. Ю. Яффе уверял, что методология махизма пронизывает все построения генетики и что «это кантианско-махистское учение о фенотипе и генотипе полностью принимается т. Аголом и другими представителями меньшевистствующего идеализма в биологии» (Яффе, 1932, с. 221, 236). Зародышевая плазма у А. Вейсмана, по мнению Яффе, играет роль души, которая наделяется активностью в отличие от пассивной сомы. Отсюда следуют обвинения в адрес генетиков и неодарвинистов, якобы заигрывающих с идеализмом и витализмом. Яффе уверяет, что все экспериментальные опровержения наследования приобретенных признаков негодны, так как строились исходя из философских позиций кантианства и махизма. Поэтому генетика якобы пытается заставить биологию вернуться к неодарвинизму, проникнутому «мистикой, механистическими и математическими тенденциями». И в заключение следует вывод, что «неодарвинизм играет

на руку интересам буржуазии в эпоху ее загнивания, <...> ибо неodarвинизм... тащит нас от методологии дарвинизма». Он требует от генетиков «пересмотра своих позиций и соответствующей критики реакционных тенденций неodarвинизма» (там же, с. 237). Так один из идеологов биологии того времени формулировал официальную позицию по отношению к генетике и курсу ее лидеров на синтез с неodarвинизмом.

Надо сказать, что определенная часть генетиков на эту критику реагировала сходными декларациями. В 1929 г. на первом Всесоюзном съезде по генетике, селекции, семеноводству произошел поворот советской генетики к политике, ставший предпосылкой будущих коллизий. Съезд, инициатором и руководителем которого был Н. И. Вавилов, был поддержан властями и проходил как важное государственное событие, призванное решить острейшие проблемы сельского хозяйства (Колчинский, 2012а). В выступлениях самого Вавилова и некоторых других участников съезда генетике был придан образ науки, творящей чудеса, позволяющей «овладеть этапами формообразования», «уметь самим создавать виды и формы», «подойти к синтезу тех видов, которые ныне фактически существуют», и т. д. (Вавилов, 1929, с. 6). Таким образом, генетики культивировали веру в быстродействующие средства подъема сельского хозяйства и обновления общества. Урожай с этой веры на сталинской ниве собрали позже лысенкоисты.

Вскоре после Съезда генетиков и селекционеров во всех вузах и биологических учреждениях были созданы партийные организации, укомплектованные в основном малограмотными аспирантами и хозяйственниками, которые старались взять под контроль всю научную и кадровую политику. Особо ожесточенная борьба развернулась в контролируемых Н. И. Вавиловым учреждениях ВАСХНИЛ. После появления в центральных газетах критических статей о положении сельскохозяйственной науки критика Вавилова внутри ВАСХНИЛ перешли в атаку. С весны 1930 до осени 1932 г. в возглавлявшихся Н. И. Вавиловым учреждениях постоянно проходили собрания, на которых его критиковали за неумение организовать хозяйственно важные исследования, за зажим молодых специалистов и т. д. Так, например, 14 апреля 1930 г. о практической бесполезности занятий черникой, проводимых Е. Н. Синской, и о необходимости «иметь силы, которые можно выдвигать», говорил А. В. Альбенский, возглавлявший оппозицию Вавилову⁵. В унисон с ним звучали сетования И. В. Обода о том, что специалисты «больше внимания уделяют чисто научным, а не практическим вопросам... Мировые коллекции отнимают много времени, сил и средств, но в итоге все это лежит мертвым грузом без практического применения»⁶. Общим местом всех выступлений были обвинения в академизме, в отрыве проводимых исследований от задач социалистической реконструкции сельского хозяйства, в отсутствии методов для скорейшего выведения устойчивых и высокоурожайных сортов растений и т. д. Как показал анализ архивных материалов по партийной организации ВИР, впервые введенных мной в научный оборот в 2012 г., с самого начала критику Вавилова инспирировали и контролировали партийные структуры, а его противники в основном руководствовались политико-идеологическими и карьеристскими соображениями. Уже к концу 1932 г. Н. И. Вавилов потерял независимость в кадровой политике и в значительной степени утратил

⁵ ЦГАИПД. Ф. 304. Оп. 1. Д. 5. Л. 11.

⁶ Там же.

контроль над возглавлявшимися им учреждениями. Основные черты «лысенковщины» как социально-политической практики в советской науке сложились до начала борьбы генетиков с лысенкоистами. Тогда же были выдвинуты и главные обвинения в адрес Вавилова: ошибочность выбранных им стратегий исследований, отрыв от практики, выдвижение чуждых марксизму теорий, приверженность буржуазной науке.

Тяжелым испытанием для биологов, непосредственно участвовавших в эволюционном синтезе, стала кампания по диалектизации биологических исследований, которая проводилась в то же время. Деятельность многих учреждений Комакадемии (Институт естествознания, Секция биологических наук, Общество биологов-марксистов, Общество физиологов-марксистов, Общество врачей-марксистов и др.) была перенаправлена на установление политико-идеологического контроля над всеми исследованиями в области биологических, медицинских и сельскохозяйственных наук. Биологам-эволюционистам (Н. И. Вавилову, В. И. Вернадскому, В. Н. Сукачёву, Ю. А. Филипченко и др.) пришлось впервые столкнуться с И. И. Презентом и методами его борьбы с инакомыслящими.

Всё чаще подобные «дискуссии» вели к массовым «чисткам», к закрытию научных учреждений, кафедр, к увольнениям, а затем к арестам и ссылкам инакомыслящих. Так, арестом в 1931 г. с последующим осуждением Б. Е. Райкова и его учеников завершилась кампания против его методов преподавания биологии в средней и высшей школе. Серией арестов (Л. А. Зенкевич, Г. А. Клюге, Н. П. Танасийчук и др.) закончилась «дискуссия» о путях миграции сельди в Баренцевом море и перспективах ее ловли на Мурмане (Лайус, 2002). Разгрому были подвергнуты возглавлявшиеся В. Н. Слепковым Научно-исследовательский институт биологии и кафедра методологии биологии со специализацией по генетике в Казанском университете (Писарева, 1990). Его увольнение и арест в январе 1933 г. объясняли невыполнением задач партии в руководстве аспирантами и извращением марксистско-ленинской методологии в естествознании. После следствия, административной ссылки и краткого пребывания на свободе Слепков был вновь арестован и 1 августа 1937 г. приговорен к расстрелу. В тот же день приговор привели в исполнение. В 1933 г. семь аспирантов Слепкова были отчислены, в 1937 г. двое из них были расстреляны, а трое осуждены на 10 лет лагерей. В итоге становление генетики в Казанском университете было отложено на многие годы (Ермолаев, 2004). Это лишь один из эпизодов ликвидации перспективных научных направлений в те годы, проходившей повсеместно в каждом вузе, в каждом научном учреждении.

В планах биологических учреждений появились специальные разделы «Борьба с враждебными идеологическими направлениями». К их числу относили работы крупнейших советских биологов, критику их поручали ученикам этих школ. Биологический институт Комакадемии должен был установить методологический контроль над учреждениями Наркомпроса, Наркомзема (прежде всего ВАСХНИЛ), биологическими институтами и кафедрами университетов и других вузов; участвовать в подготовке всесоюзных съездов зоологов, ботаников, физиологов и генетиков; готовить к изданию труд «Против витализма»; разрабатывать типовые программы по биологическим курсам для вузов и рабфаков, проводить антирелигиозную и пропагандистскую работу, обеспечить методологический контроль над выпускаемой биологической литературой и т. д. Слушателям на заводах и фабриках

предлагали лекции, в том числе и о борьбе за дарвинизм. Характерны их названия: «Против буржуазной идеологии в биологии», «Пути механистической генетики», «Задачи естествознания в реконструкционный период», «Механистическое направление в ботанике», «Антимарксизм “марксистов” в биологии» и т. д.

Вместе с тем существовало раздвоение между заявляемыми целями и сущностью проводимых исследований. Даже в планах Комакадемии на 1931–1932 гг. большую часть занимали сугубо биологические проблемы, т. е. проблемы нормальной науки⁷. Так, генетическое отделение Ассоциации естествознания под руководством А. С. Серебровского разрабатывало проблемы строения хромосом, взаимодействия генов и внешних факторов в реализации наследственности и изменчивости и т. д. Физиологическое отделение под руководством Б. П. Токина занималось проблемой митогенетических лучей, клеточного деления. Бригады под руководством В. С. Брандгендлера и Х. С. Коштыянца обсуждали проблемы селекции, генетики и животноводства, а руководимая Б. М. Завадовским бригада работала над проблемой естественного отбора, борьбы за существование и целесообразности.

Ударной силой «культурной революции» в биологии была часть молодежи, не обладавшая прочными профессиональными знаниями, но стремившаяся быстро повысить свой статус, ликвидировать замкнутость науки путем вовлечения широких масс в обсуждение ее проблем и разоблачения «реакционной» профессуры. Из таких рвущихся в бой «специалистов» формировались бригады по «проработке» теорий лидеров научных школ в генетике, биогеохимии, экологии, лесоводстве. Бригады устраивали лекции, диспуты, проверяли учебные планы студентов и аспирантов, готовились к Всесоюзным совещаниям по различным отраслям биологии. Особое внимание уделяли практическим занятиям, так как, по признанию Презента, именно при обучении методам экспериментальных исследований студенты поддаются под влияние буржуазных специалистов.

Не раз обсуждалась деятельность научных обществ, чей кастовый характер особенно возмущал молодежь, не имевшую печатных работ. Общества они характеризовали как «научные болота», «цитадели реакционной профессуры», где она «прячется от докучливых взоров советской общественности», и т. д. Их обвиняли в нездоровом академизме, «в сочетании чистой науки с нечистой политикой», в идеологическом терроре по отношению к ученым-коммунистам и т. д. Отмечали, что в Русском энтомологическом и Русском палеонтологическом обществах много дворян, в том числе и эмигрантов. Как враждебные характеризовались Физиологическое общество во главе с И. П. Павловым, Русское ботаническое общество во главе с В. Л. Комаровым, Ленинградское общество естествоиспытателей во главе с В. И. Вернадским и т. д.

На каждом следующем этапе диалектизации биологии к руководству приходили всё более агрессивные группы и усиливали идеологическое давление на ученых. Конкуренция была особенно жестокой между лицами, стремившимися к сотрудничеству с властью. Победителем вышел Презент, который вовремя усвоил, что единственным критерием истины в биологии стала готовность слепо следовать политике Сталина и менять взгляды вслед за ее изменениями. Это обеспечивало «успех» Презента вплоть до его «звездного часа» на августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г.

⁷ ПФА. Ф. 232. Оп. 1. Д. 3. Л. 1–72.

Деятельность создаваемых Комакадемией бригад доставила много неприятностей биологам, попавшим под проработку. Приход в научные учреждения и вузы малограмотных людей дестабилизировал ситуацию. Многие специалисты были отстранены от преподавания и уволены. Другие арестованы и сосланы в отдаленные города. Третьи были осуждены и попали в лагерь. Начались и расстрелы. Всё это нанесло непоправимый ущерб развитию эволюционно-биологических исследований.

Значительная часть ведущих биологов попали под жернова первых репрессий. Был выслан из Москвы на Урал создатель популяционной генетики С. С. Четвериков, арестован один из его наиболее талантливых последователей Д. Д. Ромашов, причем вместе с женой, также видным генетиком Е. А. Балкашиной. От преподавательской работы в высшей школе были отстранены Н. К. Кольцов и Ю. А. Филиппченко. Десятки других генетиков и селекционеров во главе с Н. И. Вавиловым должны были тратить много сил и энергии в «дискуссиях» с активистами «культурной революции». Были арестованы и сосланы многие сотрудники ВИР, видные эволюционисты (Н. И. Кулешов, Г. А. Левитский, Н. А. Максимов, В. Е. Писарев, М. Г. Попов и др.). Не менее жесткие репрессии и административные меры обрушились на представителей других научных направлений, например на геоботаников во главе с В. Н. Сукачёвым, гистологов с А. А. Заварзиным, зоологов-животноводов (И. И. Иванов) и др. Бесконечные реорганизации и чистки научных учреждений парализовали научную работу сотен коллективов уже в начале 1930-х гг. (см. подробнее: Колчинский, 1990а, 1999; 2007а). В этих условиях будущие создатели СТЭ в США (Ф. Г. Добржанский) и в Германии (Н. В. Тимофеев-Ресовский), которые в годы «культурной революции» находились в заграничных командировках, предпочли не возвращаться в Россию, а свои замыслы и программы реализовали за рубежом.

Закрывались целые научные учреждения, например Волжская, Тихоокеанская, Мурманская и др. биологические станции, а все их сотрудники попадали под арест⁸. Только среди ихтиологов и специалистов рыбохозяйственной науки были арестованы и расстреляны около сотни человек (Чернавин, Чернавина, 1999). Частичная правда об истинных мотивах этих репрессий стала известна лишь в 1990-х гг. (Танасийчук, 1994).

За борьбу с крупными биологами молодым специалистам обещали быструю карьеру, но действовали те с постоянной оглядкой на партийные органы. Так, жена Презента Б. Г. Поташникова, призывая к борьбе с Вавиловым, отмечала: «Вопрос с Вавиловым надо бы было согласовать с Обкомом» и признавала, что «за проработку Вернадского, Павлова и других лиц мы еще взяться не можем»⁹. Вопрос «О работе Ленинградских институтов Академии сельхоз. наук им. Ленина» дважды рассматривался Секретариатом Ленинградского обкома во главе с С. М. Кировым. Окончательное редактирование резолюции поручили секретарю обкома и председателю президиума ЛОКА Б. П. Позерну, утвердив ее 9 июля 1931 г.¹⁰ В целом она оказалась положительной для Вавилова. В ней отмечалось наличие «некоторого перелома в направлении практического участия в разрешении проблем социалисти-

⁸ ПФА РАН. Ф. 240. Оп. 1. Д. 5. Л. 42–44.

⁹ ПФА РАН. Ф. 240. Оп. 1. Д. 5. Л. 57–58.

¹⁰ ЦГАИПД. Ф. 24. Связка 28. Оп. 1. Д. 323. Л. 2.

ческой реконструкции сельского хозяйства (сортоиспытания семян, поднятие урожайности, проблем животноводства, кормовых добавок, технических культур)» и др.¹¹ Вместе с тем указывалось на отсутствие «большевистской настойчивости в выкорчевывании» правого оппортунизма, «слабую борьбу с вредителями», «засорение аппарата чуждыми элементами», «слабую связь с социалистическим производством» и т. д. Указано было и на слабую работу по привлечению «ценных специалистов к разрешению задач социалистического строительства». Предлагалось покончить с практикой «спецедействия» и максимально использовать ученых, получивших образование до революции.

К тому времени уже становился очевиден провал попыток поставить под контроль биологическое сообщество при помощи массовых марксистских организаций. Наспех подготовленные аспиранты не могли всерьез критиковать крупных биологов, а борьбу с ними с большим успехом осуществляли специальные комиссии по «чистке» АН СССР, ВАСХНИЛ, университетов и т. д., и особенно ОГПУ, арестовывавшее и ссылавшее неугодных. Провал «культурной революции» в целом и в биологии в частности был очевиден и лидерам партии. Сталин в речи 23 июня 1931 г. на совещании хозяйственников (Сталин, 1955) предложил прекратить травлю старой интеллигенции («спецедействие») и беречь ее. В ноябре того же года журнал «Пролетарская революция» (1931, № 6), опубликовал сталинское письмо, означавшее начало чистки уже среди коммунистической интеллигенции и ликвидацию пролетарских организаций, в том числе возникших в период «культурной революции». Летом 1932 г. началась ликвидация марксистских учреждений, связанных с диалектизацией биологии: Ассоциации естественных наук и Института естествознания. В ближайшие годы прекратили свое существование ОБМД, ВАРНИТСО, ОБМ и другие научные общества Комакадемии.

Очередная реорганизация оценивалась руководством Комакадемии как фактор «дальнейшего развития и улучшения ее работы, повышения квалификации научных работников, изживания обезличивания в научной работе и увеличения научной продукции»¹². Звучали утверждения, что коллектив Комакадемии «очистил свои собственные ряды от всякого рода оппортунистов и вырастил кадры идеологически стойких научных работников». Ликвидацию Ассоциации естествознания объясняли улучшением дела с марксистскими кадрами в естественных науках и созданием большой «сети естественнонаучных учреждений, теснейшим образом связанной с практикой социалистического строительства, имеющей огромную экспериментальную базу» (К итогам... 1933). Из всех ее учреждений к сентябрю в Комакадемии остался только кабинет истории естествознания, да и тот был включен в состав общей библиотеки Комакадемии¹³. В 1936 г. была ликвидирована сама Комакадемия. В 1937 г. закрыли ИКП, а в начале 1938 — Комуниверситет им. Я. М. Свердлова. Исчезли все центры по диалектизации естествознания.

На смену «великому перелому» пришел «большой откат», одним из проявлений которого стало широкое привлечение «буржуазных» специалистов к социалистическому строительству. Часть биологов вернулась из тюрем и ссылок, но многие

¹¹ Там же. Л. 13.

¹² ПФА РАН. Ф. 225. Оп. 1. Д. 14. Л. 75–76.

¹³ Архив РАН. Ф. 350. Оп. 1. Д. 740. Л. 40.

ненадолго. Постановление ЦИК СССР от 19 сентября 1932 г. указало на недостатки в реформе высшей школы, приведшей к сугубо количественному росту вузов и учащихся и к резкому падению уровня подготовки специалистов. В мае 1933 г. восстановили факультетскую систему организации университетов, ликвидировав возникшие в начале 1930-х гг. различные сектора, циклы, уклоны. Практически прекратили создавать новые научно-исследовательские институты, провели их укрупнение и сокращение численности сотрудников. Часть НИИ возвратили университетам, а основной ячейкой научно-методической и учебно-методической работы вновь признали кафедры. При подборе руководителей кафедр, факультетов и институтов прежде всего стал учитываться уровень их профессиональной квалификации. Комплектование аспирантуры предписывали проводить только за счет успешно окончивших вузы по представлению кафедр и Советов вузов. Прикрепленные к кафедрам аспиранты должны были работать по индивидуальному плану, ввели систему зачетов, а перед окончанием — защиту диссертаций.

Среди пострадавших в репрессиях 1930-х гг. оказалось немало активистов «культурной революции». Исключая геоботаника П. Н. Овчинникова и идеолога И. И. Презента, погибли все главные диалектизаторы естествознания в Ленинграде (И. А. Вайсберг, Н. А. Гредескул, П. Ф. Куразов, Л. А. Лейферт, Н. Н. Никитин, Г. С. Тымянский, Я. М. Урановский, Р. Э. Яксон и др.).

Таким образом, тесное взаимодействие с правительством завершилось для сообщества биологов массовыми репрессиями. Партийный аппарат в основном «кнотом» формировал советскую систему организации науки, построенную на огосударствлении всех научных исследований и их подчинении тотальному идеологическому и политическому контролю. Характерными чертами советской организации биологии, как и всей науки, стали жесткая централизация, иерархизация и политизация научного сообщества, контролируемого партийно-государственными структурами. Сложилась специфическая номенклатура в науке, объединившая выдвиженцев культурной революции с представителями дореволюционного поколения ученых, принявших новые правила взаимоотношений научного сообщества с властью. Возникла и «специфическая культура» научного сообщества: риторика и ритуалы. Стала возрастать пропасть между высшим образованием и научными исследованиями.

С 1932 г. начали проводиться кампании социалистического патриотизма, всё чаще приобретающие оттенок великорусского шовинизма. Это ярко проявилось уже в юбилейных мероприятиях в 1932 г., посвященных 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина (Колчинский, 1999, с. 188–194). По решению Бюро Президиума Комкадемии 21 марта 1932 г. юбилей был превращен «в широкую политическую кампанию» против «ученых мракобесов, попов, социал-фашистов», «героев обезьяньих процессов» и т. д.¹⁴ Юбилейные мероприятия (публикации, совместные заседания АН СССР, Комакадемии и ВАСХНИЛ, грандиозные выставки в ведущих университетах и дворцах культуры, шумная кампания в центральных газетах и на радио и т. д.) должны были показать, что именно СССР является подлинной преемницей дарвиновского наследия и представляет собой главный оплот современной эволюционной теории.

¹⁴ Архив РАН. Ф. 350. Оп. 1. Д. 600. Л. 1–53.

8.2. СТЭ и лысенкоизм

Выше было показано, что к началу 1930-х гг. отечественная генетика не только успешно конкурировала с зарубежной по ряду направлений, но и интенсивно создавала фактическую и теоретическую базу для нового синтеза в эволюционной теории. Впервые была сделана попытка объединить генетику, биометрию и практику полевых исследований в рамках дарвинизма, а также проведены первые систематические исследования генетической структуры природных популяций дрозофилы (Н. В. Тимофеев-Ресовский); созданы концепции А. С. Серебровского о генофонде популяций; С. С. Четверикова о генетической среде и ее значении для эволюции; Н. П. Дубинина и Д. Д. Ромашова о генетико-автоматических процессах и т. д. Познанию генетических факторов эволюции способствовали интенсивные работы по химическому и радиационному мутагенезу, планомерные исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, закономерностей распространения генов в различных географических регионах, геногеографии и генетической изменчивости домашних животных, экспериментальные доказательства внезапного образования фертильной формы путем отдаленной гибридизации у растений. Удваивая хромосомные наборы межвидовых гибридов шелковичного червя, Б. Л. Астауров получил фертильную форму даже у животных. Как писал председатель комитета по созыву VII Международного генетического конгресса норвежский генетик О. Л. Мор А. И. Муралову, решением Совнаркома СССР назначенному президентом Организационного комитета конгресса, предложение провести конгресс в Москве в 1937 г. было принято мировым сообществом генетиков «в первую очередь из чувства почтения и восхищения великолепными научными достижениями советских генетиков» (В советскую биологию... 2005, с. 31). В тот момент все мировое научное сообщество признавало, что по размаху и оригинальности генетические исследования в СССР сравнимы только с достижениями генетиков США.

Тем не менее именно генетика оказалась главным объектом нападков со стороны властей, что объясняется несколькими причинами. Из опыта активного участия в диалектизации биологии в 1920-х гг. генетики поняли, что «колебание» параллельно с изменениями в линии партии не гарантировало выживания и необходимы активные действия. Это и побудило их вступить в борьбу с И. И. Презентом и Т. Д. Лысенко в середине 1930-х гг. Кроме того, основу теоретических воззрений Лысенко составлял принцип наследования приобретаемых признаков, который явно противоречил данным генетики и на опровержение которого генетики потратили немало сил. Не случайно этот принцип оказался в центре всех нападков на генетиков под видом борьбы за советский творческий дарвинизм. Возникло целое направление, названное впоследствии лысенкоизмом¹⁵ и традиционно считающееся наиболее характерным проявлением сталинской науки (Репрессированная наука,

¹⁵ Термин «лысенкоизм» родился в американской печати в 1945 г. и по существу стал употребляться как синоним «псевдонауки». С этим не согласны некоторые американские историки науки, в частности В. де Йонг-Ламберг, указывая, что Лысенко все-таки следует считать ученым, а не поэтом, композитором, так как он и его последователи исследовали природу, хотя и способами, противоречащими научным методам и нормам. Эту точку зрения в мировом научном сообществе разделяют немногие. С 1991 г. клуб de l'Horloge каждый год присуждает премию Лысенко тем, кто нанес наибольший ущерб науке или чьи идеи наиболее

1991). Социальными корнями его возникновения стало тяжелое положение сельского хозяйства, нехватка продуктов и гибель, по разным подсчетам, от 5 до 7 миллионов людей от голода (Кондрашин, 2008). В этих условиях надежду возлагали на скорейшее получение высокоурожайных сортов растений и высокопродуктивных пород животных, на нахождение каких-то чудодейственных агрономических приемов. На веру принимали широко разрекламированные обещания Лысенко и Презента о скоростном выведении новых сортов пшеницы, о превращении яровых сортов в озимые, о «расшатывании» консервативной наследственности и т. д. Газеты и журналы открыто высказывали симпатии к бесхитростным заявлениям агронома из народа, усматривая в них некую многовековую мудрость как панацею от всех бед и как основу советской биологии (Сойфер, 1993, с. 41–46).

В 1935 г. борьба Т. Д. Лысенко с противниками «яровизации» получила публичную поддержку И. В. Сталина на Втором съезде колхозников-ударников¹⁶ и на Совещании передовиков урожайности по зерну, трактористов и машинистов молотилок с руководителями партии и правительства¹⁷. Эта поддержка была не случайна, так как Сталин искренне верил, что, опираясь на административные меры, можно резко увеличить сельскохозяйственную продукцию как источник поступления средств, направляемых на индустриализацию. И здесь его не устраивали рекомендации генетиков и селекционеров, результатов которых надо было ждать годы и которые также не всегда сбывались.

Первоначальному успеху Лысенко способствовало также то, что многие биологи были верны механоламаркизму и принимали воззрения Лысенко за разновидность последнего. Однако Лысенко полностью отвергал биологические представления о наследственности, добытые биологией в XX в., и фактически гальванизировал представления первой половины XIX в. Он не признавал существования материальных носителей наследственности, которую он объявил всеобщим внутренним свойством живой материи. По Лысенко, наследственность якобы была разлита по всем молекулам и «крупинкам» клетки и состоит в требовании строго определенных условий существования, неизменность которых обеспечивает преемственность поколений. Изменения же внешних условий могут вызвать направленные целесобразные изменения наследственности, передаваемые потомкам. Рупором этого направления, в котором фактически отвергалась автономность организма, был журнал «Яровизация». Для его авторов было характерно вести дискуссии в формате политического доноса, обвиняя оппонентов — сторонников генетики — в расизме, фашизме и т. д. Так, Презент сравнивал борьбу Лысенко и его сторонников против генетики с борьбой партии против троцкистско-бухаринской оппозиции (Презент, 1936).

1935 год как начало «Большого террора» был ознаменован серией специальных сессий, совещаний и дискуссий и стал решающим в диалоге генетиков с лысенкистами. Особое значение имела сессия ВАСХНИЛ в 1936 г., на которой впервые остро проявился главный конфликт в сталинской биологии, на лидерство в которой

далеки от нее (http://www.clubdelhorloge.fr/index.php?option=com_content&view=article&id=33&Itemid=129, 6 февраля 2015 г.).

¹⁶ Правда. 1935. 15 февраля. № 45 (6291). С. 2.

¹⁷ Правда. 1936. 2 января. № 2 (6608). С. 3.

претендовал Т. Д. Лысенко. В отличие от физики и математики, где конкуренция шла между лидерами крупных научных школ и поддержка властями той или иной группы не несла угрозы данной отрасли знания в целом, на Четвертой сессии ВАСХНИЛ, проходившей 19–25 декабря 1936 г., научное сообщество впервые было вынуждено защищаться от массовых атак лысенкоистов, которым явно симпатизировал Сталин (Спорные... 1937). Эту сессию, ставшую «репетицией» печально известной сессии ВАСХНИЛ 1948 г., не раз подробно анализировали в отечественной и зарубежной литературе (см. например: Фролов, 1968).

Ведущие генетики и селекционеры (Н. И. Вавилов, В. С. Кирпичников, Н. К. Кольцов, Г. Д. Карпеченко, Г. А. Левитский, П. И. Лисицын, Г. Дж. Мёллер, М. М. Завадовский, П. Н. Константинов и мн. др.) пытались привести научные доводы против резких обвинений Т. Д. Лысенко и поддержавших его Б. А. Келлера, Н. И. Нуждина, С. С. Перова, П. Н. Яковлева и яростных диалектизаторов естествознания (Э. Я. Кольмана, М. Б. Митина, П. Ф. Юдина). В их выступлениях наиболее ярко сказывался сложившийся к тому времени стиль «научной полемики». Научные стороны генетики и агробиологии практически не затрагивались, а главное внимание было сосредоточено на политико-идеологических и практических аспектах, что позволяло обвинять своих противников в разного рода «преступлениях». Так, например, Кольцову, Мёллеру и Серебровскому инкриминировали приверженность расизму и фашизму. В том же духе диалектизаторам естествознания отвечали и некоторые генетики-марксисты (Н. П. Дубинин, Г. Дж. Мёллер), указывая на идеализм, антимарксизм, антидарвинизм и механицизм своих оппонентов.

Казалось, что с самого начала итоги дискуссии были предрешены, так как участникам было известно, кого поддерживают заведующие Сельхозотделом и Отделом науки, научно-технических открытий и изобретений ЦК ВКП(б) (Я. А. Яковлев и отчасти К. Я. Бауман соответственно), наркомы земледелия и совхозов (М. А. Чернов и М. И. Калманович), выполняющие волю И. В. Сталина¹⁸. Сессия шла на фоне прямого запугивания сторонников генетики. Накануне был исключен из партии С. Г. Левит — «за связь с врагом народа, за протаскивание враждебных теорий в трудах института и за меньшевистствующий идеализм». Расстреляли его 28 мая 1938 г. После торжественного открытия сессии газеты объявили об аресте И. И. Агола, хотя он был арестован еще 27 мая 1936 г., как говорилось в официальном сообщении, «за прямую связь с троцкистскими убийцами», что на языке тех лет означало расстрел. Расстреляли его 8 мая 1937 г. Тогда же газеты разъяснили, что запланированный на 1937 г. VII Международный конгресс по генетике, председателем оргкомитета которого должен был быть Н. И. Вавилов, а ученым секретарем — И. И. Агол, отложен по просьбе ученых.

В этих условиях на генетиков напал не только президент ВАСХНИЛ А. И. Муралов, призвавший деятелей сельскохозяйственной науки взять за образец работу Т. Д. Лысенко, но даже вице-президент, селекционер Г. К. Мейстер. Досталось главным докладчикам-генетикам (Н. И. Вавилову, Н. К. Кольцову, Г. Дж. Мёллеру)

¹⁸ Вскоре все они были арестованы. К. Я. Бауман, негативно относившийся к Лысенко и близкий к генетикам, умер в тюрьме, а остальные трое были расстреляны, в том числе и Я. А. Яковлев, поддерживавший Т. Д. Лысенко с первых шагов его карьеры. Таким образом, верность мичуринцам не гарантировала выживания.

и некоторым генетикам. В идеологических грехах обвинил своих учителей Н. П. Дубинин. Р. Л. Берг писала: «Среди бичей карателей вместе с кнутом Презента свистела и плеть Дубинина. Он бичевал идеалистические пороки Филипченко, Серебровского, Левита» (Берг, 1983, с. 46). Каялся за свои прежние симпатии к евгенике А. С. Серебровский.

Тем не менее генетикам удалось в какой-то степени отстоять свои позиции и вписать в резолюцию сессии пункт о развертывании экспериментальных работ в области «спорных вопросов генетики и селекции» и выделении дополнительных ресурсов для этого. Большинство ученых, имевших опыт селекционной работы, и авторы известных сортов культурных растений и пород животных выступили против Т. Д. Лысенко. За ним в основном пошли выдвиненцы «культурной революции». С письмами-протестами против травли Н. И. Вавилова выступил агрохимик академик Д. Н. Прянишников. 19 марта 1937 г. генетикам удалось вновь добиться согласия Политбюро на проведение Международного генетического конгресса в 1938 г. (Академия... 2000, с. 251).

В отличие от физики и математики, где научному сообществу удалось отстоять науку, в биологии, пользовавшейся особым вниманием И. В. Сталина, события развивались трагическим образом. Здесь высокий авторитет Н. И. Вавилова обусловил его лидирующую роль в противостоянии генетиков и лысенкоистов. Трагедия состояла и в том, что на первых этапах карьеры Лысенко Н. И. Вавилов положительно оценил его работы по физиологии развития растений. Взаимоотношениям Вавилова с Лысенко в литературе уделено много внимания. В 1970-х гг. М. А. Поповский впервые на базе архивного материала КГБ изложил «дело» Вавилова, назвал виновников его ареста, следователя, мучившего Вавилова на допросах, и, наконец, описал голодную смерть в саратовской тюрьме (Поповский, 1991). Материалы следственного дела Вавилова с подробным анализом и комментариями позднее были опубликованы в уникальной книге «Суд палача» (Суд... 1999).

Сначала Н. И. Вавилов стремился перевести разногласия в русло обычной научной дискуссии, что объяснялось его желанием избежать прямых столкновений с властными структурами, поддержавшими Т. Д. Лысенко в надежде дешево поднять подорванное коллективизацией сельское хозяйство. Зная, что за Лысенко стоит сам Сталин, Вавилов полагал, что сдержанность в полемике позволит спасти генетику и селекцию от разгрома. Он стремился уберечь от ударов властей и свое любимое детище — ВИР, где работала основная часть ведущих представителей «Вавиловской школы». Когда же Лысенко перешел в наступление на генетику, на теоретические основы селекции и семеноводства, угрожая самой науке, Вавилов ни на какие компромиссы не пошел. Тогда прозвучали его твердые слова: «Пойдем на костер, будем гореть, но от убеждений своих не откажемся» (цит. по: Поповский, 1991, с. 164).

Следует подчеркнуть еще раз, что эта борьба носила политический характер. На одной стороне был мощный партийно-правительственный аппарат, а на другой — ученые, отстаивавшие истину и тем самым автономию своей отрасли знаний. Острота борьбы определялась именно этим, а не разногласиями вокруг законов генетики. Бросив вызов тоталитарному режиму, Вавилов осознанно пошел на костер сталинской инквизиции. Генетики и селекционеры в этой борьбе с обскурантизмом не были поддержаны биологами других специальностей. Как сказал

В. Я. Александров, активный борец с лысенковщиной в 1950-х гг., «тогда пожар был у соседей. Мы им сочувствовали, но не помогали. Только после войны для нас стало ясно, что Лысенко губит не только генетику, но и всю отечественную биологию»¹⁹. Для многих потребовались годы, чтобы понять сущность Лысенко. Здесь уместно вспомнить, что не только Н. И. Вавилов, которого много раз критиковали за доверчивость и конформизм, но даже В. И. Вернадский, грезивший о будущем биосферы и человечества, долго не понимал, что имеет дело не с талантливым, пусть и малограмотным агрономом из народа, но с беспринципным авантюристом. Как показала Г. А. Савина, Вернадский называл Лысенко «ученым, и интересным», хотя и удивлялся, что «талантливая фигура Лысенко <...> резко обрушивается на генетику, основ которой не знает» (Савина, 1995, с. 24–25).

Вавилову и его сторонникам удавалось сдерживать напор лысенкоистов до тех пор, пока «Большой террор» полностью не разрушил ранее существовавшую систему личных коммуникаций биологов с государственно-партийными администраторами. Уничтожение практически всех сторонников генетики и селекционеров в высших и средних звеньях научной бюрократии, генетиков-партийцев (И. И. Агол, С. Г. Левит, В. Н. Слепков) в конечном счете привело к установлению контроля Лысенко над ВАСХНИЛ после физического уничтожения ее президента А. И. Муралова, расстрелянного 30 октября 1937 г., и его преемника Г. К. Мейстера, расстрелянного 21 января 1938 г. Были арестованы и многие ученые, далекие от властных структур, например генетики-шелководы Н. К. Беляев, Э. Ф. Поярков, М. И. Слоним и в очередной раз В. П. Эфроимсон. Их работы имели огромное значение для производства шелка, поэтому выступления в их защиту возымели действие. На этот раз для всех, кроме Беляева, удалось добиться освобождения.

Начало борьбы генетиков против Т. Д. Лысенко совпало с валом «Большого террора», жертвой которого стали сотни первоклассных ученых, включая Н. И. Вавилова, много сделавших для подготовки нового синтеза знаний в эволюционной теории. Сотни талантливых биологов были расстреляны, сгинули в лагерях или отправлены на поселение. К сожалению, нет даже приблизительных данных о масштабах репрессий в отдельных отраслях биологии и научных учреждениях биологического профиля. Работа по составлению списков «вычищенных», т. е. уволенных в результате чисток, а также арестованных и расстрелянных еще вообще не началась. Мы не знаем и общего числа биологов, профессоров и преподавателей высшей школы, сотрудников АН СССР, ВАСХНИЛ, ВИЭМ и т. д., погибших в ходе репрессий. Вот далеко не полный список попавших под каток репрессий: генетики Н. П. Авдулов, И. И. Агол, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, Н. И. Вавилов, М. В. Игнатъев, Н. А. Ильин, Г. Д. Карпеченко, С. Г. Левит, Г. А. Левитский, Т. К. Лепин, В. Н. Слепков, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов, Л. В. Ферри, Г. Г. Фризен, С. С. Четвериков, В. П. Эфроимсон, экологи Р. И. Аболин, Г. Г. Винберг, Л. А. Зенкевич, В. В. Станчинский, биофизик Э. С. Бауэр, зоологи Ю. М. Вермель, Г. А. Клюге, Б. С. Кузин, Н. П. Танасийчук, микробиологи Л. А. Зильбер и Г. А. Надсон, биохимики и физиологи А. А. Баев, Е. М. Крепс, Р. Г. Лейбсон, В. Л. Меркулов, эмбриолог Ю. К. Э. Шаксель, историки биологии Н. И. Бухарин, М. Л. Левин, Б. Е. Райков, селекционеры и растениеводы А. И. Мальцев, Г. К. Мейстер, М. Г. Попов,

¹⁹ Во время интервью мне и К. О. Россиянову весной 1989 г.

В. С. Степаненко, В. В. Таланов, К. А. Фляксбергер, К. М. Чинго-Чингас, почвовед Б. Б. Полюнов и др.

Многие из репрессированных уже никогда не вернулись к научной работе. Другим удалось это сделать только после многолетнего пребывания в лагерях и ссылках. Третьи, и их в этом списке большинство, там и закончили свой жизненный путь или были расстреляны. Всё это не могло не отразиться на судьбах эволюционного синтеза в русскоязычном пространстве, так как были уничтожены или надолго лишены возможности плодотворно трудиться первоклассные биологи и селекционеры, бывшие активными организаторами советской науки.

Несмотря на страшные политические обвинения и угрозу ареста генетики продолжали борьбу с лысенкоистами. Она шла на страницах журналов и газет, на опытных делянках и в лабораториях, на заседаниях и конференциях. Особое значение имела дискуссия по вопросам генетики, проведенная с 7 по 14 октября 1939 г. редколлегией журнала «Под знаменем марксизма». В дискуссии, организованной по инициативе ленинградских биологов — сторонников генетики при поддержке первого секретаря Ленинградского обкома ВКП(б) А. А. Жданова, участвовали более ста пятидесяти человек и 53 выступили с докладами и в прениях, в том числе фактически все ведущие генетики (Колбановский, 1939). Генетики и селекционеры экспериментально доказали несостоятельность лысенкоистских рекомендаций, насильно внедряемых в производство. И тогда противники Вавилова прибегли к карательным мерам уже не против отдельных ученых, а против целых научных школ. 6 августа 1940 г. был арестован Вавилов и начался разгром его школы. Ботаник И. Г. Эйхвельд, новый директор ВИРа — «Вавилона», как его иногда называли, занялся «чистой» институтом, а Институт генетики АН СССР «чистил» сам Лысенко, ставший его директором. Были уволены Н. А. Базилевич, Ф. Х. Бахтеев, Е. В. Вульф, Н. Р. Иванов, К. В. Иванова, И. В. Кожухов, В. С. Лехнович, А. Н. Лутков, М. А. Розанова, В. А. Рыбин, О. Н. Сорокина, Е. А. Столетова, В. В. Суворов, Г. Г. Тарасенко, И. И. Туманов, М. И. Хаджинов, Е. С. Якушевский и др. Вскоре были арестованы А. Г. Гаель, Л. И. Говоров, Г. А. Левитский, Г. Д. Карпеченко, К. А. Фляксбергер, Е. К. Эмме, Н. В. Ковалев, А. И. Мальцев (Соратники... 1994, с. 11). Только двое последних вернулись из тюрем. Сам Вавилов, пройдя через круги ада бериевских застенков, умер от истощения в саратовской тюрьме 26 января 1943 г. Похоронен в общей могиле для заключенных на Воскресенском кладбище. Еще до разгрома вавиловской школы арестовали и затем расстреляли сотрудников ВИРа Р. А. Аболина, Н. П. Авдулова, В. И. Мацкевича и др.

Число репрессированных только в одном институте — ВИР — превышает численность биологов (профессоров и сотрудников институтов), уволенных, эмигрировавших и погибших в концлагерях во всей гитлеровской Германии. По данным У. Дайхман и Б. Мюллера-Хилла, там по расовым и политическим мотивам были уволены 35 профессоров и биологов из немецких университетов и Общества кайзера Вильгельма, 26 из них эмигрировали и только двое — Г. Пржибрам и В. Арндт были казнены (Колчинский, 2007а, с. 440, 507).

Причем годы массовых гонений на советских генетиков по времени совпали с периодом интенсивного создания СТЭ, содержание которой в США и Англии прежде всего связано с последовательным объединением генетики популяций, микросистематики и учения о естественном отборе. Термин же синтетическая теория

эволюции, предложенный Н. И. Бухариным в 1932 г., трактовался гораздо шире, предполагая синтез данных разных отраслей эволюционной биологии, проведенный на базе учения о естественном отборе (Бухарин, 1932)²⁰. Именно так его понимали и многие российские биологи-эволюционисты. В качестве примера приведем рецензию начинающего эволюциониста и физиолога растений К. М. Завадского и палеоботаника К. К. Шапоренко на книгу Дж. Б. С. Холдейна «Факторы эволюции». Они полагали, что в канву создаваемого синтеза генетики и дарвинизма необходимо включить «данные биохимии, исторической геологии и геохимии» (Завадский, Шапоренко, 1934, с. 159), и поднимали вопросы взаимодействия генетической изменчивости и отбора, особенностей действия борьбы за существование и естественного отбора на различных этапах органической эволюции и в разных группах организмов. Сам Добржанский всегда подчеркивал российские корни своих воззрений, сформировавшихся в послереволюционные годы, когда многие биологи-эволюционисты, особенно после публикации в 1926 г. статьи С. С. Четверикова, не раз заявляли о необходимости широкого синтеза знаний о факторах и закономерностях эволюции. Усилия в этом направлении активизировались в разгар борьбы Т. Д. Лысенко с генетиками.

В год выхода книги Добржанского «Генетика и происхождение видов», в которой впервые было дано изложение основных принципов СТЭ, в СССР была опубликована большая статья С. А. Северцова «Дарвинизм и экология» (1937), в которой анализ предмета и задач экологии показывал неразрывную связь ее проблем с дарвинизмом. На следующий год вышла статья А. П. Шенникова (1938) с симптоматичным названием: «Дарвинизм и фитоценология». Годом позже он опубликовал также статью об экспериментальном изучении борьбы за существование (Шенников, 1939).

В 1939 г., когда отмечалось 80-летие со дня выхода в свет «Происхождения видов», специальный номер одного из биологических журналов в СССР — «Успехи современной биологии» — был посвящен проблеме синтеза различных отраслей биологии с дарвинизмом. В русле создаваемого синтеза работы, связанные с изучением вида и макроэволюции, опубликовали: А. В. Благовещенский — «Биохимическая эволюция растений» (1939), Л. Ш. Давиташвили — «Дарвинизм и проблема вымирания» (1939), И. И. Ежиков — «Соотношение онтогенеза и филогенеза» (1939), И. М. Поляков — «Дарвинизм и проблема мимикрии» (1939), Н. П. Дубинин — «Дарвинизм и генетика популяций» (1940) и др. В 1940 г. в изданной в Англии под редакцией Дж. Хаксли монографии «Новая систематика» увидела свет статья арестованного в том же году Н. И. Вавилова «Новая систематика культурных растений» (Vavilov, 1940). Даже простое перечисление демонстрирует разнообразие российских путей сближения дарвинизма, обогащенного достижениями генетики, со всем комплексом фундаментальных биологических наук.

В эти годы общепризнанным лидером биологов-эволюционистов стал ученик А. Н. Северцова И. И. Шмальгаузен, избранный в 1935 г. действительным членом АН СССР и переехавший из Киева в Москву. В 1936 г. он стал директором

²⁰ Как уже отмечалось в первой части, в начале 1932 г. Дж. Хаксли по приглашению Академии наук приезжал в СССР, несколько раз встречался с Н. И. Бухариным и Н. И. Вавиловым (Huxley, 1932a) и не мог не знать о широкой трактовке синтеза советскими биологами.

Лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии и одновременно директором Института общей биологии им. К. А. Тимирязева. В том же году после смерти А. Н. Северцова он объединил эти учреждения с северцовским сектором эволюционной морфологии в Институт эволюционной морфологии и палеозоологии АН СССР и возглавил вновь созданный Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР. Одновременно с 1939 г. он заведовал кафедрой дарвинизма в МГУ, где работал блестящий коллектив эволюционистов и генетиков (З. И. Берман, Р. Л. Берг, А. Л. Зеликман, М. М. Камшилов и др.). На следующий год был сделан другой важный шаг по институционализации эволюционного синтеза в СССР, связанный с учреждением «Журнала общей биологии», главным редактором которого Шмальгаузен был до 1948 г. Уже в первом номере этого журнала были опубликованы программные статьи самого И. И. Шмальгаузена (1940а) о борьбе за существование и расхождении признаков, лидера российских палеонтологов А. А. Борисяка (1940) о синтезе палеонтологии и дарвинизма, Н. П. Дубинина (1940б) о синтезе генетики популяций и дарвинизма и др. Все эти учреждения Шмальгаузен возглавлял до 1948 г., уделяя огромное внимание организации и повышению уровня эволюционно-биологических исследований в СССР и улучшению преподавания эволюционной теории в вузах. Те же цели он преследовал, возглавляя различного рода периодические издания, сборники, оргкомитеты Всесоюзных конференций и т. д.

При этом его единомышленники возглавляли кафедры дарвинизма в столице. Например, А. А. Парамонов с 1940 г. был профессором дарвинизма в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, а в 1941 г. возглавил там кафедру зоологии. До 1948 г. кафедру общей биологии во 2-м Медицинском институте возглавлял Л. Я. Бляхер. Симпатизировал генетикам и дарвинистам академик-секретарь Отделения общей биологии Л. А. Орбели — ученик И. П. Павлова и один из создателей эволюционной физиологии. Даже президент АН СССР В. Л. Комаров, хотя и признавал прямое влияние среды и наследование приобретаемых признаков, скрыто поддерживал генетиков, а не лысенкоистов.

В конце 1930-х — начале 1940-х гг. появился ряд работ, положивших начало современному дарвинизму в СССР. Бесспорным протагонистом российского варианта СТЭ был Н. И. Вавилов, общепризнанный лидер российских биологов и растениеводов в эти годы. В его трудах даны первые контуры синтеза генетики, экологии и микростематики с теорией естественного отбора. В школе Вавилова были подготовлены и первые отечественные монографии о сложной генетико-экологической структуре популяций и видов: «Экспериментальные основы систематики растений» М. А. Розановой (1946) и «Динамика вида» Е. Н. Синской (1948). Еще ранее были подготовлены книги зоолога-систематика Е. И. Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940); экологов Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» (набрана в 1941 г., опубликована в 1984 г.) и С. А. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941), морфолога А. А. Парамонова «Курс дарвинизма» (1945). Наконец, в конце 1930-х — первой половине 1940-х гг. публикуется серия обобщающих книг эмбриолога и морфолога И. И. Шмальгаузена: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а) и «Факторы эволюции» (1946а).

Таким образом, начатый С. С. Четвериковым и его учениками синтез популяционной генетики с селектогенезом вскоре стал основой новой системы эволюционных взглядов в СССР, а вскоре в ее рамки были включены данные биогеографии, фенотипики, микросистематики, экологии, а позднее эмбриологии, морфологии и палеонтологии. Особенное внимание в советском варианте СТЭ было уделено экологическим аспектам эволюции, роли борьбы за существование, модификационной изменчивости, активности организма в эволюции. С наибольшей полнотой эти особенности отражены в книге И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» (1946а). Не случайно именно книгу Шмальгаузена «Факторы эволюции» сравнивали с книгой Дж. С. Хаксли, так как они дают наиболее полное представление о СТЭ. Самого же Шмальгаузена порой называют русским Дарвином XX в. (Hoffeld et al., 2010), в том числе издатели недавнего перевода на немецкий язык его книги «Факторы эволюции» (Schmalgausen, 2010).

Выход книги Добржанского пришелся на пик сталинского террора, и скорее всего, никто не осмелился поднять вопрос о переводе книги «невозвращенца». Насколько мне известно, в СССР не было рецензий на книгу, поразившую научное сообщество Запада. О своей поддержке взглядов Добржанского Шмальгаузен заявил открыто только в книге «Факторы эволюции», опубликованной в 1946 г., когда США формально еще считались нашим союзником. В 1949 г. Добржанский организовал издание «Факторов эволюции» в США (Schmalgausen, 1949), где она была признана другими архитекторами СТЭ одной из основных для оформления нового синтеза в области макроэволюции. Впрочем, возможно, некоторые обороты языка диалектического материализма, встречающиеся в книге Шмальгаузена, были одной из причин ее малой популярности в англоязычном мире.

Однако СТЭ не удалось укорениться в СССР в те годы, так как в условиях сталинской диктатуры официальную поддержку получил «советский творческий дарвинизм», созданный И. И. Презентом и Т. Д. Лысенко. К моменту создания СТЭ он уже представлял собой причудливую смесь из отдельных положений всех основных антидарвиновских концепций эволюции от механоламаркизма до витализма. Его создатели на словах еще апеллировали к дарвинизму, но фактически подвергли ревизии все основные стороны теории Дарвина. Теорию естественного отбора они критиковали за плоский эволюционизм, отрицание скачков в эволюции, ползучий эмпиризм. Все эти нападки были прикрыты диалектико-материалистической фразеологией. Такая критика явно импонировала И. В. Сталину, который также считал, что «дарвинизм отвергает не только катаклизмы Кювье, но также и диалектически понятое развитие» (Сталин, 1946, с. 309).

До 1948 г. он прямо не вмешивался в эту дискуссию, и в вузах в основном преподавали дарвинизм, репрессиям подвергались отдельные ученые и научные коллективы, а сами отрасли биологии не были под запретом. Война приостановила репрессии против генетиков и селекционеров, многие из которых сражались на фронте. После войны произошло даже некоторое усиление их позиций, так как в структурах ЦК ВКП(б), ведающих наукой и сельским хозяйством, всё больше оказывалось противников Т. Д. Лысенко. Воспользовавшись сложившейся конъюнктурой, сторонники СТЭ в борьбе с лысенкоизмом старались опереться и на поддержку зарубежных коллег, прежде всего английских и американских ученых — Э. Б. Бэбкока, Л. К. Данна, К. Д. Дарлингтона, М. Демерца, Ф. Г. Добржанского, М. Лернера,

Г. Дж. Мёллера, Р. А. Фишера, С. Харланда и др., чьи действия с критикой взглядов Лысенко принято называть «вторым фронтом» антилысенковской кампании (Paul, 1983; Кременцов, 1996; 2003).

Политическая подоплека действий американских генетиков недавно была вновь проанализирована американским историком науки Реной Селя, которая показала, что эта борьба шла под лозунгом борьбы за академическую свободу, которой угрожал Т. Д. Лысенко (Selya, 2012). При поддержке американских коллег около 15 работ советских ученых было опубликовано в западных журналах, в том числе статьи С. М. Гершензона (Gershenson, 1945), Н. П. Дубинина (Dubinin, Tiniakov, 1945). В некоторых из них, опубликованных в главном американском научном журнале «Science», был дан обзор состояния советской генетики и противостояния генетиков с Т. Д. Лысенко (Кременцов, 2003). Кроме того, в США был издан перевод книги Т. Д. Лысенко «Агробиология», сделанный Ф. Г. Добржанским, для того чтобы западным генетикам стал очевиден уровень аргументации корифея мичуринской генетики.

Репрессии против генетиков в СССР возобновились после победы в связи с начавшейся в 1946 г. Холодной войной. К борьбе генетиков с Презентом и Лысенко присоединились биологи других специальностей. После августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. под видом борьбы с запрещенной «буржуазной» генетикой были уволены десятки профессоров и доцентов, читавших разные курсы в ведущих вузах СССР (Есаков, 1991; Сойфер, 1993). Если физики смогли предотвратить атаки «диалектизаторов» на квантовую физику, игравшую ключевую роль в создании атомного оружия, то советским биологам в полной мере пришлось испытать «прелести» идеологизированной и политизированной науки. Августовской сессии ВАСХНИЛ и ее последствиям посвящена масса работ по истории биологии в СССР. В годы перестройки была создана Комиссия по анализу истории развития генетики в СССР во главе с В. А. Струнниковым, которая успела составить и опубликовать в журнале «Генетика» лишь предварительный отчет. В нем сказано: «Только осенью 1948 г. было уволено 127 преподавателей, из них 66 профессоров. Общее число уволенных, пониженных в должности или устранившихся от руководящей работы после сессии ВАСХНИЛ 1948 г. исчислялось тысячами человек» (Струнников, 2004, с. 153). В 1950-х гг. последовала «Павловская» сессия по проблемам физиологии, где уже не псевдоученые, а одни ученики И. П. Павлова (К. М. Быков, Д. А. Бирюков, А. Г. Иванов-Смоленский, Э. А. Асратян и др.) по указке партийных кругов громили других его последователей (Л. А. Орбели, Н. А. Бернштейна, И. С. Бериташвили, А. Г. Гинецинского и др.).

Послевоенные события в отечественной биологии в полной мере показали, что организационная модель развития науки, принятая в СССР в предвоенные годы, таит в себе угрозу самой науке. Иерархическая, централизованная и монополизированная система советской науки вообще и Академии наук в частности порождала бешеную конкуренцию и беспощадное столкновение научных групп в борьбе за ключевые позиции в системе. Лысенковщина, как и все последующие политические кампании 1940-х гг., была результатом борьбы за власть в науке, в которой почти с неизбежностью терпела поражение сама наука. Последствия оказывались тяжелыми потому, что в системе практически не было «резерваций» для выживания идей и ученых, не согласных с признанными теориями, — система была в существенной

степени иерархична, однородна и прозрачна для политического контроля. Выходом из этого организационного тупика становилось экстенсивное развитие науки: умножение числа научных институтов и беспрецедентный рост научных кадров. Расширение географии научных учреждений, создание баз и филиалов создавало условия для миграции «научных диссидентов» и их выживания вдали от сотрясавших столицу политических кампаний. Но подобный выход, как правило, был временным, так как карательные органы были вовлечены в конкуренцию в научном сообществе и помогали выискивать и наказывать носителей «научной ереси».

Столь масштабные репрессии обеспокоили всё научное сообщество. Сразу после смерти И. В. Сталина в борьбу с Т. Д. Лысенко вступили физики, математики, химики. Так в биологии возникла реальная оппозиция: ученые не переставали отстаивать свободу в научных исследованиях. Одним из ключевых моментов в этой борьбе стала реабилитация лидера советских генетиков и протагониста СТЭ Н. И. Вавилова, ставшего в 1950–1960-х гг. символом сопротивления научного сообщества тоталитарному режиму. Власть неохотно шла на ограничение своего диктата в области биологии. Приходилось шаг за шагом вырывать у нее разрешение на современные исследования в области эволюционной теории. Но по-прежнему большинство кафедр в высшей школе было занято лысенкоистами, и именно их воззрения преподавали будущим студентам как современный дарвинизм вплоть до 1964 г.

8.3. Н. И. Вавилов: синтез микросистематики, генетики, биогеографии, растениеводства и теории естественного отбора

Задачи селекции и поиска исходного «строительного» материала подвели Н. И. Вавилова к необходимости изучать состав видов культурных растений и их ближайших родичей и выяснять их филогенетические связи. Главной установкой этой работы стал широкий географический подход к изучению эволюции видов. В ее основе лежала идея Дарвина «о единых географических центрах происхождения». Объясняя ее суть, Н. И. Вавилов писал: «каждый вид локализован в его начальном происхождении, эволюция исторична и потому знание истоков вида, путей его географического расселения имеет решающее значение в понимании путей эволюции, в овладении ее этапами, в прослеживании динамики эволюционного процесса» (1987, с. 387).

Вавилов организовал работу коллектива исследователей по изучению происхождения важнейших культурных растений по единому плану на основе эволюционного подхода (Kolchinsky, 2001; Колчинский и др., 2012). Была выполнена задача изучения внутривидового состава важнейших культур, географии их сортового разнообразия, наследственной изменчивости. При этом использовались новейшие для его времени методы исследования: генетические, цитологические, физиологические и др. В результате масштабной работы были получены новые факты в отношении видового разнообразия ряда важнейших культур — открыты десятки видов культурного и дикого картофеля, более 30 видов пшеницы. Изучалась земледельческая территория всего земного шара.

В ходе экспедиционных поездок Вавилов знакомился с научными учреждениями посещаемых стран, прежде всего ботаническими садами и опытными станциями, собирал семена сельскохозяйственных культур и других полезных растений,

приобретал и отправлял на родину научную литературу, читал лекции, выступал с докладами. Другие сотрудники Института также совершали путешествия в древние земледельческие страны. Общее число экспедиций в 1923–1940 гг. достигло 180, из них зарубежных было 40 — в 65 стран. Экспедиционные сборы составили важнейшую часть мировой коллекции семян, содержавшей в 1940 г. около 250 тыс. образцов, в том числе 36 тыс. образцов пшеницы, 10 022 — кукурузы, 26 636 — бобовых, 23 200 — кормовых, 17 955 — овощных, 12 650 — плодовых.

Была создана широкая сеть опытных станций ВИРа в различных регионах страны для выявления спектра полезных свойств растений в неодинаковых природных условиях и для ведения селекционных работ. Создавались и специализированные станции по отдельным культурам. Изучение географической изменчивости растений стало основой для районирования многих сортов и родов новых культур. В этом отношении показательны знаменитые «географические посевы», которые получили широкое распространение в начале 1920-х гг. В 1923 г. в 26 пунктах СССР были проведены исследования по единой программе. Выяснились закономерности индивидуальной изменчивости возделываемых растений по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам в зависимости от географических факторов исследуемых районов. В последующие годы количество «географических посевов» увеличилось в несколько раз.

Организованные и руководимые Вавиловым планомерные агроэкологические исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, географических законов распространения генов имели не только практическое, но и серьезное теоретическое значение. Этим исследованиям Николай Иванович уделял особое внимание в последние годы жизни. К счастью, подготовленные им обобщающие рукописи не попали на Лубянку и тем самым избежали уничтожения. Они были опубликованы в двух томах в 1957 и 1964 гг. под заглавием «Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых, бобовых, льна и их использование в селекции: Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур». Ресурсы же самой «вировской» коллекции дали возможность выявить более 2,5 тыс. сортов, из которых в конце XX в. 450 возделывалось на площади свыше 60 миллионов гектаров.

В 1926 г. Вавилов опубликовал работу «Центры происхождения культурных растений» с посвящением памяти Альфонса Декандоля, в которой впервые проследил связь очагов происхождения культурных растений с распространением их диких предков. Он охарактеризовал использованный им в работе ботанико-географический метод определения центров формообразования главнейших культурных растений: пшеницы, ячменя, культурных овсов, проса, возделываемого льна, конопля. Вавилов был убежден в необходимости применения экологического подхода при решении вопроса о родине возделываемого растения, при познании его эволюции на пути к человеку. «Для нас нет сомнений, — писал он, — что уже в самой природе, в исходных видах диких растений, в конгломерате рас, которыми были представлены родоначальные группы, была заложена экологическая тенденция, которая заставила человека использовать данный вид» (Вавилов, 1987, с. 114). Это положение, как и правомерность своих идей и методов, Вавилов обосновывал новыми фактами поисковых исследований.

В 1935 г. им были опубликованы «Ботанико-географические основы селекции», серия работ о растительных ресурсах разных стран. Сначала Вавилов выделил пять

основных очагов главнейших полевых, огородных и садовых культур, которые оказались приурочены к горным районам Азии, Северо-Восточной Африки, Южной Европы, Кордильеров и Скалистых гор. Под влиянием новых материалов в конечном итоге Вавилов предложил выделить семь самостоятельных мировых очагов важнейших культурных растений: Южно-Азиатский тропический, Восточно-Азиатский, Юго-Западно-Азиатский, Средиземноморский, Абиссинский, Южно-Мексиканский и Центральноамериканский, Южноамериканский (Перуано-Эквадор-Боливийский, Чилийский и Бразильско-Парагвайский) центры (Вавилов, 1940, с. 60–62). Для каждого из них указан перечень возделываемых культур. Наибольшее число культурных растений приходилось на азиатский континент — около 70 % всех видов. Наименьшее число их было в Австралии, где до прихода европейцев не знали земледелия и только в новейшее время из дикой флоры в культуру были введены эвкалипты, акации, казуарины и др. Вавилов указал и на связь установленных им центров с древнейшими цивилизациями, основанными на земледелии.

Не случайной оказалась приуроченность центров к горным областям. Разнообразие климата в горах и прилегающих к ним районах, по мнению Вавилова, способствовало сосредоточению здесь исключительного разнообразия растительности. Он подчеркивал, что выяснение центров формообразования и происхождения культурных растений позволяет выявить неравномерность распределения внутривидового разнообразия в пределах обитания вида. Центры разнообразия, по мнению Вавилова, и были очагами происхождения культурных растений. Причем в этих центрах сосредоточено наибольшее количество форм с доминантными генами, а вторичные центры характеризуются преимущественно формами с рецессивными генами.

Важнейшими причинами дивергенции культурных растений Вавилов считал географическую изоляцию, расселение и новые экологические условия. Районы интенсивного разнообразия были для него прежде всего зонами наиболее интенсивного действия генетических (мутагенез, рекомбинация, отдаленная гибридизация) и экологических факторов. Тем самым, решая практические задачи растениеводства, Вавилов сделал важные теоретические обобщения о комплексном характере причин эволюции, которые разделяет большинство современных эволюционистов. Исследуя пути эволюции в условиях культуры и сложные взаимодействия генетических и экологических факторов в ее детерминации, Вавилов показал совместное действие искусственного и естественного отбора в эволюции сельскохозяйственных растений. Например, пшеница и ячмень, привнесенные в Китай из Юго-Западной Азии, под влиянием муссонов превратились в подвиды, которые резко отличаются от исходных форм. Одна из основных злаковых культур — рожь — первоначально была сорняком в посевах пшеницы.

Исследование огромного числа культурных растений, их внутривидового и сортового состава, обследование географии сортов в древних и новых земледельческих странах закономерно привело к важной теоретической обобщающей работе о виде. Впервые с докладом «Линнеевский вид как система» Вавилов выступил на V Международном ботаническом конгрессе в 1931 г., и вскоре работа была напечатана в расширенном виде (Вавилов, 1931). Фактической основой представлений Вавилова о виде и его организации послужил огромный материал, собранный им и коллективом сотрудников ВИР при изучении сортового состава многих видов

культурных растений и ближайших к ним природных видов. Поиск исходного материала для селекции предполагал исследование вида, в состав которого входила интересующая селекционера сельскохозяйственная культура. Следует специально подчеркнуть, что, развивая представление о виде как системе, Вавилов одновременно ставил вопрос и о его целостности.

Согласно Вавилову, вид представляет собой сложную систему, включающую тесно связанные друг с другом внутривидовые элементы. Большое внимание было уделено методам выявления генетического разнообразия форм какого-либо вида, кажущегося на первый взгляд однородным. Среди них Вавилов называл скрещивание близкородственных форм, искусственное получение мутаций, вскрытие сложной системы генотипов путем скрещивания с рецессивными формами и т. д. Однако для понимания целостности вида было недостаточно знаний о его генетическом потенциале. Необходимо было учитывать и закономерности экологического формообразования внутри вида. По мнению Вавилова, только путем комплексного изучения морфофизиологических и генетических свойств вида, анализа экологической и географической изменчивости внутривидовых единиц можно наиболее полно охарактеризовать структуру вида. При разработке критериев, по которым различаются виды, важно учитывать не только физиологическую их обособленность, т. е. невозможность получения жизнеспособного или плодового потомства при скрещивании представителей разных видов, но и экологическую специализацию вида, его приуроченность к определенному географическому району и т. д.

Вавилов был единственным советским биологом, кто непосредственно участвовал в создании СТЭ в англоамериканском языковом пространстве. В опубликованной в 1940 г. на английском языке статье «Новая систематика культурных растений» (Vavilov, 1940) в коллективной монографии «Новая систематика» (о которой шла речь выше, в главе 5) Вавилов привел систему внутривидовых единиц. Наиболее крупными подразделениями вида являются экологические и географические расы. Последние в свою очередь разделяются на разновидности по немногим, легко различимым морфологическим признакам. Разновидности делятся далее на формы, совпадающие с сортами селекционеров, однородными по важнейшим хозяйственно ценным признакам.

Работы Вавилова и его сотрудниц М. А. Розановой и Е. Н. Синской (см. следующий параграф) прокладывали путь новой политипической концепции вида, лежащей в основе современной систематики и эволюционной теории. Согласно этой концепции, вид представляет собой собрание не одинаковых, а генетически различных групп организмов, в какой-то мере изолированных друг от друга. Эти группы были названы популяциями. Популяция стала главным объектом экологических, генетических, систематических и эволюционных исследований, так как именно она является основной структурной единицей вида. Но и сама популяция — гетерогенная система, включающая огромное разнообразие генетических форм. Фактически в популяциях у организмов с половым размножением каждая особь уникальна в генетическом отношении.

Не случайно еще в 1940 г. Джулиан Хаксли писал, что разрабатываемые Вавиловым практические проблемы селекции и растениеводства способствовали формированию современных взглядов на эволюцию и систематику (Huxley, 1940). Так

работы Вавилова по эволюции растений в условиях культуры стали важнейшей составной частью эволюционных представлений в середине XX в.

Анализ концепции вида Вавилова в сопоставлении с учением о виде В. Л. Комарова в контексте истории всей проблемы был предложен К. М. Завадским (1968). А. А. Федоров, давая свою оценку взглядам Вавилова, писал: «Учение о виде как системе внутривидовых таксонов позволяет систематикам растений не попадать в тупик, когда они считают, что дикорастущие виды будто бы не заключают в своем составе внутривидовых единиц. Все разногласия об объеме вида утрачивают свой смысл»²¹. Характеризуя вид как систему, состоящую из подчиненных единиц, Вавилов ставил задачу создания новой — дифференциальной систематики, основанной на генетических, экологических и физиологических признаках. «Мы несомненно вступили в эпоху физиологической и биохимической классификации разновидностей» — так писал он в своей последней опубликованной при жизни работе «Новая систематика культурных растений» (Vavilov, 1940).

Научные интересы Вавилова, его исследования распространялись и на другие области знания, в частности физиологию растений, историю науки. Ему принадлежит ряд ярких биографических очерков об ученых, по его инициативе и под его редакцией вышло несколько томов трудов классиков науки, включая Ч. Дарвина, Г. де Фриза, В. Иоганнсена и др., готовились «Этюды по истории генетики», «Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных».

Особенностью синтетического подхода Н. И. Вавилова была нацеленность на решение прикладных задач при помощи дарвинизма. Вавилов разрабатывал научные основы селекции растений в целом и селекции пшеницы как важнейшей продовольственной культуры, а также научные основы организации в стране семенного дела и государственного сортоиспытания. Осуществлялось их практическое применение. В 1938–1939 гг. под редакцией Вавилова вышло пятитомное «Руководство по апробации сельскохозяйственных культур». Огромное внимание уделял Вавилов самым сложным проблемам растениеводства, таким как сельскохозяйственное освоение северных территорий, районов пустынь, и в связи с этим защите растений от засухи, горному земледелию, развитию сельского хозяйства в субтропиках. Под его руководством решалась проблема отечественного каучука, велись поиски для введения в культуру новых каучуконосов.

В 1935–1937 гг. были изданы 3 тома «Теоретических основ селекции растений», в которых подводились итоги мирового опыта труда селекционеров и на этой основе по существу излагалось научное кредо вавиловцев — единомышленников и соратников их лидера. Равного издания тогда не было ни в одной стране. Лишь через несколько лет аналогичное руководство начали публиковать немецкие ученые. У нас же на выход в свет первого тома, посвященного общим вопросам селекции, центральная газета «Правда» откликнулась статьей «Упражнения реакционных ботаников». В 1939 г. ВИР выпустил первый том нового издания «Теоретических основ», который состоял из тематических монографий. В 1935 г. начало выходить еще одно фундаментальное издание, задуманное Вавиловым и продолжающееся

²¹ ПФА РАН. Ф. 803. Оп. 2. Д. 28. Л. 5.

в наши дни, — «Культурная флора СССР». При жизни Вавилова вышло семь томов. Им был также полностью подготовлен и печатался еще один.

Таким образом, вклад Н. И. Вавилова в создание современного эволюционного синтеза уникален. Осмысление и развитие эволюционного учения Ч. Дарвина, его ботанических трудов Н. И. Вавилов осуществлял по ряду взаимосвязанных между собою направлений. Здесь присутствовали его статьи, посвященные памятным дарвиновским датам в 1932 и 1939 гг., предисловие к изданию на русском языке работы Ч. Дарвина по вопросам перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Эволюционное учение Ч. Дарвина служило Вавилову ориентиром в его специальных исследованиях, направленных на изучение природы иммунитета, происхождения растений, проблем вида и видообразования. Он раскрыл причины дивергенции возделываемых растений, определил районы интенсивного формообразования, предложил политипическую концепцию вида. Вавилов развивал системный подход к изучению явлений восприимчивости и устойчивости растений к воздействию неблагоприятных факторов среды. Он ввел ботанико-географический метод в иммунологию растений, развивал понятие о естественном иммунитете, предложил его классификацию. Он установил и развивал положение о сопряженности эволюции паразита и растения-хозяина, выяснял связь иммунитета с условиями среды.

Лично Н. И. Вавиловым и под его руководством в ВИРе была создана обширная мировая коллекция культурных растений. Она явилась следствием блестяще и планомерно организованных и проведенных им экспедиций в многочисленные районы мира. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, обратил внимание на его прогностическую сущность, возможность предсказания существования в природе и создания новых растительных форм. Он открыл центры происхождения культурных растений, установил связь происхождения возделываемых растений с распространением их диких предков, обосновал принципы селекции растений, разработал учение об исходном материале, рассмотрел пути привлечения в селекцию видового и сортового разнообразия важнейших культур.

В своих многоплановых работах Н. И. Вавилов подтвердил и развил эволюционное учение Ч. Дарвина, которое назвал всеобъемлющим. Он реально показал, что только на основе синтеза дифференциальной систематики, ботанической географии, генетики, экологии и физиологии растений можно искать и находить пути к «взятию твердынь видовых крепостей», познанию путей происхождения культурных растений. Своими исследованиями Вавилов способствовал изучению ряда проблем эволюционной теории, в том числе субстрата эволюции, проблемы адапциогенеза. Разрабатывая последнюю, экспериментально и теоретически, он базировался на дарвиновском понимании процесса становления приспособленности. Его позиция четко отражена в в следующем суждении: «Основным, решающим фактором в эволюции, в формировании приспособлений, в оформлении видов как жизненных конституций является естественный и искусственный отбор» (Вавилов, 1987, с. 401).

Пропагандируя свои идеи и концепции в международном сообществе биологов, селекционеров, агрономов, Н. И. Вавилов способствовал формированию широкого эволюционного синтеза в биологии. Его трагическая смерть сказалось на судьбах СТЭ в русскоязычном пространстве.

8.4. М. А. Розанова и Е. Н. Синская: синтез политипической концепции вида и дарвинизма

Арест и гибель Н. И. Вавилова и его ближайших соратников, разгром ВИРа и Великая Отечественная война на несколько лет задержали публикацию книг М. А. Розановой (1946) и Е. Н. Синской (1948), в которых далее развивались его идеи (см. подробнее: Завадский, 1968; Стрелкова, 1958; Завадский, Хахина, 1983; Агаев и др., 1994; Чуксанова, 1994).

Несмотря на признание в мировой науке и успехи в селекции малины М. А. Розанова после ареста Н. И. Вавилова была уволена из ВИР, где заведовала секцией ягодных культур. Несколько месяцев спустя, когда был арестован Г. Д. Карпенченко, заведующий кафедрой генетики в ЛГУ, на которой она состояла профессором, ей пришлось перейти на кафедру географии растений ЛГУ, и там она проработала до 1943 г., одновременно заведя созданной ею лабораторией экспериментальной систематики и морфологии растений в Петергофском институте ЛГУ. До весны 1942 г. она оставалась в блокадном Ленинграде, а затем вместе с университетом была эвакуирована в Саратов, где стала консультантом Саратовской плодово-ягодной станции. В 1943–1946 гг. она работала в Москве заведующей отделом растительного сырья и селекции ВНИИ витаминов, читала лекции на кафедре генетики МГУ и была старшим научным сотрудником в московском Ботаническом саду АН СССР. В 1946 г. Розанова вернулась в Ленинград и до 1948 г. она — профессор кафедры ботаники ЛГПИ им. А. И. Герцена, откуда ее уволили после августовской сессии ВАСХНИЛ. Еще два года ей удалось проработать научным консультантом Главного ботанического сада АН СССР в Москве, но в 1950 г. она ушла на пенсию и вернулась в Ленинград, где продолжала литературную деятельность. Начиная с 1930-х гг. Розанова активно участвовала в борьбе с лысенкоизмом, что и послужило причиной ее увольнения из многих учреждений и досрочного прекращения научной работы.

Несмотря на все перипетии жизненного пути, М. А. Розанова стала одной из основоположниц биосистематики растений. Следуя Вавилону, она широко внедряла в практику систематики экспериментально-генетические и физиолого-биохимические методы для решения вопросов внутривидовой систематики, объема вида, изменения рас, видообразования, установления центров происхождения и многообразия культурных растений. Она экспериментально обосновала представления Р. Э. Регеля и Н. И. Вавилова о виде как географо-экологической единице, включающей внутривидовые формы. В конце 1930-х гг. Розанова организовала первые в СССР исследования географического распределения полиплоидных форм и видов в тесной связи с историей видообразования и историей развития флор. Показала широкую роль гибридизации и полиплоидии в видообразовании и в возникновении внутривидового полиморфизма. Одной из первых Розанова начала выделять типы видообразования в зависимости от исходного генного материала (автополиплоидия, гибридизация, хромосомные или геномные мутации), а также апомиктическое видообразование.

Изучив более 230 образцов культурной малины из разных стран, Розанова показала большую роль в их эволюции гибридизации и отбора. Ей удалось экспериментально доказать перспективность отдаленной гибридизации — осуществить

путем амфиполиплоидии синтез двух видов малины, а также малины с ежевикой, крупноплодной земляники с клубникой. Рассматривая систематику как основу сортоизучения и как необходимый этап в подборе материала для селекции ягодных культур, Розанова организовала и возглавила широкомасштабный сбор и изучение исходного материала, выделение из него наиболее перспективного в селекционно-генетическом отношении, включая культурные сорта и дикие формы брусники, голубики, ежевики, земляники, клюквы, крыжовника, малины, смородины, голубики и др., а также луговых злаков. Она изучила географическую изменчивость признаков некоторых представителей родов *Rubus* (малина) и *Fragaria* (земляника). Благодаря Розановой 47 образцов ягодных сортов было введено в государственные стандарты, составив в 1940 г. 32 % от всех стандартов СССР по ягодным культурам. Она автор первого руководства по селекции и разведению ягодных культур (Розанова, 1935).

В основу ее книги об экспериментальной систематике растений (Розанова, 1946) легли результаты проводимых с начала 1930-х гг. исследований видового комплекса путем анализа групповой изменчивости. Вначале путем наблюдений за серией сообществ, различающихся по составу и условиям увлажнения, была выявлена приуроченность к каждому из них определенных популяций *R. typicus* и *R. cassubicus*. Затем на основании данных об изменчивости формы пластинки прикорневого листа, высоты растения, формы долей стеблевого листа и его края, формы цветка для каждого из растений устанавливалась определенная комбинация признаков: на сыром лугу в сообществе *Alopecuretum R. cassubicus* встречается в двух разных комбинациях признаков, а *R. typicus* — в восьми комбинациях; для *R. cassubicus*, произраставших на сырых затененных лужайках в сообществе *Festucetum rubrae*, было отмечено семь комбинаций признаков, а для *R. typicus* — пять.

Далее устанавливался процент встречаемости комбинаций признаков для каждого вида, что в итоге давало возможность вывести средний тип или средний изореагент (по Розановой), который как наиболее часто встречаемая форма объективно характеризовал популяцию вида, населяющую определенное местообитание. Анализ семенного потомства выявленных средних изореагентов, выращенных в стандартных условиях питомника, показал, что основные комбинации их признаков остаются относительно константными. Сходные типы средних изореагентов, по Розановой, полностью соответствовали экотипу Г. Турессона. Экспериментальный анализ показал, что в пределах *R. typicus* существуют два экотипа: экотип затененных мест лесных лужаек и экотип освещенных мест лугов, а в пределах *R. cassubicus* — три экотипа: экотип затененных сырых лесов, экотип слабозатененных лесов и полуосвещенных местообитаний, экотип лесных лужаек и хорошо освещенных мест.

Следующий этап работы состоял в изучении закономерностей пространственного распределения форм в пределах *R. auricomus*. Опираясь на данные о распространении признака по ареалу и его изменчивости в каждой географической области, Розанова выявляла процент встречаемости каждого варианта сочетаний признаков в данной области. Путем подсчета числа преобладающих вариантов устанавливалась доминирующая комбинация признаков, которая характеризовала наиболее часто встречающийся в данной географической области средний тип растений или,

согласно предложенной ею терминологии, климатип. Всего в пределах *R. auricomus*, по Розановой, могло быть выделено семь климатипов.

В итоге Розанова пришла к выводу, что только анализ распределения систематических единиц в пределе вида в связи с условиями местообитания и одновременно выяснение хода их изменчивости дают наиболее полное представление о строении вида как системы таксономических единиц: климатип, экотип, изореагент. Климатип понимался Розановой как единица высшего ранга, охватывающая группу экотипов и совпадающая с географической расой (т. е. с подвидом). Экотип рассматривался как единица подчиненного ранга, как «естественная популяция (группа биотипов), несущая определенные морфологические черты, свойственные определенному местообитанию внутри большой климатической провинции». Изореагент представлял собою наименьшую единицу, включающую «одинаково реагирующие индивиды при тех же условиях и на той же стадии», которые по своей природе могут быть или гомозиготными, или гетерозиготными.

Розанову более всего интересовала степень константности признаков и их систематическая ценность. Она указывала на необходимость широкого развития дифференциальной систематики и на экспериментальных образцах показывала, как это надо осуществлять. Ученики Розановой (В. А. Королева, А. П. Соколовская, О. С. Стрелкова, Н. А. Чуксанова) доказали реальность экотипов и климатипов у многих видов.

Розанова полагала, что развиваемое ею понятие вида как географо-экологической единицы или системы единиц с той или иной возможностью обмена генами в целом дополняло понятие вида как сложной системы, развитого Н. И. Вавиловым. Она указывала, что экспериментально-генетические методы имеют особое значение для культурных растений, при изучении которых наиболее тесно переплетены теоретические и практические задачи. По ее мнению, нельзя было понять вид, не изучив его состав, среду обитания и ее влияние на онтогенез.

Е. Н. Синская после ареста Вавилова, также в 1941 г., ушла из ВИРа, стала заведующей кафедрой ботаники и кафедрой селекции и семеноводства в Ленинградском сельскохозяйственном институте, а в годы войны — заведующей лабораторией ВНИИ масличных культур в Краснодаре. Позднее она снова стала работать в ВИРе, возглавив отдел систематики и гербария и отдел кормовых культур, где уделяла особое внимание проблемам эволюции (главным образом бобовых) и видообразования, внутривидовой изменчивости, структуре и динамике популяций.

Основой ее представлений о виде и видообразовании стали исследования систематики культурных растений и их дикорастущих родичей. Уже в 1928 г. вышла ее классическая монография «Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*», в которой впервые были описаны их азиатские формы. Под ее редакцией в 1950 г. вышел 13-й том «Культурной флоры СССР (Многолетние бобовые травы)», в котором представлены обширные сведения по биологии развития, физиологии и филогении люцерны и пажитника, приведенные в главах, написанных самой Е. Н. Синской. Она описала новые виды этих растений и пересмотрела таксономическое положение многих ранее известных.

Ее обширные исследования по дифференциальной систематике растений послужили основой для совместной с Н. И. Вавиловым разработки синтетической

концепции линнеевского вида. Одновременно с вавиловской работой о виде как системе она опубликовала большую работу о динамике видов во взаимоотношениях с растительным покровом (Синская, 1931), в которой также развивала принцип системности как основу построения внутренне дифференцированного образования. Выработанный ею эволюционно-экологический подход к построению концепции вида существенно дополнял генетико-географический подход Вавилова. Наиболее ярко он проявился в ее монографии «Динамика вида» (1948), в которой с точки зрения теории естественного отбора трактуется экологическая структура вида в динамике ее перестройки и эволюции.

Одним из важнейших достижений Синской была детальная разработка представлений об экотипе как о структурной единице вида и о различных его категориях. Их существование было подтверждено серией исследований сотрудников ВИРа, выполненных в 1930-х гг. под ее руководством у костра безостого, у свеклы, у дикой моркови, у сои, у сафлора, у мака. Синэкотипы уподобления и дифференциации у абиссинского кресс-салата обнаружила М. С. Щенкова. Большой фактический материал позволил дать развернутую характеристику понятия экотипа, уточнить его содержание и разработать типологию экотипов.

Экотип Синская определяла как группу биотипов одного вида, объединяемую некоторыми общими наследственно-константными признаками и приспособленную к условиям определенного местообитания (Синская, 1938). Экотипы хорошо выражены у различных видов растений независимо от их систематического положения, способов размножения и других особенностей. Экотипические признаки вырабатываются путем естественного отбора. Экотипы, входящие в один вид, подчиняются правилу викаритета, т. е. выступают настоящими аллопатрическими группами вида. Существенной особенностью экотипа является его сложный полиморфный характер.

Классификация экотипов, по Синской, включала три большие группы: региональные, локальные и биоэкотипы. Первые приурочены к большим географическим территориям и формируются под действием всей совокупности климатических, эдафических и биотических условий данной области (географические расы). Когда в комплексе факторов ведущее значение имеет климат, выделяются климатипы, которые могут быть приурочены или к вертикальным климатическим поясам, или к широтно-меридиональным зонам. Локальные — более мелкие экотипы, приуроченные к определенным местообитаниям в пределах одной географической области. Биоэкотипы включают синэкотипы, приспособленные к условиям ценоза, и экотипы, приспособленные к воздействиям человека или животных.

Особое значение имели материалы обширных наблюдений за растительными популяциями, собранные Синской и ее сотрудниками в экспедициях 1934–1939 гг. Способом работы служил анализ географических серий местных популяций, прослеживание направленных изменений состава популяций вида в вертикальном и широтно-меридиональном направлениях. В сравнительном плане исследовалась экологическая изменчивость популяций. При этом учитывались изменения не только отдельных признаков, но и их комплексов: архитектоника куста, время цветения, форма листа, соцветия и т. д. Выделявшиеся в местных популяциях формы проходили проверку в питомниках: выяснялась наследственная обусловленность

их признаков, проводились скрещивания этих форм и испытания в условиях оранжереи.

Участники экспедиций изучали особенности и состав популяций многих видов из семейств бобовых и злаковых. Исследования показали, что экотип — это сложная полиморфная система, что несмотря на «единство типа» он чрезвычайно изменчив внутри себя (Синская, 1948, с. 52). Изменчивость экотипа выражена тем слабее, чем менее благоприятны условия, в которых он сформировался, чем ближе эти условия к крайнему пределу возможного распространения. Наиболее изменчивые экотипы встречаются в современных центрах видообразования. Степень полиморфизма экотипа определяется изменчивостью составляющих его популяций.

Популяции, где полиморфизм представлен разнообразием изореагентов, т.е. мелкими формами, которые, помимо признаков экотипа, характеризуются еще наследственно обусловленными признаками, не имеющими в данном местообитании приспособительного значения (степень опущения и рассеченности листа, форма и интенсивность окраски лепестков и т.п.), составляют, по Синской, первый тип структуры популяций — популяции с «неэкологической структурой» или с «разлитым полиморфизмом» (1948, с. 57). Такие популяции, как правило, существуют в среде, которая хотя и подвержена частым колебаниям, но в целом благоприятна для вида. Второй тип — популяции с четко выраженными структурными элементами. При изменении условий на месте произрастания или же при расселении в несколько более суровые условия наряду с широкой амплитудой изменчивости по отдельным признакам (изореагенты) в популяции оформляются и становятся различимы отдельные элементы, представляющие собой простейшие формы группового приспособления вида. Популяции подобного типа были названы Синской «экотипическими популяциями с экологической структурой», а элементарная единица их структуры — «экоэлементом».

Реальность существования экоэлементов доказывалась многочисленными примерами и особенно ярко — материалами по составу популяций ежи сборной, полученными М.С. Щенковой. Экоэлементы Синская рассматривала как «элементарные экотипы», «зачатки экотипов» или «микроэкотипы», складывающиеся в недрах популяции (1948). Для нее экоэлементы были зачатками самостоятельной экологической расы, складывающейся в недрах местной популяции. Особенно отчетливые данные были получены ею при изучении экоэлементов в популяциях различных видов люцерны и эспарцета. Они могли различаться друг от друга не только по морфологическим (форма куста, тип ветвления, размеры и т.д.), но и по физиологическим признакам (ритм роста и развития, отношения к затенению, к субстратам, к влажности почвы и т.д.). Совокупность их особенностей часто образует наследственно закрепленный комплекс, что позволяет их рассматривать как начальный этап внутрипопуляционной дифференциации, в процессе которого они в определенный момент могут выйти из состава популяции и оказаться на положении самостоятельно существующей формы, давая начала новому экотипу. Причем экоэлементы формируются не у всех видов, так как первоначально популяция осваивает новые местообитания за счет модификационных реакций отдельных особей. В свою очередь экотипы Синская рассматривала как «зародыши новых видов», так как они являлись системой, обладающей генетически

детерминированной морфологической конституцией и формирующейся экологической нишей.

Уже в середине 1930-х гг. ей на примере люцерны удалось показать возможность образования новых видов из экотипов (Синская, 1935). В «Динамике видов» на примере цветковых растений был выявлен ряд общих закономерностей процессов видообразования и показано разнообразие путей их реализации, темпов протекания и т. д. Среди них особый интерес представляет «интегративный» путь видообразования, когда новая организация формируется путем ступенчатой интеграции множества различных дисперсных мутаций, рассеянных в генотипах особей различных популяций родоначального вида. По мнению Синской, таким путем из дисперсных ксероморфных элементов в целом мезоморфного пырея сизого (*Agropyrum intermedium* Beauv.) возник пырей волосистый (*A. trichophorum* Richt.). Она сформулировала «закон спиральных рядов», призванный объяснить последовательность формирования новых групп растений различных таксономического рангов — от экоэлемента до надвидовых таксонов.

Для понимания начальных стадий видообразования большое значение имели работы Синской по экологической структуре фитопопуляций, рассматриваемых ею как арена процессов, где «бьется пульс жизни», где можно проследить «истоки зарождения и развития видов» (Синская, 1961, с. 8), где создается экотип, потенциально способный превратиться в новый вид. Разрабатываемое ею учение о популяциях базировалось на синтезе данных генетики, экологии, сравнительной физиологии и экспериментальной систематики. Экоэлементы, исследованные Синской, представляли собой формы, обладавшие известной степенью эволюционной самостоятельности, до поры до времени остающейся нереализованной. Они как бы демонстрируют способность симпатрического видообразования, что тогда полностью отрицали другие архитекторы СТЭ, строившие свои выводы в основном на животных объектах.

Монографическими исследованиями сотрудников Вавилова был осуществлен синтез генетики, экологии и микросистематики с теорией естественного отбора. Ими была раскрыта внутривидовая и внутривидовая структура высших растений, убедительно показано существование структурной единицы вида — экотипа (экологической и географической рас) и показаны пути симпатрического видообразования. К сожалению, ни Розановой, ни Синской не удавалось вести работы в нормальной обстановке. Начиная со второй половины 1930-х гг. они были втянуты в дискуссии с лысенкоистами, подвергались проработкам, гонениям и увольнениям (Синская, 1991). Возглавляемые ими научные коллективы расформировывались, а выполненные работы признавались антинаучными. Начиная с момента ареста Н. И. Вавилова, им не раз приходилось менять место работы, переезжать в другие города. Особенно яростно лысенкоисты преследовали Розанову, но она не сдавалась, в результате чего была отправлена на пенсию. Незаконченной осталась и работа Е. Н. Синской о характеристиках различных структурных типов видов, опубликованная только в 1979 г.

8.5. Е. И. Лукин: синтез систематики, биогеографии и дарвинизма²²

Программа изучения географических закономерностей в изменении организмов, образования внутривидовых единиц и начальных этапов видообразования в значительной мере была реализована в монографии Е. И. Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940), изданной в начале 1941 г. Автор сдал ее в редакцию в 1938 г., но три года рукопись «редактировали», пытаясь смягчить антилысенковскую направленность (Галл, Лукин, 2012). Однако Лукин отстоял ее содержание и стал одним из протагонистов эволюционного синтеза в русскоязычном пространстве, осуществив синтез систематики, биогеографии и дарвинизма в теоретическом, эмпирическом и историко-научном плане.

До него проблему географической изменчивости монографически исследовал немецкий орнитолог Б. Ренш, позднее ставший одним из главных архитекторов СТЭ (Rensch, 1929). Однако его книга «Принцип географических кругов рас и проблема видообразования» в основном была посвящена применению географического метода в систематике животных. Значительно меньше внимания в ней было уделено их закономерным географическим изменениям. К тому же во время издания книги Ренш был еще механоламаркистом и к эволюционным проблемам подходил на основе гипотезы передачи по наследству приобретенных признаков. Впоследствии Ренш проделал значительную работу по установлению новых географических правил и более детальному обоснованию ранее сформулированных правил, но новой сводки по географическим изменениям организмов он не опубликовал.

Книга Лукина была написана на основе анализа отечественной и зарубежной литературы и собственных исследований. Она состоит из трех частей и небольшого введения, в котором автор изложил сущность проблемы и раскритиковал распространенное мнение об отождествлении географических рас и других внутривидовых форм с изменчивостью. В действительности же эти формы являются этапами эволюционного пути и возникли в результате естественного отбора на основе индивидуальной изменчивости. Лукин отметил, что термин «географическая изменчивость» следует разграничить с понятием географических форм, которые являются систематическими единицами и не относятся к категориям изменчивости. Чтобы избежать путаницы, он предпочел термин «географические изменения».

В первой части книги Лукин критически проанализировал историю проблемы, рассмотрев подробно взгляды Ч. Дарвина, М. Ф. Вагнера, Д. Т. Гулика, И. Ф. Гейнке, С. И. Коржинского, В. Л. Комарова, Р. фон Веттштейна на проблему географической дифференциации вида, а также их представления об эволюционной роли

²² Данный параграф подготовлен с использованием материалов из главы Я. М. Галла и А. Е. Лукина (2012) в коллективной монографии «Создатели современного эволюционного синтеза», подготовленной по моей инициативе и под моим руководством. Я благодарен Я. М. Галлу за ценные замечания при рецензировании рукописи. Хотелось бы также отметить, что в течение более чем 20 лет мне повезло сотрудничать с Е. И. Лукиным, замечательным человеком и блестящим ученым, — особенно тесно в период работы над коллективной монографией «Развитие эволюционной теории в СССР» в 1978–1983 гг. Ефим Иудович был очень трудным для редактирования автором, всегда с боем уступал каждую «пядь авторской независимости». Это был прекрасный рассказчик, живая энциклопедия сведений о нашем прошлом и очень добрый человек, который никогда никого не судил.

географической изоляции. Он кратко осветил начальные этапы становления географического метода в систематике растений и животных, но довольно подробно остановился на взглядах Гулика на быстрое видообразование у сухопутных моллюсков на Гавайских островах и взглядах М. Ф. Вагнера на роль изоляции в видообразовании. В резкой критической манере была изложена трактовка географической изменчивости в антидарвинистских концепциях эволюции, предложенная отечественными и зарубежными орнитологами — Б. Реншем, О. Кляйншмидтом, П. В. Серебровским и др. и показано, как развитием биологии в 20-х и 30-х гг. XX в. были преодолены ламаркистские и автогенетические концепции.

Особое внимание Лукин уделил работам Г. Турессона, Э. Баура и Р. Б. Гольдшмидта, положив начало синтезу генетики, экологии, биогеографии и дарвинизма. Он отметил, что Баур в 1924 г. на львином зеве (*Antirrhinum majus*) показал насыщенность природных популяций мелкими, преимущественно физиологическими мутациями, которые представляют собой неограниченный материал для действия естественного отбора при создании новых географических и экологических рас. Для Лукина значимость работ Баура для решения проблемы внутривидовой дифференциации была сопоставима только с работами Р. Гольдшмидта, которого он ценил за установление последним географических закономерностей в изменении различных признаков непарного шелкопряда: интенсивности половых генов, продолжительности личиночного развития, скорости дифференцировки гонад, числа линек гусениц, продолжительности диапаузы, роста и величины личинок и imago, величины сперматоцитов, величины хромосом, окраски и рисунка личинок, окраски и рисунка крыльев imago. По его мнению, именно Гольдшмидт доказал существование географических рядов у беспозвоночных и показал, что практически любой признак подвержен правильным географическим изменениям. Особенно важным для Лукина была дарвинистская интерпретация закономерностей географической изменчивости и признание естественного отбора главным фактором образования географических рас. Столь же высоко Лукин оценил и работы Н. В. Тимофеева-Ресовского, открывшего температурные географические расы у *Drosophila funebris*.

В этой главе Лукин позиционировал себя как ультаселекциониста, жесткого сторонника идеи об исключительной эволюционной роли естественного отбора. Но уже в заключительных замечаниях к первой части книги он показал, как единичные мутации могут быстро распространиться в природных популяциях благодаря действию генотипического дрейфа С. Райта или генетико-автоматических процессов Д. Д. Ромашова и Н. П. Дубинина. Он подчеркивал, что генетико-автоматические процессы содействуют быстрому нарастанию частоты вновь возникающих мутаций и позволяют лучше понять механизм формирования низших систематических единиц из материала неадаптивной наследственной изменчивости. Таким образом, он признавал значительную роль стохастических процессов в первоначальных стадиях видообразования.

Вторая часть книги содержит обзор исследований проблемы, предпринятых в XIX и в начале XX в. Особое внимание уделено работам сотрудников Всесоюзного института растениеводства по географической изменчивости растений, прежде всего трудам Н. И. Вавилова, фамилию которого редакторы изъяли из книги по цензурным соображениям. Поэтому Лукин в основном ссылаясь на работы сотрудников ВИР — А. А. Бестужевой, Л. И. Говорова, Н. Н. Иванова, М. А. Розановой,

А. И. Купцова, Е. Н. Синской и др., а когда речь идет о трудах самого Вавилова, то говорится о его институте.

Обширный материал представлен и по географической изменчивости животных и микроорганизмов. Лукин подробно проанализировал правила Дж. Аллена, К. Бергмана, К. Глогера и другие закономерности в географической изменчивости, свидетельствующие о том, что закономерным географическим изменениям подвержены разные признаки как низших, так и высших организмов. Об этом свидетельствовали и работы Ф. Г. Добржанского по изучению изменчивости окраски различных видов семейства жуков *Coccinellidae* — божьих коровок.

Рассмотренные материалы Лукин обобщил с позиции теории естественного отбора. Проанализировал общие свойства географических рас и рассмотрел вопрос об их происхождении селективным путем. При этом особое внимание было уделено проблеме соотношения параллелизма ненаследственных и наследственных изменений организмов, издавна используемых для обоснования механоламаркизма. Автор же рассматривал эту проблему с точки зрения выдвинутой им в середине 1930-х гг. гипотезы о постепенной замене приспособительных модификаций соответствующими мутациями (Лукин, 1935; 1936; 1939а). Причины замены в процессе эволюции ненаследственных изменений фенотипически сходными наследственными изменениями Лукин усматривал в преимуществах мутаций перед модификациями или генокопий перед фенокопиями. По его мнению, они состояли в следующем:

1. Бóльшая независимость (автономность) развития наследственного признака;
2. Готовность органа (признака) к началу его функционирования;
3. Возможность большей специализации функций.

При анализе причин замены ненаследственных признаков наследственными Лукин четко поставил вопрос о том, почему это происходит и насколько сходны фено- и геноадаптации. Его вывод был следующим: «Преимущество генотипически закрепленных признаков заключается не в фенотипическом их отличии от аналогичных ненаследственных признаков, а в возможности более раннего использования их приспособительного значения, в большей эмансипации их развития от внешней среды и т. д. Однако вполне законен вопрос, возможно ли вообще полное сходство аналогичных фенотипических и генотипических признаков? Мы считаем такое сходство в свете некоторых общих принципов теории эволюции маловероятным» (Лукин, 1940, с. 271). Поэтому он полагал, что замена модификаций мутациями происходит далеко не всегда, так как адаптивные модификации в ряде случаев обладают большей селекционной ценностью и не только сохраняются, но и совершенствуются в течение долгого времени. Прежде всего это справедливо по отношению к многочисленным сезонным адаптациям, а также приспособлениям к непериодическим, но частым вариациям среды. Нет замены и в тех случаях, когда колебания факторов среды служат необходимыми условиями нормального онтогенеза. В свете этой оригинальной трактовки взаимоотношений адаптивных модификаций и мутаций Лукин рассмотрел общие свойства географических рядов форм и высказал ряд резких критических замечаний об автогенетических, ламаркистских и физиологических попытках решить проблему географической изменчивости видов.

В статье, опубликованной два года спустя, Лукин широко обсуждал проблемы роли специализации в эволюции, взаимосвязи онтогенеза и филогенеза на примере автономизации индивидуального развития (Лукин, 1942). Он пришел к выводу,

что замена фенотипов генокопиями доказывает единство механизмов эволюции низших и высших систематических групп. Прежде всего это проявляется в том, что специализация и автономизация играют важную роль во всех эволюционных преобразованиях. Таким образом, он однозначно принял принцип единства механизмов микро- и макроэволюции.

В 1939 г., когда книга Лукина находилась в печати, была опубликована статья Дж. Хаксли (Huxley, 1939), в которой закономерные географические изменения организмов также объяснялись действием естественного отбора и предлагалась их классификация. Большое внимание этим закономерностям Хаксли уделил и в книге «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), где также рассмотрел их возникновение в свете синтеза генетики популяций и теории естественного отбора. Но в силу ряда обстоятельств синтез Лукина и по сей день остается единственным по широте постановки проблемы закономерных географических изменений с позиций дарвинизма.

Инициатор СТЭ Ф.Г. Добржанский посвятил книге Е. И. Лукина рецензию, в которой именно вопрос о замене ненаследственных факторов наследственными оказался в центре внимания. Рецензент целиком воспринял позицию Лукина о том, что генотипическая специализация предпочтительнее фенотипической пластичности в тех случаях, когда полезно «более раннее проявление признака в онтогенезе» (Dobzhansky, 1944, p. 128). В те годы Добржанский разделял широкую концепцию естественного отбора и, признавая эволюционную роль модификаций, цитировал работы А.А. Машковцева (1936; 1939) об экзогенных и эндогенных факторах эмбриогенеза. Из зарубежных биологов-эволюционистов такую широкую позицию в те годы занимал лишь Дж. Хаксли, а позднее и К. Уоддингтон. В 1945 г. на книгу Лукина была опубликована положительная рецензия Дж. Хаксли в самом престижном научном журнале — «Nature» (Галл, Лукин, 2012), а также положительный отзыв популярного научного обозревателя П. Хадсона (Hudson, 1945). В обеих публикациях подчеркивалось, что монография Лукина наряду с работами Г. Турессона, Р.Б. Гольдшмидта, Ф.Г. Добржанского, Н.В. Тимофеева-Ресовского и др. вносит значительный вклад в СТЭ.

В книге Е. И. Лукина впервые с позиций генетики и дарвинизма был проанализирован огромный фактический материал по географической изменчивости и образованию внутривидовых форм. Для формирования эволюционного синтеза такая работа была крайне необходима и представляла собой важный шаг в создании основ современной политипической концепции вида как на собственном зоологическом материале, так и с привлечением огромного количества данных практически из всех основных разделов биологии того времени.

Однако время оказало пагубное влияние на судьбы и самого автора, и его книги. Вышедшая буквально накануне войны, она не стала предметом широкого обсуждения коллегами ни в СССР, ни за рубежом. Августовская сессия ВАСХНИЛ и последовавшие за ней годы безработицы не дали возможности Лукину заниматься любимым делом (Лукин, 2005; Галл, 2005)²³. Начиная с 1948 г. почти 20 лет его труды

²³ Однажды я хотел помочь одной из участниц конференции надеть пальто, но Ефим Иудович отобрал его у меня, сказав, что сделает это более профессионально. И пояснил, увидев мое замешательство, что после августовской сессии ВАСХНИЛ ему пришлось несколько месяцев зарабатывать на жизнь гардеробщиком в театре.

по теории эволюции не публиковались. В отличие от многих других Лукин никогда не каялся и не шел ни на какие компромиссы с лысенкоистами. Это губительно повлияло на его научную деятельность. Написанные в послевоенные годы многочисленные работы по географической изменчивости, видообразованию, первоначальной дивергенции животных и растений, а также другим кардинальным вопросам эволюционной биологии были отклонены редакциями различных журналов и остались неопубликованными. Лукина вообще не печатали до конца 1953 г., когда увидела свет его статья «Состав фауны пиявок озера Севан», а в 1954 — большая работа «К гидробиологической характеристике прудов», в которой он предложил оригинальную классификацию искусственных водоемов. Столь долгое (почти шестилетнее!) «молчание» объяснялось его непреклонной позицией по отношению к апологетам «мичуринской биологии».

Фактически статьи Лукина по эволюционной тематике появились только в 1964 г., уже после официального краха Т. Д. Лысенко. Но к тому времени он особое внимание в своих работах стал уделять проблемам макроэволюции и прежде всего причинам ароморфных преобразований (Лукин, 1972), реализуя и здесь принцип единства механизмов микро-и макроэволюции. К счастью, мне удалось привлечь его к подготовке коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983), для которой он написал большую главу об изучении закономерностей географических изменений организма, проявив себя и здесь автором, с трудом соглашающимся с редакторскими предложениями и замечаниями рецензентов. В своей главе Лукин отметил приоритет отечественных ученых «в разработке этой общебиологической проблемы, тесно связанной с основными вопросами эволюционной биологии и имеющей большое практическое значение» (Лукин, 1983, с. 188).

Их достижения он объяснял настойчивым стремлением выяснить приспособительный характер особенностей внутривидовых форм и близких видов и доказать закономерности географических изменений организмов действием естественного отбора. Успеху в достижении поставленных целей способствовало также тщательное изучение в соответствии с требованиями биометрии обширных материалов, собранных в разных регионах СССР, у разных групп организмов (от низших к высшим), в разных средах (на суше, в морях, в пресноводных водоемах), у диких и domesticированных видов и т. д. Сказанное всецело относится и к научной деятельности самого Е. И. Лукина, которого многие историки и архитекторы СТЭ справедливо относят к числу ее создателей.

8.6. Синтез экологии и теории естественного отбора в трудах С. А. Северцова и Г. Ф. Гаузе

Почти одновременно с книгой Е. И. Лукина вышла монография С. А. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941), в которой заключительная и самая объемная часть «Экология и теория эволюции» была посвящена эволюционной экологии. В книге были подведены многолетние итоги сравнительного изучения С. А. Северцовым динамики численности различных видов позвоночных (1936, 1940б). Еще раньше в статье «Дарвинизм и экология» (1937), анализируя предмет и задачи экологии, С. А. Северцов показал наличие ряда общих проблем в экологии и в дарвинизме.

Обращаясь к истории проблемы борьбы за существование, Северцов отмечал: «Со времен Дарвина, создавшего учение о борьбе за существование и теорию естественного отбора, почти не было специального исследования борьбы за существование в природе. Авторы занимались скорее логическим анализом идей Дарвина, ограничиваясь разбором его примеров, или подыскивали другие, аналогичные» (1941, с. 10). В связи с этим он считал необходимым получить конкретный материал, характеризующий причины гибели животных и величины этой гибели. Сам Северцов не предложил специального определения понятия борьбы за существование, но его трактовка содержится во многих общих и частных характеристиках этого фактора эволюции. Их сведение в единую концептуальную систему дает централизованную картину представлений автора о борьбе за существование как об одном из центральных понятий дарвинизма, фактически обоснованном и не требующем терминологической обработки, разъяснений, а тем более замены. Северцов изначально принял дарвиновский термин «борьба за существование» как адекватный и не нуждающийся в комментариях.

Во многих местах книги понятие «борьба за существование» определяется им как разнообразные формы противоречивых отношений между конкурирующими видами за пищевые ресурсы, отношений между хищником и жертвой, паразитом и хозяином в виде прямой борьбы, связей с абиотической средой. Северцов особо подчеркивал эволюционное значение данного фактора и его место в эволюционно-экологическом синтезе. «Предметом эволюционной экологии является исследование изменений экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов» (там же, с. 12). Анализ этих разнообразных форм и типов вскрывает эволюционные последствия борьбы за существование.

Северцов резко выступил против различного рода классификаций Л. Моргана и Л. Плате, заменявших борьбу за существование на конституциональную борьбу с климатическими факторами и болезнями, межвидовую борьбу с врагами (хищниками, паразитами), внутривидовую борьбу и конкуренцию за пищу, пространство и размножение, считая их бесплодными для разработки учения дарвинизма. Для него субъектом борьбы за существование были не отдельные особи, а их множество — популяция или вид в целом. На этот важный момент он обратил внимание в своем выступлении на экологической конференции в Киеве в 1940 г., и его поддержали все ее участники. Поэтому приводимые Дарвином примеры, по его мнению, следовало комментировать в понимании популяции как множества особей, коллективно выступающих в борьбе за существование: не отдельное растение борется с засухой на пустынной окраине ареала, а вид в целом противостоит неблагоприятным абиотическим факторам, через гибель одних и выживание других своих членов приспосабливаясь к среде и эволюционируя таким образом. В определении понятия популяции (стада) Северцов ограничивал ее рамками системы, изолированной от окружающей среды. Еще ранее стадом он называл «популяцию особей, заселяющую непрерывный участок местности, в котором процессы размножения и вымирания идут независимо от других популяций того же вида» (1932, с. 140). В действительности популяции одного вида, за исключением эндемичных микроизолятов (горных, островных, лесных), контактируют между собой, колебания их численности могут во многом определяться внутривидовой конкуренцией.

Указание на субъект борьбы за существование в его статистической характеристике было одним из пунктов участия Северцова в эволюционно-экологическом синтезе, первым исходным постулатом которого является положение о популяции как элементарной субстратной единице эволюционного процесса. Статистический характер этой единицы позволял ввести количественные параметры для математического описания и графического отображения как самого состава популяции, динамики численности, так и эволюционных преобразований ее экологической структуры по этим показателям. В оценке борьбы за существование, по мнению С. А. Северцова, огромную роль играли закономерности чисел, а поэтому явления «должны быть охарактеризованы статистически» при обращении особого внимания на различия численных показателей рождаемости и смертности у разных видов (Северцов, 1941, с. 10). Такой подход, полагал он, позволял ему подойти к «количественному закону эволюционного развития, не менее строгому и точному, чем законы физики и химии» (там же, с. 256).

В связи с этим неудивительно, что более половины объема книги «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» составил раздел, посвященный динамике численности многих представителей этих классов позвоночных (глухаря, тетерева, белой и серой куропатки, рябчика, косули, морского котика, зубра, оленя, кабана, зайца, волка, рыси и др.). Наряду с собственными данными он широко использовал материалы отечественных (В. В. Алпатова, Г. Ф. Гаузе, Б. М. Житкова, Н. И. Калабухова, Д. Н. Кашкарова, Н. П. Наумова, С. И. Огнева, А. Н. Формозова и др.) и зарубежных коллег (Р. Чемпена, Э. Э. Томпсона-Сетона, Ч. Элтона и др.).

Широко используя статистические данные, Северцов в 1940 г. разработал «метод графических реконструкций динамики населения разных видов» на основе построения кривых увеличения численности и смертности, опубликованный в его посмертно изданной книге (Северцов, 1951). На графике отражались возрастная структура популяции, величины годового приплода и его убыли, процесс нарастания и периодические падения численности стада. Графики «отчетливо показали, что динамика населения каждого вида обладает присущими именно этому виду, роду, семейству, отряду и классу особенностями, которые точно так же характеризуют вид, как и его морфо-физиологические признаки. Для каждого вида имеются свои величины элиминации, зависящие от его организации и экологии. Для каждой большой и малой таксономической группы имеются свои особенности борьбы за существование, определяемые его организацией и экологией» (там же, с. 17).

В числе этих особенностей Северцов называл живородность и яйценоскость, заботу о потомстве, хищный и растительный образ жизни, питание семенами или зелеными кормами, постоянную или неустойчивую кормовую базу, поражаемость инфекциями и др. факторы, влияющие на величину смертности и рождаемости. Все эти экологические зависимости были известны и детально описаны многими исследователями и ранее. Вклад Северцова в эволюционно-экологический синтез здесь состоял в том, что он выделил их в качестве особых экологических характеристик, присущих виду и более высоким таксонам наряду с морфофизиологическими признаками. Эмпирические данные были обобщены автором в понятиях видовых констант размножения, показателей плодовитости и продолжительности жизни, их зависимости от характера и интенсивности элиминации в борьбе за существование в динамически сопряженных системах «хищник–жертва», «паразит–хозяин».

Северцов рассмотрел и влияние человека на колебания численности диких животных, а порой и на их дальнейшую судьбу.

Для Северцова центральным пунктом исследований борьбы за существование в экологии было изучение адаптаций, а в эволюционной теории — причин и закономерностей адаптациогенеза. «Экология таким образом оказывается наукой, которая занимается не всякими отношениями организмов и среды, но лишь теми, которые вызывают приспособительные изменения, т.е. отношениями борьбы за существование. Понятие приспособления только в связи с ними получает свой настоящий смысл» (1941, с. 220). Адапционистская программа определила все эволюционно-экологические исследования Северцова, в которых он, по собственному признанию, развивал морфобиологическую концепцию своего отца — А. Н. Северцова, нацеленную на выяснение адаптивного содержания эволюционного процесса.

Северцов выделил наиболее весомые последствия борьбы за существование: это регуляция плодовитости и численности вида, продолжительность жизни и характеристика связи данных параметров с морфофизиологическим прогрессом. Сравнительный анализ типов динамики численности многих видов птиц и млекопитающих позволил ему установить, что коэффициенты смертности организмов специфичны для каждого вида и каждой возрастной группы. При этом оказалось, что чем выше развита забота о молоди, тем ниже коэффициент смертности. Оригинальной была и попытка Северцова рассмотреть проблемы динамики численности животных в тесной связи с направлениями морфологического прогресса. На разнообразном фактическом материале Северцов показал, что интенсивность и формы борьбы за существование могут сами изменяться в ходе прогрессивной эволюции. В итоге наиболее прогрессивные и быстро эволюционирующие группы (птицы и млекопитающие) характеризуются падением коэффициентов смертности организмов и возрастанием продолжительности жизни. При этом степень адаптированности организмов в ходе эволюции возрастает в несколько раз. Книга С. А. Северцова свидетельствовала о том, что сравнительно-экологические исследования борьбы за существование дают ценный материал как для познания причин эволюции, так и для исследований особенностей филогенеза.

Заметным вкладом С. А. Северцова в эволюционно-экологический синтез и обогащение его понятийно-терминологического аппарата были исследования адаптивного характера внутривидовых отношений и целостной структуры вида, обобщенно названные им концепцией «конгруэнций» (соответствия) (Северцов, 1940а; 1943; 1946). Этим понятием Северцов назвал особый тип коррелятивных образований внутри вида, имеющих адаптивную ценность не для отдельной особи, а для вида в целом. Сюда он отнес многие полезные особенности организации внутривидовых отношений, обеспечивающие успех в размножении, поддержание численности и тем самым сохранение вида в сменяющихся поколениях. В число конгруэнций попали и соответствия в строении половых органов самца и самки, вторичные половые органы, используемые в борьбе за самку, органы для питания детенышей и защиты потомства и др. Конгруэнции примечательны тем, что они обеспечивают не только выживание вида в целом, но и способствуют сохранению жизни не обладающей ими особи, для которой они могут быть не только безразличны, но нередко даже и вредны. Молочные железы самки функционируют во время вскармливания потомства, являются определяющим признаком класса млекопитающих и необходимым

органом для существования всех его видов. Этот конгруэнтный орган не функционирует у самцов, но в редуцированном виде устойчиво передается по наследству. В специальном разделе о конгруэнциях (Северцов, 1951) привел много примеров этого интересного с экологической и эволюционной точек зрения феномена в самых разных его проявлениях.

Предлагая понятие конгруэнций как особую эволюционно-экологическую категорию, Северцов специально рассматривает его в сравнении с другими, казалось бы, синонимическими понятиями корреляций и координаций. Введенный ранее, узаконенный и широко используемый в биологической литературе термин «корреляция» означает соотношение органов в онтогенезе, термин «координация» — соотношение органов в филогенезе, причем в пределах единого организма. Конгруэнции выделяются тем, что они выражают соотношения или зависимости между признаками организации системы взаимосвязанных особей. Понятие конгруэнций не было широко признано в литературе, несмотря на его самостоятельное содержательное значение и принципиальное отличие от корреляций и координаций. Тем не менее в ряде публикаций концепция конгруэнции была принята как своеобразная группа видовых адаптаций, которая является «убедительным доказательством целостности вида» (Завадский, 1968, с. 209). При этом сам Северцов считал, что целостность вида — не законсервированное его свойство, а находится в постоянной эволюционной динамике.

Из многочисленных отечественных исследований по полевой экологии позвоночных животных монографии С. А. Северцова (1941; 1951) ярко выделялись своей эволюционной направленностью. В них подход, основанный на широких наблюдениях в природе, дополнялся математическими построениями в виде исчисления коэффициентов видовой смертности, плодовитости и продолжительности жизни как показателей степени адаптированности организмов и интенсивности борьбы за существование. Его работы свидетельствовали о том, что сравнительно-экологические исследования борьбы за существование могут дать ценный материал как для познания причин микроэволюции, так и для исследований особенностей филогенеза. Сергей Алексеевич Северцов — внук основателя российской экологии животных Николая Алексеевича Северцова и сын выдающегося эволюционного морфолога Алексея Николаевича Северцова — соединил в своей исследовательской программе лучшие традиции полевых и лабораторных исследований российских биологов и тем самым внес оригинальный элемент в создаваемый синтез знаний об эволюционном процессе в русскоязычное пространство. Этот подход А. Б. Георгиевский (2012) справедливо обозначил как эволюционно-экологический синтез.

Война, а затем трагическая гибель в 1947 г. не позволили С. А. Северцову завершить начатый им синтез современной экологии и дарвинизма. Из задуманного им двухтомного труда «Проблемы экологии животных» вышел только первый том, да и то лишь через четыре года после смерти автора. Не была опубликована и итоговая по сути монография «О борьбе за существование и эволюции вида как целостного сообщества», подготовленная к печати в 1947 г. (300 с.). В рукописях остались и многие другие его труды, имевшие прямое отношение к эволюционной теории: «Вид с точки зрения эколога» (1942, 71 с.), «Некоторые новые данные для полового отбора» (1942, 15 с.), «О целостности вида и новых типах внутривидовых корреляционных зависимостей» (1943, 64 с.), «Проблема целесообразности в биологии»

(1944, 73 с.), «Борьба за существование и адаптивная радиация» (1944, 62 с.), «Вымирание животных и борьба за существование» (1945, 65 с.) и др. (Крисаченко, 1988, с. 227). Тем не менее совокупность его монографических исследований позволяет причислить С. А. Северцова к числу создателей СТЭ по крайней мере в рамках русскоязычного пространства. Бесспорны и заслуги Северцова в международном синтезе. Он первым в мире использовал математические методы в полевой экологии. Только с середины 1940 г. их стал применять также Д. Л. Лэк.

В 1941 г. должна была выйти на русском языке ещё одна книга, посвященная синтезу экологии и эволюционной теории (см. подробнее: Галл, 2012а). Ее автор, Г. Ф. Гаузе, несмотря на молодость, имел блестящий научный авторитет в мировом научном сообществе, его статьи не раз публиковались на английском языке в ведущих международных журналах, а книга «Борьба за существование» (Gause, 1934) была опубликована, когда автору было 24, и вошла в число лучших книг по эволюционной теории в XX в. и несколько раз переиздавалась в неизменном виде, последний раз в 2003 г. В ней были изложены результаты экспериментов на простейших, когда два вида не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если они конкурируют за ресурс, ограниченность которого является непосредственным и единственным фактором, лимитирующим обе видовые популяции. Этот вывод получил название закона Гаузе, который иногда формулировали в терминах экологической ниши: два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу. Позднее один из лидеров мировой экологии XX в. Дж. Э. Хатчинсон назвал эти эксперименты и книгу Гаузе 1934 г. «краеугольным камнем современной экологии» (Hutchinson, 1978). Книга «The struggle for existence» представляла собой синтез теоретической, экспериментальной и полевой экологии. В ней были намечены контакты между различными отраслями экологии и очерчена концептуальная схема синтеза экологических знаний — теория ниши и закон Гаузе.

Новая книга Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения вида» должна была подвести итоги десятилетних экспериментов автора по изучению эволюционной роли адаптивных модификаций и стабилизирующего отбора. Уже из названия видны претензии автора зафиксировать еще один путь создания синтетической теории эволюции, который, в отличие от описанного Ф. Г. Добржанским, должен был означать не только синтез популяционной генетики и дарвинизма, но и экологии с осмысленной по-новому теорией естественного отбора. Книга была сдана в печать и подписана к верстке в издательстве МОИП, но начавшаяся Великая Отечественная война не дала довести ее до выхода в свет. Остались лишь несколько экземпляров сверстанной корректуры, которая была опубликована Я. М. Галлом в 1984 г. с послесловием Ю. И. Полянского (Гаузе, 1984). Небольшая по объему книга включала кроме краткого предисловия и заключения 6 глав: «Приспособляемость», «Модификации и генокопии», «Теория стабилизирующего отбора», «Роль стабилизирующего отбора и происхождение экологических различий», «Роль стабилизирующего отбора, происхождение географических различий» и «Приспособление к изменчивой среде». И хотя основное содержание книги было посвящено проблемам микроэволюции, в заключении автор делал вывод о макроэволюционной перспективности пластичных и неспециализированных животных. Эта книга несла много нового в дарвинистское истолкование комплексных проблем адаптации, географической изменчивости, структуры вида. В отличие

от обобщающих трудов генетиков-эволюционистов в ней было многопланово показано эволюционное значение фенотипической изменчивости.

Вскоре после начала войны Гаузе занялся изысканием антибиотиков, используя свой опыт в экспериментальном исследовании экологических аспектов естественного отбора. В синтезе экологии и дарвинизма он уже не участвовал. Однако его вклад в создание СТЭ общепризнан. Гаузе был единственным советским биологом, кто в 1959 г. участвовал в Чикаго в грандиозной международной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 100-летию выхода в свет его знаменитой книги (Gause, 1960).

Трудно переоценить новаторский характер вклада Северцова и Гаузе в синтез экологии и теории естественного отбора. Первый из них впервые в мире использовал математические методы в изучении борьбы за существование и ее эволюционных последствий в полевой экологии, второй построил математические модели борьбы за существование и естественного отбора и экспериментально проверил их в лабораторных условиях.

8.7. И. И. Шмальгаузен: теория стабилизирующего отбора и синтез учений о микро- и макроэволюции

Иван Иванович Шмальгаузен принадлежал к числу энциклопедически образованных биологов XX в. Как мы с Я. М. Галлом старались недавно показать, круг его интересов был необычайно широк, а труды охватывают различные отрасли биологии и посвящены эволюционной морфологии, сравнительной анатомии и эмбриологии, изучению процессов роста организмов, феногенетике и формообразованию, происхождению наземных позвоночных, эволюционной теории и биокибернетике, формообразованию и философии эволюционной теории (Галл, Колчинский, 2012).

Основные этапы его биографии — это теории, фундаментальные обобщения и монографии, всегда базировавшиеся на огромном, многократно проверенном фактическом материале. В его трудах была охвачена практически вся проблематика современной эволюционной теории — от возникновения мутаций до происхождения высших таксонов и органообразования, что позволило ему с наибольшей полнотой отразить сущность эволюционного синтеза в середине XX в. Каждый этап его научной карьеры был ознаменован крупными достижениями, признанными во всем мире: в 1913–1935 гг. он выяснил закономерности роста организмов; в 1935–1938 гг. — разработал концепцию организма как целого в индивидуальном и историческом развитии; в 1938–1946 гг. — создал теорию стабилизирующего отбора и выявил пути и закономерности макроэволюции; в 1959–1963 гг. — сформировал концепцию происхождения наземных позвоночных; в 1957–1963 гг. — использовал идеи кибернетики для объяснения эволюции. Многие свои творческие замыслы, обращенные в будущее эволюционной теории, он не успел реализовать, и они остались в его архиве в виде черновых набросков и планов монографий и статей.

Первые два десятилетия своей научной карьеры Шмальгаузен занимался проблемами эволюционной морфологии. Он публиковал работы о подвешочном аппарате рыб и амфибий, о происхождении органов звукопередачи у наземных позвоночных, об эволюции органов и систем в процессе перехода позвоночных к наземному

существованию (Шмальгаузен, 1913; 1915; 1923; 1932). К проблемам эволюционной теории Шмальгаузен обратился с середины 1930-х гг., имея к тому времени мировую славу первоклассного эмбриолога, морфолога и палеонтолога. Он сразу включился в интернациональный процесс создания синтетической теории эволюции (СТЭ), опубликовав в конце 1930-х гг. две монографии (1938; 1939а). В то время филогенетические и онтогенетические исследования были так резко оторваны от изучения факторов эволюции, что специалисты считали невозможным навести мосты в этой сложной триаде.

Уже в первой книге по теории эволюции, «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), Шмальгаузен поднял фундаментальную проблему взаимоотношений индивидуального развития и механизмов эволюции, обратив основное внимание на индивидуальную приспособляемость или пластичность фенотипа и анализируя фенотипическую пластичность в генетическом, онтогенетическом, филогенетическом и эколого-эволюционном аспектах. Он хорошо документировал не только широкое распространение индивидуальной приспособляемости организмов, но и раскрыл эволюцию форм индивидуального реагирования (ростовые регуляции и структурные изменения у растений и сидячих животных, особенно у гидроидов, изменения окраски тела у насекомых, рыб, амфибий и, наконец, пластичность поведения у птиц и млекопитающих). На разнообразном зоологическом и ботаническом материале Шмальгаузен показал, что модификации следует рассматривать как результат исторического развития норм реагирования (Шмальгаузен, 1938, с. 87). За этими скупыми словами кроется принципиально новая идея, предложенная Шмальгаузеном: норма реакции — класс потенциальных фенотипов, которые может создать данный генотип без мутационных изменений, и сама норма реакции находится под генетическим контролем. Поэтому, по словам Шмальгаузена, способность к выработке адаптивных модификаций — результат взаимодействия генотипа и переменных сред, в которых данный вид живет и может выжить. Адаптивные модификации явно выполняют защитную функцию, так как позволяют организму быстро реагировать на резкие изменения среды и тем самым обеспечивают выживание.

Далее Шмальгаузен поставил вопрос о формировании адаптивных модификаций, но не с генетической точки зрения, а с позиций разрабатываемой им концепции эволюции онтогенеза. Становление адаптивных модификаций, по его мнению, происходило путем дифференциации систем реакций общего значения на более частные. Если адаптивная модификация постоянно необходима для выживания организмов, то происходит замена реакционных систем корреляционными, т. е. внешние факторы индивидуального развития замещаются внутренними. Этот эволюционный путь Шмальгаузен назвал автономизацией онтогенеза, уделив много внимания изучению генетических механизмов стабилизации признаков. Он предположил, что генетический механизм перехода ненаследственных изменений в наследственные состоит в селективной замене адаптивных модификаций сходными по фенотипическому проявлению мутациями. Эти идеи легли в основу его концепции стабилизирующего отбора. Термин «стабилизирующий отбор» он предложил позднее (Шмальгаузен, 1939а), но уже в 1938 г. отмечал: «Адаптивные модификации прокладывают то русло, по которому идет затем незаметный и внешне невидимый процесс наследственной перестройки организма через естественный отбор генокопий»

(Шмальгаузен, 1938, с. 113). Введя концепцию «генокопии» Шмальгаузен значительно расширил область взаимоотношений генотип–фенотип.

Развивая тему эволюционной роли адаптивных модификаций, он подчеркивал: «Индивидуальная приспособляемость дает в этом случае виду огромные преимущества, позволяя ему очень быстро приспособиться к новой обстановке и найти в ней возможные для себя условия существования (новую подходящую “нишу”). Это — первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции. Непосредственная индивидуальная приспособляемость организмов, возникающая в связи с изменчивостью условий существования вообще, приобретает особое значение при коренном изменении внешней среды, позволяя им пережить многие такие изменения (в модификационном виде), пока не установятся более прочные наследственные изменения» (Шмальгаузен, 1939а, с. 43).

При подготовке этих двух книг Шмальгаузен имел возможность использовать практически всю отечественную литературу и много зарубежных изданий. Литература во второй книге представлена на 6 страницах и включает важнейшие источники тех лет по генетике, экологии, структуре вида и видообразованию, проблеме роста и эмбриологии, теориям эволюции, палеонтологии и морфологии. В итоге в книге объемом в 230 страниц Шмальгаузен осуществил гигантский синтез знаний от мутаций и адаптивных модификаций до проблемы становления человека как заключительной фазы эволюционного прогресса. Широкая и тщательно выверенная база источников отражает стремление Шмальгаузена рассмотреть основные ключевые проблемы эволюции.

Как следует из книги Я. М. Галла о Дж. Хаксли (2004), из зарубежных архитекторов СТЭ только Хаксли пытался объяснить глобальный процесс эволюции на основе теории естественного отбора. Оба автора хорошо знали друг друга, их интересы в области эмбриологии почти совпали: они исследовали проблему роста; Хаксли в своей монографии «Проблема относительного роста» (Huxley, 1932b) специальный параграф посвятил работам Шмальгаузена и его сотрудников, из которого видно, что он отслеживал все работы Шмальгаузена на немецком языке. Шмальгаузен также упоминал в списке литературы монографическую статью Дж. Хаксли 1936 г. «Естественный отбор и эволюционный прогресс», в сокращенном виде переведенную на русский язык в 1937 г. Оба автора решали сходные проблемы генетических основ эволюции, структуры вида и видообразования, классификации форм отбора и их связи с направлениями эволюции, происхождением эволюционных новшеств. На тот исторический момент они пытались решить, каким образом теорию естественного отбора можно было увязать с проблемами прогрессивной эволюции, включая происхождение человека.

Взгляды Хаксли и Шмальгаузена на направления действия отбора в процессе антропогенеза практически совпали. Хаксли считал, что биологическая эволюция пришла к концу и вступила в новую фазу, которую он назвал психосоциальной эволюцией. Шмальгаузен исходил из классификации направлений эволюции, предложенной А. Н. Северцовым, которую он в данной монографии сделал более дробной (ароморфоз, эпиморфоз, алломорфоз, телеморфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз). Эпиморфозом он обозначил фазу эволюции, связанную с неограниченной экологической экспансией человека и его господством над условиями среды. Морфологическое становление человека, по Шмальгаузену, связано прежде

всего с развитием головного мозга и в качестве следствия — с использованием рук с целью изготовления орудий труда. Когда идеи прогрессивной эволюции были не в моде в среде генетиков-эволюционистов, Хаксли и Шмальгаузен активно их развивали и пропагандировали в качестве естественнонаучного факта, всецело объясняемого теорией естественного отбора.

Но организовать связку естественный отбор — эволюционный прогресс можно было лишь при условии выхода за рамки генетической трактовки естественного отбора как фактора, направленно изменяющего генотипический состав популяции, и демонстрации его роли в макроэволюции. Шмальгаузен это сделал уже в 1939 г. Начиная с 1930-х гг. Хаксли также развивал широкую трактовку естественного отбора, но свою позицию как откровенное противостояние генетической теории естественного отбора четко сформулировал только в 1963 г.

Взгляды Шмальгаузена и Хаксли не только в области эволюции человека, но и в трактовке механизмов и направлений действия естественного отбора совпадали. Хаксли писал: «В процессе биологической эволюции отбор на выживаемость более важен (более значим), так как именно отбор воздействует на них путем дифференциального выживания, вызывая эволюционные следствия, хорошо описанные Ч. Дарвином: а) большинство особей, которые выживут до зрелой стадии, будут спариваться и оставлять потомство; б) большинство фенотипов, которые выжили, имеют генетическую основу. Естественный отбор может также действовать посредством дифференциального воспроизведения зрелых особей, но фактически это и есть репродуктивный отбор, который обладает исключительно маленькими эволюционными эффектами» (Huxley, 1963, р. XIX). Шмальгаузен также выделял отбор на плодовитость и отбор на высшую организацию (или отбор на жизнеспособность). Отбор на плодовитость точно совпадает с отбором на репродукцию. Даже примеры, которые приводят Шмальгаузен и Хаксли, совпадают. В трактовке отбора на выживаемость Хаксли также выступил «близнецом» Шмальгаузена, предложившим концепцию отбора на жизнеспособность.

Такое совпадение мнений двух биологов-эволюционистов становится вполне естественным, если посмотреть на их творческий путь. Российский и британский ученые, имевшие богатый опыт работы в эмбриологии, росте и морфологии, решавшие проблемы большой (макро-)эволюции, хорошо понимали, что при любой трактовке естественного отбора областью его действия выступает фенотип. Они конструировали единую цельную концепцию эволюции без разделения ее на микро- и макроэволюцию, без спорных экстраполяций и панселекционизма. Более того, в научном лексиконе Шмальгаузена и Хаксли терминов «микро- и макроэволюция» не было.

Создателей эволюционного синтеза обычно обвиняют в том, что все они придерживаются градуалистических воззрений на видообразование и происхождение высших таксонов. Но Шмальгаузена, как и Хаксли, нельзя отнести к сторонникам градуализма. Хаксли начиная с 1920-х гг. допускал возможность действия естественного отбора на макромутации. В 1936 г. он четко сформулировал мысль, что в процессе эволюции существовали фазы ступенчатой эволюции, которые сменялись фазами внезапных и резких изменений видов (см. подробнее 5.2). Три года спустя Шмальгаузен в 1939 г. в анализируемой монографии и особенно в статье, посвященной А. Н. Северцову, высказался по этому вопросу однозначно: «Огромное

значение в эволюции млекопитающих имело и развитие коры головного мозга, связанное с развитием высших форм нервной деятельности. Эти изменения имеют характер ароморфоза, лежащего в основе всей ветви млекопитающих. Можно было бы увеличить число примеров значения самого понятия ароморфоза как скачка в эволюции, приводящего к образованию отдельных больших групп животного царства. Чередование скачков, ароморфозов с периодами относительно спокойной идиоадаптации может быть иллюстрировано огромным палеонтологическим материалом» (Шмальгаузен, 1939б, с. 59).

Уже в первых двух книгах по проблемам эволюции Шмальгаузен стремился к синтезу собственных исследований в области палеонтологии, морфологии и эмбриологии с данными популяционной генетики и экологии. Шмальгаузен впервые попытался установить единый механизм микро- и макроэволюции, сконцентрировав внимание на роли онтогенетических перестроек и фенотипической изменчивости в эволюции. Он показал историческую обусловленность адаптивных модификаций, формирующихся путем дифференциации реакций общего значения на частные. При постоянстве внешних условий та или иная адаптивная модификация превращается в норму реагирования, что обеспечивается путем селективной замены адаптивных модификаций сходными по фенотипическому выражению мутациями. Модификации, по мнению Шмальгаузена, прокладывают путь для будущих генетических перестроек, облегчая создание комплексной адаптации к меняющейся среде и способствуя автономизации индивидуального развития. Последнее обеспечивается накоплением корреляционных механизмов, защищающих жизненно важные процессы и поддерживающих стабильность морфогенеза и постоянство внутренней среды.

Шмальгаузен наметил общие закономерности в изменениях отношений между типами регуляций онтогенеза, идущих от регуляций как ответ на внешние стимулы через гуморально-эндокринную и нейрорегуляцию к прямому генетическому детерминированию признаков при мозаичном развитии. В книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» Шмальгаузен придал экологическое звучание учению Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, существенно расширил их число и показал зависимость от форм борьбы за существование, элиминации и естественного отбора.

Хотя в книге не было полемики с Т. Д. Лысенко, один из его одесских сторонников, Г. А. Машталер, опубликовал в журнале «Советская наука» разгромную рецензию, в которой к тому же обвинил Шмальгаузена в заимствовании у него многих положений (Машталер, 1938). Этот неожиданный «соавтор» доставил Шмальгаузену немало неприятностей, так как его ответы на «критику» Машталера не печатали, а тот писал всюду, в том числе и в ЦК ВКП(б), что Шмальгаузен отмалчивается, так как сказать ему в свое оправдание нечего. В 1940 г. Машталер опубликовал целую книгу, где доказывал свой «приоритет» в разработке концепции о роли модификационной изменчивости в эволюции и решения проблемы «эволюция эволюции» на базе синтеза механоламаркизма и дарвинизма (Машталер, 1940). В итоге Шмальгаузену пришлось в новом издании книги «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии», вышедшем в 1942 г., посвятить три страницы разбору нападок Машталера. За разрешением на публикацию своего ответа он должен был обратиться в Президиум АН УССР, и компетентная Комиссия в составе

А. А. Сапегина, Н. Н. Гришко, Н. Г. Холодного и С. М. Гершензона пришла к выводу о необоснованности обвинений Машталера (Шмальгаузен, 1988, с. 105).

В годы Великой Отечественной войны И. И. Шмальгаузен вместе с другими сотрудниками АН СССР был эвакуирован в Казахстан, на курорт Боровое в Акмолинской области. Несмотря на огромные бытовые трудности, когда приходилось самому выращивать овощи, держать кур, Шмальгаузен не прекращал работу и в эвакуации быстро подготовил обобщающую сводку по эволюционной теории «Проблемы дарвинизма», которая должна была стать учебником для биологических факультетов университета (Шмальгаузен, 1946б). В ее основу легли курсы по эволюционной теории, которые он читал более 20 лет в Киевском и Московском университетах.

В начале 1940-х гг. Шмальгаузен широко поставил проблемы, касающиеся влияния борьбы за существование и естественного отбора на адаптивную радиацию и неравномерность темпов эволюции, а также возможные эволюционные последствия крупных геологических событий (Шмальгаузен, 1940а; 1943). Он убедительно показал, как разнообразные экологические и генетические факторы, а также сама организация особей воздействуют на скорость естественного отбора. В этих статьях по существу обсуждались многие вопросы, которые позднее поднял Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1944). При их решении Шмальгаузен исходил из того, что эволюция есть единый процесс, управляемый в конечном итоге естественным отбором. Естественный отбор лежит в основе и изменения окраски тела, и органогенеза (возникновение, например, сердца, глаза, мозга и т.п.). Любая организация (кровеносная система, скелет, легкие) является в то же время адаптацией. В процессе прогрессивной эволюции на базе комбинирования мутаций и отбора благоприятных комбинаций происходит накопление таких признаков, которые приобретают значение широких адаптаций и из которых формируется то, что обычно называют организацией. При обсуждении Шмальгаузеном проблем прогрессивной эволюции адаптационизм сочетался с нейтрализмом. «Организация всегда характеризуется наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное выражение и дополняются рядом индифферентных признаков» (Шмальгаузен, 1939а, с. 76).

Шмальгаузен впервые показал связь между борьбой за существование, естественным отбором и закономерностями и направлениями эволюционного процесса. В такой широкой манере никто ни до, ни после Шмальгаузена уже не работал. Борьба за существование и естественный отбор, по Шмальгаузену, по-разному взаимодействуют между собой в реальных экосистемах и, следовательно, создают возможность эволюции по разным направлениям, включая и направление прогрессивной эволюции. Он поставил вопрос о специфических чертах эволюции при отборе на плодовитость, на экономичность обмена, на изменение плодовитости и на повышение общей жизнеспособности в разнообразных условиях.

Шмальгаузен обосновал положение, что направления и темп эволюции вида во многом определяются его местом в цепях питания, т.е. факторами экосистемного порядка. В частности, он сравнивал направления и скорость эволюции у организмов, принадлежащих к низшим звеньям пищевой цепи: планктон, бактерии, черви, ракообразные — с эволюцией хищных птиц и млекопитающих, находящихся на вершине пищевой пирамиды. У организмов, занимающих низшие этажи пирамиды, часто лишенных средств защиты от хищников, преобладает интенсивная

конституциональная борьба и прямая межвидовая борьба. При таком характере борьбы за существование происходит, как правило, общая неизбирательная элиминация, и чисто статистически наиболее плодовитые особи будут иметь в этих условиях, больше шансов выжить и оставить потомство. Здесь выживаемость скорее зависит от случая, чем от адаптивной ценности организма. При таких экологических условиях существует большая вероятность накопления нейтральных и вредных мутаций. Эволюция может пойти по адаптивно-нейтральному пути. Шмальгаузен также предположил, что при подобной ситуации, когда снижается давление отбора, эволюция может идти либо в сторону общей дегенерации, либо, при отборе на максимальную плодовитость, по линии гипер- и гипоморфоза.

Далее, анализируя особенности действия факторов эволюции у птиц и хищных млекопитающих, Шмальгаузен по существу построил модель прогрессивной, или арогенной эволюции. У этих групп в силу хорошей защищенности наблюдается активная индивидуальная и групповая внутривидовая и межвидовая конкуренция за пищевые ресурсы. Интенсивность элиминации падает, и одновременно возрастает ее избирательный характер. В этих условиях важную роль приобретает активность организмов в овладении жизненными ресурсами. У птиц и млекопитающих эволюция идет в сторону увеличения продолжительности жизни, падения плодовитости, совершенствования органов чувств, повышения экономичности метаболизма и развития сложных типов поведения²⁴. У них открываются возможности для быстрой прогрессивной эволюции. Вместе с тем Шмальгаузен тонко подметил, что в условиях отсутствия давления хищников возрастает вероятность эволюции по пути специализации, прежде всего пищевой. В число обязательных условий прогрессивной эволюции, по Шмальгаузену, входит наличие оптимального размера мобилизационного резерва изменчивости, а также возможности его вскрытия и эффективного использования. Правда, Шмальгаузен не остановился на вопросе, при каких условиях мобилизационный резерв вскрывается быстро и используется в ходе эволюции. На этот сложный вопрос точно ответил Э. Майр, вводя концепт принципа основателя (Mayr, 1954).

Поскольку макроэволюция совершается в масштабах геологического времени, то космические, климатические и геологические процессы, такие как изменение климата, горообразование, трансгрессии и регрессии морей, разделение вод мировых океанов, могут вносить подлинную революцию в мир органических существ. Однако Шмальгаузен был далек от того упрощенного взгляда некоторых геологов и палеонтологов, которые видели причины эволюции исключительно в действии мощных абиотических факторов (Колчинский, 2002). «Не следует, однако, думать, что само изменение климата ответственно за появление новых форм», — писал Шмальгаузен (1943, с. 256). Основными факторами эволюции он считал биотические отношения. Значение же геологических процессов состоит в том, что они способствуют вымиранию одних групп организмов и экологической экспансии других. Сейчас роль тектонических факторов в эволюции интенсивно переосмысливается.

²⁴ В 70–80-х гг. XX столетия среди исследователей разных специальностей большую популярность приобрела концепция г- и К-отбора, четко сформулированная в книге Р. МакАртура и Э. О. Уилсона (McArthur, Wilson, 1967). Совершенно справедливо среди создателей данной концепции упомянут и Шмальгаузен (Mayr, 1977).

В тектонически активных районах наблюдается резкая вспышка мутационного процесса и происходит активное видообразование.

В рамках эволюционного синтеза Шмальгаузен наряду с Дж. Хаксли создал возможные модели прогрессивной эволюции, и это было сделано впервые в истории науки. Проблема движущих сил прогрессивной эволюции казалась настолько важной, что Шмальгаузен задумал написать на эту тему книгу под названием «Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции». К сожалению, эта книга осталась незавершенной, но ее конспект при моем участии был опубликован в сборнике «Закономерности прогрессивной эволюции» (Шмальгаузен, 1972).

После завершения «Проблем дарвинизма» Шмальгаузен принялся за следующую книгу, «Факторы эволюции», которая вчерне была закончена к началу 1943 г. К этому времени он разработал ряд фундаментальных генетико-эволюционных представлений, включая вопросы об эволюционной роли мутаций, рекомбинаций и комбинирования генетического материала. Он защищал и развивал базовый принцип дарвинизма: наследственная изменчивость есть необходимое условие эволюции, но не ее движущая сила. Обобщив многочисленные данные по генетике природных популяций, естественному и искусственному мутагенезу, Шмальгаузен выдвинул идею о комбинировании мутаций, об их переработке и обезвреживании в гетерозиготе под покровом доминантных аллелей. Он утверждал, что именно в результате этих процессов мутации становятся эволюционным материалом. Поскольку отрицательные фенотипические эффекты мутаций слабее проявляются у гетерозиготных особей (а часто и повышают жизнеспособность гетерозигот), то вслед за российскими генетиками-эволюционистами (Ф. Г. Добржанским, Н. П. Дубининым) Шмальгаузен пришел к выводу, что отбор в природных популяциях идет, скорее всего, по гетерозиготным особям.

Идеи Шмальгаузена о комбинировании мутаций, в результате которого происходит их обезвреживание, и о последующем отборе наиболее благоприятных комбинаций в природных популяциях с половым размножением, решали проблему включения мутаций в эволюционный процесс. В тесной связи с этими идеями Шмальгаузеном и С. М. Гершензоном (1941б) была разработана концепция мобилизационного резерва внутривидовой наследственной изменчивости, которая в настоящее время составляет одну из важнейших идей в области изучения генетической структуры популяций и ее эволюционной роли. Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена представляла собой конкретизацию и развитие идей С. С. Четверикова. Основы этой концепции были изложены Шмальгаузеном в книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а), а позднее всестороннее обоснование ее было дано в книге «Факторы эволюции» (1946а). Согласно Шмальгаузену, мобилизационный резерв создается в результате постоянного мутирования и комбинирования генов в свободно скрещивающихся популяциях. Его составляют, как правило, малые мутации и комбинации, накапливающиеся в рецессивном состоянии.

Шмальгаузен проанализировал условия, благоприятствующие созданию и вскрытию резерва. Он показал, что накопление резерва изменчивости зависит от скорости мутирования, остроты элиминации, интенсивности естественного отбора, а также от комбинирования мутаций, которые определяются величиной популяции и степенью ее изоляции. У позвоночных животных для накопления резерва

создаются особенно благоприятные условия благодаря системе эпигеномных корреляций, способных блокировать действие летальных генов. В итоге в ходе прогрессивной эволюции возрастают возможности накопления фонда мутантных, в том числе и летальных аллелей. Умножая генетическую гетерогенность популяции, мобилизационный резерв увеличивает ее приспособительные возможности. Шмальгаузен пришел к важному выводу, что эволюционная пластичность вида зависит не от интенсивности мутационного процесса, а от способности к созданию резерва наследственной изменчивости вида. Существенно и то обстоятельство, что этот резерв составляется из мутаций, уже прошедших испытание естественным отбором, размноженных, обезвреженных и вошедших в более или менее гармоничные сочетания (Шмальгаузен, 1946а, с. 191–192). Убедительным доказательством наличия мобилизационного резерва и его эволюционного значения, по мнению Шмальгаузена, служит быстрый темп эволюции культурных растений и домашних животных, у которых наблюдается расшатывание корреляционных систем онтогенеза, благоприятствующее проявлению скрытых мутаций.

Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена обогатила понимание механизмов и закономерностей эволюционного процесса. Он писал: «Вскрытие резервов происходит главным образом в той их части, которая лежит в направлении действия естественного отбора. Это может производить впечатление направленного мутирования, тем более что к такому частичному вскрытию резервов присоединяется и выявление новых мутаций в том же направлении» (Шмальгаузен, 1946а, с. 210). В связи с дальнейшим развитием теории эволюции концепция мобилизационного резерва оказалась в центре дискуссий при анализе проблемы о роли гетерозиготности и гомозиготности в эволюции (см.: Dobzhansky, 1970; Lewontin, 1974). Методами классической генетики (инбридинг) было показано существование рецессивных мутаций, но вопрос о величине изменчивости оставался открытым. Новые достижения биохимической генетики создали возможность путем прямого эксперимента подтвердить идею о большом запасе генетической изменчивости в континентальных природных популяциях *Drosophila pseudoobscura* (Lewontin, Hubby, 1966). Оказалось, что мобилизационный резерв наследственной изменчивости может играть не только эволюционную, но и стабилизационную роль. Быстрое видообразование, по точному определению Майра (Mayr, 1954), происходит чаще всего в малых изолированных колониях, и в генетическом отношении эти изоляты выглядят как «генетически истощенные». Такая слишком однозначная оценка мобилизационного резерва Шмальгаузенем, возможно, связана с тем, что он был сравнительным морфологом позвоночных животных и его больше интересовали возможности филетической эволюции, идущей медленно и ступенчато в пределах больших континентальных ареалов.

В целом можно сказать, что, не будучи генетиком, Шмальгаузен разработал фундаментальные концепции в области генетических основ эволюции, которые продолжают жить и сегодня. Более того, лишь в наше время можно по достоинству оценить выдвинутую Шмальгаузенем (1940б) концепцию адаптивной нормы, которая на популяционном уровне развила понятие нормы реакции. Шмальгаузен первым отчетливо показал, что сложные полиморфные системы генотипов входят в рамки одной адаптивной нормы популяции, увеличивая ее экологическую и эволюционную пластичность и в то же время страхуя популяцию от вымирания.

Широта позиции биолога-эволюциониста Шмальгаузена проявилась в позитивной критике им генетической теории естественного отбора, практически игнорировавшей онтогенетические и экологические аспекты эволюции. Он активно пропагандировал дарвиновскую концепцию борьбы за существование, которая отсутствовала в трудах большинства других создателей эволюционного синтеза. В их трудах организм представлял собой мешок с генами и гаметами, которые перетасовываются в популяциях. Такого типа редуccionизм стремился элиминировать нестрогие концепты, к которым и принадлежала дарвиновская борьба за существование. Вместе с тем при чисто генетическом подходе к эволюции связь между микро- и макроэволюцией не обнаруживается. Происходила простая и безграничная экстраполяция данных, полученных при изучении частот генов в популяциях, на весь ход эволюционного процесса. Такое положение дел явно не устраивало Шмальгаузена.

Для него борьба за существование была необходимым регулирующим фактором эволюции, без учета которого невозможно понять механизм и направления действия естественного отбора. Чтобы увидеть эволюционный процесс в его единстве, необходимо представить генетику и экологию в совокупности, а дарвиновская борьба за существование отражала экологические факторы и закономерности эволюции. Поэтому взгляды Шмальгаузена на место борьбы за существование в системе факторов эволюции отражали актуальные, в значительной мере еще не реализованные тенденции в учении о факторах эволюции. Без нее нет пусковых механизмов и причин формирования эволюционных новшеств. При критике генетической теории естественного отбора, наряду с игнорированием в ней идеи борьбы за существование, Шмальгаузен указал и на отсутствие в ней учения об индивидуальном развитии. Связав экологию и индивидуальное развитие, Шмальгаузен предлагал совершенно новые пути теоретизирования, которые сейчас объединились под аббревиатурой *Eco-Evo-Devo*.

Шмальгаузен стремился к объединению классической и генетической трактовок естественного отбора. С конца 1930-х гг. для него «естественный отбор есть выражение избирательного переживания и избирательного размножения неравноценных особей данного вида» (1939а, с. 14). Характерно, что к подобной трактовке позднее пришли и другие создатели СТЭ. «Современная версия теории естественного отбора не заменяет выживаемость плодовитостью. Организмы должны выжить, чтобы воспроизводиться и должны воспроизводиться, чтобы выжить в следующих поколениях» (Dobzhansky, 1970, p. 97).

В 1943 г. Шмальгаузен вернулся в Москву и погрузился в активную научно-исследовательскую и педагогическую деятельность, опубликовал несколько крупных статей о темпе эволюции (Шмальгаузен, 1943), устойчивости онтогенеза в эволюции (Шмальгаузен, 1945а), передаче половых признаков от одного пола к другому (Шмальгаузен, 1945б) и др. Вскоре после войны он издал книгу «Факторы эволюции» (1946а), посвященную теории стабилизирующего отбора и призванную решить проблемы исторических причин эволюции онтогенеза. В связи с этим он еще раньше писал: «Стабилизирующий отбор играет роль основного интегрирующего фактора, создающего в процессе эволюции целостный и относительно автономный механизм наследственности и индивидуального развития» (Шмальгаузен, 1941а). Ученику Северцова, Шмальгаузену выпала роль выявить механизмы

эволюции онтогенеза. Иначе говоря, Шмальгаузен старался соединить генетику, экологию, эмбриологию, морфологию. При этом данные разных наук должны были быть подобраны таким образом, чтобы они образовывали единую законченную теорию или гипотезу, объясняющую появление и стабилизацию эволюционных новшеств. На языке же эволюционного синтеза это означает, что Шмальгаузен должен был выйти за рамки узкой генетико-селекционной теории и охватить с позиций селекционизма широкий круг проблем микро- и макроэволюции.

Важным компонентом теории стабилизирующего отбора стало исследование Шмальгаузеном эволюционных механизмов стабилизации признаков: через прямой отбор на узкую норму реагирования; через замену категории фенкопий введенным им понятием «генокопии». Эта часть теории Шмальгаузена оказалась доступной экспериментальной проверке, и упомянутые выше ученые Г. Ф. Гаузе, М. М. Камшилов, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, Ю. М. Оленов и др. работали в русле идей, вошедших в теорию стабилизирующего отбора (см. 7.4).

В тесной связи с проблемой стабилизации признаков Шмальгаузен разработал ряд проблем макроэволюции, в особенности закономерности ароморфоза (или арогенеза). Именно из теории стабилизирующего отбора следовала концепция автономизации индивидуального развития, которая прежде всего связана с идеями о совершенствовании в ходе эволюции корреляционных механизмов, обеспечивающих стабилизацию и надежность морфогенеза, о поддержании постоянства внутренней среды, о сдвигах порогов реагирования, призванных обеспечить защиту жизненно важных процессов. При разработке этих проблем Шмальгаузену удалось включить в теорию эволюции материалы по физиологическому гомеостазу, наметить общие эволюционные закономерности в изменениях отношений между типами регуляции (от регуляций как ответа на внешние стимулы через гуморально-эндокринную и нейрорегуляцию к прямому генотипическому детерминированию признаков при мозаичном развитии) и показать возможность их оптимального сочетания.

Возможно, наиболее наглядно примерами прогрессивной автономизации развития служили работы А. А. Машковцева (1936) и Д. П. Филатова (1941). Основываясь на работе Машковцева, Шмальгаузен показал, что первоначально, у низших Tetrapoda, решающую роль в развитии легочных альвеол играет растяжение легочных мешков воздухом, без которого эти структуры не развиваются. При переходе к филогенетически более дифференцированным, типично наземным формам, формообразовательное значение функции падает и сдвигается на более поздние стадии. У аксолотля расчленение легкого и образование альвеол идет исключительно под влиянием функции дыхания. У лягушек в дофункциональный период намечается лишь первичная фрагментация легкого. У жаб, еще более приспособленных к наземной жизни, альвеолярная структура легкого развивается на стадии личинки, т. е. в далеко дофункциональный период. У жабы образование первичных легочных структур происходит не под влиянием функции, а под влиянием гормона щитовидной железы, определяющего целую систему формообразовательных процессов, во время метаморфоза личинок. В период функционирования легких, когда они наполняются воздухом, происходит дальнейшее их усложнение. У рептилий и у млекопитающих имеет место типичное «самодифференцирование» «легочных структур» еще в эмбриональном периоде развития. Дыхание начинается, естественно, только после рождения и ведет к дальнейшему новообразованию структур» (Шмальгаузен,

1946б; 1969, с. 362). Бесспорным достижением Шмальгаузена следует признать разработку концепций о гораздо более высоком филогенетическом консерватизме систем эпигеномных корреляций по сравнению с устойчивостью генотипа. Оказалось, что если в процессе эволюции вырабатывается оптимальный фенотип, неоднократно проверенный на пригодность, то эволюция идет в сторону глубоких преобразований генотипов, обеспечивающих изменение хода онтогенеза в направлении точной и надежной реализации этого фенотипа и его защиты. Сейчас имеется много данных о том, что стабилизирующий отбор, направленный на сохранение фенотипической нормы, непрерывно изменяет связь генотип–фенотип. Значимость этих идей Шмальгаузена возрастает, так как одной из труднейших проблем современной эволюционной теории остается поиск удовлетворительного объяснения несовпадения темпов эволюции на макромолекулярном, геномном и фенотипическом уровнях.

Теория стабилизирующего отбора предсказывала, какими путями предшествующая история вида влияет на дальнейшую эволюцию онтогенеза и различных типов корреляций. В связи с этим Шмальгаузен обсудил вопросы эволюции доминантности. Он считал, что происхождение доминирования через отбор генов-модификаторов или через отбор главных генов нормального типа нужно рассматривать в единстве с формированием интегрированных систем индивидуального развития, в обычных условиях существования надежно обеспечивающих доминирование «дикого типа». При такой постановке вопроса становится объяснимой и эволюция мутаций в сторону их глубокой рецессивности. Ф. Г. Добржанский (Dobzhansky, 1951) назвал Шмальгаузена в числе основоположников учения об эволюции доминантности.

В целом теория стабилизирующего отбора включала в изучение механизмов эволюции широкий спектр знаний в области онтогенеза и морфологии в широком смысле слова. До создания теории стабилизирующего отбора еще никогда науки, изучающие индивидуальное развитие, так тесно не сближались с исследованиями причин эволюции. Такой широкий эволюционный синтез открывал новые пути и возможности для развития самой теории эволюции и широкого комплекса биологических наук. Но и сами генетические исследования значительно расширили свой репертуар, вовлекаясь в изучение стабилизации признаков, эволюции онтогенеза, т. е. в изучение проблем макроэволюции.

Открытие и быстрая экспериментальная проверка того, что естественный отбор действует в разных формах и обладает многими функциями, представляет собой, быть может, самое крупное достижение эволюционного синтеза. Важнейший вклад в такое понимание естественного отбора внесла концепция стабилизирующего отбора, во многом разработанная Шмальгаузенем. Более того, теория стабилизирующего отбора произвела резкий сдвиг в сторону более сложного синтеза генетики, эмбриологии, морфологии и экологии.

Важнейшим событием в создании современного синтеза стало издание книги И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» в 1949 г. в США и Канаде. До этого она была удостоена премии Президиума АН СССР и выдвинута на соискание Сталинской премии. Однако книга не понравилась Т. Д. Лысенко и его сторонникам (И. И. Презенту, М. Б. Митину, П. П. Лобанову и др.), которые увидели в ней теорию «угасающей эволюции» (Презент, 1947). В письме к председателю Комитета по премиям А. Н. Несмеянову И. И. Презент и Н. В. Турбин «клеямили» Шмальгаузена за антидарвинизм, за приверженность представлениям, отвергнутым творческим

дарвинизмом и мичуринской биологией, и т. д. (Шмальгаузен, 1988, с. 142). Однако это не испугало Шмальгаузена, проявившего исключительную порядочность, верность своим научным убеждениям и мужество в их отстаивании. Он активно включился в борьбу за введение курса дарвинизма в сельскохозяйственных институтах, выступал с докладами о состоянии современного дарвинизма, становясь постепенно наиболее авторитетным биологом среди противников Т. Д. Лысенко. Вместе с В. Н. Сукачёвым И. И. Шмальгаузен активно поддержал критиков Лысенко в дискуссиях по проблемам дарвинизма в целом, особенно об эволюционной роли борьбы за существование (Шмальгаузен и др., 1947). К тому времени уже не только генетикам, но и всем биологам была ясна антинаучная и антидарвиновская направленность самого лысенкоизма. В 1947 г. на заседаниях Ученого совета биологического факультета МГУ, на совещании в Отделении биологических наук и на специальной научной конференции в начале февраля 1948 г. в МГУ Шмальгаузен резко критиковал Т. Д. Лысенко за отрицание внутривидовой борьбы за существование и характеризовал его воззрения как архаичную форму наивного ламаркизма.

Фактически возглавив после смерти Н. И. Вавилова борьбу против Т. Д. Лысенко, Шмальгаузен стал главным объектом яростных нападок и огульной критики на августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Его объявили главным «вейсманистом-морганистом» и приверженцем «буржуазной науки» (О положении... 1948, с. 9, 20–23, 118–119, 143–148 и др.). Особенно неистовствовал Презент, обвинивший Шмальгаузена в предательстве идей А. Н. Северцова и «в никчемных и лженаучных построениях» (там же, с. 502). Шмальгаузен не дрогнул, выступая в предпоследний день, отверг все обвинения и отказался выступить с покаянной речью (там же, с. 412–418), пожертвовал карьерой и привилегиями и долгие годы писал основные труды «в стол». Его главные книги «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939а), «Факторы эволюции» (1946а) и «Проблемы дарвинизма» (1946б) были изъяты из библиотек и уничтожены или помещены в спецхран. Шмальгаузену отстранили от преподавательской работы, освободили от обязанностей директора Института эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР, заведующего кафедрой дарвинизма МГУ, заведующего отделом эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР, главного редактора «Журнала общей биологии» и т. д. Около семи лет он, оставаясь в Москве, работал старшим научным сотрудником Зоологического института АН СССР в Ленинграде²⁵. За это время он ни разу не выступал с докладами.

С 1955 г. и до конца жизни Шмальгаузен возглавлял созданную им лабораторию эволюционной морфологии в Зоологическом институте. После 1948 г. Шмальгаузен снова обратил внимание на эмбриологические, морфологические и палеонтологические аспекты проблемы происхождения наземных позвоночных. Он последовательно изучал преобразования у рыб и у низших наземных позвоночных черепа, осевого скелета, органов дыхания и кровеносной системы, сейсмодатированной системы, звукопроводящего аппарата, происхождение хоан и слезно-носового протока.

²⁵ По другим данным около трех лет И. И. Шмальгаузен был безработным, и только в 1951 г. академику Е. Н. Павловскому удалось получить разрешение взять его на работу (Энциклопедия «Кругосвет»: <http://www.krugosvet.ru/>).

В период с 1950 по 1960 г. по теме происхождения наземных позвоночных им было опубликовано 28 статей, за совокупность которых Президиум АН СССР присудил ему в 1963 г. золотую медаль им. И. И. Мечникова. Итоги его многолетних исследований были изложены в посмертно изданной монографии «Происхождение наземных позвоночных» (1964а). В ней дана полная и стройная картина перехода позвоночных от водной жизни к наземной. Он доказал их монофилию, используя при этом эколого-морфологический метод для изучения филогенеза низших Tetrapoda и доказав адаптивность их морфологических преобразований. В 1968 г. книга вышла на английском языке в Англии и США и была отмечена положительными рецензиями ведущих палеонтологов — А. Ромера, Э. Олсона и др.

Шмальгаузен умер за год до смещения Н. С. Хрущева с постов первого секретаря ЦК КПСС и председателя Совета министров СССР, означавшего и закат гегемонии Т. Д. Лысенко. Вскоре основные труды Шмальгаузена по теории эволюции были переизданы (Шмальгаузен, 1968а; 1969; 1982; 1983), а также посмертно изданы книги «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (1964б), «Кибернетические вопросы биологии» (1968б), «Вопросы дарвинизма» (1990) и десятки статей (см. библиографию: Пилипчук, 1984, с. 52–84). Они сыграли важную роль в преодолении лысенковщины и в восстановлении эволюционной теории в СССР.

Идеи и концепции Шмальгаузена продолжают жить в научном сообществе всего мира, а не только в русскоязычном пространстве. По ним училось не одно поколение российских биологов, принимая его труды за современное состояние эволюционной теории. С середины 1960-х гг. постоянно переиздавались его научные труды у нас в стране и за рубежом, публиковались статьи о нем, проводились конференции и симпозиумы с целью обсуждения и развития различных сторон его научного наследия. Интерес к научному творчеству Шмальгаузена в области теории эволюции резко возрос в конце 1980-х гг. прошлого столетия, когда начали развиваться молекулярная и эволюционная биология развития, эпигенетика и на их основе широким фронтом началось переосмысление всего эволюционного синтеза (Воробьева, 1987; 1991; 2006; 1910; Gilbert, 1994; Carroll, 2005; Hall, 1999; 2001; Shubin, Wake, 2003; Levit, Hoffeld, Olsson, 2006; Татаринев, 2007; Pigliucci, 2007; Hoffeld u.a., 2010). К 200-летию юбилею со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию со дня выхода в свет его книги «Происхождение видов» впервые на немецком языке была издана книга Шмальгаузена «Факторы эволюции» (Schmalgause, 2010) с предисловием американского эмбриолога и герпетолога Д. Д. Вэйке. Издатели книги посвятили ее «Году Дарвина — 2009 г. и в память “русского Дарвина”» (Zum Darwin-Jahr 2009 und zur Erinnerung an den “russischen Darwin”) (Ibid, S. 5). Насколько мне известно, никто из биологов-эволюционистов XX в. не удостоивался такой оценки, да еще почти полвека спустя после смерти.

Через пять лет после смерти И. И. Шмальгаузена зоолог В. Г. Гептнер в предисловии к книге Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» справедливо указывал: «Шмальгаузен, будучи сравнительным анатомом и эволюционистом классической морфологической школы, с удивительной проницательностью разглядел широкие перспективы, которые открывал новый микроэволюционный подход к проблеме эволюции, оценил важность нового круга фактов и идей и стал деятельно разрабатывать и пропагандировать это направление» (Гептнер, 1968, с. 10). Теорию

стабилизирующего отбора Шмальгаузена многие считают одним из самых крупных достижений эволюционной теории в XX в. Однако этим далеко не исчерпываются исследования Шмальгаузенем проблем эволюции. В связи с новым подъемом в развитии теории эволюции начиная с 1990-х гг. XX в., и особенно в связи с разработкой проблем Eco-Evo-Devo, научное наследие Шмальгаузена вновь привлекает к себе особое внимание.

Реальный вклад Шмальгаузена в создание СТЭ можно оценить только с учетом когнитивного контекста развития эволюционной теории в середине 1930-х гг. прошлого столетия, когда филогенетические и каузальные подходы к изучению эволюционного процесса настолько отделились друг от друга, что, казалось, нет никаких надежд на единое рассмотрение этого сложного процесса. В 1927 г. Ю. А. Филипченко такое положение дел стремился как бы узаконить, введя понятия «микро- и макроэволюция» (Philipstchenko, 1927). В 1937 г. Ф. Г. Добржанский сформулировал тезис о единстве механизмов микро- и макроэволюции. Он всесторонне исследовал действия факторов эволюции (мутации, рекомбинации, естественный отбор, дрейф генов, изоляция) на популяционно-видовом уровне и спокойно экстраполировал эти факторы на большую эволюцию. «Экстраполяционная модель» Добржанского пользовалась большим успехом, но далеко не все создатели эволюционного синтеза следовали ей.

И. И. Шмальгаузен также минимально пользовался подобными экстраполяциями и стремился разработать теоретические конструкты, в рамках которых эволюция была бы охвачена как единый процесс.. Он поставил цель осуществить тесный и гармоничный синтез генетики с данными сравнительной эмбриологии и морфологии, экологии. Концептуальный анализ эволюции как единого процесса ярче всего проявился в его «Путиях и закономерностях эволюционного процесса». Возможно, лучшим доказательством того, что Шмальгаузен был далек от простых эволюционных экстраполяций, служит разработка им проблем «эволюции эволюции» (Шмальгаузен, 1974), которая рассмотрена в следующем параграфе. По-видимому, Шмальгаузен одним из первых превратил постулат о единстве механизмов микро- и макроэволюции в законченную теорию.

8.8. Эволюция механизмов эволюции

Одним из наиболее оригинальных вкладов российских биологов в формирование современного эволюционного синтеза, по моему мнению, является осознанная постановка ими проблемы «эволюции механизмов эволюции» и первые попытки обрисовать основные тенденции изменчивости в процессе эволюции самих факторов и причин эволюции (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977; Колчинский, Полянский, 1983). Эта идея составляла существенную часть еще эволюционных воззрений Ж.-Б. Ламарка и Г. Спенсера. В работах Ч. Дарвина и его последователей накапливались данные о том, что в процессе эволюции изменяются не только организмы и таксоны, но модифицируются и преобразуются основные факторы эволюции, включая мутационный процесс, формы изменчивости, борьбу за существование и естественный отбор. Выше уже говорилось, что американский зоолог и генетик А. Ф. Шелл (Shull, 1936) предложил термин «эволюция эволюции» для исторических изменений генетических систем и законов наследственности.

К тому времени генетики и цитогенетики накопили немало фактов об эволюции хромосомного аппарата у растений и животных, об эволюции мутабельности и доминантности, о контроле естественного отбора над амплитудой и характером генотипической и фенотипической изменчивости. Как писал Н. И. Шапиро (1938, с. 592), «в течение эволюции сами закономерности мутационного процесса подвергались изменениям...». Шапиро рассматривал формирование хромосомного аппарата наследственности, полигенности большинства признаков и т. д. как важнейшие события в эволюции наследственности. В 1939 г. вышла классическая книга ведущего английского генетика К. Дарлингтона об эволюции генетических систем, в которую он включал не только изменения в строении аппарата наследственности, но и исторические преобразования в регуляции скрещивания, в способах размножения, мутабельности и т. д. (Darlington, 1939). Эта книга, переизданная в 1958 г., стимулировала множество работ об эволюции генетических систем, и исторический подход к наследственности и изменчивости стал обычным в работах создателей СТЭ (Huxley, 1963; Майр, 1968; Dobzhansky, 1970). В то же время сам термин «эволюция эволюции» в западной литературе стали использовать в ином смысле. Как правило, им обозначали эволюцию самих эволюционных представлений (см., например: Simpson, 1949b, p. 263).

Из зарубежных архитекторов синтеза Б. Ренш был единственным, кто придавал особое значение «развитию законов (регулярностей)», поэтому он предложил термин «биономогенез» (Bionomogenese), который означал, что с «появлением новых крупных таксонов нередко появляются и новые эволюционные законы» (Rensch, 1947, S. 347). Ренш считал, что одна из основных задач современной эволюционной теории — выяснить, «в каких масштабах законы эволюции сами подвергались эволюции» (Ibid, S. 166).

Но наиболее активно эту проблему в период создания СТЭ с позиций последовательного дарвинизма обсуждали многие российские эволюционисты, признавая естественный отбор главным, но специфически действующим на всех этапах исторического развития живого и у всех организмов законом эволюции. При этом одна часть исследователей основное внимание уделяла эволюции генетических факторов. Этот подход получил развитие с конца 1930-х гг. в работах С. М. Гершензона, Н. П. Дубинина, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова и др. Другие ученые также решали эту проблему с позиций последовательного дарвинизма, но смотрели на нее шире, ставя вопрос об изменениях самых общих законов органической эволюции — естественного отбора и борьбы за существование — в результате преобразования отдельных факторов эволюции и способов взаимодействия между ними. Этот подход стал формироваться в период создания СТЭ. Его сторонниками были В. И. Кремянский, С. А. Северцов, А. А. Парамонов, И. И. Шмальгаузен, Г. А. Шмидт. И наконец, ряд авторов считал необходимым создание частных теорий эволюции, изучавших особенности действия общих факторов и законов эволюции у прокариотов, простейших, высших растений и т. д. В нашей стране особенно значимые успехи в формировании частных теорий эволюции достигнуты в протистологии (В. А. Догель, Ю. И. Полянский, И. Б. Райков и др.) (Колчинский, Полянский, 1983, с. 289–295).

Если в начале XX в. генетика строилась на представлениях о постоянстве главных свойств аппарата наследственности и мутационной изменчивости, то уже в 1920-х гг. эти представления были поколеблены. Вначале это были факты изменчивости гена

(рентгено- и хемомутаций), изменчивости его проявлений в зависимости от генотипической среды (эффект положения), изменчивости хромосом и геномов. Вскоре появились данные, позволившие приступить к сравнению аппаратов наследственности у представителей различных типов и царств. В результате было показано, что в процессе прогрессивной эволюции существенно изменялись темп и формы мутационной изменчивости, аппарат наследственности, а также общее строение генетических систем.

Теоретические положения о том, что мутабельность является важнейшим адаптивным признаком вида, контролируемым отбором, были высказаны С. С. Четвериковым (1926) и Н. П. Дубининым (1932; 1940а) и экспериментально подкреплены многими генетиками. Так, Н. В. Тимофеев-Ресовский (Timofeeff-Ressovsky, 1932а) установил, что обитающие в Северной Америке и в Европе популяции *Drosophila melanogaster* различаются по частоте мутирования одного и того же локуса. Воздействуя одинаковой дозой рентгеновских лучей на лабораторные линии дрозофилы различного географического происхождения, Н. В. Дубовский (1935) выявил существенные различия в количестве появляющихся летальных и полулетальных мутаций, что говорило о наследственно закрепленных различиях в темпах мутирования. Об этом же свидетельствовали и результаты сравнительного анализа природных популяций дрозофил, выявившего существование высокомутабельных и низкомутабельных рас, а также широкий диапазон частот изменчивости разных генов, т. е. дифференциальную мутабельность по разным локусам (Тиняков, 1939; Оленов и др., 1939). Были показаны также и различные способы генетического контроля над мутабельностью (путем отбора наиболее устойчивых аллелей или путем отбора генов — модификаторов мутабельности).

Основной чертой в эволюции мутабельности большинство генетиков считали ее неуклонное снижение. В связи с этим эволюция доминантности нормальных аллелей и возникновение генов-модификаторов, блокирующих мутационный процесс, оценивались как появившиеся в ходе прогрессивной эволюции специальные механизмы, функция которых заключалась в стабилизации генотипа и в защите его от вредящего действия большинства мутаций (Шапиро, 1938; Камшилов, 1939а; Шапиро, Игнатъев, 1945 и др.). Вместе с тем было отмечено, что снижение мутабельности могло идти лишь до определенного предела, поскольку чрезмерная стабилизация генотипа означала бы потерю популяцией эволюционной пластичности. Контроль естественного отбора над амплитудой и характером генотипической и фенотипической изменчивости, существенные изменения в системе факторов эволюции под влиянием перестроек взаимоотношений между отбором и изменчивостью обсуждались в работах В. С. Кирпичникова (1935; 1940), Е. И. Лукина (1936) и Ю. М. Оленова (1946). Позднее было доказано, что контроль над мутабельностью организмов осуществляется целой системой внутриклеточных химических соединений, выступающих как мутагенные и ангимутагенные факторы, а также механизмами репараций и т. д.

С изучением эволюции мутабельности были связаны работы по эволюции генетического полиморфизма популяции. Были установлены механизмы впаивания в генетическую систему популяций леталей и семилеталей на основе селективных преимуществ гетерозигот и т. д. Высказанное в 1926 г. С. С. Четвериковым предположение о большой генотипической гетерогенности природных популяций было подтверждено многочисленными экспериментальными работами, показавшими,

что природные популяции дрозофил буквально насыщены летальными, семилетальными и физиологическими мутациями (Мазинг, 1939; Муретов, 1939). Изучение эволюционного значения гетерогенности популяций и механизма селективного поддержания ее оптимального уровня привело к формированию представлений о «мобилизационном резерве» наследственной изменчивости у организмов с половым способом размножения и автономным онтогенезом (Гершензон, 1941б). При этом отмечалось, что создание резерва наследственной изменчивости стало возможно только после появления диплоидности и становления механизмов доминантности. Наряду с изучением мутабельности и генетического полиморфизма как адаптивных признаков вида разрабатывались и представления об адаптивном значении особенностей аппарата наследственности. Так, Н. И. Шапиро (1938) рассматривал формирование хромосомного аппарата наследственности, полигенности большинства признаков организма и т. д. как важнейшие адаптивные новообразования.

Оригинальная гипотеза об эволюции наследственности и изменчивости была высказана А. А. Малиновским (1941), который полагал, что если бы на заре жизни существовала «слитная» наследственность, то она под действием отбора должна была превратиться в дискретную, так как «некорпускулярные» виды не могли бы соревноваться с видами, которые обладают корпускулярной наследственностью. Как отмечал автор, эволюция путем отбора наиболее эффективно могла происходить лишь при наличии способности рекомбинирования признаков, т. е. на основе дискретной наследственности. В процессе эволюции отбор шел не столько на достижение дискретной наследственности, сколько на выработку оптимального взаимодействия между корпускулярностью и плейотропностью генов. Малиновский доказал также, что линейное расположение генов в хромосомах и кроссинговер имели значение кардинальных адаптаций.

Представления о мутабельности как адаптивном признаке вида, о выработке в ходе прогрессивной эволюции аппарата наследственности, обеспечивающего оптимальное соотношение между мутационным процессом и устойчивостью фенотипа, о возникновении у диплоидных организмов с половым способом размножения мобилизационного резерва и т. д. были первыми фактически обоснованными попытками исторической трактовки генетических факторов эволюции. В дальнейшем данные сравнительных исследований генетических систем у вирусов, бактерий, простейших, многоклеточных животных и растений стали основой для разработки гипотез об эволюции генетических систем. Все обобщения по ней базировались на дарвиновском понимании движущих сил эволюции, т. е. на принципе селекционизма. Благодаря им исторический подход к наследственности и изменчивости стал обычным в СТЭ. Были выделены основные этапы эволюции генетических систем и показано изменение таких факторов эволюции, как наследственность, изменчивость, способ размножения и регуляция скрещивания. Однако авторы рассмотренных работ, будучи генетиками, не обсуждали вопроса о том, как сказывались эти изменения механизма эволюции в целом и естественного отбора в частности.

С начала 1940-х гг. российские биологи под «эволюцией эволюции» понимали не столько исторические преобразования генетических или каких-либо других отдельно взятых факторов эволюции, сколько существенные изменения в их

взаимодействиях, ведущие в итоге к эволюции ее движущих сил — борьбы за существование и естественного отбора (С. Н. Давиденков, А. А. Парамонов, В. И. Полянский, С. А. Северцов, С. С. Хохлов и др.). Указывалось, что «наше представление об эволюционном процессе должно быть расширено: эволюционный процесс не только эволюция органических форм, но также и эволюция самих форм эволюции» (Хохлов, 1946, с. 72). Ученые констатировали, что «формы борьбы за существование и отбора явственно эволюируют» (Парамонов, 1945, с. 360).

Насколько глубоко мысль об «эволюции эволюции» занимала умы крупнейших советских биологов-эволюционистов в те годы, можно судить по недавно опубликованной, но написанной еще в 1939 г., книге А. С. Серебровского «Некоторые проблемы органической эволюции». Практически все затронутые в ней проблемы Серебровский рассматривал с точки зрения преобразования каузальных основ эволюции. Он подчеркивал, что в ходе органической эволюции происходят «постоянные смены причин следствиями, которые в свою очередь становятся причинами дальнейших следствий» (1973, с. 120). Все наиболее важные результаты эволюции, связанные с усложнением и усовершенствованием онтогенеза, возникновением новых органов и функций, формированием различных способов размножения, становлением инстинктивного и условнорефлекторного поведения у животных, преобразованием внутривидовых и межвидовых отношений, захватом новых экологических ниш и т. д., по мнению Серебровского, сами становятся новыми факторами эволюции, изменяющими интенсивность, направление и формы действия естественного отбора. Так, например, у колониальных насекомых появилась новая форма группового отбора по «качеству потомства» (там же, с. 78), когда отбор яйцекладущих самок определяется прежде всего адаптивными особенностями ее бесплодных потомков. Такая форма естественного отбора позволила выработать столь сложные формы групповых адаптаций, как четкое разделение функций между различными расами, «культивирование» тлей, выкармливание личинок, захват в «рабство» муравьев других колоний и т. д.

К 1940-м гг. относится развернутая постановка этой проблемы отечественными эволюционистами с позиций современного дарвинизма. Базируясь на учении А. Н. Северцова об ароморфной эволюции, они стремились показать, что крупные ароморфозы существенно изменяли борьбу за существование и естественный отбор. При этом использовались как результаты эволюционно-морфологических исследований, так и данные сравнительной зоопсихологии, эволюционной экологии и т. д. Выше уже шла речь о том, что С. А. Северцов (1941) впервые показал влияние онтогенетических и экологических факторов на перестройку движущих сил эволюции.

К проблеме изменяемости факторов и законов эволюции обратился гельминтолог А. А. Парамонов (1945). Путь к ее разработке он видел в создании частных филогенетик, основная задача которых состоит в изучении «эволюции форм отбора и форм адапциоморфозов в отдельных группах» (там же, с. 354). Парамонов пытался реконструировать процесс формирования факторов и причин эволюции в период возникновения жизни, приводил данные о специфических формах борьбы за существование и естественного отбора в преобразованиях простейших, нематод, кольцецов, членистоногих и позвоночных. Причиной «эволюции филогенезов» являются крупные ароморфозы, которые, будучи результатами естественного отбора,

в свою очередь изменяют формы его действия. В качестве таких ароморфозов Парамонов называл возникновение эукариотной клетки, появление многоклеточности, формирование сложной нервной системы, повышение активности и автономности организма, усовершенствование регуляции формообразования и т. д. Так, например, создание сложной нервной системы, повысившей активность организмов и обеспечивавшей поисковую деятельность, богатые и точные реакции на внешние раздражители, привело к активизации процессов борьбы за существование, к возрастанию роли избирательной элиминации и эффективности действия естественного отбора. Вслед за А. Н. Северцовым (1922) Парамонов оценивал появление «разумного способа поведения» как важнейшее событие в эволюции движущих сил эволюции. Отныне главная стратегия жизни заключалась в приспособлении без морфофизиологических изменений за счет координации поведения в соответствии с изменениями в экологической обстановке. Наиболее ярко преобразование форм отбора проявляется в эволюции приматов.

В оценке основной тенденции изменений движущих сил эволюции Парамонов был несколько противоречив. С одной стороны, он признавал постоянное усложнение форм борьбы за существование и естественного отбора, с другой — считал, что в процессе прогрессивной эволюции неуклонно снижалась роль отбора. В целом же Парамонов сделал значительный шаг в разработке проблемы эволюции движущих сил эволюции. Он показал, что по существу каждый крупный ароморфоз можно трактовать как появление нового фактора эволюции, существенно меняющего дальнейшее направление борьбы за существование и отбора (Парамонов, 1967).

В эти же годы В. И. Кремянским (1941), С. Н. Давиденковым (1947) и Г. А. Шмидтом (1948) были предложены интересные гипотезы о механизмах преобразования естественного отбора на заключительных этапах прогрессивной эволюции живого, в процессах антропосоциогенеза.

Принципиальные подходы к изучению проблемы «эволюции эволюции» были намечены также в трудах И. И. Шмальгаузен, хотя структурно и терминологически он стал выделять их со второй половины 1950-х гг., характеризуя как важнейшие в современной эволюционной теории (Шмальгаузен, 1968б; 1972; 1974 и др.). Он называл «эволюцию эволюции» проблемой «эволюции механизмов эволюции» и писал о нескольких основных тенденциях в этом процессе.

И. И. Шмальгаузен отмечал изменение роли отдельной мутации в эволюции и преобразование соотношений между мутагенезом и естественным отбором. По его мнению, на первых этапах эволюции у прокариотов каждая мутация вызывает фенотипические изменения (например в выборе потребляемых веществ и в составе метаболитов) и сразу же попадает под контроль отбора. Естественный отбор у этих групп выполняет главным образом элиминирующую функцию (Шмальгаузен, 1946а; б). Половой процесс и свободную панмиксию Шмальгаузен оценивал как новые факторы эволюции, которые резко повысили возможности рекомбинационной изменчивости популяции и создали ее сложную генетическую систему. Диплоидность, создание возможности накопления рецессивных аллелей, усовершенствование каналов передачи наследственной информации, развитие сложных гомеостатических механизмов онтогенеза — всё это обеспечивало накопление рецессивных мутаций и привело к созданию резерва наследственной изменчивости. Благодаря этому резерву возникла возможность быстрой адаптации популяции

к резко меняющимся условиям существования. Для ее реализации было важно становление и совершенствование систем, обеспечивающих вскрытие мобилизационного резерва. Используя работы о мутабельности как адаптивном признаке вида, Шмальгаузен неоднократно писал о важном явлении обезвреживания мутаций в процессе эволюции и о выработке наиболее оптимальной интенсивности мутагенеза. Развитие и совершенствование аппаратов доминирования существенно изменили роль мутационной изменчивости в эволюционном процессе. Она значительно возросла в том смысле, что мутации, ранее подвергавшиеся элиминации, сохранялись в популяции в гетерозиготном состоянии, перерабатываясь в генофонде популяции, проверяясь в различных генотипах и накапливаясь в виде нового фактора эволюции — мобилизационного резерва наследственной изменчивости. Отбор отныне использовал в качестве исходного материала для адаптивных преобразований не вновь возникавшие мутации, а мутации из генофонда популяции, уже прошедшие горнило естественного отбора и подвергшиеся известной доработке на оптимальную силу и широту проявления (Шмальгаузен, 1945а; б).

Значительный интерес представляют замечания Шмальгаузена о некоторых отличиях в требованиях к исходному генетическому материалу у различных таксонов (Шмальгаузен, 1946б; 1969). У сосудистых и цветковых растений, правда, очень редко, носители даже крупных мутаций оказываются вполне жизнеспособными. Поэтому крупные мутации, по мнению Шмальгаузена, могли быть основой для видообразования у микроорганизмов и растений. Иначе обстоит дело у большинства животных, особенно у высших — насекомых и позвоночных. Высокая степень сложности и целостности этих животных приводит к тому, что крупные мутации всегда резко снижают жизнеспособность и в гомозиготном состоянии немедленно элиминируются. Материалом для эволюции могли служить мутации, прошедшие вначале отбор на обезвреживание в разной генотипической среде и оказавшиеся в таких системах гетерозигот, где их фенотипическое проявление стало адаптивным.

И. И. Шмальгаузен справедливо подчеркивал, что в ходе эволюции происходило также изменение форм и механизмов индивидуальной приспособляемости; труднообратимые морфогенетические реакции дополнялись более легко- и быстрообратимыми функциональными реакциями, среди которых всё большее значение у высших животных приобретал разумный способ поведения (1938; 1946а). Усовершенствование индивидуальной приспособляемости повышало активность организма и привело к созданию широких адаптаций, позволяющих быстро завоевывать новые экологические зоны и овладевать ранее недоступными источниками питания. Реализуясь в различных актах жизнедеятельности (в поиске пищи и в борьбе за нее, в защите от хищников, в соревновании за самку, в охране потомства и т. д.), активность фенотипа повышалась как путем увеличения числа функций, так и их интенсификацией. Победа в борьбе за существование одерживалась, как правило, не столько благодаря уклонению от вредных факторов среды, сколько путем их активного преодоления.

Обсуждая вопрос о борьбе за существование как движущей силе естественного отбора, Шмальгаузен подчеркивал, что «борьба за существование прошла этапы своего возникновения и преобразования в процессе эволюции. Вместе с тем, конечно, должны были изменяться и формы естественного отбора» (Шмальгаузен, 1974, с. 6). Он показал, что в ходе прогрессивной эволюции изменялись соотношения

между различными формами элиминации, а также появлялись новые формы элиминации (Шмальгаузен, 1939а). Общая тотальная элиминация действует обычно только у примитивных групп, занимающих низшие звенья в цепях питания. С тотальной элиминацией, как правило, связаны малая выживаемость особей, незначительные их размеры, быстрая смена поколений (Шмальгаузен, 1939а; 1946а). В процессе арогенной эволюции элиминация приобретает более избирательный характер, а биотические факторы становятся ведущими. Появились и принципиально новые формы элиминации — семейно-стадная, при которой сохраняются наиболее защищенные кладки, происходит отбор различных средств защиты икры и потомства, развиваются сложные формы заботы о молодняке (инстинкты гнездоброения, насиживания, охраны, вскармливания и воспитания потомства). Важнейшими формами борьбы за существование у высших животных становятся «коллективное состязание» и «взаимопомощь» (Шмальгаузен, 1974).

Высокая активность организмов, будучи результатом действия отбора, сама способствует повышению его эффективности и ведет, несмотря на снижение интенсивности элиминации, к резкому ускорению темпов эволюции (Шмальгаузен, 1943; 1946а). В результате этих преобразований неуклонно возрастает роль отдельной особи в жизни и эволюции вида. «Естественный отбор имеет дело только с такими целостными особями, обладающими своей генетической структурой и имеющими за собой свой собственный путь индивидуального развития и свою глубоко индивидуальную историю жизни... Только всесторонняя оценка всех приобретенных разных свойств особи на протяжении всей ее жизни и даже после этого — в жизни ее потомства — является решающей в процессе естественного отбора...» (Шмальгаузен, 1968б, с. 181).

Наиболее эффективным функциональным приспособлением у высших животных оказался разумный способ поведения, при котором каждая конкретная реакция всё менее определяется генетической программой, представляя собой результат сложной условнорефлекторной деятельности, обучения и воспитания. При разумном способе поведения наследственной является лишь способность к целесообразной деятельности, которая реализуется в процессе длительного обучения и воспитания. Развивая идеи А. Н. Северцова (1922), Шмальгаузен не раз писал, что поведение разумного типа было одним из важнейших новых факторов эволюции млекопитающих.

И. И. Шмальгаузен отмечал ведущую роль в прогрессивной эволюции трофических связей (1972). Он заметил, что наиболее активные и крупные животные занимают обычно высшие звенья в цепях питания. При этом прямая элиминация хищниками или резкими колебаниями абиотических условий носит эпизодический характер, а ведущая роль в эволюции принадлежит внутривидовым отношениям. В результате организмы в верхних трофических звеньях отличаются высоким темпом эволюции, несмотря на крупные размеры тела, малочисленность популяций, малую плодовитость, длинный онтогенез и медленную смену поколений. Все эти изменения отдельных факторов эволюции самым непосредственным образом сказываются на изменении форм борьбы за существование и естественного отбора.

В работах И. И. Шмальгаузена неоднократно поднимался вопрос об эволюции самого естественного отбора. Если на первых этапах эволюции материалом для него служили отдельные мутации, то с появлением полового процесса и многоклеточной

организации индивида естественный отбор стал иметь «дело не с отдельными мутациями, а с интегральным выражением их комбинирования в виде оформившихся вполне жизнеспособных вариантов полиморфной популяции» (1968б, с. 180). Как важнейший шаг в «эволюции механизмов эволюции» рассматривал Шмальгаузен стабилизирующий отбор, который исторически возник позднее ведущего, так как действие его стало возможным только после появления гетерозиготности, мобилизационного резерва генетической изменчивости, способности к адаптивным модификациям, сложного онтогенеза. Главное направление отбора на наибольшую плодовитость и быструю смену поколений, по мнению Шмальгаузена, постепенно изменяется. Вместо него получает развитие индивидуальный отбор на наибольшую приспособляемость особи. Всё более возрастает роль группового отбора, который на первых этапах эволюции выполнял только элиминирующую и распределительную функции. Межгрупповое соревнование и групповой отбор начинают сказываться также на эволюции самих факторов эволюции. Наконец, Шмальгаузен высказал мысль, что изменение отдельных факторов эволюции в ходе арогенеза вело к оптимизации механизмов эволюции и к ее самоускорению у высших форм животных.

И. И. Шмальгаузен показал, что под действием стабилизирующего отбора шла постоянная перестройка наследственной базы, обеспечивающей стабильность онтогенеза (1938; 1946а), а также преобразование регуляторных механизмов морфогенеза и внутриорганизменных корреляций. В ходе прогрессивной эволюции возрастало взаимное приспособление органов, происходила координация изменений частей организма и шла аккумуляция корреляций общего значения. В теории стабилизирующего отбора Шмальгаузен сформулировал ряд генетико-эволюционных концепций: о мобилизационном резерве наследственной изменчивости и условиях его вскрытия, об адаптивной норме популяции, о целостности фенотипа как единице действия отбора. Для него генетическая гетерогенность популяции была не грузом, снижающим ее приспособленность, а фактором обеспечения эколого-эволюционной пластичности популяций.

В итоге Шмальгаузен пришел к важному заключению: в ходе прогрессивной эволюции происходит преобразование и появление качественно новых факторов эволюции, ведущее к оптимизации ее движущих сил и к увеличению ее темпов. В результате создания «целой градации регулирующих механизмов в особях, популяциях, видах, а также в целых биоценозах <...> процесс эволюции, начавшийся со случайных столкновений в хаосе молекулярных явлений при самых элементарных формах отбора, постепенно усложнялся, упорядочивался, совершенствовался и ускорялся» (Шмальгаузен, 1968б, с. 182). Именно появлением качественно новых «механизмов» эволюции Шмальгаузен объяснял смену доминирующих групп животных в периоды коренных преобразований фауны. Выполненный им анализ причин вытеснения примитивными млекопитающими мезозоя ранее доминирующих рептилий кажется ценным подходом к решению старого, но всё еще неясного вопроса о причинах «революционных» преобразований органического населения Земли (Шмальгаузен, 1946а; 1968б).

И. И. Шмальгаузен поставил вопрос и об особенностях эволюционного процесса в современных условиях, когда человеческая деятельность становится решающим фактором преобразования природы. В результате вмешательства человека происходит сознательное или произвольное уничтожение одних форм, как

и размножение и распространение других. Прямое и косвенное воздействие человека на природу приводит к замене природных биоценозов культурными и к коренным перестройкам биотических связей в сохраняющихся биоценозах. Это ведет к уничтожению популяций и целых видов, которые не могут приспособиться к создаваемым человеком условиям (Шмальгаузен, 1946а; 1969). При этом он отмечал изменение процессов индивидуального развития и проявления мутаций у растений и животных, выращенных в условиях культуры. И хотя процесс адаптации продолжается, писал Шмальгаузен, однако он определяется теперь главным образом обстановкой, созданной человеком. Происходит разрыв ранее установившихся биоценологических связей, возникает новый микроклимат, начинается изменение почв и т. п. Шмальгаузен был убежден, что при этом естественный отбор отнюдь не утратил своего значения. Даже в процессах селекции он продолжает свое действие наряду с искусственным отбором, приводя к созданию «локальных или региональных сортов, т. е. экологических форм, которые отличаются от природных экологических рас лишь привязанностью к искусственным биогеоценозам» (1969, с. 258). При этом естественный отбор может как тормозить, так и усиливать действие искусственного отбора. Игнорирование роли естественного отбора может привести к вырождению ценных сортов растений и высокопродуктивных пород животных. Лишь соблюдение биотехнических и агрономических приемов обеспечивает выведение и поддержание их на требуемом уровне.

Из приведенного материала видно, что в период создания СТЭ российские биологи-эволюционисты высказали ряд интересных, подкрепленных данными того времени, идей по проблеме «эволюции эволюции», которая в настоящее время исследуется на молекулярно-генетическом уровне. В 2004 г. в «Записках Национальной академии наук США» появилась статья молекулярных генетиков Д. Эрла и М. Дима «Способность к эволюции является селективным признаком» (Earl, Deem, 2004). Путем моделирования на компьютере эволюции протеинов авторы показали, как способность к эволюции (evolvability) может сама стать объектом естественного отбора, и доказали, что быстрые изменения среды ведут к отбору генетических систем, более способных к эволюции. Например, на уровне прокариот интенсивность мутабельности резко возрастает в изменяющейся среде, свидетельствуя о том, что скорость мутаций, закодированная на уровне генотипа, является адаптивным признаком. Авторы делают вывод: «Жизнь не только эволюционировала, но эволюционировала так, чтобы лучше эволюционировать, т. е. в тандеме эволюционировали и корреляции в структуре протеинов, и механизмы для их перестройки, а скорость способности к эволюции контролировалась отбором» (Ibid, p. 11536). Отбор на способность к эволюции у бактерии происходит благодаря генам-мутаторам, которые кодируют поврежденную версию ДНК-полимеразы, что ведет к росту мутировавших генов в 10–100 раз и к быстрому перемещению транспозонов. У высших организмов способность к эволюции возрастает благодаря рекомбинациям ДНК. В связи с этим появляется возможность предвидеть возможные изменения, которые необходимо учитывать при терапевтических воздействиях на патогены.

Рецепируя эту статью в разделе «Новости и комментарии» старейшего генетического журнала «Heredity», Г. Белл в заметке «Эволюция эволюции» заявил, что Эрл и Дим, впервые показав, что генетические системы способны эволюционировать

предсказуемым способом, «бросили вызов нашему изучению эволюции» (Bell, 2005, p. 1). К сожалению, Белл не знал, что этот вызов уже семью десятилетиями ранее бросил его соотечественник А. Ф. Шелл, предложивший сам термин «эволюция эволюции», а в «домолекулярную эру» эту проблему успешно разрабатывал И. И. Шмальгаузен, и полученные им результаты сохраняют актуальность и в наши дни.

8.9. Борьба за выживание

Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г., на которой была осуждена и запрещена генетика, грубо прервала процесс развития СТЭ в русскоязычном пространстве. Сугубо научным проблемам было придано огромное идеолого-политическое и даже геополитическое значение в условиях Холодной войны. Эти события уже более полувека привлекают внимание историков разных стран и породили огромное количество литературы. С конца 1940-х гг. историки США рассматривали эти события в контексте партийно-государственной политики СССР в послевоенное десятилетие (Death... 1949; Dobzhansky, 1949b; Cook, 1949; Joravsky, 1970; Graham, 1972). Из российских авторов эти события впервые монографически проанализировал Ж. А. Медведев (Medvedev, 1969), который, как и А. Е. Гайсинович (Gaissinovich, 1980), описывал их с точки зрения одной из групп, участвовавших в дебатах лысенкоистов и их оппонентов. Несмотря на различие подходов и у российских, и у американских авторов установилась традиция изображать картину в бело-черных красках. Академическое сообщество биологов, как правило, изображалось жертвой невежественных и аморальных лысенкоистов. Бестселлер перестройки, роман В. Дудинцева «Белые одежды», опубликованный в журнале «Новый мир» в 1988 г., способствуя утверждению образа оппонентов Лысенко как бескорыстных искателей истины, как и книга С. Э. Шноля «Герои и злодеи российской науки» (1997), содействовали укоренению этой традиции в образованных кругах России. В последующих изданиях С. Э. Шноль существенно изменил свою концепцию, признал, что ситуация была более сложной, и назвал книгу «Герои, злодеи и конформисты российской науки» (2001). Открытие архивов в 1990-х гг. создало новые возможности для изучения лысенкоизма и трагической судьбы СТЭ в СССР (Левина, 1995; Суд палача... 1999; Вавилов, 2003; Есаков, 2008 и др.). Эти работы позволили лучше понять события, которые можно интерпретировать и как борьбу внутри научного сообщества за международные стандарты исследований (Pringle, 2008). В то же время участники этих событий часто изображаются как конкуренты за покровительство властей, за влияние, за доминирование в профессиональной среде и в социальных сетях, за финансовые и материальные ресурсы, за создание «научных империй» (Krementsov, 1997).

Последние зарубежные дискуссии, как правило, концентрируются на рассмотрении лысенкоизма как мирового феномена в контексте Холодной войны и на анализе социально-политических факторов его появления и распространения не только в странах социалистического блока, но и в Италии, Франции, Японии (Krementsov, 2000; Höxtermann, 2000; Hoßfeld, Olsson, 2002; Schneider, 2003; Wolfe, 2010; Fujioka, 2010; de Jong-Lambert, 2012). Эти проблемы заняли центральное место на недавних симпозиумах по лысенкоизму в Нью-Йорке (2009), Вене (2012) и Токио (2012). Некоторые из материалов этих симпозиумов были опубликованы

в специальных выпусках журналов «The Journal for the History of Biology» (Cassata, 2012; Gordin, 2012; de Jong-Lambert, Kremetsov, 2012; Selya, 2012) и «Историко-биологических исследованиях» / «Studies in the History of Biology» (Edreva, 2013; Fujioka, 2013). В то же время в последние годы усилилась тенденция переоценивать трагедию в советской биологии, ведущая к реабилитации Т. Д. Лысенко и даже к противопоставлению его как подлинного ученого и патриота Н. И. Вавилову.

Попытка преодолеть нарратив «героев и злодеев» и проанализировать конфликт в широком социально-политическом контексте была предпринята нами в ряде работ (Колчинский, 1999; 2007а; 2012а и др.). Здесь отметим только те обстоятельства, которые так или иначе сказались на судьбе СТЭ.

В результате решений августовской сессии ВАСХНИЛ сотни биологов-эволюционистов — если не тысячи биологов — сторонников теории естественного отбора были лишены возможности вести свои прежние исследования. Уволили или отстранили от преподавания дарвинизма всех специалистов в области эволюционной теории, включая и авторов учебников по общей биологии, дарвинизму и истории эволюционных идей университетов, медицинских и сельскохозяйственных вузов — И. М. Полякова (1941), Л. Я. Бляхера (1944), А. А. Парамонова (1945), И. И. Шмальгаузен (1946б) и др. Их учебники были изъяты из библиотек университетов и вузов и уничтожены как антинаучные.

В соответствии с приказом Министерства высшего образования СССР от 23 августа 1948 г. № 1208 «О состоянии преподавания биологических дисциплин в университетах и о мерах по укреплению биологических факультетов квалифицированными кадрами биологов-мичуринцев» от работы в вузах был отстранен практически весь цвет биологов-эволюционистов страны «как проводивший активную борьбу против мичуринцев и мичуринского учения и не обеспечивший воспитания советской молодежи в духе передовой мичуринской биологии»²⁶.

Из Московского университета были уволены декан факультета, микробиолог и эволюционист С. Д. Юдинцев, заведующие кафедрами эволюционист И. И. Шмальгаузен, антрополог В. В. Бунак, эмбриолог и эволюционист М. М. Завадовский, физиолог растений Д. А. Сабинин, а также известные генетики и эволюционисты С. И. Алиханян, которого не спасла и покаянная речь в заключительный день сессии ВАСХНИЛ, Р. Л. Берг, З. И. Берман, А. Л. Зеликман, М. М. Камшилов, Р. Б. Хесин-Лурье, Н. И. Шапиро и др. Главный идеолог лысенкоизма И. И. Препент был назначен заведовать кафедрами дарвинизма в двух ведущих вузах страны — ЛГУ и МГУ, и возглавил в столичном университете еще и биолого-почвенный факультет, заменив на этом посту блестяще образованного любимца студентов и профессоров С. Д. Юдинцева.

Вместо генетика М. Е. Лобашева деканом биолого-почвенного факультета ЛГУ был назначен другой активный сторонник Т. Д. Лысенко — растениевод Н. В. Турбин, который возглавлял также кафедру генетики, отрицая при этом дискретность наследственности, законы Г. Менделя, хромосомную теорию наследственности Т. Г. Моргана и неodarвинизм А. Вейсмана, отстаивая наследование приобретаемых признаков и вегетативную гибридизацию. Именно борьба

²⁶ <http://www.alppp.ru/law/obrazovanie--nauka--kultura/nauka/18/prikaz-minvuza-sssr-ot-23-08-1948--1208.pdf>. Дата обращения — 30.01.2015.

с менделизмом, вейсманизмом и морганизмом и базирующейся на них СТЭ была провозглашена главной целью «советского творческого дарвинизма», т. е. «теоретические» представления Т. Д. Лысенко, сформулированные для него И. И. Презентом. Презент, окруживший себя на кафедре дарвинизма собранными со всей страны малограмотными «творцами мичуринской биологии» и подхалимами, устроил подлинный террор на факультетах, добившись, например, в ЛГУ увольнения своих основных противников — физиолога Э. Ш. Айрапетьянца, ихтиолога и эволюциониста Н. Л. Гербельского, генетика М. Е. Лобашёва, эколога Г. А. Новикова, протозоолога и генетика Ю. И. Полянского, эмбриолога и эволюциониста П. Г. Светлова и др. От работы со студентами и аспирантами был освобожден также будущий крупный эволюционист, ученик В. Н. Сукачёва, К. М. Завадский, а от заведования кафедрой зоологии — биометрик и эволюционист П. В. Терентьев. Часть уволенных не имела никакого отношения ни к СТЭ, ни к генетике. Презент воспользовался ситуацией для сведения личных счетов. Так, от должности директора Биологического института ЛГУ в Петергофе был освобожден физиолог растений С. В. Солдатенков.

Из Киевского университета был изгнан заведующий кафедрой дарвинизма и генетики С. М. Гершензон. Аналогичная картина наблюдалась по всей стране: из Горьковского университета был уволен генетик С. С. Четвериков, из Ереванского — эволюционный морфолог растений — А. Л. Тахтаджян, из Белорусского — гидробиолог Г. Г. Винберг, из Харьковского — зоолог-эволюционист Е. И. Лукин, из Саратовского — дарвинист и ботаник С. С. Хохлов. В том же месяце были изданы приказы об увольнениях десятков эволюционистов из сельскохозяйственных, зоотехнических и ветеринарных институтов. Аналогичные приказы были изданы по медицинским институтам.

За исключением ленинградца К. М. Завадского и москвичей З. И. Бермана и А. Л. Зеликмана, приглашенных со временем читать лекции в периферийных педагогических институтах Смоленска и Костромы (соответственно), никто из них никогда не возвращался к преподаванию эволюционной теории. Их места занимали лысенкоисты, чаще всего не имевшие ни малейшего представления ни об учении самого Ч. Дарвина, ни о его современном варианте — СТЭ.

Только осенью 1950 г. ученые биолого-почвенного факультета ЛГУ, поддержанные ректором А. А. Илюшиным, начали борьбу против Презента. Перипетии этой борьбы недавно подробно описаны мной с привлечением большого архивного материала (Колчинский, 2013). Отмечено, что к этому их побуждали его постоянные интриги, организованный им разгром ряда кафедр и превращение кафедры дарвинизма в кафедру антидарвинизма. Этому способствовало и пошатнувшееся положение Презента в окружении Лысенко, где постоянно шла ожесточенная «внутривидовая борьба» за близость к корифею агробиологии, а самое главное, набравшая обороты борьба с космополитизмом, где позиции Презента были уязвимы. Многие из его ближайшего окружения, в том числе его правая рука, заведующая лабораторией биологии развития животных В. В. Рольник, были «разоблачены» как космополиты и исключены из партии.

В марте 1951 г. Президиум Ученого совета ЛГУ принял постановление по результатам проверки кафедры дарвинизма, в котором отмечались серьезные упущения в научно-исследовательской работе, преподавании и подготовке научных

кадров, а также в подборе сотрудников²⁷. Вскоре произошла и смена декана на факультете. Его возглавил член-корреспондент АН Арм. ССР А. Л. Тахтаджян, который после августовской сессии ВАСХНИЛ был уволен из Ереванского университета, а впоследствии стал академиком АН СССР и крупнейшим ботаником и эволюционистом в мире. Противостояние И. И. Презента и ученых факультета резко обострилось. Презента уже обвиняли в двурушничестве, в антимарксизме, в троцкизме, в связях с Н. И. Бухариным и другими «врагами народа», в космополитизме, в попытках приписать себе главную роль в разработке мичуринской биологии, в высказываниях, порочащих В. И. Ленина и принижающих научное значение трудов И. В. Сталина, в восхвалении достижений зарубежных ученых и игнорировании отечественных, в развале работы кафедры, в очковтирательстве, в насаждении подхалимажа и зажиме критики, в семейственности, в бытовом разложении, в принуждении к сожительству студенток и аспиранток. Для любого другого даже одного из этих обвинений оказалось бы достаточно, чтобы по меньшей мере надолго поселиться в ГУЛАГе. Но Презент в ноябре 1951 г. был только уволен из университета, а затем исключен из партии. На его место был назначен К. М. Завадский, выполнивший после войны экспериментальные работы по борьбе за существование. Освободили Презента от работы и в МГУ, но там его сменил другой лысенкоист Ф. А. Дворянкин, и на кафедре дарвинизма по-прежнему остались исключительно сторонники «советского творческого дарвинизма».

Изгнание И. И. Презента из ЛГУ, шедшее в русле искоренения космополитизма, совпало с началом нового раунда борьбы с лысенкоизмом, который на этот раз инициировали ботаники. Директор Ботанического института (БИН) АН СССР П. А. Баранов в 1952 г. направил в Президиум АН СССР записку, в которой говорил о необходимости возобновить работы по полиплоидии и гетерозису со ссылками на работы американских генетиков и селекционеров по гибридной высокоурожайной кукурузе. На страницах «Ботанического журнала», редколлегию которого возглавлял академик В. Н. Сукачев, в 1952 г. впервые с августовской сессии ВАСХНИЛ прозвучала публичная критика воззрений Т. Д. Лысенко касательно проблем вида и видообразования. Однако лысенкоисты не собирались сдаваться и втягивали биологов всё в новые и новые дискуссии. От их нападков приходилось защищать практически каждый раздел эволюционной теории: будь то учение А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции, объявленное Лысенко «ненаучным», «идеалистическим» и «метафизическим», или морфолого-географический критерий вида В. Л. Комарова, учение о биосфере В. И. Вернадского, борьба за существование и даже теория естественного отбора. Резкую реакцию биологического сообщества вызвали измышления Лысенко о скачкообразном возникновении новых видов, превращении пены в кукурузу, пшеницы в рожь, ели в сосну, березы в ольху, а граба в лещину. Даже прежние сторонники Лысенко стали понимать абсурдность его построений. Санкционированная Сталиным публикация статьи Н. В. Турбина (1952) положила начало открытой критике лысенкоизма в печати.

К середине 1950-х гг. отдельные выступления против построений Лысенко и сторонников переросли во фронтальную борьбу всего научного сообщества, включая

²⁷ ПФА РАН. Ф. 1113. Неразобранная часть архива. Дело о деятельности К. М. Завадского в 1945–1967 гг. Л. 92–96.

руководство АН СССР, против лысенковщины в целом. Центром этой борьбы стал Ленинград, где в университете и в биологических учреждениях АН СССР работали самые активные противники лысенкоизма: П. А. Баранов, К. М. Завадский, В. С. Кирпичников, Е. М. Лавренко, Д. В. Лебедев, Д. Н. Насонов, Ю. М. Оленов, В. И. и Ю. И. Полянские, А. Л. Тахтаджян, Б. К. Шишкин, М. С. Яковлев и др. Эту борьбу возглавил академик В. Н. Сукачёв, ставший помимо прочего в 1955 г. главным редактором «Бюллетеня МОИП», который вместе с «Ботаническим журналом» был рупором противников лысенкоизма.

Роль программных документов в антилысенковской кампании сыграли две редакционные статьи в «Ботаническом журнале», написанные Д. В. Лебедевым — учеником репрессированного Г. Д. Карпеченко. Переводы одной из них на болгарский, чешский, словацкий, румынский и итальянский языки позволили интернационализировать новый этап борьбы с лысенковщиной, вовлекая в нее ученых из стран народной демократии и сторонников СССР на Западе (Некоторые... 1954). Вторая статья сыграла важную роль в консолидации не только биологов, но и всего научного сообщества СССР в противостоянии лысенковщине как символу уродливого порождения тоталитаризма в науке (Расширять... 1955).

Одновременно началась кампания за реабилитацию Н. И. Вавилова и других генетиков — жертв сталинского террора, а генетики и биохимики Б. Л. Астауров, Н. П. Дубинин, А. Н. Белозерский, Л. П. Бреславец, А. А. Прокофьева-Бельговская, В. А. Энгельгардт при поддержке президента АН СССР А. Н. Несмеянова, академиков И. В. Курчатова, М. А. Лаврентьева начали борьбу за возрождение генетики уже на молекулярном уровне.

С середины 1950-х гг. в борьбу против Лысенко вновь включился И. И. Шмальгаузен, который пытался использовать идеи кибернетики для объяснения эволюции. В результате были уточнены представления об эволюции как саморегулируемом процессе, намечены пути для изучения взаимодействия эволюции на разных уровнях организации жизни, раскрыты механизмы интеграции различных биологических систем, уточнены понятия о биогеоценозах как арене эволюционных преобразований, о механизмах эволюции экосистем и т. д. Эти оригинальные идеи, изложенные в разных статьях и выступлениях, были суммированы в посмертно вышедшей книге Шмальгаузена «Кибернетические вопросы биологии» (1968б) и использованы в другой, также посмертно изданной книге «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (1964б). В это время им также были подготовлены статьи по актуальнейшим проблемам эволюционной теории (приспособление, факторы прогрессивной эволюции, эволюции эволюции), опубликованные посмертно, часто в виде черновиков и набросков задуманных монографий (Шмальгаузен, 1966; 1972; 1974).

В отечественном научном сообществе росло понимание того, что монополия лысенковщины наносит непоправимый вред не только биологической науке, но и престижу страны. К середине 1950-х гг. на фоне бурного развития физических и химических наук в стране и за рубежом, впечатляющих успехов в генетике и молекулярной биологии в мире, открытий и экспериментальных исследований в ядерной физике, развертывания крупномасштабной космической программы (страна стояла на пороге запуска первого советского спутника), открытия структуры и понимания принципа репликации ДНК, хранения и передачи генетической

информации (двойная спираль Уотсона и Крика в 1953 г.) позиция Т. Д. Лысенко, его цепь пустопорожных громких обещаний успехов мичуринской биологии показывали всю бесплодность монополюльно развиваемого «направления», а самого Лысенко выводили в разряд одиозных фигур в науке.

В 1955 г. в Президиум ЦК КПСС было направлено так называемое «Письмо трехсот», подготовленное цитозологом В. Я. Александровым, библиографом Д. В. Лебедевым и генетиком Ю. М. Оленовым (см. подробнее: Захаров, Шумный, Жимулёв, Дубинина, 2005). Оно открывалось подписями членов-корреспондентов, директоров академических институтов П. А. Баранова и Д. Н. Насонова. В течение короткого времени к авторам письма присоединились более чем 300 ученых разных специальностей, в том числе крупнейшие математики, физики и химики, академики и члены-корреспонденты (Л. Д. Ландау, И. Е. Тамм, М. В. Келдыш, В. Л. Гинзбург, Я. Б. Зельдович, М. А. Лаврентьев, Г. С. Ландсберг, А. И. Алиханов, Г. Н. Флёрв, Ю. Б. Харитон, И. Л. Кнунянц, М. А. Леонтович, М. А. Арцимович, А. Н. Теренин, И. М. Виноградов, С. Л. Соболев, А. Н. Тихонов и др.). Наряду с генетиками и эволюционистами Б. Л. Астауровым, Р. Л. Берг, Н. П. Дубининым, К. М. Завадским, В. С. Кирпичниковым, А. Н. Лутковым, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, П. Г. Светловым, В. Н. Сукачёвым, А. П. Шенниковым, И. И. Шмальгаузенем его подписали палеонтологи, ботаники, зоологи (Б. К. Шишкин, А. Г. Вологдин, Ю. А. Орлов и др.).

В письме содержалось требование положить конец господству Лысенко в биологии. Тем самым дискуссия стала выходить за пределы биологической проблематики, приобретая характер политической оппозиции ученых, отстаивавших свободу научного творчества, свободу развития науки в противовес партийно-правительственному аппарату, выполнявшему волю первого секретаря ЦК КПСС Н. С. Хрущева, продолжавшего доверять рекомендациям Лысенко. После 1920-х гг. это был первый акт открытого массового неповиновения научного сообщества властям. Все подписавшиеся знали, что присоединяясь к коллективному письму, они нарушают неписанные, но всем хорошо известные правила взаимоотношений с властями, и все-таки шли на это, рискуя вызвать гнев властей и попасть в число неблагонадежных. Главное в задумке инициаторов письма заключалось в том, что власть будет вынуждена реагировать на него, понимая, что если крупнейшие деятели науки подписываются, зная о негативном отношении власти к коллективным письмам, значит, положение серьезное. «Телефонным правом» и «выкручиванием рук» поодиночке из этого положения было не выйти.

И власть уступила. Лысенко сняли с поста президента ВАСХНИЛ, но он остался личным советником Н. С. Хрущева по сельскому хозяйству и критиковать его по-прежнему было небезопасно. В АН СССР стали создаваться генетические лаборатории, в Новосибирске был организован Институт цитологии и генетики СО АН ССР, в ЛГУ сначала М. С. Навашин, а затем М. Е. Лобашёв стали читать лекции по генетике. В экспериментальных исследованиях по борьбе за существование и естественному отбору были получены новые данные о роли в эволюции перенаселения, разных форм конкуренции и естественного отбора (Завадский, 1954; 1957; Сукачёв, 1959; Зеликман, Гейнрих, 1959). Принципиально важные данные были выявлены при изучении возрастной структуры популяций высших растений и животных, на базе которых разрабатывались представления о популяциях у высших

растений (Работнов, 1960; Уранов, 1960) и об экологических механизмах микроэволюционных преобразований популяций животных (Шварц, 1959).

Но ничего не менялось в МГУ, а по всей стране эволюционную теорию преподавали лысенкоисты. В Московском университете кафедрой дарвинизма заведовал бывший журналист из лысенковского журнала «Семена и семеноводство» Ф. А. Дворянкин, окруженный кадрами, подобранными еще И. И. Презентом (Ф. М. Куперман, Н. В. Лебедев, В. А. Пронин, Н. М. Шапочка и др.), которые наводняли книжный рынок огромными тиражами бесчисленных многостраничных учебных пособий, хрестоматий и учебников по дарвинизму, написанных с позиций мичуринской биологии. В конце 1958 г. по прямому указанию Н. С. Хрущева была распущена редколлегия «Ботанического журнала», ставшая благодаря В. Н. Сукачёву, Е. М. Лавренко, П. А. Баранову, М. С. Яковлеву и Д. В. Лебедеву центром организованной борьбы с лысенкоизмом (см. подробнее: Колчинский, Конашев, 2003). Начались новые гонения на генетиков, с поста директора Института генетики и цитологии СО АН СССР сняли Н. П. Дубинина. Вошедший в раж Н. С. Хрущев грозил разогнать к «чертовой матери» АН СССР за провал на выборах сподвижников Лысенко.

В этих условиях дарвиновский юбилей 1959 г. отмечался официальными лицами как важное политическое мероприятие с целью продемонстрировать «достижения» лысенкоистов и предать анафеме зарубежных генетиков и биологов-эволюционистов, а также их советских последователей. В то же время немногие журналы («Бюллетень Московского общества испытателей природы», «Журнал общей биологии») старались напомнить научному сообществу о реальной ситуации в мировой биологии, где доминировали сторонники СТЭ, а лысенкоистские представления вызывали в лучшем случае лишь недоумение (Kolchinsky, 2014a).

В марте 1965 г. пленум ЦК КПСС провозгласил конец эры господства «мичуринской генетики» и «советского творческого дарвинизма». Однако опала Т. Д. Лысенко и восстановление в правах генетики не привели к быстрому оздоровлению ситуации. Его последователи продолжали возглавлять журналы, исследовательские институты, кафедры дарвинизма и общей биологии в университетах, сельскохозяйственных, медицинских и педагогических курсах, читая курсы лекций по эволюционной биологии в духе учебников «советского творческого дарвинизма», опубликованных Е. А. Веселовым (1960), Н. В. Лебедевым (1962), В. А. Алексеевым (1964) и др. Буквально накануне краха Т. Д. Лысенко для студентов биолого-почвенных факультетов университетов тиражом в 27 тысяч экземпляров был издан учебник Ф. А. Дворянкина (1964), впоследствии долгое время остававшегося профессором кафедры дарвинизма МГУ и готовившего новые поколения биологов в духе лысенкоизма. Возглавивший эту кафедру А. А. Парамонов был уже в преклонных годах и, пережив тяжелые времена после августовской сессии ВАСХНИЛ, не уволил никого из преподавателей кафедры, хотя они не имели необходимых знаний для преподавания современной эволюционной теории, приняв ее только на словах. В связи с этим специализация студентов на кафедре была прекращена и фактически в СССР не стало учебно-образовательного центра в области эволюционной теории. Еще раньше была закрыта кафедра дарвинизма в ЛГУ.

Ситуацию усложняло и то обстоятельство, что многие выдающиеся отечественные биологи-эволюционисты, испытавшие гонения после сессии ВАСХНИЛ,

ушли в другие сферы биологических исследований и не имели возможности, а иногда и не хотели возвращаться к проблемам, так резко сломавшим им жизнь. К тому же часть из них находилась в весьма преклонном возрасте, а других уже не было в живых. Тяжелым ударом для отечественных эволюционистов оказалась смерть в 1963 г. И. И. Шмальгаузена. Еще раньше ушли из жизни другие видные биологи-эволюционисты — П. А. Баранов, В. И. Полянский, А. П. Шенников. Вскоре за ними последовали Е. Н. Синская, В. Н. Сукачѳв, Н. Л. Гербильский, Г. Я. Бей-Биенко, З. И. Берман, А. Л. Зеликман, А. А. Парамонов, П. А. Терентьев, С. Я. Соколов, Б. С. Матвеев, М. Е. Лобашѳв. Вот как характеризовал сложившуюся ситуацию К. М. Завадский (который после смерти И. И. Шмальгаузена и В. Н. Сукачѳва фактически стал неформальным лидером российского сообщества биологов-эволюционистов) в одной из своих докладных записок о необходимых мерах по возрождению СТЭ в СССР. Отметив, что успехи советских ученых в 1920–1940-х гг. обеспечили им лидирующее положение в области эволюционной теории, Завадский констатировал: «...Последние четверть века исследования по теории эволюции очень сильно заторможены, или вовсе прекращены. Специалистов в этой области совсем не осталось... В десятках университетов, пед[агогических] институтов и других вузах этот предмет преподается не специалистами... Подготовка кадров по теории эволюции повсеместно прекратилась. Нет не только крупных научных центров, но даже ни одной научной лаборатории, специально занимающейся эволюционной теорией, и в системе АН СССР»²⁸.

Первоочередной задачей стала подготовка современной программы по теории эволюции для университетов, а также принципиальный критический анализ имеющихся учебных пособий, написанных на основе лысенкоистских представлений. И эту задачу взял на себя К. М. Завадский со своими единомышленниками — учениками И. И. Шмальгаузена А. Л. Зеликманом и З. И. Берманом. Совместно с З. И. Берманом Завадский подвел итоги многолетней борьбы с неоправданными претензиями лысенкоизма на звание дарвинизма в середине 1960-х гг. (Завадский, Берман, 1966). Проанализировав различные учебники по дарвинизму, они показали, что представления лысенковцев были причудливой смесью положений разных антидарвиновских концепций эволюции с натурфилософскими представлениями, бытовавшими в биологии до начала XIX в. Не менее важной задачей стало утверждение новой программы по дарвинизму для университетов, которую Завадский еще в середине 1950-х гг. представил на рассмотрение Министерству высшего и среднего образования. Но только после свержения Лысенко её послали на экспертную оценку в Отделение биологических наук, где она была одобрена и вскоре опубликована в ведущем биологическом журнале страны (Завадский, 1965).

В поясняющей части статьи, предвещающей программу, Завадский четко изложил свое видение задач возрождения эволюционной теории в СССР как дисциплины, связанной с огромным комплексом других отраслей биологии и являющейся неотъемлемой частью мировой эволюционной мысли. Он настаивал на необходимости подлинного синтеза в эволюционной теории, включавшего основные достижения отечественных и зарубежных архитекторов СТЭ, а также всех ценных фактов и обобщений из недарвиновских концепций эволюции. Им были высказаны

²⁸ Там же. Л. 115.

принципиально новые соображения о необходимости в дальней перспективе сосредоточиться в преподавании не на трудах Ч. Дарвина, как это было принято в большинстве учебников, а на достижениях современных биологов-эволюционистов, к которым причислялись создатели и сторонники СТЭ — Г. Ф. Гаузе, В. Грант, Ф. Г. Добржанский, Б. Ренш, С. А. Северцов, Дж. Г. Симпсон, Н. В. Тимофеев-Ресовский, К. Уоддингтон, С. Райт, Р. А. Фишер, Э. Б. Форд, Дж. Хаксли, Дж. Б. С. Холдейн, И. И. Шмальгаузен и др. Настаивал Завадский и на включении в новый курс проблемы организации живых систем, разрабатывавшейся В. И. Вернадским, В. Н. Беклемишевым, Л. Берталанфи, Е. М. Лавренко, Ю. Одумом, К. М. Хайловым, а также последних результатов изучения эволюции на молекулярном духе. Особенно важно изучать не только общие законы эволюции, «но и их своеобразие в зависимости от высоты организации, способов размножения, типа генетических систем и т. п.» (Завадский, 1965, с. 731). Были у него и сомнения в целесообразности сохранения термина «дарвинизм» для обозначения представлений о факторах микроэволюции и закономерностей макро- и мегаэволюции, поскольку нет единообразного определения термина «дарвинизм», под которым в нашей стране в те годы понимали совершенно разные учения, включая и натурфилософские построения Т. Д. Лысенко и его последователей.

Однако далеко не все считавшие себя дарвинистами могли согласиться с подобными трактовками задач эволюционной теории. Например, крупный историк эволюционной теории и палеонтолог Л. Ш. Давиташвили не мог принять, что синтетическая теория эволюции, созданная, по его мнению, преимущественно трудами западных ученых, является современным дарвинизмом (Давиташвили, 1966). Другие ученые (З. И. Берман и А. Л. Зеликман) не считали неodarвинизм А. Вейсмана и А. Р. Уоллеса важным этапом в развитии учения естественного отбора и не признавали научное значение мутационных концепций С. И. Коржинского, Г. де Фриза, концепции преадаптации Л. Кено, номогенеза Л. С. Берга, неокатастрофизма Д. Н. Соболева и О. Шиндевольфа и т. д. (Берман и др., 1966, с. 323).

Тем не менее удалось создать авторский коллектив для подготовки книги, посвященной современному состоянию эволюционной теории, где обязанности ответственных редакторов взяли на себя ботаник В. И. Полянский и его брат, лидер отечественных протозоологов Ю. И. Полянский (Берман и др., 1967). Эта книга была призвана помочь восстановлению СТЭ в СССР и рассказать о главных проблемах эволюции с позиций современной науки. Выпущенные еще до августовской сессии ВАСХНИЛ учебники А. А. Парамонова «Курс дарвинизма» (1945) и И. И. Шмальгаузена «Проблемы дарвинизма» (1946б), запрещенные и изъятые из библиотек, к середине 1960-х гг. стали библиографической редкостью. За прошедшие два десятилетия они неизбежно устарели, представляя допопуляционные и домолекулярно-генетические подходы. Их переработанные и дополненные учениками версии, изданные в конце 1960-х — начале 1970-х гг. (Шмальгаузен, 1969; Парамонов, 1982), принципиально не меняли ситуацию. Только в 1975 г. молодые эволюционисты А. В. Яблоков — ученик Н. В. Тимофеева-Ресовского и А. Г. Юсуфов — ученик К. М. Завадского подготовили учебник по эволюционной теории для университетов, по которому до сих пор студенты овладевают основами современных эволюционных представлений. Впоследствии было выпущено немало учебников по дарвинизму для педагогических институтов.

Вместе с тем явно не хватало оригинальной обобщающей книги, изначально подготовленной с позиций современного эволюционного синтеза. На первом этапе в какой-то мере ею стали коллективная монография «Современные проблемы эволюционной теории» (Берман и др., 1967), о которой уже говорилось выше, а также «Краткий очерк теории эволюции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Вышли книги и зарубежных биологов-эволюционистов П. Эрлиха и Р. Холма (1966), Э. Майра (1968), Ф. Шеппарда (1970) и др. Впоследствии были изданы также книги В. Гранта (1980), Л. Маргелис (1983), М. Кимуры (1985), но многие из этих работ уже трудно было отнести к СТЭ.

Отказ властей от официальной поддержки взглядов Т. Д. Лысенко позволил возобновить эволюционно-биологические исследования на должном научном уровне. Наряду с ранее сформировавшимися направлениями в изучении структуры вида, механизмов видообразования и закономерностей филогенеза в эти годы зарождались новейшие направления в изучении органической эволюции. Это было обусловлено фундаментальными открытиями в области молекулярной биологии, созданием эволюционной этологии, популяционной биологии и биогеоценологии, развитием кибернетического моделирования эволюционного процесса, разработанной концепции структурных уровней организации живого.

Были выполнены важные исследования, развившие далее представления о разных формах естественного отбора, показано, как в процессе стабилизирующего отбора происходит перестройка систем онтогенетических корреляций. В исследованиях Д. К. Беяева с сотрудниками (Беяев, Трут, 1964а; б) по domestikации пушных зверей (норки, лисицы) была открыта новая форма отбора — дестабилизирующий отбор.

В ходе масштабного изучения экологических механизмов микроэволюционных преобразований популяций животных были получены разнообразные данные о морфофизиологических различиях между подвидами и видами, обитающими в разных условиях (Шварц, 1959; 1980). Роль внутривидовых отношений в жизни и эволюции вида исследовалась в работах Завадского (1968). Трудями С. С. Шварца (1969) и К. Л. Паавера (1965; 1973) были заложены основы популяционной морфологии животных, что расширило возможности изучения микроэволюционного процесса у самых разных таксонов, включая и ископаемые группы.

Дальнейшее обоснование получила концепция о виде как универсальной форме существования живого и продолжилось изучение его особенностей у организмов с бесполом размножением (Шапошников, 1966; Полянский, 1976). Открытие И. С. Даревским (1974) партеногенеза у скальных ящериц показало, что даже у таких высокоорганизованных животных, как рептилии, может отсутствовать половое размножение и в то же время у них широко распространена отдаленная гибридизация как фактор видообразования. К настоящему времени число исследований по проблемам вида и видообразования, начиная от микроорганизмов и кончая антропоидами, достигло необозримой величины, и ведутся они самыми разнообразными методами (молекулярно-генетический, включая гибридизацию ДНК, биохимический, кариотипический, морфофизиологический, эколого-географический и др.). В связи с этим следует упомянуть работы А. Н. Белозерского и его сотрудников по геносистематике, Ю. И. Полянского по проблеме вида у простейших, Н. Н. Воронцова по эволюции кариотипа млекопитающих, Р. М. Викторовского по видообразованию у гольцов. Роль поведения

в эволюции также стала предметом разнообразных исследований. Выделились два основных направления изучения эволюционной роли поведения: генетико-эволюционное (Л. В. Крушинский, Л. З. Кайданов) и эколого-эволюционное (Е. Н. Панов).

Создание и дальнейшее развитие учения о микроэволюции позволило более обоснованно подойти к обсуждению проблем движущих сил и закономерностей макроэволюции. Был предложен ряд моделей, отражающих особенности движущих сил прогрессивной эволюции. А. В. Иванов (1968) детально исследовал становление многоклеточности как крупнейшего ароморфоза. Формулировка принципа гетеробатмии на материале эволюционной морфологии растений углубила и дополнила учение Северцова о модусах филэмбриогенеза (Тахтаджян, 1966). В работах А. Л. Тахтаджяна (1954; 1966), Н. Н. Воронцова (1963), Е. И. Лукина (1964) проблема филогенетических преобразований органов рассматривалась в тесной связи с проблемами темпов и направлений эволюционного процесса. На многочисленном материале по изучению эволюции членистоногих при переходе их к жизни на суше М. С. Гиляровым (1970) была вскрыта определенная направленность этого процесса, которая обуславливается уже сформировавшейся морфофизиологической организацией и жестко векторизованным действием естественного отбора. В связи с этим был выяснен рациональный смысл понятия «ортогенез».

Развитие молекулярной биологии дало возможность углубить знания о молекулярных механизмах возникновения мутаций и разработать точные методы измерения генетической изменчивости природных популяций. Много было сделано в плане эволюционно-биологического осмысления молекулярно-генетических процессов (А. С. Антонов, А. Н. Белозерский, С. Е. Бреслер, В. А. Гвоздев, С. М. Гершензон, Л. З. Кайданов, В. С. Кирпичников, Б. М. Медников, Ю. М. Оленов, В. А. Ратнер, С. Э. Шноль и др.). Заметно возрос интерес к изучению проблем эволюции экосистем и биосферы в целом.

Таким образом после почти 20-летнего перерыва в русскоязычном пространстве вновь появились оригинальные работы по современной эволюционной теории, но сообщества биологов-эволюционистов уже не существовало, хотя было немало ярких личностей, главным образом из числа немногих уцелевших эволюционистов 1920–1940-х гг., а также более молодых ученых (Н. Н. Воронцов, Н. В. Глотов, С. Г. Инге-Вечтомов, Л. И. Корочкин, В. А. Красилов, Б. М. Медников, С. В. Мейен, Л. П. Татаринев, А. М. Уголев, А. Г. Юсуфов, А. В. Яблоков и др.).

Предлагались и новые пути к синтезу знаний. Так, крупнейший физиолог А. М. Уголев, развивая концепцию универсальных функциональных блоков, предлагал рассматривать эволюцию живого как становление тропосферы, охватывающей все уровни организации жизни от молекулярно-генетического до биосферного (Уголев, 1985). За синтез номогенеза и СТЭ ратовал выдающийся палеоботаник С. В. Мейен (1974), а его коллега В. А. Красилов (1986) особое внимание уделял причинам этапности эволюции. В. А. Гвоздев вместе с Л. З. Кайдановым открыли адаптивную транспозицию мобильных генетических элементов под действием направленного отбора во многих поколениях (1986).

Но на лидирующее положение в современном эволюционном синтезе русскоязычным авторам уже не приходилось рассчитывать. Годы репрессий и борьбы с лысенковщиной не прошли бесследно. Надо было готовить новые поколения биологов-эволюционистов, что становилось всё труднее.

Год 175-летия со дня рождения Ч. Дарвина и 125-летия со времени публикации «Происхождения видов» проходил в условиях резких нападков на эволюционизм в целом и на СТЭ в особенности. Зародившийся в начале 1960-х гг. научный креационизм привлек на свою сторону десятки миллионов людей в США, а затем и в Западной Европе. В 1984 г. многие биологи утверждали, что недавние открытия в молекулярной биологии и палеонтологии не укладываются в рамки СТЭ. Проблемы эволюции вновь стали широко обсуждаться в популярных средствах массовой информации и в образованных кругах. В СССР в те годы стали популярны номогенез и неокатастрофизм. Критика дарвинизма и возрождение недарвиновских концепций стали своеобразными формами безопасного диссидентства. В отличие от прежних юбилеев власть в СССР на этот раз не вмешивалась в организацию торжеств, чтобы не подогревать оппозиционные настроения среди части научного сообщества.

В 1984 г. АН СССР и МГУ организовали большую Всесоюзную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена. Однако решения о подобной конференции в честь 125-летия со дня рождения Ч. Дарвина не было принято. И инициативу по их проведению взяли на себя ученые Эстонии, входившей тогда в состав СССР, и Ленинграда.

Жаркая дискуссия между сторонниками СТЭ и ее критиками, ведомыми талантливым палеоботаником С. В. Мейеном, состоялась в сентябре 1984 г. на Всесоюзной конференции по методологическим проблемам эволюционной теории, организованной Институтом зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР и Институтом философии АН СССР. Ее инициаторами были эстонские ученые: палеонтолог К. Л. Паавер и историк и философ науки Т. Я. Сутт. Им удалось собрать на спортивной базе Тартуского университета в Кяярику многих известных биологов-эволюционистов, зоологов, ботаников, генетиков, экологов, молекулярных биологов и палеонтологов, а также философов и историков науки, занимавшихся проблемами эволюции. Представителей старшего поколения (Е. И. Лукин, Ю. И. Полянский, Л. И. Хозацкий, А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов), вынесших на своих плечах десятилетия борьбы с лысенкоизмом, особенно тревожило, что в речах некоторых молодых приверженцев номогенеза звучали те же обвинения в адрес СТЭ, которые они не раз слышали из уст Т. Д. Лысенко, И. И. Презента и их подручных в адрес учения Ч. Дарвина. Споры закончились безрезультатно, каждая сторона осталась при своем мнении, считая себя победителем. Но симпатии редакции и оргкомитета явно были на стороне приверженцев СТЭ. В предисловии к тезисам говорилось: «...История развития дарвинизма блестяще подтвердила правильность его основных теоретических и методологических предпосылок» (Методологические... 1984, с. 5).

К тому же выводу пришли и участники другой Всесоюзной конференции, посвященной 125-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов». На ней был затронут широкий круг проблем от молекулярной эволюции до эволюции биосферы. Она состоялась в декабре 1984 г. в Ленинграде по инициативе Ленинградского отдела Института истории естествознания и техники АН СССР, поддержанной биолого-почвенным факультетом ЛГУ и многими биологическими учреждениями АН СССР. Председателем оргкомитета был старейший российский биолог-эволюционист, протозоолог Ю. И. Полянский, ученик В. М. Шимкевича и В. А. Догеля. Изгнанный в 1948 г. с поста ректора Ленинградского университета за борьбу против

Лысенко, Полянский как бы олицетворял связь нескольких поколений российских дарвинистов. В конференции участвовали почти все крупные российские биологи-эволюционисты (биохимики, генетики, физиологи животных и растений, морфологи, эмбриологи, ботаники, зоологи, антропологи и др.), а также философы и историки науки, в большинстве своем ученики К. М. Завадского. Участники конференции были единодушны в том, что теория естественного отбора, обогащенная новейшими достижениями в различных отраслях биологии, остается магистральной линией развития эволюционной теории (Дарвинизм... 1988).

Вскоре грянула перестройка. Идея реформирования общества с учетом данных биологии и экологии увлекла многих ярких биологов-эволюционистов, ушедших в политику и природоохранную деятельность (например Н. Н. Воронцова и А. В. Яблокова). Распад СССР и связанный с ним кризис науки негативно сказался на эволюционной теории, так как в течение многих лет не было ни финансовых средств, ни оборудования, чтобы вести исследования в этой области на должном уровне. Наиболее активная часть молодежи в самых перспективных областях биологии (молекулярная генетика, геномика, биоинформатика, биология развития и т. д.), как правило, стремилась эмигрировать и делала успешную карьеру за рубежом.

Так поступил и выпускник МГУ Е. В. Кунин, работавший до 1991 г. в академических учреждениях СССР, а в настоящее время — в Национальном центре биотехнологической информации в США. На английском языке он издал книгу «Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции» (Koonin, 2011), переведенную недавно на русский язык (Кунин, 2014). В ней содержится заявка на синтез современной молекулярной геномики и эволюционного учения, потребность в котором была очевидной. Во многих рецензиях отечественные авторы заявили даже о достижении желаемого третьего синтеза. За последние полвека подобные оценки не раз звучали и не только в русскоязычном пространстве. Тем не менее книга Кунина — шаг в правильном направлении.

Таким образом, история расширяющегося синтеза продолжается. Жаль, что русскоязычные авторы могут в нем полноценно участвовать, лишь оказавшись снова в эмиграции. Но это не их вина, а беда современной России.

Часть 4

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ МИРОВОЗЗРЕНИЕ
И ПОЛИТИЧЕСКАЯ ПРАКТИКА
В НЕМЕЦКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

Глава 9

**ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И СОЦИАЛ-ДАРВИНИЗМА
В ГЕРМАНИИ**

9.1. Становление Имперской биологии

Историю науки в немецкоязычном пространстве традиционно описывают с точки зрения влияния и даже доминирования политических, экономических и идеологических факторов, отмечая ее особенности в Германской империи, в Веймарской республике, Третьем рейхе, в ФРГ и ГДР. Но немецкоязычный мир науки в целом, и эволюционной биологии в частности, далеко выходил за пределы Германии. В него в первой половине XX в. входили Австрия, часть Швейцарии, некоторые страны Восточной Европы и Прибалтики, ставшие независимыми после Первой мировой войны, но сохранившие научные традиции и связи предыдущих десятилетий. Ученых этих стран объединял не только общий язык публикаций и общения, но сам этос научной деятельности, некое схожее мироощущение, самоидентификация, стиль взаимодействия с властями и обществом, тематика и методология исследований и т.д. Несмотря на всё национальное своеобразие в рамках немецкоязычного пространства доминировали общие нормы и ценности научных исследований.

Межгосударственные границы, как правило, не препятствовали свободному передвижению ученых, их трудов, идей. За время своей карьеры многие биологическо-эволюционисты работали в разных университетах немецкоязычного мира, проявлявшегося вовне как некое единое научное сообщество, в котором порой трудно определить, кем же был тот или иной ученый: немцем, австрийцем, швейцарцем. Если вспомнить модель благоприятных условий прогрессивной эволюции (С. Райта), то именно в немецкоязычном пространстве в анализируемый период, казалось бы, складывались все предпосылки для успешного и быстрого синтеза эволюционных воззрений. Десятки мощных научных центров в Германии, Австро-Венгрии, Швейцарии и Прибалтике не были изолированы, а активно обменивались учеными, идеями, методиками, трудами. Это создавало особенно благоприятные условия для развития разносторонних подходов к изучению эволюции и к синтезу полученных результатов. Но этим ожиданиям не было суждено сбыться по целому ряду причин, выявление которых и является задачей этой части книги.

Для целей нашего исследования важно подчеркнуть, что период кризиса дарвинизма не только совпал по времени с последними десятилетиями Германской и Австро-Венгерской империй, но и проходил здесь в наиболее жесткой форме, так как первооткрыватели законов Г. Менделя (Г. де Фриз, К. Э. Корренс, Э. фон Чермак-Зейзенегг) публиковали свои труды на немецком языке. Немецкоязычным был

и В. Иоганнсен — автор классических работ о неэффективности естественного отбора в чистых линиях. В период Веймарской республики в Германии доминировали антидарвиновские концепции эволюции, а эволюционный синтез здесь пришелся на время господства национал-социализма, что наложило некоторый отпечаток на содержание и пути эволюционного синтеза, а самое главное, на восприятие немецкого варианта СТЭ мировым научным сообществом.

Несмотря на преємственность в развитии научных сообществ кайзеровской Германии, Веймарской республики и национал-социалистической Германии годы их существования (1871–1918, 1919–1932 и 1933–1945 гг.) были самостоятельными периодами, в каждом из которых функционировала особая система взаимодействия науки, власти и идеологии, обладавшая определенной целостностью. В Германской империи совокупность социально-политических, экономических, технологических, культурных и интеллектуальных факторов оказалась исключительно благоприятной для инноваций в самой науке и для ее институционализации. В немецкой науке, включая биологию, было сделано много оригинальных открытий, получивших мировое признание. Из 16 нобелевских лауреатов в области физиологии и медицины, удостоенных этих наград в 1900–1914 гг., четверо были немцами (Э. А. фон Беринг, Р. Кох, П. Эрлих, А. Коссель), причем бактериолог Беринг и физик В. К. Рентген стали первыми лауреатами Нобелевских премий. Десятки немецких биологов, физиологов, врачей, химиков и физиков получили Нобелевские премии позднее за исследования, выполненные в Германской империи. Среди них химики и биохимики Ф. Габер, В. Г. Нернст, О. Ф. Мейергоф, Р. А. Зигмогди, Ф. Бергиус, К. Бош, О. Г. Варбург, эмбриолог Г. Шпеман, физиолог и фармаколог О. Лёви и др.

Вместе с тем Германия оказалась одной из первых стран, где был разрушен миф об ученых как служителях истины в белых одеждах, познающих мир, сидя в башне из слоновой кости. Германия, объединенная «кровью и железом» твердой рукой канцлера О. фон Бисмарка, в результате военных побед и политических хитростей, стремилась не только закрепить свое с боем завоеванное место в числе великих держав, но и стать доминирующей военно-политической и экономической силой в мире. Особую роль в реализации этих амбиций должна была играть немецкая наука, признанный лидер в мировом научном сообществе. Большинство престижных и важных научных журналов и справочников, включая реферативные, выходило в начале XX в. именно в Германии. Стремясь закрепить лидерство, учредители новых научных журналов в Германии всегда старались придать им международный статус. Немецкий язык был признанным языком общения ученых разных стран Европы, а труды немецких ученых считались эталонами точности и оригинальности теоретических обобщений во многих отраслях знания.

Обучение в Германии и подготовка первых научных работ под руководством немецких наставников в их лабораториях и университетах стали нормой для многих будущих ученых континентальной Европы, которые с первых шагов в науке усваивали нормы и ценности научного сообщества кайзеровской Германии. Ученые всех стран хотели учиться и работать в Германии или хотя бы посещать Германию, публиковать там свои труды, развивать контакты с немецкими коллегами. Немецкие университеты готовили выпускников, ориентированных на научные исследования. Общество кайзера Вильгельма и его институты предоставляли возможность заниматься наукой вне университетов, а в немецкой промышленности укрепилась

традиция поддерживать продуктивно работающие научно-исследовательские лаборатории. Особое влияние на мировоззрение немецких ученых оказывали философы, авторы многочисленных обширных систем, завороживших не одно поколение интеллектуалов в разных странах. В науке Германской империи шло преодоление классической немецкой философии и натурфилософии, где эмпирическому знанию была отведена подчиненная роль в соответствии с традициями романтизма, под которым применительно к Германии подразумевают не только особое течение в истории литературы, живописи, музыки, архитектуры, но и специфические направления в медицине, в естественных, гуманитарных и социально-политических науках, в философии и теологии. Все эти сферы духовной деятельности благодаря романтизму функционировали как единая идейная система с разнообразными внутренними связями между ее компонентами. Немецкий романтизм был универсален и энциклопедичен в своем специфическом единстве особенного и всеобщего, эмпирии и метафизики, факта и вымысла, истории и утопии, науки и искусства (Engelhardt, 1979). Ему на смену пришла эмпирически-аналитическая концепция знания, яркими представителями которого в биологии были М. И. Шлейден, Ю. Либих, Г. фон Гельмгольц, Р. Л. К. Вирхов, А. Ф. Л. Вейсман. Но на смену прежним спекулятивным философским системам шли неокантианство, феноменология, философия жизни, экзистенциализм, марксизм, психоанализ и др. интеллектуальные течения XX в., многие из которых в трансформированном виде затем были использованы в национал-социалистической идеологии. Витализм, национализм и империализм глубоко укоренились в биологическом сообществе еще в конце XIX в. благодаря трудам Э. Геккеля, Г. Дриша, Э. Даккэ, Я. фон Юксюля и др. Хождение имели и пантеистические труды вульгарных материалистов Л. Бюхнера, Я. Молешотта, К. Фогта.

Хотя в канун Первой мировой войны немецкую науку воспринимали (особенно сами немцы) как доминирующую и лучшую в мире, ее традиционные научные соперники — Британия и Франция — тоже были сильны, а рвущиеся вперед США быстро догоняли своих европейских конкурентов. Сильную конкуренцию составляла им и Россия, биология которой переживала быстрый институциональный рост в начале XX в. В условиях жесткой международной конкуренции закономерным явлением стали имперские нотки в трудах многих немецких эволюционистов и активная пропаганда достижений немецкой науки в других странах.

Становление имперской биологии началось через несколько лет после выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина и первых дискуссий о ней в немецкоязычном пространстве. Тогда под эгидой Пруссии шло объединение десятков немецких государств, в значительной степени различавшихся культурой, диалектами, обычаями и т. д. Предстояло выковать единую культуру из этих многообразных фрагментов. Для этого было недостаточно силой оружия связать людей в единое государство, надо было, чтобы его граждане осознали свою идентичность с его целями и задачами. Одним из путей для этого была выбрана предложенная ранее идея единой культурной и даже биологической истории древних германцев, родина которых находилась где-то в Центральной или Юго-Восточной Азии. Активным пропагандистом этой идеи стали биолог-эволюционист Э. Геккель и его многочисленные поклонники.

Большой популярностью продолжали пользоваться ценности немецкой классической философии: национализм, патриотизм и прославление сословно-иерархи-

ческой Пруссии как рационального воплощения абсолютного объективного духа. Из тех же ценностей исходили и новые варианты философии психологизма и иррационализма. Властителями дум немецких интеллектуалов становились создатели философии жизни (В. Дильтей и Г. Зиммель), феноменологии (Г. Гуссерль), физиологического психологизма (В. Вундт), экзистенциализма (М. Хайдеггер и К. Ясперс) и др. Многие из их трудов в какой-то мере стали интеллектуальными предтечами национал-социализма. Так, накануне войны был опубликован первый вариант труда О. Шпенглера о кризисе цивилизации XIX в. Предсказывая гибель европейской культуры и приход века империализма, грубой силы и примитивных форм политики, Шпенглер считал, что у Германии нет другого выбора, кроме как твердо выстоять (т. е. стать на путь консерватизма) или погибнуть. В возвращении к прусским традициям в управлении государством и организации общества он видел возможность остановить наступление массовой культуры (Spengler, 1911).

Германская империя славилась и многими институциональными нововведениями в науке, вызвавшими подражания во всем мире: разделение образования и научной работы, создание научных учреждений, финансируемых частной промышленностью и государством и т. д. Два явления — инновация и адаптация — подчеркивали контраст между преимуществом в науке и отсутствием таковой в политике при смене режимов, когда ученые и научные учреждения скорее изменялись под влиянием кризисной ситуации, чем сама наука. Среди историков, изучавших науку Веймарской республики, очень популярен был тезис П. Формана о том, что ее культурная и интеллектуальная среда, чуждая принципу причинности, способствовала созданию в первой трети XX в. квантовой механики, построенной на акаузальных механизмах (Forman, 1971). Эта идея не давала покоя целому поколению историков науки. Многочисленные труды, посвященные экономическим, политическим и институциональным особенностям Веймарской республики, подтвердили предположение, что они удивительным образом благоприятствовали нововведениям в науке. Анализ этих особенностей в Германской империи оказался столь же важен для понимания лидирующего положения немецкой науки в большинстве отраслей знания и техники накануне Первой мировой войны.

В те годы Германия была не просто одним из великих государств, а ведущей индустриальной державой с новейшими технологиями. Динамичным развитием и экономической мощью она в значительной степени была обязана плодотворному взаимодействию немецкой университетской системы (где исследовательский талант впервые стал основным критерием при подборе профессорско-преподавательского состава в высшей школе) со штатами новых промышленных исследовательских лабораторий в наукоемких областях производства, особенно в электротехнической и химической промышленности. В академическом сообществе это был период господства идеологии «мандаринов»: ученых, разделявших ценности идеалистического гуманитарного образования и рассматривавших государство в качестве их гаранта (Ringer, 1969).

Центральными элементами этой идеологии в области естественных наук были: предпочтение крупных проблем, требовавших интегрального или синтетического решения; приверженность фундаментальным исследованиям и негативное отношение к прикладным; скептическое отношение к узкой специализации; поддержка классического образования; подчеркнутая беспартийность и бескорыстное

служению кайзеру, отечеству, народу. Для «мандаринов» было характерно стремление выступать от имени всего народа в целом. На самом же деле политическая и идеологическая мотивировка многих научных споров и столкновений в научном сообществе была очевидно иной. Общественно-политическим воззрениям в профессорской среде придавали огромное значение, и носители чуждых ей ценностей не могли рассчитывать на карьеру.

В кадровой политике прусского Министерства проблем духовного образования и медицины господствовала так называемая система Ф. Альтхоффа, которая строилась на сочетании бюрократического централизма и умеренной модернизации в соответствии с «духом времени» вместе с избирательным покровительством и «идеологически правильными» назначениями. Особенно сильно контроль над политическими воззрениями ученых осуществлялся в святой святых «мандаринской» интеллигенции — «науках о духе», где господствовало консервативно-монархическое большинство, зорко следившее за малейшими проблесками инакомыслия и воспринимавшее их как покушение на свою монополию. Замеченным в «левизне» путь к профессорской кафедре в кайзеровской Германии был закрыт навсегда, даже если в зрелом возрасте претенденты демонстрировали эволюцию взглядов в сторону консерватизма.

Эта идеология неизбежно вступала в противоречие с новым «исследовательским императивом» германских университетов, где со времен В. фон Гумбольдта и Ю. Ф. фон Либиха университетское обучение всё теснее связывалось с оригинальными научными разработками (Harwood, 2000), что делало немецкие университеты и клиническую медицину образцом для всего остального мира. К началу XX в. всё труднее стало совмещать нужды промышленности и требования квалифицированного обучения, возложенные на университетских ученых. Ученые, преподаватели, промышленники и государственные служащие начали говорить о необходимости создавать научные учреждения нового типа: независимые от университетов и, соответственно, от преподавательских обязательств, а также неподотчетные правительствам отдельных немецких земель, которые оказывали финансовую поддержку университетским структурам, и финансируемые частной промышленностью и государством. Создание научно-исследовательских институтов нового типа шло под лозунгом «союз науки и капитала под эгидой государственных чиновников» (Forschung... 1990, S. 366).

Для биологии особое значение имело Общество кайзера Вильгельма (Kaiser Wilgelm Gesellschaft, KWG; далее — КВГ) основанное в 1911 г. в самый разгар кризиса эволюционной теории (Brocke, 1990). Причины возникновения его институтов коренились как в самой биологии, так и в политической ситуации в стране. Резкий рост численности слушателей в университетах сопровождался увеличением учебной нагрузки профессорско-преподавательского корпуса, что неизбежно наносило ущерб научной работе. Вследствие усиливающейся тенденции биологии к дифференциации и интеграции появлялись всё новые и новые отрасли, достижения которых с большим опозданием находили отражение в учебных программах. Сами преподаватели не могли заниматься экспериментальной работой, так как выделяемые университетам средства шли, прежде всего, не на научные исследования, а на совершенствование преподавания. В число же причин социально-политического характера входила нарастающая зависимость современной индустрии от новых

технологий, в том числе и возникающих при помощи биологов. Немалую роль играли государственные интересы, связанные с претензиями Германии на культурное лидерство в мире и ее активное участие в борьбе за экономический и политический передел мира, обострившейся в начале XX столетия между США, Японией, Германией, Англией, Францией, Италией, Россией и Австро-Венгрией. Поэтому государство всё активнее участвовало в финансировании науки. К началу Первой мировой войны доля государственных средств в бюджете всех академий наук, ранее финансировавшихся в частном порядке, значительно увеличилась, достигая порою 50%.

Институциональным новообразованием кайзеровской Германии были частные исследовательские учреждения и специализированные высшие школы, в том числе и Сельскохозяйственная. Все они были различным образом связаны с промышленниками, которые выступали в роли их основателей, владельцев и потребителей научного продукта. Здесь идеология «мандаринов» с их негативным отношением к прикладным исследованиям не могла укорениться. Университетская система также быстро менялась, всё дальше уходя от гумбольдтовского идеала (Vruch, 1997). Немалое значение имели изменения в среднем образовании, стремительно росло число реальных училищ, благодаря которым среди студентов увеличивалось количество детей промышленников и торговцев. В итоге резко упала ценность классического образования. Среди профессоров постепенно всё больше становилось выходцев из слоев общества, не испытывавших презрения или враждебности к индустриализации и модернизации. Так возникли два различных источника пополнения научной интеллигенции, что неизбежно вело к столкновению в научном сообществе технократов (экспертов, прагматиков, модернизаторов) с приверженцами классического образования и классического облика ученого («мандаринами») (Weber, 1925, S. 737).

Когда пишут об «имперской науке», обычно имеют в виду науку эпохи Германской империи. Однако немецкая наука была имперской и в другом значении, способствуя расцвету самой империи. Более того, она всё быстрее превращалась в империалистическую науку с доминированием научных учреждений и научных исследований в метрополии и со стремлением расширить немецкое научное влияние, добиться господства в мировом сообществе ученых. Внутри страны это означало подавление политических движений и убеждений, которые угрожали status quo. В академических кругах был распространен антисемитизм, что не раз приводило к скандалам при замещении профессорских должностей и к конфликтам среди ученых. Знаменитый социолог культуры М. Вебер не смог простить своим коллегам, также выдающимся философам, неокантианцам Г. Риккерт и В. Виндельбанду отклонение по расовым соображениям кандидатуры Г. Зиммеля при конкурсе на занятие в 1908 г. кафедры философии в Гейдельбергском университете (Ringer, 1969, S. 137).

С объединением Германии и последовавшей вскоре экономической депрессией наметился устойчивый вектор движения всей Германии от либерализма к расистскому, консервативному пониманию немецкой нации, к росту антисемитских настроений в профессорской среде. Все пороки бурного развития капитализма (разрушение прежнего образа жизни, стремительная урбанизация, связанная с ростом социального напряжения из-за беспощадной эксплуатации рабочих, массовой безработицы, преступности, проституции, профессиональных заболеваний,

производственных травм) приписывали якобы исповедуемым евреями материализму и механицизму. Только в период 1873–1914 гг. в Германии было опубликовано не менее пятисот публикаций по «еврейскому вопросу», в которых «немецкий идеализм» защищали от «еврейского материализма» (Wehler, 1985, p. 106).

Отрицание ценностей либерализма сопровождалось широким распространением в научном сообществе идей антипозитивизма, антиредукционизма, потерей веры в прогресс и будущее процветание человечества. На грани веков менялся общественный менталитет и формировалась идеология консерватизма, национализма, расизма и антисциентизма (Mosse, 1964; 1980; *The Culture...* 1988). Биологи Германии не только внесли свой особый вклад в формирование имперской науки, но одними из первых среди естествоиспытателей встали на путь всесторонней идеологизации своих исследований. Они были уверены, что Германская империя должна стать сильнее, а ее население физически и интеллектуально здоровее благодаря развитию биологии и медицины. По их мнению, биология должна была быть полезна также в социальном и этическом аспектах, способствуя выработке научно обоснованных форм правления и взаимодействия между различными социальными слоями. Для них Германия обладала не только политической и военной мощью, но и воплощала в себе высшую этическую ценность человечества.

Хотя большинство биологов продолжали верить, что стоят над политикой, реально они играли на руку интересам правящих кругов, добываясь от них не столько внедрения в жизнь своих возвышенных этико-политических идеалов, сколько прозаичного признания, а в итоге и увеличения финансирования своих исследований. Примером этого служат практически все отрасли биологии, охватывающей все уровни организации живого, от клетки до экосистемы.

В целом биология Германии уже в кайзеровский период наглядно продемонстрировала развитие науки в сложном социально-культурном контексте, где когнитивные факторы, традиции и нормы научного сообщества в значительной степени были подвержены разного рода экстерналистским влияниям. В свою очередь, биологические концепции прямо воздействовали на политику, идеологию и даже экономику (Bayertz, 1983). Влияние биологии ощущалось во всех важнейших сферах жизни имперской Германии и прежде всего в здравоохранении, образовании и в определении геополитики.

Как убедительно показал П. Вейндлинг, клеточная теория оказала огромное влияние на развитие имперской идеологии, приведя к созданию концепции «социального организма» (Weindling, 1991). Создатель теории клеточной патологии Р.Л.К. Вирхов в 1858–1861 гг. сформулировал представления об автономности клеток и тканей, о подчиненности интересов клетки организму, об организме как «государстве клеток», о необходимости жесткой борьбы государства с элементами, угрожающими его целостности. К этим выводам его толкал, прежде всего, опыт патологоанатома, который принимал иррадиацию тканевых воспалений за массовые деления вначале отдельных пораженных клеток (Virchow, 1858). В организме он выделял ткани, органы, ответственные за функции производства, обмена, транспортирования, обучения, управления и т.д. Специализация клеток для него была аналогом разделения труда, залога экономического роста и процветания страны. И в этом его взгляды в значительной степени совпадали с представлениями Г. Спенсера.

По своим политическим убеждениям Р. Л. К. Вирхов был либералом. Активный участник буржуазно-демократической революции 1848 г., один из лидеров Партии свободомыслящих и депутат Прусского ландтага и Имперского рейхстага, Вирхов в первый период своей политической карьеры был активным сторонником социальных реформ с целью улучшения положения населения. На базе эпидемиологических данных он указывал на значение социальных факторов в распространении многих болезней и выступал за проведение масштабных санитарно-гигиенических мероприятий. Взгляд на индивида как на «государство клеток» Вирхов рассматривал как составную часть общей социальной теории либерализма, построенной им с учетом новейших достижений биологии. После франко-прусской войны (1870–1871) и особенно после Парижской коммуны политические воззрения Вирхова резко эволюционировали в сторону правого консерватизма и клерикализма, обоснованных им снова с позиций биологии. Подобная интерпретация им своих работ оказалась в центре внимания критиков как справа, так и слева, став символом использования биологии в политических целях.

С позиций либерализма сходные идеи развивал также немецкий цитолог О. фон Гертвиг, который доказывал, что биология является частью гуманитарных и социальных наук. Он был убежден в необходимости использовать биологическое знание для усовершенствования и рационализации общества. При этом Гертвиг старался влиять на политическую жизнь общества, популяризируя свои взгляды и излагая научные теории в терминах, знакомых для широкой публики. Клетку он называл «маленькой мастерской», нервные клетки «аристократами», животное — «социальным союзом», гистогенез излагал с точки зрения теории разделения труда, «реформу» в клеточной теории оценивал как изменение конституции (Hertwig, 1879).

Позднее О. фон Гертвиг говорил о кооперации в мире животных, подчеркивая значимость социальной организованности в мире животных и растений, о преимуществах взаимопомощи в борьбе за существование и т. д. (Hertwig, 1883). В конечном счете он предпринял попытку сформулировать концепцию государства в терминах биологии, которая, по его убеждению, должна занимать центральное место в содружестве наук (*Gemeinschaft der Wissenschaft*). Будучи ректором Берлинского университета, Гертвиг не раз подчеркивал, что не только государство, но и наука с техникой должны развиваться путем увеличения дифференциации и централизации, позволяющим с максимальной степенью реализовать потенциал человечества (Hertwig, 1899). Оптимальное сочетание этих двух противоположных тенденций в развитии общества, по его мнению, позволило бы преодолеть социальные противоречия.

Исследования немецких ученых отличались исключительной тщательностью, скрупулезностью и точностью в описаниях и наблюдениях. Труды И. Мюллера, Р. Л. К. Вирхова, Г. Г. Бронна, И.-В. фон Гёте, К. Гегенбаура, Р. А. фон Кёлликера и др. закладывали основы современной эмбриологии, сравнительной морфологии и анатомии, палеонтологии и т. д. Изучение процессов эмбриогенеза свидетельствовало о целенаправленном характере развития и его запрограммированности. Вот почему многие крупнейшие представители немецкой биологии (Г. Г. Бронн, Р. А. фон Кёлликер, А. Виганд, В. Г. Вааген и др.) тяготели к телеологии и даже витализму или по меньшей мере к признанию примата целого над частями.

Важный этап в развитии принципа холизма связан с экспериментальными исследованиями эмбриогенеза морского ежа Г. Дришем, опровергшими в 1890-х гг. универсальность мозаичной теории индивидуального развития В. Ру и доказавшими формирование единого целого организма из соединения многих дифференцирующихся независимо друг от друга зачатков. В результате Дриш предположил существование специального фактора — энтелехии, определяющего развитие целостного организма, и сформулировал тезис о том, что проспективное значение элемента есть функция его положения в целом. Из эмбриологических экспериментов Дриш делал виталистические выводы. На рубеже двух веков он прочитал курс лекций «Наука и философия», в которых доказывал необходимость введения в науку категории цели как основополагающего принципа познания, соответствовавшего философии И. Канта (Driesch, 1905).

Принципы холизма многие биологи были склонны переносить на общество. Как в биологии функцию каждого органа рассматривали с точки зрения его полезности для организма, так и любая общественная структура, включая науку, по мнению многих биологов, была полезной только в той мере, в какой она служила интересам общества, государства, нации. Они подчеркивали, что сумма всегда обладает большей мощностью по сравнению с составляющими ее единицами. Так, эмбриология, морфология и физиология давали, казалось, базу для правильной организации общественной жизни. Поэтому представители этих наук были искренне убеждены в решающей роли биологии в рациональном обустройстве государства (Biologismus... 1973).

Понимание государства как организма оказало в дальнейшем прямое воздействие на формирование принципов вождизма, фюрерства (Führerprinzip) и «подчинения части целому» во всех сферах общества. Воздействие холизма не ограничилось только областью политики, но также сказывалось на «биологической теории музыки» и других областях искусства. Другой сферой его приложения стало право, где (в отличие от англо-американского либерализма) приоритет отдавался государственным институтам, а не правам личности. Это более соответствовало и традициям российской биологии.

9.2. Первая реакция на труды Ч. Дарвина в Германии и перевод Г. Бронна

В такой интеллектуальной атмосфере шло восприятие и развитие идей дарвинизма в Германии, в котором выделяют несколько этапов, обусловленных ее социально-политическим и экономическим развитием (Bayertz, 1998). Вначале к нему тяготели отдельные представители либеральных кругов, видя в нем орудие борьбы с остатками феодализма (немецкий врач, естествоиспытатель и философ Л. Бюхнер, швейцарский зоолог А. Ланге и ранний Э. Геккель). Затем дарвинистская риторика пришлась по вкусу части марксистов, которые в дарвинизме вслед за К. Марксом стали усматривать естественнонаучное обоснование своей социальной программы. Фактически социал-дарвинизм и марксизм описывали два разных пути решения проблемы совершенствования общества (биологическими или социальными способами), чем и объясняется острота их противостояния. В конце 1870-х гг. начинается широкое распространение социал-дарвинизма, естественнонаучное обо-

снование которого опять же дал Геккель и его сторонники О. Аммон и А. Тилле. Социал-дарвинизм становится ключом для объяснения социальной структуры общества в трудах немецких и австрийских экономистов и социологов Л. Гумпловича, Г. Раценхофера, А. Э. Ф. Шэффле. В итоге возникла расовая гигиена, основатели которой (социологи с базовым медицинским образованием В. Шальмайер, А. Плётц, Л. Вольтман) еще до Первой мировой войны провели институционализацию своей отрасли знания как новой биомедицинской прикладной науки, создали общества, печатные органы и заняли определенную нишу в биологическом сообществе.

С «Происхождением видов» немецкая научная общественность познакомилась благодаря переводу эмбриолога и палеонтолога Г. Г. Бронна, который принадлежал к когорте великих немецких естествоиспытателей (И. Мюллер, Р. Л. К. Вирхов, К. Гегенбауэр, Р. А. фон Кёлликер, О. фон Гертвиг и др.). Они были против любых теоретических выводов, чуждых «строгой методике и упорной эмпирической работе», и считали, что «натурфилософия всё более и более дискредитировала себя» (Гертвиг, 1910, с. 21). Предметная область их научных исследований в значительной степени предопределяла и эволюционные взгляды. Изучение процессов эмбриогенеза свидетельствовало не только о целенаправленном характере развития и его запрограммированности, но и о резких преобразованиях в ходе онтогенеза. О скачкообразном переходе от одной таксономической единицы к другой говорили данные морфологии и палеонтологии.

Вот почему крупнейшие представители экспериментальной и описательной биологии в немецкоязычном пространстве, включая Г. Г. Бронна, явно тяготели к недарвиновским трактовкам эволюции. По существу, они исходили из той же традиции, что и Ж. Л. Агассис, пытавшийся совместить идеализм и эмпиризм. Однако теологическая аргументация последнего для них была неприемлема. Основу их телеологических рассуждений составляли эмпирические данные. Кроме того, среди немецких исследователей не получило широкого распространения представление о глобальных катастрофах. Так, Бронн еще в 1840-х гг. пытался опровергнуть гипотезу о всеобщих тотальных вымираниях организмов и следовавших за ними повторных актах их создания. По сути дела, его труды стали важной вехой в переходе от креационистского катастрофизма к телеологическому трансформизму и эволюционизму с признанием ведущего значения сальтационных преобразований.

Идеи, разрабатываемые Г. Г. Бронном, достаточно содержательно освещены в литературе, в том числе и отечественной (Филипченко, 1923; Давиташвили, 1948; Райков, 1965; Канаев, 1966; Hull, 1973; Bowler, 1976). Все эти работы так или иначе объединены признанием того обстоятельства, что от антиэволюционизма Бронна до подлинно эволюционной концепции был всего лишь один шаг, который он так и не сумел сделать. Вместе с тем его концепцию о постоянном творении целых групп организмов не рассматривали под углом ее отличия от катастрофизма и креационизма. Такой анализ представляется полезным, так как без него трудно понять, как «не порывая с креационизмом, Бронн близко подошел к идеям трансмутации видов» и почему «на примере Г. Бронна можно видеть назревающий кризис катастрофизма и мультикреационизма» (Степанов, 1988, с. 38). Следует отметить, что интерес к воззрениям Бронна никогда не утихал, но оживился скорее в наши дни в связи с вопросом восприятия идей Дарвина в Европе (Gliboff, 2007, 2008; Charles... 2009; Engels, 2011) и особенно воздействия его перевода «Происхождения видов»

на судьбы эволюционной теории как в немецко-, так и в русскоязычном пространствах (Kolchinsky, 2011).

Основным источником для характеристики теоретических воззрений Г. Г. Бронна служат «Исследования законов развития органического мира во время образования поверхности Земли» (Bronn, 1858). Данная работа является отчасти переработанным и дополненным откликом на конкурс, объявленный Французской академией наук, поставившей перед соискателями вопросы о том, каковы законы расположения ископаемых организмов в различных седиментарных слоях, каков характер их появления и исчезновения — последовательный или одновременный, какое отношение существует между современным состоянием органического мира и его прежними состояниями. Первоначальный вариант работы Бронна, победившей на конкурсе 1857 г., был опубликован на французском языке только в 1861 г. К этому времени уже была переведена на английский язык заключительная глава его книги, суммирующая ее содержание (Bronn, 1859). Таким образом, она была доступна научной общественности разных стран.

Сам факт премирования этого труда Французской академией наук, со времени знаменитого спора Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера настроенной резко отрицательно к идеям трансформации видов, говорит о том, что Бронн в своем труде не развивал эволюционные идеи. Его концепцию можно свести к нескольким утверждениям. Предположение Ж.-Б. Ламарка, Э. Жоффруа Сент-Илера и их сторонников о возможности преобразования одних видов в другие отвергалось им как несостоятельное. Эту оценку он высказал уже в «Руководстве по истории природы», трехтомном популярном издании, вышедшем в 1841–1843 гг. Бронн полагал, что какие бы причины, внутренние или внешние, ни были привлечены для объяснения изменчивости организмов, сама изменчивость осуществляется в пределах видовой формы и является обратимой (Бронн, 1867). Именно поэтому нет надежных данных, свидетельствующих о переходе каких-либо видов, родов или отрядов в какие-то другие. Нигде — ни в геологической истории, ни в современности не обнаруживается превращения старых видов и родов в новые. Новые виды и роды возникают без какого-либо участия ранее существовавших форм, они просто являются им на смену. Он утверждал: «Все растительные и животные виды были первоначально созданы неизвестной нам естественной силой, а не произошли путем превращения из небольшого числа первичных форм» (цит. по: Филиппченко, 1977, с. 88).

Однако, присматриваясь к последовательности в появлении организмов на Земле, Г. Г. Бронн отмечал, что она определяется двумя законами: во-первых, особым законом прогрессивного развития («постоянно повышающейся самостоятельной производительной силой») и, во-вторых, природой и изменениями тех внешних условий существования, при которых должны были жить возникшие этим путем организмы. В качестве одного из своих вторичных законов развития Бронн выдвигает такое положение: «Имеются некоторые случаи, когда развитие органического мира в сторону всё большего усовершенствования происходило вполне самостоятельным путем, вследствие этого внутреннего закона без участия какой-либо внешней причины» (там же). Связывая прогрессивное с деятельностью творческой силы, он полагал, что и при развитии каждого индивида, и при развитии всего мира процесс идет от низшего и простого к высшему и сложному.

В основе исчезновения одних групп организмов и появления других, по его мнению, лежит строгий план, определяющий их последовательность во времени. Наличие такой исторической предопределенности следует, по Г. Г. Бронну, связывать не с постоянным вмешательством сознательного творца, но с существованием неизвестной природной силы, действующей через посредство собственных естественных законов, обуславливающих взаимную согласованность изменений живой и неживой природы. Применительно к органическому миру он выделял два основных закона. Согласно первому, возникновение новых форм организмов и исчезновение старых происходит в соответствии с внешними условиями существования. Согласно второму, оно определяется «самостоятельной производящей силой», ответственной за усложнение организации. Творческий потенциал неизвестной нам природной силы реализуется через действие второго закона, первый же по своей сути не созидателен, а лишь налагает некоторые ограничения на осуществление закона прогрессивного развития. Таким образом, в каждый конкретный исторический момент виды, роды и классы приспособлены к условиям существования. Но переход из одного приспособительного состояния в другое не может быть понят исходя из самого феномена приспособленности. Каждому новому состоянию соответствуют самостоятельно возникающие вне генетической связи с предшествующими группы организмов. По Бронну, в истории происходит смена приспособлений, но не переход одних приспособлений в другие. Данное различие необходимо учитывать, так как иногда утверждают, что он вплотную подошел к динамической трактовке приспособления (Bowler, 1976, p. 111). Это далеко не так, поскольку до конца своих дней Бронн рассматривал виды, а соответственно и приспособления, им свойственные, как абсолютно устойчивые и неизменные.

Статическая трактовка приспособления как сразу приобретаемого и неизменного комплекса признаков обусловила принятие Г. Г. Бронном положения о фактически мгновенном появлении новых видов (сам он предпочитает называть его быстрым), что, несомненно, сближало его со сторонниками теории катастроф. Однако между ними есть и различия. Так, по Бронну, лишь для самых первых этапов развития органического мира характерно известное однообразие условий жизни, связанное с теплым климатом и малой расчлененностью мирового океана. Тогда и изменения среды могли вызвать глобальные преобразования флоры и фауны, т. е. катастрофический в собственном смысле слова процесс. Постепенно гетерогенность среды возрастала, менялся и характер появления и исчезновения групп организмов. Глобальный результат, проявляющийся в смене геологических эпох, достигается теперь не сразу, а постепенно через суммацию изменений в региональных биотопах, каждое из которых связано с разовым созиданием новых видов. Таким образом, мировая катастрофа уступает место суммарному итогу сальтационных событий. Между тем до сих пор делаются ошибочные попытки утверждать, что «Бронн подчеркивал, что изменения и органического, и неорганического мира были постепенны и непрерывны» (Hansen, 1970, p. 498).

Характерно, что идеи, сходные с названными выше, присутствуют и в двух основополагающих сводных палеонтологических и зоологических работах Г. Г. Бронна, имевших для своего времени фундаментальное значение. Это работа «*Lethaea geognostica*», вышедшая первым изданием в 1835–1838 гг. и являющаяся обзором органического мира прошедших геологических эпох, и труд «Классы и отряды

животного царства», третий том которого был опубликован уже после смерти Бронна, а первые два переведены на русский язык (Бронн, 1860–1868). В них он, по сути, отвергал представление о наличии отчетливо различимых границ между геологическими формациями. Им было констатировано постоянное появление новых и исчезновение старых видов в пределах каждой из формаций, а не только на их рубежах. С целью стратификации отложений Бронн выделял группы организмов, характерные для каждого периода, отмечая одновременно, что наряду с ними есть и такие группы, существование которых не ограничено одним периодом. Правда, он до последнего момента испытывал сомнения в том, вторично ли они созданы благодаря сходству условий, или же вновь распространились, сохранившись в локальном географическом резервате.

Таким образом, с полным основанием можно говорить о своеобразии точки зрения Г. Г. Бронна сравнительно с ортодоксальным креационизмом его времени. Его подходу присуща определенная историческая перспектива. Катастрофические изменения органического мира носят преходящий характер, на смену им приходят сальтационные события, не скоординированные жестко ни в пространстве, ни во времени.

В наше время Г. Г. Бронна чаще всего вспоминают как первого переводчика «Происхождения видов» на немецкий язык. Но он был и первым из крупных естествоиспытателей Германии, кто всерьез воспринял труд Дарвина и откликнулся на него солидной содержательной рецензией в престижном журнале по геологии и минералогии (Bronn, 1860). Его обзор был опубликован практически сразу после выхода в свет английского издания. Из него видно, что Бронн не принял идею трансформации видов. Главное в его возражениях заключалось в том, что если новые разновидности возникают не в окончательном виде, как предполагал Дарвин, а связаны с исходной формой рядом переходов, то при размножении должны возникать еще более разнообразные комбинации всевозможных признаков, что в конце концов приведет к полному хаосу, а отнюдь не к возникновению новой формы. Второе возражение Бронна носило общий характер и касалось дарвиновского утверждения о божественном создании нескольких первичных форм. Из этого Бронн сделал вывод, что и Дарвин не может обойтись без творческого начала, а, следовательно, безразлично, были ли первоначально созданы 1, 10 или 100 000 видов. «Нашим глубочайшим убеждением, — заканчивает он, — является то, что всё совершающееся в органической природе подлежит действию великого закона, который может быть назван законом развития, или прогресса, и этот закон, господствующий над современным миром живых существ, обусловил также и их первое возникновение и всё последующее геологическое развитие» (Ibid, S. 116). Так как теория Дарвина совсем не учитывает последнего, Бронн не присоединился к ней и предпочел остаться на старой точке зрения в ожидании появления более приемлемой, ясной и зрелой теории эволюции.

На следующий год Г. Г. Бронн с согласия Дарвина, который был польщен, что столь авторитетный ученый заинтересовался его трудом, перевел и издал «Происхождение видов» на немецком языке (Darwin, 1860), сопроводив его заключительной статьей с изложением собственных взглядов на проблему эволюции. В противовес Дарвину он доказывал, что отсутствие переходных форм отнюдь не результат неполноты геологической летописи, так как их просто никогда и не было. Трансформа-

ция одного вида в другой для него по-прежнему остается неприемлемой. Уйдя от антиэволюционного катастрофизма в духе Ж. Кювье, Бронн приблизился к некоему трансцендентальному трансформизму, точнее, сальтационистскому телеологизму. И в этом его взгляды явно близки К. Э. фон Бэру. Он был и остался типичным представителем того периода, когда «геологи, разрабатывавшие палеонтологический материал, еще не освободились вполне от влияния теории катастроф и стояли на точке зрения постоянства видов. Дарвин заговорил об ископаемых на совершенно другом языке, который был мало понятен его оппонентам» (Борисяк, 1973, с. 202).

Будучи одним из первых оппонентов Дарвина, Г. Г. Бронн вольно или невольно исказил смысл его ключевых понятий, так как скорее стремился донести до читателя свои взгляды, чем точно передать смысл дарвиновских положений. У Бронна дарвиновские понятия получили совершенно другой смысл, порой более грубый или телеологичный: «struggle for existence» — «der Kampf ums Dasein», т. е. буквально как жесткая, физическая борьба за жизнь, «natural selection» — «natürliche Züchtung» как осуществляемая кем-то селекция; «favoured rases» — «die vervollkommnete Rassen» как более прогрессивные, усовершенствованные породы, и т. д.

Подобная терминология сохранялась и в первых научно-популярных изложениях теории Ч. Дарвина, осуществленных известным немецким палеонтологом Ф. Ролле (Rolle, 1863; 1866). В 1868 г. появился исправленный профессором зоологии из Лейпцигского университета Ю. В. Карусом (Darwin, 1867) бронновский перевод «Происхождения видов», где более точно были переведены понятия: «selection» — «Zuchwahl» (отбор), «favoured rases» — «die begünstigte Rassen» (более приспособленные расы) (Harvey, 1995, S. 231).

Бронновская трактовка дарвинизма стала характерной для всех немецких биологов, в том числе и апостола дарвинизма в немецкоязычном пространстве Э. Геккеля. Главное, что они усваивали в нем, — это борьба за существование, которую ни за что не желали признать метафорой (Biology... 1995, p. 4). «Kampf ums Dasein» звучало более твердо и определено, чем «struggle for existence» в трудах Дарвина. Многие трактовали это выражение как грубую физическую борьбу. Говорили о мире как поле боя, о том, что жизнь есть борьба. Неизбежно искажался смысл дарвиновских представлений об эволюции современного человека, которую трактовали как доказательство неравноценности рас.

Ссылаясь на данные эмбриологии и палеонтологии, Г. Г. Бронн и другие критики дарвинизма особое внимание уделяли неравномерности темпов эволюции и ее направленности. Свои аргументы они направляли прежде всего против дарвинизма в трактовке вопросов о причинах направленной эволюции, об элементарном шаге эволюции и о величине наследственных изменений, служащих материалом для эволюционных преобразований. В действительности же сальтационизм как теория эволюции, построенная на абсолютизации прерывистости преобразований, был противоположен не селекционизму, а градуализму и униформизму. Дарвинизм основан на признании ведущего значения в эволюции не обязательно мелких изменений, а только таких, которые не снижали жизнеспособность организма, его адаптацию к внешней среде и коадаптированность органов, а при известных условиях могли их и повышать. Большую поддержку получил и тезис Бронна о существовании некоего закона прогресса. На самом деле и здесь не было оснований для отрицания дарвинизма.

9.3. Ламаркодарвинизм

Во второй половине XIX в. мало кто в самой Германии или за ее пределами сомневался в том, что подлинным апостолом дарвинизма был немецкий зоолог, морфолог, эмбриолог, философ и популяризатор науки Эрнст Генрих Филипп Август Геккель (1834–1919). К моменту знакомства с дарвиновским трудом в переводе Г. Г. Бронна Геккель уже имел репутацию талантливого многообещающего исследователя. Он изучал медицину и биологию в столичных университетах Австро-Венгерской империи и Пруссии под руководством самых знаменитых биологов в немецкоязычном пространстве — И. Мюллера, Р. Л. К. Вирхова, Р. А. фон Кёлликера и др. Окончив Берлинский университет, Геккель провел масштабные исследования морской фауны Средиземного моря и в 1861 г. стал сначала приват-доцентом, затем профессором сравнительной анатомии в Йенском университете, а в 1865 г. — первым профессором зоологии, основателем и директором Института зоологии, который возглавлял почти 45 лет, превратив его в мекку для зоологов всего мира.

Э. Геккель — один из основателей морской гидробиологии; в дальнейшем он изучал морскую фауну в следующих экспедициях: Канарские острова (1866–1867), Норвегия (1869), Красное море (1873), Цейлон (1881–1882), Ява и Суматра (1900–1901). Он член более 90 обществ и академий мира, автор всемирно известных фундаментальных трудов по радиоляриям (1862; 1887), сифонофорам (1869; 1888), монерам (1870), глубоководным медузам (1881), известковым губкам (1872) и др. беспозвоночным, подготовленных по его собственным сборам и материалам экспедиции на судне «Челленджер» (1872–1876). Однако при жизни Геккеля значимость их считалась несравнимой с его заслугами в области эволюционной теории, хотя он описал около 4300 новых видов, снабдив свои книги великолепными рисунками.

За несколько десятков лет до прихода Э. Геккеля в университет Йены здесь читал лекции глава немецких натурфилософов Л. Окен. Как ни странно, у этих двоих ученых, принадлежащих к разным эпохам в германской биологии, оказалось немало общих черт, возможно, обусловленных некоторыми традициями немецкого общества: стремление к созданию исчерпывающей все вопросы системы, крайней детализации их отдельных пунктов, точной категоризации всех явлений. Конечно, Геккель не употреблял таких категорий, как «бог», «ничто», но их заменяли другие понятия: «масса», «эфир», «причинность», «душа».

Как и его знаменитый предшественник, Э. Геккель принадлежит к числу тех людей, которые, увлекшись в юности каким-нибудь учением, остаются верны ему всю жизнь, строят на нем всё свое мировоззрение и посвящают все время и силы его пропаганде, нередко доводя до абсурда и способствуя тем самым его подрыву. Но если учение достаточно глубоко и обширно, то оно находит в людях подобного склада ума наилучших защитников и комментаторов. Подобная роль выпала на долю Геккеля по отношению к эволюционной теории не столько Ч. Дарвина, сколько Ж.-Б. Ламарка, хотя сам он искренне считал себя проповедником дарвинизма.

В 1863 г. молодой Э. Геккель выступил в защиту теории Дарвина на съезде немецких естествоиспытателей в Штеттине, а три года спустя появилось его наиболее известное произведение «Общая морфология организмов» в двух томах (Naeskel, 1866), в которой и изложена сущность всех взглядов Геккеля.

В виде конспекта оно было издано И. И. Мечниковым на русском языке (Геккель, 1869). Ввиду специального характера этого труда он еще раз, через два года, изложил эти взгляды в более популярном виде в книге под заглавием «Естественная история мироздания» (Naeckel, 1868), которая выдержала ряд изданий на немецком и других европейских языках, выполняя роль катехизиса в распространении эволюционной идеи среди широкой публики. Ею зачитывались все радикалы — от крайне левых до крайне правых, а также неистово верящие в то, что наука сможет решить все проблемы человечества. Именно в Геккеле потом многие видели предтечу национал-социализма. Всё это порождает неиссякаемый поток книг, посвященных жизни и творчеству Э. Геккеля, а также переиздания его трудов (Hertler, Weingarten, 2001; Di Gregorio, 2005; Richards, 2008; Hofffeld, 2010).

В 70-х гг. XIX в. в России были сделаны две попытки издать «Естественную историю мироздания» по-русски¹, но оба ее перевода были уничтожены цензурой. Впоследствии ее издавали по крайней мере 5 раз, большими тиражами. Из других произведений Э. Геккеля, носящих более общий характер, можно упомянуть «Теорию гастреи» (Naeckel, 1874a) и «Антропогению» (Naeckel, 1874b) и вышедшие уже в 90-х гг. «Систематическую филогению» (Naeckel, 1894–1896) и «Мировые загадки» (Naeckel, 1896). Почти все эти труды развивали идеи, впервые высказанные Геккелем в «Общей морфологии», которой был дан подзаголовок: «Общий очерк учения об органических формах, механически обоснованного на почве реформированной Чарльзом Дарвином эволюционной теории».

Таким образом, Э. Геккель ставит задачу преобразовать морфологию на принципах жесткого детерминизма, опираясь на теорию Дарвина. Подробно разобрав критерии вида, Геккель пришел к выводу об искусственности этой категории, как и всех остальных. Вид для него имеет некий смысл лишь с генеалогической точки зрения, будучи единицей размножения какой-то группы организмов, дающих сходных потомков в неменяющихся условиях существования. Для него филон, т. е. отдел или тип, являются единственной реальной категорией ботанической и зоологической систематики. Все члены каждого филона (рода, семейства, отряда, класса) связаны кровным родством и единством происхождения из единственной общей исходной формы (Naeckel, 1866, S. 29–30). В этих представлениях ясно видно влияние теории типов Ж. Кювье и К. Э. фон Бэра, и они в те годы выглядели анахронизмом: их не поддерживали даже ближайшие последователи Геккеля.

Во втором томе Э. Геккель излагал эволюционное учение, посвященное его основателям, к числу которых он относил французов Ж.-Б. Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера, немцев И. В. фон Гёте и Л. Окена, и англичан Ч. Дарвина и А. Р. Уоллеса. При этом Ламарка он считал основателем первого эволюционного учения (Descendenztheorie), которое он и предлагал назвать ламаркизмом, а Дарвина — создателем лишь одного из его вариантов — теории естественного отбора (Selektionstheorie). Сущность теории отбора, в изложении Геккеля, сводится к взаимодействию двух физиологических функций, свойственных всем организмам, которые, подобно питанию и размножению, можно с таким

¹ Один сделан А. Я. Гердом (1873), другой — под редакцией Э. К. Брандта (1879).

же основанием признать за самые общие физиологические явления. Это наследственность, или внутренняя образовательная сила, и приспособляемость (лучше сказать, изменяемость), или внешняя образовательная сила. «Все свойства организма, — говорит Геккель, — либо унаследованы им от родителей, либо приобретены им через приспособление» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 168). В результате взаимодействия наследственности и изменчивости происходит расхождение признаков, или дивергенция. Благодаря борьбе за существование возникает естественный отбор, обуславливающий постоянный прогресс в организации, т.е. эволюцию живых существ. На самом деле при прямом приспособлении, выделяемом Геккелем как важнейший способ эволюции, естественный отбор становился излишним.

Фактически Э. Геккель первым среди немецких биологов всесторонне использовал идею эволюции в своих исследованиях. Его трактовка систематических единиц определила и взгляд на задачи и цели эволюционных исследований. Для него естественной системой организмов было «их родословное дерево, или генеалогема», а главной задачей биологии — выяснение родственных отношений между организмами, истории развития каждого генеалогического ствола, или его филогении. В 2-х томах «Общей морфологии организмов» и 3-х томах «Систематической филогении» он стремился на базе эволюционизма и принципа тройного параллелизма реформировать зоологию, строя первое филогенетическое дерево, в котором крупные таксоны — животные — были расположены с учетом предполагаемых генеалогических связей между ними. Геккель разделил животных на одноклеточных и многоклеточных; предложил термины «онтогенез» для индивидуального развития и «филогенез» для исторического развития.

Выделяя в морфологии «общую теорию развития», Геккель предложил различать в ней онтогению, изучающую индивидуальное развитие (эмбриологию), и филогению, изучающую историю развития филона (филума, фила). Два года спустя в книге «Естественная история творения» (Haeckel, 1868) он сформулировал биогенетический закон, согласно которому онтогенез кратко повторяет основные стадии филогенеза, а также ввел понятия «палингенез», «ценогенез», «гетерохрония», «гетеротропия» и др. По сути дела, в самом биогенетическом законе было немного нового. О параллелизмах в эмбриональных стадиях животных разных классов позвоночных писали И. Ф. Меккель, А. Э. Р. А. Серре, К. Э. фон Бэр и особенно Фриц Мюллер в брошюре «За Дарвина», появившейся в 1864 г. Но именно Геккель попытался придать этим параллелизмам столь широкое значение и превратить биогенетический закон в главный инструмент построения филогенетических древ и стимулировал много исследований в этом направлении. Для объяснения отклонений от закона Геккель существенно изменил учение Ч. Дарвина: считал наследственность свойством всего организма; принял принцип наследования приобретенных признаков; рассматривал эволюцию как результат взаимодействия между приспособительной изменчивостью, возникающей под влиянием внешней среды, питания, упражнения и неупражнения органов, и консервативной наследственностью. Там, где ему не хватало фактов, Геккель с легкостью формулировал законы, выделяя консервативную и прогрессивную наследственность и предлагая девять общих законов наследственности, три закона косвенной приспособляемости и пять законов прямого приспособления.

В отличие от Ч. Дарвина, Э. Геккель много внимания уделял проблемам абиогенеза и филогенетическим закономерностям эволюции. В первом томе «Общей морфологии», включающей общую анатомию, помимо ее двух главных отделов — тектологии и проморфологии, имеется раздел, посвященный вопросу о природе и происхождении организмов и их отношении к неорганическим телам. Он решительно отверг теорию творения и попытался представить модель самопроизвольного зарождения простейших организмов (монер) из неживой материи (Haeckel, 1866, Bd. 1, S. 167–190). Для него абиогенез закономерный этап в эволюции Вселенной, прямое следствие образования Земли согласно гипотезе И. Канта и П.-С. де Лапласа. Гипотеза Геккеля о зарождении организмов в среде, богатой азотом и углеродом, стимулировала начало экспериментальных исследований абиогенеза. Но уже тогда ему среди простейших виделись некие монеры, представлявшие собой якобы белковые образования без ядра. В целом он склонялся к полифилетическому, а не к монофилетическому происхождению всех организмов от одной-единственной монеры.

В связи с этим Э. Геккель выделял три царства живой природы, добавляя к царствам растений и животных третье царство — протистов, куда кроме монер он включал все низшие одноклеточные организмы. Каждое из этих трех органических царств состоит из нескольких отделов, более или менее отвечающих тому, что называли прежде типами. В такой отдел, или, как чаще называл его Геккель по-гречески, — «филон», объединяются организмы, связанные друг с другом общим происхождением от одной и той же исходной формы, которую он представлял себе в виде монеры. Далее в филогенезе каждого таксона он выделял три стадии (юность, расцвет, дегенерация). В 1872–1874 гг. Геккель выдвинул и сформулировал гипотезу гастреи, согласно которой предками всех многоклеточных животных были простейшие двухслойные организмы, подобные стадии эмбриогенеза — гастрале. На базе биогенетического закона он не раз строил и перестраивал генеалогическое древо жизни, выделяя в конечном счете 30 ступеней в прогрессивной эволюции от безъядерных монер до человека. Основав филогенетическое направление в эволюционной теории, Геккель в значительной степени увел ее на несколько десятилетий от главной задачи — изучения причин и механизмов видообразования. Вскоре в бесчисленных филогенетических древах был потерян смысл эволюционных исследований.

В генеалогическом древе позвоночных и млекопитающих Э. Геккель расположил человека в отряде приматов рядом с гориллой и орангутангом. Он исключил Америку из возможных мест происхождения человека и предложил искать его предков скорее среди узконосых обезьян Южной Азии, чем Африки. И в этом он также отличался от Дарвина, который не разделял гипотезу об азиатском происхождении германо-индийской расы, усвоенную Геккелем от своих университетских учителей. Современных человекообразных обезьян Геккель рассматривал не как предков, а как родственников человека, и поэтому доводы Дарвина о наибольшем сходстве африканских гоминид с современным человеком он не принимал в расчет. Сначала в 22 главных ступенях эволюции он располагал современных человекообразных обезьян и человека соответственно на 20-й и 22-й ступенях (Haeckel, 1874b), а в поздних работах уже выделял 30 ступеней эволюции (Haeckel, 1907). Промежуточным между ними звеном Геккель уже в 1866 г. считал *Pithecanthropus*

alarus (обезьяночеловек неговорящий), а позднее — даже дал его графическое изображение (Haeckel, 1866; 1868).

Геккель не участвовал в дискуссиях о месте неандертальца в ряду предков человека, так как считал палеонтологические данные слишком ненадежными и отрывочными, а свою реконструкцию обезьяночеловека на базе сравнительно-анатомического метода безукоризненной. С питекантропом Э. Дюбуа (*Homo erectus*) Э. Геккель согласился, так как по сути дела тот представлял собой повторение геккелевской модели. К тому же, переходное звено было найдено в Азии, как и предсказывал Геккель. Только в 1908 г. он посчитал необходимым определить место неандертальца на прогрессивной шкале. Поскольку место между человекообразными обезьянами было уже занято питекантропом, то Геккель отнес неандертальца к роду человека, назвал его *Homo primigenius* и посчитал промежуточным звеном «между *Pithecanthropus* и *Homo australis*, которого считал самой низшей расой современного человека» (Haeckel, 1908). В конечном счете в роде *Homo* Геккель выделял 12 отдельных видов, считал, что *H. australis*, а также два вида пигмеев (ведасы в Азии и акки в Африке) происходили прямо от питекантропов (Haeckel, 1904, S. 293–295). Виды человека Геккель объединил в пять больших групп, дифференциацию которых сравнивал с различиями между львом, тигром, пумой и ягуаром (Haeckel, 1907; 1908). Все они образовались в результате дивергентной эволюции от первого вида человека. В первую группу Геккель включил виды ископаемого человека, найденные в Австралии и Европе, во вторую — виды австралийцев, в третью — африканцев, в четвертую — монголоидов. Европейцы были отнесены к пятой группе *H. leucodermus* (средиземноморские виды, или белый человек). Для него все виды этой группы стояли на высшей стадии эволюции. Для доказательства этого он обращался к представителям компаративной лингвистики (А. Шлейхеру и Фридриху Мюллеру), надеясь посредством описания различий в языках подтвердить, что человечество состоит из нескольких видов.

Для Геккеля история человечества была лишь частью космической эволюции. Рассматривая антропологию как мощное средство для секуляризации общества, он спешил дать «научную» картину происхождения человека взамен библейской легенды о его творении, уверяя без опоры на какие бы то ни было факты, что прото-человек возник на исчезнувшем континенте Лемурия, откуда мигрировал в Азию, распространившись далее по Европе, и поэтому гиббоны для него были ближайшими предками человека. Он даже нарисовал пути миграции «лемуриан» и показал, как они дифференцировались на виды, из которых в конечном счете арийская раса оказалась высшей (Геккель, 1899; 1919). Для него главными признаками человека были высокоразвитый мозг и речь, позволяющие создавать абстрактные концепции высокого уровня (Haeckel, 1907; 1908). Он считал, что низшие расы современного человека, например австралийцы, тасманцы, патагонцы, по интеллектуальному развитию ближе к млекопитающим (обезьянам, собаке), чем к европейскому человеку. Он уверял, что в результате в будущем возникнет новая раса сверхчеловека, и готов был способствовать ускорению его появления из арийцев. Вряд ли стоит говорить, что спекуляции Геккеля о возникновении древнейшего человека на исчезнувшем субконтиненте Лемурия, о гиббонах как ближайших предках человека, миграции «лемуриан» из Азии в Европу, о 12 видах современного человека, об европеоидной расе как высшей в эволюции человека, о появлении в будущем «сверхчеловека» и т. п. не выдержали испытания временем.

На антропологические взгляды Э. Геккеля несомненное влияние оказал К. Фогт, опубликовавший в 1863 г. два тома «Лекций о человеке, его месте в мироздании и в истории Земли» (Vogt, 1863). Они сразу стали «библией антропологии» не только естествоиспытателей, увидевших в ней систему современных взглядов, но и оппозиционных групп, рассматривавших их как основу для борьбы с идеологией и политикой императорской Германии, хотя сам Фогт враждебно относился к социализму. В них заложены основы эволюционной антропологии, построенной на использовании данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Идею промежуточного звена Фогт выразил в формуле: «телом человек, разумом обезьяна», в которой оставался непонятным переход от «неразумной обезьяны» к «разумному человеку». Неандертальца он рассматривал как возврат современного человека к организации обезьяны и предложил в 1867 г. концепцию микроцефалии, постулирующую существование в прошлом переходной формы с малым объемом мозга.

В 1866 г. Геккель вел понятие «экология», которая должна была стать наукой о «доме природы» или «домашнем хозяйстве природы» (Haushalt). Экологию он толковал как «физиологию, изучающую отношения организмов друг с другом и с окружающей средой» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 286–289). Вскоре он дал более развернутое определение экологии, которое оказалось связанным с представлениями К. Линнея и Ч. Лайеля об экономике и политике природы. Геккель писал: «Экология организмов — наука о всех отношениях организмов с окружающей средой, с органическими и неорганическими условиями существования; так называемая “экономика природы”, изучающая взаимодействие всех организмов, которые обитают в одном и том же месте, их приспособление к окружающей среде, а также их изменения путем борьбы за существование, в особенности отношения паразитизма и т. д.» (Haeckel, 1868, S. 539). По его мнению, экология призвана объяснить механическими причинами целостность биологических сообществ и «экономия природы», которую со времен Линнея трактовали как доказательства существования божественного планирования в природе. Десять лет спустя К. А. Мёбиус (Möbius, 1877), обобщив свои исследования сообществ сидячих животных в небольшой книжке «Устрицы и устричное хозяйство», предложил термин «биоценоз» для обозначения совокупности организмов, совместно населяющих участок суши или водоема. Этим термином он подчеркивал взаимосвязь всех компонентов биоценоза, их зависимость от одних и тех же абиотических факторов, свойственных данному местобитанию, роль естественного отбора в формировании состава биоценоза.

Довольно быстро стали проводить аналогии между ценозом и обществом. В Германии и России для обозначения наук о растительном сообществе стали употреблять термины «фитосоциология» (Phytosozologie, Pflanzensoziologie), предложенные в конце XIX в. почти одновременно и независимо друг от друга несколькими исследователями (И. К. Пачоским, П. Н. Крыловым и др.). Ботаников всё больше и больше стали интересовать физические и химические причины возникновения различных «ассоциаций» или «формаций» растений, границ между ними, внутриформационных связей, структура формаций и т. д., что еще сильнее подчеркивало сходство фитоценозов с обществом. Запущенная с легкой руки Г. Спенсера в книге «Социальный организм» (1860) метафора о сходстве организма и сообщества нашла подтверждение в статье С. Форбста «Озеро как микрокосмос» (1887). Труды Й. Е. Б. Варминга о смене растительности на океанических дюнах (1887)

стимулировали множество исследований о том, что растительные сообщества как квазиорганизмы имеют свои квазионтогенезы — сукцессии, которые заканчиваются формированием устойчивых сообществ — климаксов, победивших все предшествующие сообщества за счет лучшей организованности и эффективности, обеспеченных борьбой за существование между фитоценозами и их отбором.

С 1868 г. Геккель развивал мировоззрение монизма, писал об одушевленности всей природы, ликвидировал различие между материей и сознанием, наделил сознанием все организмы и клетки. Ему тесно было в рамках биологии, он пытался на базе своих идей создать целостную философскую систему, полагая, что всякое истинное естествознание есть философия и всякая истинная философия есть естествознание; всякая же истинная наука есть философия природы (натурфилософия). Свою натурфилософию Геккель изложил уже на склоне научной деятельности в книге «Мировые загадки» (Haesckel, 1896), безуспешно пытаясь построить последовательную систему механистического материализма и неизбежно скатываясь при этом в примитивный витализм, анимизм и т. д. Для него душа была лишь «общим комплексом всех психических отправлениях протоплазмы» и такой же физиологической абстракцией, как «обмен веществ» или «зачатие».

Развитие психики высших форм, по Геккелю, прошло через ряд последовательных стадий, обозначенных им как «целлюлярная», «ценобиальная», «эпителиальная» и другие души. Уже атомам он приписывал простейшую форму чувствования и стремления, а далее следовали «душа клетки», «душа союза клеток», «душа ткани», «нервная душа» и т. д. По подсчету Э. Р. Дюбуа-Реймона все семь «мировых загадок» Геккеля сведены им к одной — «проблеме субстанции», которая состояла из двух частей — массы и эфира. С понятием природы и субстанции совпадало у него и понятие «Бога», ибо Бог и мир — одно и то же. Христианству он противопоставлял пантеистический взгляд на природу и призывал построить на нем новую монистическую религию, поклоняющуюся «троице XIX столетия, — союзу истины, добра и красоты». В научной среде эти воззрения, близкие к вульгарному материализму, не пользовались успехом, что не мешало его «Мировым загадкам» расходиться в Германии в сотнях тысяч экземпляров. В 1906 г. Геккель создал Лигу монистов, в 1908 г. — «Филогенетический музей», а в 1916 г. — «Филогенетический архив» (с 1920 г. — Дом Эрнста Геккеля).

Монизмом Геккель стремился снять противоречия между религией и наукой (Haesckel, 1892). Он прекрасно понимал новый социальный заказ властей поддерживающих в Германии и говорил от имени науки теперь то, что они хотели от нее услышать (Геккель, 1907). Будучи живым воплощением нордического идеала, Геккель любил природу, отечество, немцев и не мог допустить, что расы едины. Для него не только каждый индивид обладал собственной душой, но и каждая раса. Как противник церкви, Геккель критиковал библейский миф о сотворении человека и активно защищал идеи о превосходстве арийской расы и о мифическом героическом прошлом германцев, которое было разрушено христианством. Базируясь на немецком романтизме, Геккель главной целью философии монизма считал критику идеологических основ европейской цивилизации, прежде всего гуманизма и либерализма. Монизм он трактовал как исключительно немецкую идеологию и стремился решить все проблемы германской расы вне европейских

традиций. Он предпочитал гипотезу происхождения человека в Азии в основном из-за того, что она наиболее решительно порывала с библейскими традициями. Для него идеи эволюции и естественного происхождения человека обеспечивали единство человека и природы, надежно защищенное от вмешательства христианской церкви. Все эти натурфилософские построения и измышления способствовали вульгаризации дарвинизма.

Большое значение в вульгаризации дарвинизма в кайзеровской Германии сыграли также книги другого сторонника монизма, популяризатора науки В. Бёльше, который до 1914 г. продал более 1,5 млн экземпляров своих книг (Bölsche, 1895; 1900; 1904; 1909–1911), превзойдя в этом отношении коммерческий успех Э. Геккеля. В отличие от Геккеля он в основу эволюции мира положил не принцип борьбы за существование, а половую любовь. Его книга «Любовь в живой природе. Эволюционная история любви» (Bölsche, 1909–1911) имела колоссальный успех. В этой и последующих двенадцати своих книгах Бёльше доказывал, что романтический принцип единства природы благодаря трудам Ч. Дарвина получил научное обоснование. В его трудах еще сильнее по сравнению с сочинениями Геккеля проявлялся панпсихизм. Сексуальная любовь была для него главным мотором эволюции Вселенной, дарвиновская борьба за существование была лишь составной частью эротического монизма и играла второстепенную роль в эволюции, будучи побочным продуктом индивидуализации особей, характерной для высших ступеней животного мира и человечества. Благодаря управляемому отбору, по мнению Бёльше, природа может достичь идеальной цели — всеобщей гармонии.

Несмотря на ошибочность многих гипотез и фантазий, труды Геккеля играли важную роль во внедрении эволюционной идеи в практику биологии. Однако, как будет показано далее, многие его идеи использовали в ортогенетических и ламаркистских концепциях, так же как и в лысенкоизме. Не менее трагическими были последствия его попыток применения теории эволюции к решению общественных проблем. Геккель стал одним из главных создателей социал-дарвинизма, доказывал неравноценность рас человека и необходимость умерщвления («спартанская селекция») больных ради здоровья нации, способствовал созданию расовой гигиены, ставшей медико-биологической основой национал-социализма.

Уже в первом своем выступлении в защиту дарвинизма в 1863 г. Геккель четко сформулировал все основные тезисы своего биологического подхода к обществу. Он говорил о том, что человек медленно и постепенно перешел от стада животных к примитивным формам культуры. Дальнейшее его развитие всецело подчинялось принципам прогресса, так как и «в общественных, и в духовных отношениях действуют всё те же борьба за существование и естественный отбор, которые неизбежно ведут человека к более высоким культурам... Прогресс является законом природы, который нельзя ничем остановить» (Haesckel, 1924, S. 26–28). Основная идея этого утверждения была использована в 1900 г. для темы конкурса «Что мы узнали из эволюционной теории полезного для внутривидового развития и законодательства государства», который проводился по инициативе Ф. А. Круппа на лучшее сочинение об использовании дарвинизма на пользу государству. От этого конкурса, где лучшим был признан труд В. Шальмайера «Наследственность и отбор в жизни людей» (Schallmayer, 1903), отсчитывают начало официального признания научного значения расовой гигиены и социал-дарвинизма.

Причины принципиального отличия взглядов Э. Геккеля от идей самого Дарвина обусловлены стремлением объединить статистическую концепцию естественного отбора с немецким романтизмом И. В. Гёте, натурфилософией Л. Окена, трансформизмом К. Э. фон Бэра и эволюционизма Ж.-Б. Ламарка. В отличие от Дарвина Геккель признавал прогресс важной чертой эволюции, изучение филогенетических закономерностей считал главной задачей эволюционной теории и придавал прямому влиянию внешней среды и наследованию приобретенных признаков не меньшую роль в эволюции, чем естественному отбору. Кроме того, он не утруждал себя поисками экспериментальных подтверждений своих воззрений на причины эволюции, постулируя различного рода законы изменчивости и наследственности. Геккель проповедовал атеизм, насмехался над библейскими сказаниями о происхождении мира и человека и т. д. Эти взгляды еще в конце XIX в. были охарактеризованы как «геккелевский дарвинизм», или «ламаркодарианизм». Суть его заключалась в попытках сочетать позиции «классического дарвинизма с лamarкизмом, связанным с принижением, а иногда и отрицанием творческой и ведущей роли естественного отбора в эволюции (разрядка автора. — Э.К.)» (Завадский, 1973, с. 111). В дарвинизме Геккель ценил прежде всего «механистическое» решение великих загадок — причин органической целесообразности, единства и многообразия форм органической жизни и особенно — доказательства факта развития живой природы.

Утверждение эволюционного подхода к современному человеку позволяло рассматривать его со всеми недостатками в строении как переходную форму к более совершенному виду. Многие предполагали, что со временем появится «новый человек» или «сверхчеловек», который сможет сознательно контролировать свое дальнейшее развитие, опираясь на дарвиновские принципы борьбы за существование и естественный отбор. Воодушевленный дарвиновскими трудами, Э. Геккель строил эволюционную космогонию и много сил тратил на ее популяризацию, трансформируя дарвинизм в антирелигиозное, материалистическое мировоззрение для масс, названное им монизмом или союзом религии и науки. Его «Естественная история творения», «Монизм» и «Мировые загадки» стали броскими манифестами дарвиновского монизма, как он его понимал (Haesckel, 1868; 1892; 1896). Однако из этих книг видно, что, как и многие другие сторонники или противники теории Дарвина, Геккель его труды, скорее всего, читал невнимательно. Его трактовка эволюции была ближе к Ж.-Б. Ламарку, чем к Дарвину. В ней явно преобладала странная смесь механицизма, идеализма, национализма, витализма и панпсихизма, направленная против христианства (Gasman, 1971).

Знаменитый гистолог Р. Л. К. Вирхов одним из первых среди немецких антропологов отверг идею о «фиксированных расовых типах и о жизненной сущности народного характера» (Virchow, 1872). Свое отрицательное отношение к аристократическим или шовинистическим концепциям о некоей древней германской или арийской расе Вирхов высказал в 1872 г. в Берлинском антропологическом обществе. Он критиковал французских антропологов и назвал ошибкой их представления о расовой однородности арийцев. Особенно его возмущал их вывод о загрязненности населения Пруссии славянскими и монгольскими признаками, в то время как жители других немецких государств, а также Франции — якобы подлинные арийцы и аристократы. Вирхов уверял, что глупо по антропологическим и этнографическим

признакам населения судить о причинах политики современных ему стран, коренным образом отличавшихся от средневековых государств. Он придерживался концепции биологического единства человечества и отвергал рассуждения о высших и низших расах. Как истинный либерал Вирхов полагал, что рабство противоречит законам природы. Для него история человечества была совокупностью особых, автономных процессов, не подчиненных действию космических факторов и законов.

В этом Р.Л.К. Вирхов резко разошелся со своим учеником Э. Геккелем, но таких, как он, было немного. Специалисты, включая даже учителей, друзей и учеников Геккеля (Т. Бовери, А. Ф.Л. Вейсман, К. Гегенбаур, Г. Дриш, А. Дорн, Н. Клейнберг, О. и Р. фон Гертвиги и др.), правда, весьма скептически относились к спекуляциям Геккеля, неоднократно уличая его в фальсификации данных в области эмбриологии и систематики. Например, молодой И.И. Мечников, публикуя реферат главной книги Геккеля, многократно отмечал в тексте спекулятивность его построений, «преждевременность и ошибочность» многих суждений, пристрастие к новым терминам и т.д. (Геккель, 1869, с. III–IV). Но большинство из них, считая полезной деятельность Геккеля по пропаганде и защите дарвинизма от клерикалов, не критиковали его публично. В итоге широкие круги мировой общественности, зачитывавшейся в начале XX в. его «Мировыми загадками», продолжали считать Геккеля выдающимся зоологом, апостолом дарвинизма, что в свою очередь придавало поддерживаемым им расовым построениям ореол научности и, возможно, спасало их от быстрого забвения и исчезновения.

Позднее Геккель проявил себя как теоретик расового империализма и необходимости расширения жизненного пространства для Германии. По его мнению, перенаселенная Германия без захвата огромных территорий во всем мире не сможет существовать. В «Мировых загадках» он изображал историю человечества как расовую борьбу, в которой всегда и всюду побеждали германцы как высшие представители арийской расы. В «Естественной теории творения» он называл законом природы склонность высших рас к завоеванию всё новых территорий, к подчинению или уничтожению (пример австралийцев, индейцев) обитавших там народов. Геккель призывал лидеров Германии быть более энергичными в проведении колониальной политики, не боясь столкновения с другими великими державами (Англией, Францией, США) при захвате территорий на Дальнем Востоке, на юге и севере Африки, в Южной Америке. В конечном счете он стал одним из главных архитекторов Пангерманской лиги, империалистической, милитаристической, националистической и антисемитской организации, выдвинувшей в 1890-х гг. агрессивную программу резкого расширения территории Германской империи. Создатели этой программы, в числе которых был Геккель, декларировали не только право Германии, но и ее долг управлять всем миром (Wertheimer, 1924). Кроме того, Геккель был активным членом Немецкого союза в поддержку флота, Колониального общества, Союза зарубежных немцев и других организаций империалистической направленности (Schmidt, 1934). Созданная им Немецкая лига монистов также всецело поддерживала империалистическую политику Германии.

Неотъемлемой частью геккелевского монизма была идея о необходимости уничтожения всех неизлечимо больных. По сути дела он первым среди дарвинистов стал говорить и писать о медицине как антиселекционном факторе, не только позволяющем выживать неприспособленным, но и повышающем их шансы оставить

потомство (Sandmann, 1995, S. 334–337). Это обусловлено практикой воинской повинности, когда в армию не берут больных и слабых. В то время когда пригодные к воинской службе на долгий срок лишены нормальной сексуальной жизни или гибнут в сражениях, их сверстники, забракованные медицинской комиссией, не ограничены в реализации репродуктивного потенциала.

К началу Первой мировой войны Э. Геккель стал убежденным сторонником использования дарвинизма для внутривнутриполитического развития государства. Он уверял, что смертная казнь для преступников и негодяев является не только справедливым воздаянием для них, но и благом для всего человечества, производя искусственный отбор и лишая казненных возможности передать свои дурные качества следующим поколениям. Став общепризнанным апостолом дарвинизма в Германии, он как никто другой способствовал переносу принципов борьбы за существование и естественного отбора в общественно-политическую сферу, где сам перешел от идей либерализма на позиции правого радикализма. Отвергая нападки на дарвинизм за его связь с марксистскими идеями, Геккель уверял, что между ужасами Парижской коммуны и теорией естественного отбора нет никакой связи. Геккель полагал, что дарвинизм дает научное обоснование неравенства и поэтому нельзя принимать всерьез беспочвенные рассуждения марксистов о возможности достижения социального уравнивания всех во всем и даже в удовольствиях. По его мнению, «дарвинистская трактовка эволюции аристократична, определено не демократична и никогда не сможет быть социалистической», так как она окончательно доказала, что и в «мире животных и в мире растений» право на жизнь имеют «только лучшие» (Haeckel, 1879, p. 90–94). Тем не менее сам он считал возможным достижение некоего состояния биологического равенства в рамках немецкой нации.

Критике марксизма специальную книгу посвятил коллега Э. Геккеля зоолог Г. Э. Циглер (Ziegler, 1893). Он считал особенно возмутительными ссылки социал-демократов на научный характер своих построений. На самом деле, продолжал Циглер, социализм полностью утопичен, так как противоречит законам природы и общества. Подобно Геккелю, Циглер высмеивал веру марксистов в равенство людей и в возможность создать общество без конкуренции и конфликтов. На самом деле никакие изменения внешних социальных условий не смогут изменить природу человека. Процесс предшествующей эволюции носил постепенный характер и потребовал миллионов лет. Поэтому прежде чем удастся создать нового человека, общество постигнет крах.

На рубеже веков Э. Геккель завершил формирование селекционно-эволюционистской расовой теории в этнологии и наметил ее объединение с расовой гигиеной. Он первым среди биологов сформулировал программу расового империализма и захвата жизненного пространства могучей, бурно развивавшейся, но перенаселенной Германией.

По существу, Геккель защищал дарвинизм лишь как общую идею эволюции, а принцип естественного отбора им подвергался критике, что особенно заметно проявилось в его дискуссиях с А. Ф. Л. Вейсманом. И хотя выдающиеся заслуги Геккеля перед эволюционной биологией в разработке филогенетических проблем не могут быть недооценены, его вклад в развитие основ дарвинистской теории эволюции не столь очевиден. Выступая от имени дарвинизма, Геккель по существу дискредитировал его в глазах образованных кругов. «...Его вклад в развитие основ

дарвинистской теории эволюции был скорее отрицательным, чем положительным» (Завадский, 1973, с. 118). К тому же, новые тенденции в развитии биологии обусловили к концу XIX в. потерю интереса к филогенетическим построениям и тесно связанным с ними геккелевским дарвинизмом.

Если считать главным признаком «геккелевского дарвинизма» попытку сочетать принципы естественного отбора, прямого приспособления и неких законов эволюции, то к этой разновидности дарвинизма следует отнести и ряд других немецких эволюционистов XIX в., например директора Зоологического института в Страсбургском университете Л. Додерлейна (Doderlein, 1888–1890). Одна из трудностей, которые испытывал дарвинизм того времени, была связана с изучением переразвития отдельных органов до такой степени, что они переставали быть адаптивными и даже становились вредными. Палеонтологи выявили примеры такого переразвития (гиперморфоза) рогов, зубов, разных выростов, которые предшествовали вымиранию видов (ирландский торфяной гигантский олень, саблезубые тигры, мамонты, стегозавры и др.).

Было непонятно, как отбор позволил развиваться таким неадаптивным стадиям развития органов, почему не остановил их развитие где-то на границах нормы или хотя бы на стадии еще малой вредности? По мнению Л. Додерлейна, вначале эволюция идет под действием естественного отбора вплоть до образования максимально целесообразного строения органа. Дальнейшая эволюция совершается под действием некой «силы инерции», определяющей такую неадаптивную эволюцию органа (эксцессивный рост, переразвитие). Эволюция под влиянием «инерционных сил» продолжается до вымирания вида. Объединяя селекционистское объяснение адаптивной фазы эволюции с идеей, близкой ортогенезу (объяснение эволюции действием неизвестной силы инерции в сторону гиперморфоза и вымирания), Додерлейн ввел в дарвинизм фактор, близкий многим неоламаркистским построениям. Вместе с тем он поднимал важную проблему ортоселекции. Впоследствии многочисленные исследования гиперморфоза не выявили «силы инерции». Кажущаяся «инерционность» в эволюции эксцессивных структур и органов объяснима с позиций теории естественного отбора, если учитываются разного рода корреляции и противоречия между такими различными формами отбора, как индивидуальный и групповой, половой, внутривидовой.

Австрийского палеозоолога М. Неймайра, взгляды которого формировались уже в разгар дискуссий между сторонниками неоламаркизма, неоларвинизма и телеологического эволюционизма, также считают приверженцем геккелевского дарвинизма. Сам Неймайр признавал дарвиновскую теорию «верной по существу», но далекой от завершения, оценивая ее лишь как начало верно намеченного пути исследования (Неймайр, 1898, с. 206). Мысль о врожденном стремлении к усовершенствованию, по его мнению, противоречила данным о существовании некоторых родов беспозвоночных с кембрийских и силурийских времен (*Lingula*, *Rhynchonella*). Считая отбор ответственным за выработку прогрессивных структур, Неймайр вместе с тем признавал наследование приобретенных признаков. В качестве доказательств он приводил открытые им «ряды форм» ископаемых, т. е. серии близкородственных форм из последовательных несмещенных слоев, таких, например, как исследованный им ряд раковин моллюсков *Paludina* из плиоценовых озерных отложений Славонии: от древнейшей гладкой овальной *P. neumayri*

через множество переходных форм к орнаментированной конусообразной *P. hoernesii*. Ссылался он и на опыты В. И. Шманкевича об изменении *Artemia* и *Branchipus* под влиянием содержания солей в лиманах. Причину постепенных изменений раковин Неймайр усматривал в опреснении вод и трактовал процесс в духе прямого влияния внешних условий. Однако образование на раковине бугров и утолщений, характерное для более поздних пресноводных форм, истолковывалось им уже как прямое влияние среды «при содействии отбора» (там же, с. 192). Подчеркивая роль отбора, он сослался на защитную (от ударов волн) функцию этих образований.

Но М. Неймайр не ограничился синтезом дарвинизма и механоламаркизма. Отчасти он поддержал и выводы другого крупного специалиста по юрским аммонитам, В. Г. Ваагена, о скачкообразном возникновении подвидов. По мере перехода от нижних слоев к верхним наблюдалось усложнение перегородок между камерами, которое осуществлялось не постепенно, а скачкообразно, в смежных геологических отложениях (именно они сильно изменяются). Всё это давало ему основания согласиться с идеей Ваагена о существовании отличий мутаций ископаемых форм от изменчивости географических подвидов. Признавал Неймайр и наличие направленной изменчивости среди аммонитов из семейства Aegoceratidae, в результате которой у различных групп появляются сходные типы структуры раковины. Правда, он считал, что причина подобного параллелизма заключается в том, что организация аммонитов обуславливает возможность их изменений лишь в определенных рамках. Признаки же проявляются под действием механических факторов. В то же время построенные им ряды паллюдин свидетельствовали о строгой постепенности в преобразовании видов.

Как будет показано ниже, большинство эволюционных палеонтологов в немецком языковом пространстве стояли на позициях неокатастрофизма, скальтации и телеологического ортогенеза. Неймайр же пытался найти доказательства и в пользу отбора, и в пользу прямого влияния внешней среды и скальтаций. Будучи убежденным сторонником дарвинизма в объяснении большинства классических примеров внезапного вымирания таких организмов, как трилобиты, аммониты, гаиноидные рыбы, динозавры и т. д., он полагал, что конкуренцией со стороны более приспособленных организмов объяснимы далеко не все случаи вымирания. В частности, ему казалось загадочным вымирание гигантских млекопитающих. Неймайр вынужден был признать, что здесь «мы стоим перед великой загадкой, перед великим явлением, которое мы не можем разрешить, но которое нам показывает, что во время дилuviального периода произошли неизвестным образом, и по неизвестным причинам, глубочайшие изменения жизненных условий на большей части всех континентов земного шара, что было влияние более общего значения и распространения, чем какие бы то ни было причины, которые мы склонны приписать им» (Неймайр, 1919, с. 288). В дарвиновских факторах он не находил объяснения внезапного расцвета фузулин в карбоне, рудистов в мелу, нуммулитов в третичном периоде, а также последовавшего за этим резкого уменьшения числа форм и их вымирания.

Неймайр представлял собой ту группу дарвинистов, которые с самого начала стремились к более широкому синтезу не только принципов механоламаркизма и селекционизма, но и скальтации. Эта позиция была характерна для многих немецких эволюционистов того времени.

9.4. Неоламаркизм

Если Э. Геккель, считая Ж.-Б. Ламарка основателем эволюционной теории, всё же позиционировал себя дарвинистом и в какой-то степени признавал естественный отбор, то многие немецкие биологи пытались в новых условиях возродить учение Ламарка, и их усилия находили поддержку у значительной части немецкого сообщества биологов. Довольно быстро возник немецкий неоламаркизм, к которому относят эволюционные концепции, опирающиеся или на учение Ламарка в целом, или на какие-либо отдельные его стороны. В Германии были практически все формы неоламаркизма, включая ортоламаркизм, механоламаркизм и психоламаркизм (Завадский, 1973, с. 175–177).

Одна из первых попыток модернизировать ламаркизм принадлежит немецкому ботанику Карлу Вильгельму фон Нэгели. Не отрицая существования отбора, Нэгели уже в 1860-х гг. выступил против его универсализации. Отбор, по его мнению, не мог воздействовать на морфологические признаки, не имеющие, как правило, адаптивного значения, но важные для организации. Подробное обоснование своих представлений Нэгели дал в книге «Механикофизиологическая теория эволюции» (Nägeli, 1884), в которой все клетки организма разделил на две автономные части: «трофоплазму» (соматические клетки) и «идиоплазму» (носитель наследственности), а прогрессивную эволюцию связывал с «принципом усовершенствования» (Ibid, S. 23). В отличие от трофоплазмы, подверженной воздействию внешних влияний, идиоплазма независима и стремится стать всё более и более сложной. Подобно Ламарку, Нэгели отличал эволюцию организационных признаков от эволюции приспособительных и противопоставлял друг другу их причины, обосновывая независимость существования двух форм эволюции — таксоногенеза и адаптиогенеза. Их коренное отличие обусловлено природой законов, управляющих каждой из этих двух форм эволюции. Изменения организационных признаков носят автогенетический характер, необратимы и приурочены к идиоплазме, а изменения приспособительных признаков носят эктогенетический характер, обратимы, по наследству не передаются и приурочены к трофоплазме: «Филогенетическое развитие состоит, следовательно, в том, что идиоплазма постоянно усложняется под действием внутренних причин, но при этом сохраняет или изменяет свой приспособительный характер под влиянием одних и тех же или изменяющихся внешних раздражений» (Ibid, S. 181).

К. В. фон Нэгели считал ошибочным представление Дарвина о неопределённом характере наследственной изменчивости. По его мнению, такой изменчивости нет в природе, так как развитие органического мира следует определённому плану. Само наличие эволюционных рядов в направлении от простых к все более сложным формам может быть объяснено только в том случае, если эволюция идет через бесчисленный ряд поколений без отбора. При этом совершенствование не может происходить под воздействием пищи, температуры, света, силы тяжести и электричества, так как они вызывают приспособительные, но обратимые ненаследственные физиологические изменения, а филогенез основан на необратимых наследственных структурных изменениях. К тому же факторы внешней среды могут вызывать только колеблющуюся или циклическую изменчивость, в то время как филогенез — всегда жестко направленный процесс.

Внутреннюю причину эволюции, действующую всегда только в сторону совершенствования, К. В. фон Нэгели не мудрствуя лукаво назвал «принципом усовершенствования» (*Vervollkommungsprinzip*), трактуя усложнения как усовершенствование. Для него этот принцип имел механическую природу и представлял собой закон инерции в мире живого. Тем не менее он не затруднялся объяснить, какая же сила заставляет организмы двигаться в сторону усложнения. Введение понятия «инерции» не решало ни проблему источника филогенеза, ни причины его направленности, неравномерности темпов, вплоть до полных остановок, так как всякое тело, движущееся по инерции, приводится в движение какой-то внешней силой. Принципу неизбежного внутреннего стремления к прогрессу противоречило существование низших групп растений и животных, персистирование видов в течение нескольких геологических эпох, образование в онтогенезе структурно-функциональных систем, польза которых обнаруживается лишь во взрослом состоянии, коадаптации органов в филогенезе, соответствие между индивидами разных полов и разных поколений, а также коадаптации между членами стад и т. п. По существу фундаментальная проблема соотношения прогресса и органической целесообразности трактовалась тавтологически: организмы обладают изначальной целесообразностью, позволяющей адаптивно реагировать на новые условия среды.

Вскоре немецкий зоолог Теодор Эймер в фундаментальной книге «Возникновение видов» с подзаголовком «На основе унаследования приобретенных признаков по закону органического роста» (Eimer, 1888) также старался доказать закономерный характер эволюции и несостоятельность принципа полезности в объяснении возникновения новых признаков организмов. Как и К. В. фон Нэгели, он считал свою концепцию механистической и, стараясь избежать обвинений в автогенезе, основное внимание уделял приспособительным изменениям. Эймер выделял следующие виды «органического роста»: формообразование (*Formbildung*, т. е. филогенез), индивидуальное развитие и воспроизведение (*Fortpflanzung*) (Eimer, 1888, S. 26). По его мнению, внешние факторы (температура, свет, влажность воздуха и т. д.) преобразуют протоплазму так, что признаки изменяются целесообразно и наследуются. На базе возникшего наследственного разнообразия действуют борьба за существование и естественный отбор. Основу возникновения и наследования изменений Эймер находил в единых «законах органического роста» для клеток, тканей и органов, организмов и видов, полагая, что эволюция («органический рост») не сложнее обычного роста, покоящегося на тех же физико-химических основаниях, что и рост кристаллов. Механической причиной онтогенеза для него был филогенез, и он не видел принципиальных различий между ними. Эймер подчеркивал, что структурные особенности организма выступают как конституционные факторы (*innere Ursache*), допускающие органический рост только в определенных направлениях, подчеркивая при этом, что они не имеют ничего общего с принципом усовершенствования Нэгели. В то же время он не принимал и учение Дарвина, которое, по его мнению, не объясняло факта направленности эволюции и ее протекания по немногим руслам.

Для обоснования своей теории Т. Эймер строил «ортогенетические ряды эволюции окраски», исследовал широкую изменчивость окраски у многих географических рас и разновидностей ящерицы *Lacerta muralis*. Изменение окраски шло или

в сторону распада полос на части и образования пятнистости (а после слияния пятен в направлении, перпендикулярном старой полосатости, возникали поперечно-полосатые формы), или же в сторону разрастания, а также исчезновения полос. Это доказывало, что эволюция окраски происходит лишь по нескольким направлениям и, раз начавшись, продолжает идти по законам «филогенетического роста» до какого-то стабильного состояния. Эту остановку «филогенетического роста» Эймер называл состоянием «генэпистаза» и считал ее причиной образования реальных видов.

В 1897 г. Т. Эймер (Eimer, 1897) выпустил 2-ю часть «Возникновения видов» с воинственным подзаголовком: «Ортогенезис бабочек. Доказательства в пользу определенного направления развития и бессилия естественного отбора в формировании видов», которая сразу же была переведена на английский язык. Используя термин «ортогенез», введенный незадолго до этого В. Гааке (Haacke, 1893) в эволюционную теорию, Эймер подчеркивал, что эволюция представляет собой «определенно направленное развитие», так как особенности строения, система функций и материальный состав тела ограничивает возможности развития и в значительной мере определяет направление последующей эволюции. Отбор же может функционировать только на основе случайного выбора, предполагающего множество направлений изменчивости. Если этого множества не существует, значит, в природе отсутствует материал, необходимый для действия отбора. Обилие причин (Ursache), средств (Mittel) и законов (Gesetze) органической эволюции затрудняло интерпретацию концепции Эйлера. В конце концов, он признавал, что причина ортогенетической эволюции должна лежать в самом организме. Этот вывод его пугал, так как предполагал таинственное стремление организмов к эволюции в направлении прогресса. Не желая выбирать между эктогенезом и автогенезом, а также страшась телеологии, Эймер выделил 5 способов видообразования: генэпистазис, скачкообразное развитие, нарушение оплодотворения (Befruchtungsverhinderung), упражнение определенных органов, скрещивание. Однако стремясь дать синтез разных концепций видообразования, он отверг селектогенез, так как отбор, по мнению Эймера, лишь сохраняет уже существующее.

Хотя Т. Эймер считал, что создал оригинальное направление ортогенеза, основные положения его теории в целом укладывались в парадигму неоламаркизма: признание наследования приобретенных признаков, смешивание наследственных изменений и модификаций; отрицание роли случайной изменчивости и значения естественного отбора в эволюции; преувеличение роли внешних абиотических факторов эволюции; отождествление онтогенеза и филогенеза; отождествление направленности эволюционного процесса с процессами роста. Все эти недостатки, характерные для эктогенетических разновидностей неоламаркизма, неизбежно вели к автогенезу и телеогенезу. Вместе с тем Эймер ставил важную проблему «ограниченности путей дальнейшего развития в зависимости от предыдущей эволюции вида» (Сутт, 1974, с. 34).

Причины зарождения и распространения механоламаркизма в значительной степени связаны с недовольством ряда биологов доминированием филогенетического направления и осознанием ими необходимости экспериментальной проверки представлений о причинах эволюции, прежде всего различных типов изменчивости и их взаимодействий с естественным отбором. Как показала судьба открытия

Г. Менделя, в догенетической и доэкологической биологии было невозможно наладить систематическую разработку этих вопросов на экспериментальной основе, что нередко приводило к трактовкам полученных результатов в духе механоламаркизма.

Немецкий энтомолог Г. Дорфмейстер (Dorfmeister, 1864), возможно, был первым экспериментальным исследователем процессов видообразования. Воздействуя на куколки темноокрашенных бабочек *Vanessa prorsa* пониженными температурами, он получил бабочек с рыжевато-красной окраской, характерной для вида *V. levana*, а при воздействии повышенной температурой на куколки последней темные формы, неотличимые от *V. prorsa*. Это экспериментальное взаимное превращение «видов» позволило установить явление сезонного полиморфизма, имеющего модификационную основу и регулируемого природной сменой температур. В ту эпоху подобные данные были проинтерпретированы как доказательства прямого действия среды на процесс видообразования. В дальнейшем механоламаркизм основывался как на экспериментальном, так и на палеонтологическом материале, главным образом во Франции и США. Но немало его сторонников было в немецкоязычных странах, которые ставили опыты по изучению изменчивости в онтогенезе для доказательства ламарко-жоффруистских принципов прямого или функционального приспособления.

Известный немецкий энтомолог М. Р. Штандфус, работавший в Цюрихе, прославился своими опытами о влиянии окружающей температуры во время куколочной стадии на окраску бабочки и по межвидовой гибридизации. В экспериментальных исследованиях с Lepidoptera Штандфус установил, что под влиянием изменений температуры у бабочек нимфалид (*Poligonia*, *Araschnia*, *Vanessa* и др.) происходит изменение окраски (Standfuss, 1899). У одних видов небольшие изменения температуры вызывали резкую смену окраски, а у других реактивность на температурные воздействия оказалась слабой. Подвергая куколку того или иного вида действию холода или тепла, Штандфусу удавалось искусственно вызывать «сезонный диморфизм», а затем и появление «местных форм». Эти опыты, проведенные на нескольких десятках тысяч особей, стали толчком для целой серии исследований над термоморфозами, а также гидро- и хемоморфозами у насекомых и, казалось, однозначно свидетельствовали в пользу механоламаркизма. Данные, полученные в работах экспериментальных морфологов растений швейцарской школы Г. Бонье, также явились значительным подкреплением механоламаркистской доктрины эволюции.

Представление о «прямом приспособлении» в конце XIX в. пытался обосновать немецкий ботаник Р. фон Веттштейн. Прямое приспособление он понимал в двух смыслах: как процесс любого изменения под влиянием внешних условий и как процесс целесообразного изменения (Wettstein, 1903). Внешние условия, согласно Веттштейну, вызывают изменения функции, за которыми следуют морфологические изменения. Постепенно это приводит к филогенетическим преобразованиям. В то же время Веттштейн неоднократно подчеркивал, что прямое приспособление не может создать ничего абсолютно нового, усиливая или ослабляя через модификации уже имеющиеся признаки. Отождествляя прямое приспособление с функциональным, Веттштейн считал, что первое якобы утрачивает свой «мистический характер».

Одним из идейных вдохновителей психоламаркизма был немецкий физиолог Э. Геринг (Hering, 1870), который считал память общей функцией живой материи и основу эволюции видел в функциональной связи между сознанием и живым

веществом. Он переносил способность к памяти с нервных клеток на половые и полагал, что наследование приобретенных признаков основано на «запоминании» идиоплазмой тех раздражений, которые действовали на нее в прошлом. Идеи Геринга оказали большое влияние на многих современных ему неоламаркистов, включая Э. Геккеля, О. фон Гертвига, К. В. фон Нэгели и др.

9.5. Сальтационизм и неокатастрофизм

С самого начала многие немецкие эволюционисты старались выйти за рамки дилеммы дарвинизм–ламаркизм и искали решение ключевых проблем эволюции в рамках сальтационизма, телеогенеза и даже теогенеза. Исторический процесс они рассматривали как чередование периодов бурного образования, «перечеканок» форм с периодами относительного покоя, во время которых изменчивость, как правило, не выходила за рамки вида. Внутривидовую изменчивость, ведущую к образованию новых групп внутри вида, и возникновение принципиально новых адаптаций и типов строения они трактовали как не связанные между собой процессы, отличавшиеся и по характеру детерминации, и по темпам преобразования. Периоды относительного покоя естественно характеризовались низкими темпами преобразования. Действие законов, контролирующих их, осуществлялось медленно и постепенно. Законы же «перечеканок» организмов определяли высокие скорости эволюции. Причем по существу законы этих фаз в развитии филогенетических групп не были связаны друг с другом. Каждый из этих периодов управлялся специфическими законами, которые внезапно начинали действовать и столь же внезапно прекращали свое действие. Даже Э. Геккель, считавшийся дарвинистом, выделял стадию подъема, соответствующую юности в индивидуальном развитии, стадию расцвета (т. е. зрелости) и стадию дегенерации (т. е. старости) в каждом филоне.

Столь специфический взгляд на процессы эволюции в какой-то степени был обусловлен естественнонаучными и философскими традициями Германии. Идея развития составляла суть немецкой натурфилософии и немецкого идеализма Ф. В. Й. фон Шеллинга и Г. В. Ф. Гегеля. Им в равной степени было присуще признание целеполагания и целестремительности как неотъемлемой стороны в детерминации процессов природы. Немецкой классической философии, пронизанной диалектикой, был чужд униформистский взгляд на процессы развития. Перерывы постепенности, скачкообразное разрешение противоречий, резкие ускорения процессов развития в периоды коренного преобразования реальности и саморазвития абсолютной идеи — эти и другие принципы диалектики занимали существенное место в философских системах, известных немецким естествоиспытателям.

Естественники, находившиеся под влиянием философских систем И. Г. Фихте и Ф. В. Й. фон Шеллинга с постулированным в них тождеством субъекта и объекта, утверждали, что для познания природы нет необходимости исследовать ее путем наблюдений и опыта. Достаточно лишь правильно мыслить для постижения результатов деятельности абсолютного духа. В итоге свои размышления о природе они стремились представить как продукт исключительно чистого мышления, оставляя за скобками результаты многочисленных наблюдений и опытов. Важно добавить, что немецкая идеалистическая философия была романтическим национализмом. Для нее все нации и все поколения были частями единого исторического процесса

самопознания духа, а в ряду переходов от низших форм культуры к высшим дух с наибольшей полнотой реализовался в немецком народе, достигшем максимальной степени свободы.

При этом в какой-то степени они опирались на идеи телеологического эволюционизма К. Э. фон Бэра, четко выраженные в его статье «Всеобщий закон природы, проявляющийся в каждом развитии» еще в 1834 г., и на труды Г. Г. Бронна, рассмотренные выше. Характерной чертой их взглядов было сочетание телеологического трансформизма с сальтационизмом, что прямо противопоставляли английской склонности к униформизму и эмпиризму. Впоследствии эти идеи получили всестороннее обоснование в трудах многочисленных немецких эволюционистов, неизменно занимавших антидарвиновские позиции. Свои главные аргументы первые немецкие эволюционисты направляли прежде всего против дарвинизма, который был для них типичным продуктом культуры Англии — главной конкурентки Германии в борьбе за мировое господство и интеллектуальное лидерство.

Работы немецких биологов стали важной вехой в переходе от креационистского катастрофизма к телеологическому трансформизму и эволюционизму с признанием ведущего значения сальтационных преобразований. Ссылаясь на результаты эмбриологических исследований и данные палеонтологии сторонники телеологического сальтационизма подчеркивали неравномерный характер темпов эволюции. Основные возражения у них вызывала трактовка вопроса об элементарном шаге эволюции и о величине наследственных изменений, служащих материалом для эволюционных преобразований. В действительности же сальтационизм как теория эволюции, построенная на абсолютизации прерывистости преобразований, был противоположен не селекционизму, а униформизму. Дарвинизм основан на признании ведущего значения в эволюции не обязательно мелких изменений, а только таких, которые не снижают жизнеспособности организма, его адаптации к внешней среде и коадаптированности органов, а при известных условиях могут их и повысить.

С дарвиновским представлением о ведущем значении в эволюции мелких и постепенных изменений одним из первых не согласился знаменитый австрийский эмбриолог и сравнительный анатом Р. А. фон Кёлликер (Kölliker, 1864; 1872; Кёлликер, 1864). Утверждение Дарвина о постепенных переходах между видами не подтверждалось, по мнению Кёлликера, ни знаниями о современных видах, ни палеонтологическими данными. Существование морфологических хиатусов между видами нельзя было объяснить как вторичное явление, обусловленное вымиранием промежуточных форм. Ведь и в ископаемом состоянии не встречались переходные формы между крупными таксонами. К тому же на протяжении долгих периодов геологического времени многие формы оставались абсолютно стабильными. Дарвину, по мнению Кёлликера, не удалось также привести ни одного доказательства возникновения новой формы, репродуктивно изолированной от родительской. Вся история селекционной работы скорее свидетельствует о высокой стабильности основных видовых признаков, чем об их пластичности. Выведенные человеком формы хотя и сильно отличаются друг от друга внешне, однако сохраняют способность производить при скрещивании плодовитое потомство. Некоторые расы домашних животных (например, мопсы, бульдоги, таксы) возникают скорее вследствие внешних патологических изменений, а не в результате аккумуляции мелких вариаций. Аналогична ситуация и со многими породами голубей.

Здесь Р. А. фон Кёлликер по сути дела повторил давние аргументы против идеи эволюции. Новым выглядело только утверждение о том, что селекционизм по своей сути телеологичен. Ученый уверял, что «Дарвин — телеолог в буквальном смысле слова» (Kölliker, 1864, S. 175), поскольку в его теории отбора во главу угла был поставлен принцип полезности и тем самым всякий признак животных оказывался наилучшим. На самом же деле, по мнению Кёлликера, новые формы возникали вне зависимости от их приспособленности к внешним условиям, а их особенности могут быть не только полезны, но и совершенно индифферентны или даже вредны. Главный недостаток в теории Дарвина Кёлликер усматривал в отсутствии всеобщего закона развития, который ничем не отличался от обычного закона природы, кроме своей универсальности. Позднее, отвергая обвинения в телеологичности постулируемого им закона, Кёлликер уверял: «Я называю законом органической природы не что иное, как то, что обозначают этим именем физик, химик, астроном, и понимаю под всеобщим законом развития то же самое, что понимает минералог, когда он говорит о законе образования кристаллов, или когда астроном говорит о законах тяготения или законах развития небесных тел» (Kölliker, 1872, S. 4).

Вместе с тем аргументация Дарвина убедила Р. А. фон Кёлликера в реальности эволюции, но не дарвиновских представлений об эволюции, идущей путем медленных превращений под воздействием естественного отбора. Для него эволюция могла идти «...путем как более медленных, так и скачкообразных превращений под действием господствующего во всей природе закона развития» (Kölliker, 1864, S. 179). Последнее положение он считал ключевым в предложенной им концепции гетерогенного размножения, согласно которой «новые существа возникают путем отклонения от нормального развития зародыша» (Ibid, S. 181). Оно могло происходить как при развитии оплодотворенной яйцеклетки, так и при партеногенезе. Причем вновь возникающие формы всегда являются более высокоорганизованными, чем родительские. В качестве примеров он приводил чередование поколений у гидроидов, сложный цикл развития иглокожих, метаморфозы у низших позвоночных, сходство стадий эмбрионального развития млекопитающих с птицами, рептилиями и амфибиями, образование разных каст среди потомства одной оплодотворенной самки. По его мнению, из яйца протей могли сразу произойти существа, подобные тритону и саламандре, а благодаря неотении и педоморфозу появляются формы с признаками, соответствующими другим организмам того же класса. Кёлликер указывал на то, что самцы и самки у некоторых видов столь резко отличаются друг от друга, что их можно было бы принять за представителей разных родов и даже семейств. По существу, возрождая старую идею Э. Жоффруа Сент-Илера, Кёлликер делал это на уровне эмбриологических знаний второй половины XIX в., и приводимые им факты впоследствии многократно использовали многие сторонники как сальтационизма, так и дарвинизма, например А. Н. Северцов (1910).

В 1872 г. Р. А. фон Кёлликер усилил утверждение о естественном характере внутреннего закона развития, обуславливающего прогресс в органическом мире, и подчеркнул полифилетический характер своей теории. Внезапно возникающие формы, по его мнению, могли быть сходны с другими, не связанными с ними генетически, но произошедшими независимо. Кроме того, он поднял вопрос о различиях масштабов скачков в эволюции и различиях возникающих в итоге таксонов. При незначительных изменениях онтогенеза возможно образование новых разновидностей

и видов, а при крупных — возникновение родов, семейств и отрядов. По его мнению, простейшие позвоночные могли произойти от асцидий, амфибии из икры некоторых рыб, рептилии — из икры амфибий, высшие млекопитающие — из яйцеклетки сумчатых или однопроходных млекопитающих. Изменения же личинок, по его мнению, могли вывести даже за пределы типа, например от трохофоры аннелид мог возникнуть науплиус ракообразных.

Одновременно с Кёлликером аналогичные взгляды были высказаны знаменитым швейцарским геологом и ботаником О. фон Геером (Heer, 1865), который на основе исследования ископаемой третичной растительности арктической области пришел к выводу о необходимости разрабатывать *Umprägungstheorie* («теорию перечеканок»). О внезапном возникновении новых видов в результате появления патологических форм писал немецкий ботаник и физиолог растений В. Гофмейстер (Hofmeister, 1867). Признавая возможность внезапных резких отклонений от родительской формы, Гофмейстер вместе с тем подчеркивал, что различия между монстрами и мелкими вариациями носят сугубо количественный характер. Одно и то же отклонение можно рассматривать и как вариацию, и как уродство. Их конкретная оценка зачастую зависит от способа размножения растения. Бесполое размножение и относительная простота строения растений, по мнению Гофмейстера, способствуют возникновению новых форм, которые, «если не знать их происхождения, вполне можно признать за особый таксон» (Ibid, S. 363). В целом он убежден, что «новая форма могла появиться сразу, совершив сильное отклонение от родительской формы» (Ibid, S. 564).

Взгляды Р. А. фон Кёлликера нашли сочувственный отклик у Т. Гексли (Huxley, 1887), который был согласен с Кёлликером в том, что до сих пор не найдено переходных форм ни между современными, ни между ископаемыми организмами. Не отрицал он и недоказанность репродуктивной изолированности вновь возникающих видов от родительских. Вместе с тем он не принял приведенные Кёлликером примеры и его трактовку механизмов возникновения новых форм, так как неизвестно, возникают ли при метагенезе, метаморфозе и т. п. действительно новые формы. Развитие некоторых потомков вне родительского вида, по мнению Гексли, было лишь крайним случаем дарвиновской изменчивости, «анконская овца развивается из яйцеклетки обычной овцы» (Ibid, p. 188). Гексли напомнил, что он всегда придерживался мнения о созданных самим Дарвином ненужных трудностях для своей теории, связанных с отрицанием скачков в природе. Сам же он был убежден в том, что природа «делает значительные скачки в изменчивости сейчас и в прошлом, и эти скальтации вызывают те пробелы, которые кажутся существенными в серии известных форм» (Ibid, p. 188). Таким образом, даже приверженцы теории естественного отбора уже в 1860-х гг. усматривали рациональный смысл в концепции Кёлликера.

Весьма высоко ценил работы Р. А. фон Кёлликера и популярный немецкий философ-иррационалист Э. фон Гартман. В книге «Истина и заблуждение в дарвинизме», выпущенной в 1874 г., он считал вполне обоснованной мысль о том, что «первое яйцо того вида, который должен был образоваться, должно произойти в яичнике близкородственного вида путем изменения эмбриональных зачатков в самой примитивной их стадии» (Гартман, 1906, с. 38). В предложенной им органической теории развития гипотеза Кёлликера о гетерогенном размножении занимала видное место.

Можно привести и другие примеры, опровергающие мнение о незначительном влиянии Р. А. фон Кёлликера на эволюционную мысль XIX в. Его работы не раз подвергались подробному анализу, а заключенные в них идеи сальтационизма, телеологии и автогенеза заняли существенное место во многих работах, начиная от К. В. фон Нэгели и кончая сторонниками концепции прерывистого равновесия. Именно Кёлликер положил начало искоренению теологии при обсуждениях вопроса о причинах резких перекечанок органических форм. Его сальтационизм носил естественнонаучный характер и подкреплялся не столько натурфилософскими рассуждениями, сколько эмпирическими данными. По существу, Кёлликер прокладывал путь к изучению вопроса о роли онтогенетических преобразований в филогенезе, разработка которого стала возможной лишь в XX в. Влияние Кёлликера оказалось столь значительным, что он практически преобразовал даже основной принцип неоламаркизма о медленных и постепенных преобразованиях. Всё вышесказанное позволяет сделать вывод о том, что работы Кёлликера были важны для будущего эволюционного синтеза.

Были предприняты попытки синтезировать телеологический сальтационизм с идеей постоянства видов и градуализмом. Интересная попытка в этом направлении была предпринята немецким ботаником Юлиусом Вильгельмом Албертом Вигандом (Wigand, 1872; 1874–1877). Его обычно вспоминают как автора трехтомного сочинения «Дарвинизм и естествознание Ньютона и Кювье», которое чаще всего оценивают как безуспешную попытку опровергнуть теорию естественного отбора. При этом забывают оригинальное стремление Виганда как-то синтезировать концепцию постоянства видов с идеей эволюции, протекающей скачками. Впервые эта точка зрения была изложена в гипотезе о «примордиальной», первичной клетке (Wigand, 1872). Виганд исходил из того, что и концепция эволюции, и концепция неизменности видов являются верными относительно определенных этапов в истории органического мира. Себя же он считал призванным объединить два различных мировоззрения в рамках единой теории, исходящей из существования некоего всеобщего закона природы. Этим законом объясняется сходство в органическом мире, отражаемое в естественной системе, подобно тому, как классификация химических элементов или кристаллов предопределяется периодическим законом Менделеева или же законами кристаллизации.

Теорию Дарвина Виганд отвергал по трем соображениям. Во-первых, он считал, что упор Дарвина на случайное возникновение новых форм вступает в противоречие с господствующей во всей природе закономерностью и четко выраженным в истории органического мира единым планом развития. Во-вторых, он не мог согласиться с тем, что новые типы организации возникли путем суммирования мелких индивидуальных изменений, тогда как данные палеонтологии свидетельствуют об обратном. Наконец, Виганд был уверен, что естественным отбором нельзя объяснить отсутствие переходных форм между современными видами, родами и т. д. Не устраивало Виганда и дарвиновское объяснение происхождения органических форм из одной или нескольких первичных клеток. Видовые особенности, по его мнению, выражены всегда столь же четко, как и характеристики более крупных таксонов. Поэтому виды отличаются от других таксонов лишь набором описываемых свойств.

Придерживаясь самой широкой полифилии, Виганд полагал, что на заре жизни возникло множество первичных клеток, из которых независимо друг от друга

и произошли все современные виды. Отвергнув идеи градуальной эволюции и монофилии, Виланд вместе с тем не согласился и с концепцией гетерогенного размножения, хотя и отметил ряд ее преимуществ перед теорией Дарвина. Он усматривал их в признании Р. А. фон Кёлликером внезапного порождения новых форм в соответствии с внутренним законом развития. Однако Виганд считал, что гипотеза Кёлликера построена на неоправданных аналогиях, на переносе механизмов метagenии и метаморфоза, характерных для организмов с бесполом размножением, на организмы, размножающиеся только половым путем. Подобные превращения амфицитов казались ему совершенно невозможными. Оплодотворенная клетка с самого начала содержит точную программу развития, отклонение от которой невозможно в ходе онтогенеза. Кроме того, с позиций гетерогенного размножения можно объяснить различия организмов, а не их сходство. Если же за масштаб возникновения новых форм принимать возникновение медузы из гидры, т. е. фактически образования нового типа, то «как тогда объяснить возникновение близкородственных форм, различных видов одного рода, различных родов одного семейства, поскольку для столь малых отличий мы не имеем аналога при чередовании поколений» (Wigand, 1872, S. 12). Приводимые же Кёлликером примеры гетерогенного размножения вели к изменению основного плана строения, к преобразованию одного типа в другой. В таком случае следовало бы принять возможность образования млекопитающего из рыбы или даже моллюска, папоротников из мхов или водорослей. Но у организмов с половым размножением превращение форм строго ограничено.

А. Ю. Виганд предложил собственное объяснение причин существования единства в разнообразии органического мира. Суть его гипотезы сводилась к тому, что на стадии «примордиальных» клеток шло интенсивное образование зародышей будущих видов. В течение некоторого времени эти зародыши передавались в латентном состоянии, пока внутренний закон развития не пробуждал их. Тем самым наступал период реализации имеющихся потенциалов. Из примордиальной клетки развивается длинный ряд «личиночных стадий», из которых далее выходят готовые и уже неизменные виды.

Вместо концепций градуализма и гетерогенного размножения А. Ю. Виганд предложил гипотезу истощения образовательной силы и постепенного затухания эволюции. Согласно этой концепции формообразование шло быстро только на начальных стадиях развития органического мира, а затем в ходе растраты «образовательной силы» ранг вновь возникающих таксонов всё уменьшался вплоть до образования постоянных видов. Вскоре Виганд выступил с более подробным изложением своих взглядов (Wigand, 1874–1877). Его трехтомник «Дарвинизм и естествознание Ньютона и Кювье» не привлек внимания современников. Но перечитывая эту книгу в наши дни, можно убедиться, насколько актуально и конкретно поставлены в ней научные и методологические проблемы, большинство из которых и сейчас являются предметом ожесточенных дискуссий. Наряду с рассмотрением чисто естественнонаучных проблем (вид и видообразование, устойчивость и изменчивость видовых признаков, частота изменчивости, законы наследственности, борьба за существование и естественный отбор, роль полового отбора, дивергенция и параллелизма, прогрессивная эволюция и т. д.) Виганд посвятил специальный том методологическим аспектам дарвинизма, его эпистемологическим и онтологическим основаниям (Wigand, 1876).

По его мнению, теория Дарвина «вступает в противоречие с понятием постоянства видов, выведенным из опыта и поэтому тщательно обоснованным» (Wigand, 1874, S. 203). Наблюдая рецентные формы, он не находил доказательств эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора, которые, будучи основаны на случайной изменчивости, никак не могли привести к выработке приспособлений. Подтверждения дарвинизму он не видел и в палеонтологической летописи. Особенно А. Ю. Виганда смущала дарвиновская непоследовательность в отождествлении ныне действующих факторов и законов эволюции с факторами и законами, действовавшими в прошлом. В частности он указывал, что такое понимание соотношения событий прошлой и современной эволюции противоречит дарвиновскому предположению, что в «более древние времена физические изменения Земли, вероятно, шли быстрее и сильнее, чем в настоящее время» (Ibid, S. 284–285).

Лишь отчасти справедливым ему представлялось и утверждение о прогрессе в ходе истории органического мира, так как главные типы животных (лучистые, моллюски, членистоногие, позвоночные), а также растений (водоросли, папоротники, голосеменные и покрытосеменные), по мнению А. Ю. Виганда, существовали во всех периодах, начиная с карбона, и «прогресс можно увидеть только в пределах отдельных классов» (Ibid, S. 285). Не согласуются с дарвинизмом и факты внезапного появления близкородственных форм на границах многих геологических периодов. Однако эти факты становятся понятными, если допустить, что история органического мира протекает как единый процесс, подобный процессу индивидуального развития, «происходящему скачками в соответствии с внутренним законом» (Ibid, S. 288). Анализ таксономического состава фаун смежных отложений убеждал его в том, что «замещение ископаемых идет не постепенно, а скачкообразно» (Ibid, S. 289), поэтому нигде нет переходных форм, а новый вид появляется рядом со старым уже в готовой «перечеканенной форме».

В книге «Истина и заблуждение в дарвинизме» в 1875 г. Э. фон Гартман одним из первых откликнулся на концепцию А. Ю. Виганда, который, по его мнению, «дает сильное критическое освещение дарвинизма и отличается полным знанием дела и остроумием аргументации» (Гартман, 1906, с. 20). Вместе с тем у него вызвала возражения попытка А. Ю. Виганда отрицать эволюцию современных видов. Свой путь Гартман видел в синтезе теории Дарвина с концепцией гетерогенного размножения Кёлликера. «Гетерогенное зарождение и постепенное изменение могут великолепно уলেখся рядом в процессе органического развития» (там же, с. 42). Первое из них объясняет происхождение крупных таксонов и новых типов организации, а второе — процессы видообразования. Теория гетерогенного размножения как бы отражает скелет грандиозного процесса эволюции, а трансмутационная теория Дарвина показывает, как этот скелет постепенно облекался плотью. Обе теории «идут рука об руку, и зависят друг от друга» (Гартман, 1906, с. 63).

В предложенной Э. фон Гартманом органической теории развития и дарвинизм, и концепция гетерогенного размножения занимали определенные места. Дарвиновские факторы эволюции (борьба за существование, естественный отбор, наследственность, изменчивость, прямое влияние внешней среды, упражнение и неупражнение органов, корреляционная изменчивость и половой отбор) ответственны за постепенное преобразование видов. Образование же крупных таксонов, связывающее все современные формы реальным генетическим родством, идет за счет

гетерогенного размножения, при котором осуществляются планомерные и закономерные метаморфозы зародышей. Но подлинное единство органического мира и систематическое родство организмов, согласно Гартману, обеспечивается неким идеальным родством, осуществляемым через аналогю и закономерный характер развития. Таким образом, основой синтеза сальтационизма и градуализма была, по Гартману, телеология. Но попытка объединить последнюю с селекционизмом осталась малоизвестной биологам, хотя книга Гартмана и была переведена на многие зарубежные языки. Ее забвению способствовал и чрезвычайно сложный и умозрительный характер большинства рассуждений автора.

Иная судьба была у работ немецко-австрийского палеонтолога Вильгельма Генриха Ваагена, который в конце 1860-х гг. инициировал обсуждение проблемы сальтационизма на ископаемом материале. Изучая юрских аммонитов *Opellia subradiatus*, Вааген впервые использовал понятие «мутация» в области палеонтологии (Waagen, 1869). Мутациями он называл преобразования видов во времени, при переходе от одного горизонта к другому. Мутации характеризовали резкие морфологические различия между формами одного и того же вида, сменяющимися друг друга в стратиграфических слоях. Они были устойчивы на протяжении всего горизонта и никогда не выходили за его пределы. Формы, характерные для данного слоя, могут встречаться в различных местах, однако никогда формы из более древних отложений не встречаются в поздних слоях. Таким образом, в отличие от подвидов современных форм, мутации отграничены друг от друга не горизонтально, а вертикально.

Для Ваагена мутации были скачками значительного масштаба, выходящими за рамки обычной внутривидовой флуктуирующей изменчивости. По существу он брал фрагменты филогенетической линии, отделенные от других не столько эволюционно-биологическими параметрами, сколько геологическими, т. е. перерывами в отложениях. Восходящий ряд мутаций в серии геологических слоев, согласно Ваагену, представлял собой коллективный вид или филогенетический ряд по современным представлениям. Поскольку мутации появляются внезапно и в разных местах возникают одни и те же формы, то Вааген считал, что механизм их образования принципиально отличен от образования географических подвидов. Массовое появление мутаций он приписывал действию автономических сил, названных им «законом развития» (Waagen, 1869, S. 239).

Всё это выводило теорию В. Г. Ваагена за пределы дарвиновского учения, что он и сам прекрасно понимал. Более того, в одном из своих последних сочинений Вааген попытался рассмотреть данные палеонтологии в свете библейского мифа о сотворении Вселенной, Земли и ее населения, приурочивая геологические периоды (силур, девон, карбон, пермь, мезозой и кайнозой) к соответствующим шести дням творения (Waagen, 1898). Тем не менее, идеи Ваагена и поддержавшего его М. Неймайра получили весьма широкое распространение в палеонтологии, а его мутации сыграли важную роль в развитии сальтационистских представлений. Если палеонтологи, постулируя скачкообразный характер формообразования, до этого обычно имели в виду возникновение крупных таксонов, то здесь впервые ставился вопрос об образовании внутривидовых единиц. К тому же установленные Ваагеном мутации носили ступенчатый характер, что в принципе могло приводить к появлению новых особенностей трансгрессивного характера. Ископаемый материал не позволял судить о наследственном характере мутаций Ваагена. Возможно, они были

лишь модификациями. По сути дела, здесь вставала та же проблема, которая вызвала ожесточенную дискуссию о природе прерывистого характера изменения формы раковины у двусторчатых моллюсков среди сторонников и противников концепции прерывистого равновесия (Williamson, 1978).

Благодаря В.Г. Ваагену и М. Неймайру палеонтология начала участвовать в решении вопроса о механизмах видообразования. Возникла возможность как-то синтезировать знания о результатах эволюции в масштабах геологического и исторического времени. Сальтационизм стал принимать форму микросальтационизма и практически уже совпадал со вскоре появившейся мутационной теорией Г. де Фриза. Но голый эмпиризм при решении фундаментальных проблем видообразования оказался плохим подспорьем для теории и, в конечном счете, привел Ваагена к обобщениям в духе телеологического мутационизма и к прямолинейному истолкованию факта прерывистости в рядах ископаемых аммонитов.

Попытки связать периоды новообразования в эволюции живого с разного рода внезапно наступавшими изменениями геологических, физико-географических и космических условий привели к зарождению эктогенетического неокатастрофизма. Препятствием для его широкого распространения в те годы стало доминирующее положение униформизма в геологии и градуализма в биологии. Успех предложенной Ч. Лайелем концепции был для большинства геологов настолько убедителен, что всякие рассуждения о каких-то катаклизмах на поверхности Земли казались многим архаичными. В биологии же эктогенез в эволюционных построениях оказался неотъемлемой частью механоламаркизма, сторонники которого в формообразующем действии внешних факторов усматривали одну из главных причин эволюции. Причем действие этих факторов обычно обеспечивало плавные, постепенные преобразования организмов.

В то же время анализ ископаемого материала побуждал палеонтологов искать причины резких изменений флоры и фауны на границах многих геологических эр и периодов. Большой интерес вызывала и проблема массовых вымираний организмов. Вот почему некоторые палеонтологи были склонны признавать решающую роль резких изменений абиотических условий в крупных преобразованиях органического мира. И хотя подобные допущения чаще всего сочетались с униформизмом в трактовке главных событий эволюции, сам материал и способ его осмысления вывели многих палеонтологов за рамки униформизма и градуализма в сторону концепции эктогенетического неокатастрофизма. Подобные колебания между градуализмом и неокатастрофизмом были характерны для очень многих крупных ученых.

В классической и всеобъемлющей многотомной сводке «Основы палеонтологии» директор Палеонтологического музея в Мюнхене К. А. фон Циттель (Zittel, 1876–1896) убеждал в первом томе, что новейшие исследования окончательно поколебали представления о катастрофах, обуславливающих абсолютные границы между эрами и периодами в истории жизни. Разделение формаций было для него произвольным, так как «развитие органических форм было постепенным и непрерывным» (Zittel, 1876, S. 23). Однако тут же он вынужден был признать, что существуют резкие границы там, «где благодаря значительным изменениям в условиях существования и прежде всего в распределениях суши и моря происходили глубокие преобразования в органическом мире и перерывы в отложениях осадков» (Ibid, S. 23).

Еще сильнее этот мотив зазвучал в работах Циттеля, написанных в конце XIX в. (Zittel, 1899). Он признавал, что современная наука не в состоянии объяснить процессы вымирания сигиллярий, аммонитов, трилобитов, рудистов, ихтиозавров, лепидодендронов, как и многих других групп животных и растений. В их развитии короткие периоды интенсивной диверсификации сменялись длительными периодами стабилизации, а затем и быстрого вымирания. В качестве возможной причины подобных резких изменений он вновь называл изменения внешних условий и прежде всего соотношения между океаном и сушей, а также колебания климата, солености океанических вод и т. д. Допускал он вымирание и в результате истощения жизненной энергии у соответствующей группы организмов и потери ими способности к размножению.

В фундаментальном сочинении «Древний мир и история его развития» палеонтолог из Тюбингена Э. Кокен (Koken, 1893), декларируя приверженность принципу однообразия действующих сил (Ibid, S. 47), также допускал резкие изменения их интенсивности и комбинаций (Ibid, S. 621). Резкие изменения физико-географической обстановки на поверхности Земли неизбежно сказывались на составе фауны и флоры. Пульсационный характер преобразования органического мира Кокен демонстрировал на примерах установленного им итеративного видообразования, когда персистирующий вид периодически дает начало пучкам новых разновидностей. Итеративное видообразование вновь сменяется длительным покоем. Подобное чередование итеративного видообразования и персистирования видов Кокен исследовал у брюхоногих, пектенид и т. д. По его мнению, естественным отбором и конкуренцией невозможно объяснить эти пульсирующие порождения форм. В этих случаях «видообразование, скорее всего, зависит от конституции и от воздействия извне» (Koken, 1902, S. 14).

Даже в эпоху непопулярности катастрофизма идеи Ж. Кювье не были окончательно забыты и находили своих, правда, немногочисленных, приверженцев. К их числу относились австрийский геолог Э. Зюсс и швейцарский палеоботаник О. фон Геер. Уже вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина они выступили с гипотезами эктогенетического неокатастрофизма, так как не были согласны с дарвиновскими объяснениями причин эволюции.

Причиной, побудившей Э. Зюсса выступить против теории Дарвина, были результаты его многолетних исследований ископаемых граптолитов, плеченогих, аммонитов и третичных млекопитающих в окрестностях Праги и Вены (Suess, 1863). Анализируя смену ископаемых фаун, Зюсс пришел к выводу, что дарвиновские факторы играли незначительную роль в крупных преобразованиях органического мира. Естественный отбор, по его мнению, мог выполнять только элиминирующую функцию и почти не влиял на становление новых форм. Историческое развитие Зюсс рассматривал как чередование периодов бурного образования новых форм с периодами их относительного покоя, во время которых изменчивость не выходит за рамки внутривидовой. Периоды относительного покоя, по мнению Зюсса, управлялись дарвиновскими факторами эволюции. Во время этих периодов целые сообщества организмов, населяющих ту или иную область, остаются постоянными до тех пор, пока однажды под влиянием какой-то необычайной причины не разражается их массовая перечеканка. Зюсс полагал, что образование новых видов происходило всегда скачкообразно и «время их формирования было очень коротким» (Suess, 1863, S. 330).

Подобные резкие преобразования происходили довольно часто, и при этом не «одни виды заменялись другими, а исчезали целые сообщества и на их месте появлялись новые» (Ibid, S. 326). Естественный отбор осуществлял лишь дошлифовку уже имеющихся адаптивных форм в пределах относительно неизменного вида.

Видообразование путем суммирования мелких отклонений, по мнению Э. Зюсса, требовало гораздо большего времени, нежели насчитывала вся история Земли. К тому же, суммируя «малое», нельзя получить «большое». Представление об органической эволюции как о чередовании геологически продолжительных периодов стабильного состояния видов и целых сообществ с кратковременными периодами их массовых перечеканок, по его мнению, лучше всего согласовывалось с результатами описанных им последовательностей смен третичных млекопитающих в Венском бассейне. Хотя в своих палеонтологических исследованиях Зюсс касался вопросов жизнедеятельности и условий обитания ископаемых животных, он был больше геологом, чем биологом, и не особенно задумывался над проблемой, каков был механизм столь фронтальных перечеканок, захватывающих не только одновременно третичных млекопитающих, но и другие группы животных и растений, обитавших вместе с ними. Зюсс ограничился только констатацией связи периодов образования новых форм с эпохами интенсивных изменений во внешней среде и довольно скептически отнесся к возможности установить истинные причины макроэволюции.

Подобный же скепсис был характерен и для работ другого представителя раннего эктогенетического неокатастрофизма, О. фон Геера, получившего геологическое образование в Галле и проработавшего почти 50 лет в Цюрихе. Геер был одним из основателей палеоботаники в немецком языковом пространстве. Вместе с другим ее пионером в Германии, Г. Гёппертом он в 1840-х гг. был сторонником катастрофизма и принимал концепцию повторных актов творения. Однако, если Гёпперт даже после публикации книги Дарвина остался антиэволюционистом (Göppert, 1864), то Геер под влиянием новых данных об ископаемой третичной флоре пришел к выводу, что далеко не все виды уничтожаются в периоды глобальных катастроф, часть из них переходит в новые геологические периоды, а другие, возможно, скачкообразно изменяются и дают начало новым видам. В итоге он в 1850-х гг. независимо от Ч. Дарвина разработал собственную концепцию, изложенную впервые в третьем томе «Третичной флоры Швейцарии», опубликованном почти одновременно с Дарвином (Heer, 1860).

Изучение ископаемой арктической флоры Гренландии, Шпицбергена, Канады, Исландии привело О. фон Геера к выводу, что изменения происходят не внутри отдельных семейств и родов, а захватывают всё жизненное сообщество или, как его называл Геер, экономическое единство. Члены подобных сообществ, по утверждению Геера, всегда совместно появляются и исчезают. Геер впервые предложил сам термин «перечеканка» исходных форм для характеристики механизма образования новых видов (Heer, 1860, S. 56). Внезапная перечеканка флоры и фауны вела к появлению новых групп с ярко выраженной способностью к эксплозивному (взрывному) развитию. В дальнейшем эти группы стабилизировались и оставались неизменными в течение длительных геологических периодов. Так, видовое сходство сообществ альпийских и арктических растений сохраняется, «несмотря на то что они с ледникового периода изолированы друг от друга и подвергаются различным внешним воздействиям» (Heer, 1865, S. 595).

Сам Геер не мог дать удовлетворительного ответа на вопрос о причинах резких изменений растительных сообществ. И современникам его взгляды казались не слишком убедительными, а «перечеканка» воспринималась лишь новым словом, но не новым объяснением. Тем более что сам О. фон Геер отказывался от решения «вечной загадки творения», полагая, что без вмешательства высшего разума необъясним прогресс в мире живого. Осознавая, что теистические рассуждения теряют значение в науке, Геер всё же попытался указать в качестве возможного направления будущего поиска на климатические изменения, связанные с перемещениями Земли и солнечной системы в космическом пространстве (Heer, 1865). Перемещаясь вместе с солнечной системой, Земля, по мнению Геера, могла попадать в области с различной плотностью звезд и резкими отличиями в температуре. Этим, возможно, и объясняются «грандиозные климатические изменения на Земле, которые связаны с ее ходом в мировом пространстве» (Heer, 1868, S. 77). Решение этих загадок в истории органического мира, по мнению Геера, будет возможно только благодаря дальнейшим совместным усилиям палеонтологов, геологов и астрономов. Тем самым Геер предвосхищал многие попытки нашего времени, связанные с поисками космических факторов макроэволюции.

Если О. фон Геер в поисках механизмов воздействия Творца на эволюцию обратился к космосу, то Э. Зюсс продолжал искать теллурические факторы крупных преобразований. В 1875 г. вышла его книга «Происхождение Альп» (Suess, 1875), в которой впервые была изложена контракционная гипотеза тектонических процессов. В ней складчатость рассматривалась как результат неуклонного уменьшения радиуса Земли и площади ее поверхности в результате охлаждения и сжатия. Происходящие при этом процессы горообразования, дислокации земной поверхности, глобальные трансгрессии и регрессии моря обуславливали и грандиозные преобразования в органическом мире. Эвстатическим колебаниям земной поверхности, процессам складкообразования и орогенеза, мощным трансгрессиям и регрессиям Зюсс приписывал не региональный, а глобальный характер. Поэтому и изменения в органическом мире охватывали одновременно все географические зоны.

К этой проблеме Э. Зюсс вновь обратился в трехтомном «Лице Земли», где был дан грандиозный синтез геологических знаний того времени (Suess, 1884–1909). В отличие от ранних работ здесь он уже не выдвигает на передний план свои расхождения с Ч. Дарвином. Напротив, Зюсс подчеркивает, что сам Дарвин никогда не настаивал на принципе равномерности эволюционных преобразований, а лишь подчеркивал преемственность в эволюции организмов. Палеонтологические исследования последних десятилетий убедили Зюсса в правильности этого положения. Преемственность прослеживается практически в любой филогенетической ветви, в том числе и в смене фаун третичных млекопитающих, изучение которых было одним из источников, приведших его к неокатастрофизму в 1863 г.

Э. Зюсс был убежден, что предстоит еще решить проблему ритмики в процессах преобразования организмов. Ссылаясь на работы О. фон Геера, А. Г. Р. Гризебаха, В. Г. Ваагена, М. Неймайра, О. Марша и Э. Копа, он по-прежнему находил в истории Земли немало примеров, когда вся флора и фауна, «всё экономическое единство природы» совместно появляются и так же совместно исчезают. Зюсс насчитывал по меньшей мере четыре эпохи резких, глобальных изменений во внешних условиях. В заключительной главе последнего тома «Лица Земли» (Suess, 1909) он

попытался как-то объяснить наличие преемственности в развитии органического мира и факт грандиозных перечеканок всего населения Земли под действием глобальных физико-географических изменений. С этой целью он подробно развивает идею существования «убежищ» (Лаврентия, Ангара и Гондвана и т. д.), в которых наземная фауна спасалась во время грандиозных трансгрессий и регрессий.

Постепенно идеи эктогенетического неокатастрофизма получали всё большее распространение. Нашли они отражение и в трудах известного немецкого палеонтолога и геолога И. Вальтера. Подробное изучение ископаемых морских животных (граптолитов, аммонитов, иглокожих и т. д.) убедило Вальтера в тесной связи между изменениями в физико-географической обстановке и преобразованиями сообществ организмов (Walther, 1897, S. 235). Правда, он допускал, что столь внезапные появления и исчезновения этих групп могут объясняться не только эксплозивным их развитием и катастрофическим вымиранием, но также перерывами в отложениях или миграциями новых форм из каких-то неизвестных еще областей. В следующей работе по закономерностям образования пустынь Вальтер сделал решительный шаг к признанию большого значения катастроф в эволюции наземных животных. Он прямо заявил об ошибочности отказа от катастрофизма, так как «медленное развитие Земли нередко прерывалось сильными катастрофами» (Walther, 1900, S. 6).

Идеи неокатастрофизма И. Вальтер сформулировал в книге «История Земли и жизни» (1908), в которой популярность изложения сочеталась со строго научной трактовкой основных проблем геологии. Особое внимание Вальтер уделил неравномерности темпов изменений как физико-географических условий, так и организмов. Выделял он и фазы усиления изменчивости органических форм (анастрофы), которые следуют за длительными периодами их относительной стабильности. Введя новый термин «анастрофа», Вальтер подчеркивал, что речь идет здесь, прежде всего, не о геологических процессах (катастрофах), губительных для органического мира, а о биологическом явлении, обуславливающим бурную вспышку формообразования, причины которой еще предстоит выяснить. Причем, в отличие от Э. Зюсса и О. Геера, Вальтер считал, что анастрофы охватывали не всё население Земли, а лишь некоторые группы наземных животных. В каждой филогенетической линии он выделял две основные фазы. Вначале группа слабо дифференцирована, малочисленна, занимает ограниченный ареал. В этой фазе она как бы накапливает большое количество энергии и жизненной силы. Затем наступает анастрофическая фаза с быстрым формообразованием, возникновением новых таксонов и интенсивной экологической экспансией. Такие анастрофы часто совпадали с границами геологических формаций. Вальтер очень ярко описывал анастрофы, а популярность его работ среди палеонтологов обеспечила этой гипотезе быструю известность. Она оказала громадное влияние на развитие палеонтологии и эволюционной теории, предвосхитив многие синтетические концепции циклического катастрофизма XX в.

С конца XIX в. всё сильнее стала ощущаться неудовлетворенность униформизмом и градуализмом и начался процесс научной реабилитации и катастрофизма, и сальтационизма. По времени это совпало с возникновением генетики и связанным с этим событием формированием мутационной концепции видообразования Г. де Фриза. Отныне идеи об ударных факторах преобразований (в числе которых

назывались орогенетические процессы, перемещение солнечной системы в космическом пространстве, колебания солнечного излучения, осолонение или опреснение водоемов, трансгрессии и регрессии моря, вулканизм) создавали основу для разработки концепций эктогенетического неокатастрофизма, который чаще всего включал и элементы дарвинизма.

9.6. Неодарвинизм и миграционная теория

Как реакция на все попытки опровергнуть концепцию Ч. Дарвина с позиций неоламаркизма, сальтационизма и телеогенеза или дополнить ее идеями наследования приобретенных признаков в трудах Э. Геккеля и М. Неймайра возникло течение, получившее в середине 1890-х гг. название «неодарвинизм». Сам термин «неодарвинизм» предложил в 1895 г. ученик Дарвина зоопсихолог Дж. Романес при обсуждении теории немецкого зоолога из Фрейбурга А. Ф. Л. Вейсмана. Неодарвинизм Романес характеризовал как «чистую теорию отбора при исключении всех дополняющих элементов» (Romanes, 1895, p. 12).

Многие современные историки биологии считают А. Ф. Л. Вейсмана наиболее влиятельным теоретиком эволюции XIX в. после Дарвина (Churchill, 1985; Maug, 1985). Мне такая оценка представляется презентистской. Хотя, конечно, работы А. Вейсмана были хорошо известны и активно обсуждались, но в XIX в. неодарвинизм еще имел немногочисленных сторонников, преимущественно среди английских биологов старшего поколения (А. Р. Уоллес, Ф. Гальтон, Э. Р. Ланкастер). В России его «Лекции по эволюционной теории» были впервые изданы только в 1905 г., когда все основные труды Э. Геккеля уже выходили в свет по несколько раз и были переоткрыты законы Менделя. В Германии, насколько мне известно, близких взглядов придерживался только Г. В. Зейдлиц, переехавший из Дерпта в Лейпциг и опубликовавший здесь книгу по эволюционной теории, в которой одним из первых с позиций учения о естественном отборе дал критический разбор доводов Э. Геккеля, указав на подмену последним дарвинизма ламаркизмом (Siddlitz, 1876). Теоретической базой неодарвинизма стали положение о «всемогуществе естественного отбора», полное отрицание прямого приспособления и исключение наследования приобретенных признаков из числа факторов эволюции.

А. Ф. Л. Вейсман принадлежал к тому же поколению биологов, что и Э. Геккель. Получив медицинское образование в Гёттингенском университете, он затем занялся зоологией. Выбор им жизненного пути во многом связан с книгой Ч. Дарвина «Происхождение видов», ставшей для него, по собственному признанию, подлинным откровением. Позднее, в год дарвиновского двойного юбилея в 1909 г., он вспоминал: «Я был тогда в состоянии превращения из медика в зоолога и в отношении натурфилософских взглядов представлял собой чистый лист бумаги... Я читал эту книгу впервые в 1861 г., читал ее запоем и со всё возрастающим воодушевлением, а окончив ее, встал на сторону эволюционной теории» (Weismann, 1909a, S. 19). После стажировки у Р. Лейкарта в Гиссенском университете, а также у А. Мильн-Эдвардса и Э. Жоффруа Сент-Илера в Парижском университете Вейсман с 1863 г. работал во Фрайбургском университете: сначала приват-доцентом, затем сверхштатным и экстраординарным профессором. В 1873–1912 гг. он возглавлял Зоологический институт и скончался через два года после ухода на пенсию, в 1914 г.

Его ранние зоологические работы были посвящены гистологическому строению сердечной мышцы разных животных, эмбриологии и метаморфозу беспозвоночных, сезонному диморфизму у бабочек, партеногенезу, созреванию половых клеток и оплодотворению у дафний, происхождению половых клеток у гидроидных полипов и др. В 1864 г. из-за болезни глаз А. Ф. Л. Вейсман был вынужден на несколько лет прервать работу с микроскопом и заняться экспериментальной и теоретической биологией. Таким образом, когда он обратился к эволюционным проблемам, за его плечами были многие годы эмпирических исследований, направление которых сложилось под влиянием идей Дарвина и которыми он стремился раскрыть закономерности наследственности, изменчивости и видообразования.

В 1868 г. при вступлении в должность экстраординарного профессора зоологии во Фрайбургском университете Вейсман впервые публично выступил в защиту теории естественного отбора, резко раскритиковав ортогенетические и сальтационистские концепции эволюции (Weismann, 1868). Говоря о «правомерности теории Дарвина», Вейсман сразу подчеркнул, что для него теория трансмутации видов является «единственной приемлемой в настоящее время научной гипотезой о появлении органических форм» (Ibid, S. III). Тогда его взгляды еще были типичны для приверженца классического дарвинизма, допускавшего, как и сам Дарвин в последнее десятилетие своей деятельности, наследование приобретенных признаков в качестве вспомогательного фактора эволюции. Вскоре Вейсман выступил против абсолютизации М. Ф. Вагнером значения миграции для изоляции нового и предкового вида, добавив свои возражения, одобренные Ч. Дарвином и Э. Геккелем, уже к напечатанной лекции (см. подробнее: Weissman, 2010). Он посвятил специальную статью роли миграции и изоляции в эволюции, а в 1872 г. выступил с развернутой критикой Вагнера в небольшой книге «О влиянии изоляции на видообразование» (Weismann, 1872). Уже в первой дискуссии о движущих силах эволюции Вейсман наметил главные аргументы в пользу идеи об определяющей роли отбора (естественного и полового).

В 1874 г. А. Ф. Л. Вейсман впервые в летнем семестре прочитал краткий курс эволюционной теории для студентов-естественников и медиков. Его лекции быстро приобрели популярность, на них ездили из других городов и стран. Эти лекции легли в основу его сочинения «Лекции по эволюционной теории», трижды изданного в Германии и два раза в России (1905; 1918). Одним из первых Вейсман приступил к экспериментальному изучению действия отбора в природе, наблюдая за избирательным склевыванием птицами гусениц разных окрасок, посаженных на поверхности разного цвета (Weismann, 1876). Всемирную известность получили его классические эксперименты на мышах с целью опровержения положения о наследовании приобретенных признаков (Weismann, 1883).

Первоначально А. Ф. Л. Вейсман свою основную задачу в области теории видел в доказательстве общепризнанного значения учения Дарвина, в окончательной победе которого был непоколебимо уверен. В течение 1860–1870-х гг. он оставался классическим дарвинистом, развивая вслед за Дарвином идею отбора как единственной причины органической целесообразности и прогрессивной эволюции, и еще не пришел к выводу о принципиальной несовместимости идеи эволюции на основе селекции с идеей эволюции на основе наследования приобретенных признаков (Weismann, 1868; 1875). С позиций классического дарвинизма Вейсман критиковал

«филетическую жизненную силу» К. В. фон Нэгели и витализм Э. фон Гартмана, доказывая, что допущение «филетической силы развития» противоречит бесчисленным фактам и может быть объяснимо только с помощью «предустановленной гармонии», стоящей вне науки (Weismann, 1876, S. 295). Обсуждая миграционную теорию М. Ф. Вагнера, Вейсман (Weismann, 1872) уверял, что отбор способен накапливать изменения без миграции и без географической изоляции. Возможность видообразования без изоляции новых форм от исходных Вейсман доказывал фактами существования «рядов форм», подобных сериям ископаемых улиток *Planorbis* из отложений Штейнгеймского бассейна.

Первое выступление А. Ф. Л. Вейсмана против наследования приобретенных признаков состоялось в 1883 г. В брошюре «О наследственности» (Weismann, 1883) он привел аргументы против наследования приобретенных признаков (инстинкты и особенности строения рабочих муравьев и других бесполок форм у колониальных насекомых и др.) и подверг критике примеры, которые, как казалось в те времена, свидетельствовали в пользу наследования приобретенных признаков: недоразвитие крыльев у домашних птиц, близорукость у европейцев, бесхвостные породы домашних животных и т. п. В работе впервые были приведены результаты классических собственных экспериментов с отрубанием хвостов у мышей в 22 поколениях, которые однозначно свидетельствовали о ненаследовании механических травм.

Важным этапом в развитии эволюционных воззрений А. Ф. Л. Вейсмана стала книга «Зародышевая плазма. Теория наследственности» (Weismann, 1885), призванная показать, что и без ламарковских факторов может появиться наследственная изменчивость, достаточная для отбора. Позднее теорию наследственности Вейсман обозначил как «средство для достижения высшей цели — познания эволюции» (Weismann, 1913, S. III). Включившись в поиск форм наследственной изменчивости, способных стать материалом для действия естественного отбора, Вейсман предположил, что только рекомбинация наследственных единиц при половом размножении могла быть таким источником (Weismann, 1886). Но через несколько лет он признал, что комбинирование элементов зародышевого вещества при половом размножении (амфимиксис) не является главной причиной наследственной изменчивости. Гораздо важнее прямое воздействие внешних влияний на детерминанты наследственности, названные им биофорами (Weismann, 1892a). Важную роль в кристаллизации взглядов Вейсмана сыграла редко цитируемая небольшая его книга об амфимиксисе (Weismann, 1891), переизданная на следующий год в составе фундаментального труда «Сочинения о наследственности и связанных с ней биологических вопросах» (Weismann, 1892b). Вейсман, обобщая опыт протозоологов 1870–1880-х гг. в изучении наследственности и половых процессов, показал, что конъюгация и оплодотворение являются родственными, но не идентичными процессами (Churchill, 2010). Разработанная Вейсманом теория наследственности (Weismann, 1892a; b) стала средством подведения генетической базы под дарвиновскую теорию эволюции.

Годом позже он вступил в полемику с Г. Спенсером, опубликовавшим статью «Недостаточность естественного отбора». В работе «Всемогушество естественного отбора» он дал всестороннее обоснование положения о необходимости и достаточности принципа отбора для объяснения органической эволюции (Weismann, 1893). Эта полемика привлекла внимание биологов всего мира, а статьи

оппонентов вскоре были переведены на многие языки, включая русский (Вейсман, Спенсер, 1894). По сути дела, Вейсман в ней вернулся к первоначальной дарвиновской модели эволюции с полным отрицанием наследования приобретенных признаков, изложенной в первом издании «Происхождения видов» в 1859 г. Всемогущество естественного отбора первоначально для него означало лишь возможность объяснить эволюцию без признания прямого приспособления, наследования приобретенных признаков, «стремления к совершенствованию» и т. п. В дальнейшем отбор стал у Вейсмана универсальным принципом, действующим не только среди организмов, но и внутри каждого из них (внутренний, например тканевый отбор), включая отбор на молекулярном уровне («зачатковый отбор» или отбор биофор) и т. д.

Анализируя примеры сложных коадаптаций, пассивных приспособлений и адаптации у бесполой форм колониальных насекомых, А. Ф. Л. Вейсман доказывал, что «никакое другое объяснение немислимо... и что только естественный отбор может объяснить целесообразность организации». При этом он признавал, что сам процесс отбора в природе был еще совершенно не изучен и «принять этот принцип нас вынуждает <...> не что иное, как могущество логики» (Вейсман, Спенсер, 1894, с. 19). Благодаря Вейсману неодарвинизм оформился как особое направление, признающее естественный отбор ведущим фактором эволюции, как это принимал и сам Дарвин, но, в отличие от последнего, полностью отказавшееся от принципов прямого приспособления и наследования приобретенных признаков.

Это направление базировалось на разработанной А. Ф. Л. Вейсманом теории наследственности, согласно которой наследственные детерминанты линейно расположены в хромосомах, а наследственность связана с неизменной передачей специфических материальных задатков от одного поколения к другому (Weismann, 1885; 1892a). В связи с этим он отверг господствовавшие тогда представления о наследственности как результате деятельности всего организма и всех его частей, рассматривая ее как продукт «зародышевой плазмы».

Вместе с О. фон Гертвигом и Э. Страсбургером А. Ф. Л. Вейсман был соавтором идеи о локализации вещества наследственности в хромосомах и тем самым одним из протагонистов современной генетики. Возражая против слитного характера наследственности, он выдвинул плодотворную гипотезу корпускулярного строения вещества наследственности. Для доказательства того, что наследственная изменчивость является исходным фактором эволюции, Вейсман предложил также гипотезу «зародышевого отбора», действующего на базе конкуренции детерминантов зародышевой плазмы, сведя по сути дела роль дарвиновского отбора на уровне индивидов лишь к браковке негодных форм, возникающих в процессе зачаткового отбора. Представления Вейсмана (1885; 1892a) о «бессмертной зародышевой плазме» и «зародышевом пути», согласно которым по наследству передаются лишь изменения в наследственных единицах (детерминантах) половых клеток или результаты смешения родительских зачатков, вызвали особые возражения. В последней работе он должен был ответить на теорию внутриклеточного пангенезиса Г. де Фриза с ее постулатом о наличии наследственных детерминант во всех клетках и, в конечном счете, сформулировать некий компромиссный взгляд (Stamhius, 2003).

В начале XX в. А. Ф. Л. Вейсман (1918) считал, что перенесение принципа отбора на все ступени жизненных единиц является главным в его воззрениях, и верил,

что именно этому суждено остаться в веках (с. IX), так как «принцип отбора господствует над всеми категориями жизненных единиц» (с. VIII). Для него «великая мысль о направляющей роли отбора в эволюции» без допущения зародышевого отбора оставалась «чем-то незаконченным, деревом без корня» (там же). При этом зачатковый отбор, по Вейсману, работает вместе с дарвиновским отбором, без которого невозможно понять адаптивный характер эволюции. И хотя теория зародышевого отбора как отбора детерминант наследственности не имела успеха, бесспорно Вейсман понял теорию отбора точнее и глубже, чем большинство его современников.

Прошло более ста лет со времени публикации А. Вейсманом оригинальных гипотез, но его фигура и сейчас вызывает повышенный интерес. К нему критически относились многие ведущие биологи-эволюционисты, включая К. А. Тимирязева, М. А. Мензбира, Т. Г. Моргана, И. И. Шмальгаузена, А. А. Парамонова. Его представления вместе с мутационными концепциями отчасти причисляли к антидарвинизму. В СССР в 1920–1960-х гг. неodarвинизм считался метафизическим учением, а в 1948 г. на августовской сессии ВАСХНИЛ был отвергнут как антинаучное и реакционное направление. При этом указывали, что его идеи активно использовались в нацистской Германии для обоснования расовой биологии. С ненавистью произносят его имя и новоявленные поклонники Т. Д. Лысенко в современной России. В то же время к числу самых выдающихся биологов всех времен относил Вейсмана Э. Майр (Mayr, 1982a, p. 698), указывая на его основополагающий огромный вклад в развитие различных отраслей современной биологии, особенно цитологии и генетики.

Уже современникам А. Ф. Л. Вейсмана было очевидно значение многих его положений для развития эволюционной теории. Он был в числе семи самых выдающихся биологов-эволюционистов, которым в 1908 г. вручили первые медали Дарвина–Уоллеса. Даже его оппоненты признавали, что неodarвинизм Вейсмана вызвал движение идей и ученые споры, которые бросили новый свет на историю жизни. Бескомпромиссная критика Вейсманом всяких отступлений от идеи отбора как главного фактора эволюции, неприятие им любых форм витализма, телеологии стали причиной характеристики его взглядов как неodarвинизма и утверждения их в качестве самостоятельного направления в эволюционизме. Вейсман способствовал очищению дарвинизма от чуждых ему идей и сыграл важную роль в его развитии. Как правильно отметил крупный немецкий историк биологии Р. Лётер, «неodarвинизм Вейсмана стал связующим звеном между классическим дарвинизмом и синтетической теорией эволюции» (Löther, 1989, S. 87). Не случайно соавтор теории естественного отбора А. Р. Уоллес был одним из первых, кто принял вейсмановскую идею непрерывности зародышевой плазмы и поддержал его утверждение о том, что гибридационная изменчивость является главным поставщиком материала для естественного отбора у животных с половым размножением (Wallace, 1889; 1910). Ведь в отличие от Дарвина Уоллес всегда отрицал идею Ламарка о наследовании приобретенных признаков, черпая для этого примеры из энтомологии и орнитологии (Wallace, 1858). Поэтому следует согласиться с тем, что Уоллес был одним из основателей не только дарвинизма, но и неodarвинизма (Kutschera, Höffeld, 2013, p. 212).

Вместе с тем, на наш взгляд, ошибочно отождествление неodarвинизма с синтетической теорией эволюции, которое часто встречается в зарубежной литературе.

Это в немалой степени обусловлено тем, что в определении сущности, границ и научного значения неодарвинизма до сих пор, к сожалению, существуют большие расхождения и традиционной стала прискорбная путаница понятий (см. обзор: Завадский, 1973, с. 127–131). На самом деле неодарвинизм стал важным этапом развития учения о естественном отборе в догенетический период. Его сторонники, и прежде всего сам Вейсман, отстаивали главный принцип дарвинизма — теорию естественного отбора. Многие его существенные положения прошли проверку временем и влились в состав современной молекулярной генетики и теории эволюции. Он способствовал устранению из дарвинизма спекулятивной концепции о наследовании приобретенных признаков, базирующейся на представлениях о слитной наследственности. Уделяя главное внимание генетическим основам теории естественного отбора, Вейсман, бесспорно, угадал стратегию будущего эволюционного синтеза. Выдержало испытание временем и его предположение о рекомбинации наследственных детерминант как о главном материале для действия естественного отбора при половом размножении. В то же время его резко негативное отношение ко всем недарвиновским концепциям эволюции, скорее всего, препятствовало объединению знаний о детерминации эволюции. В частности его отрицание всякого эволюционного значения фенотипической изменчивости стало препятствием для объективной оценки индивидуальной приспособляемости в эволюции.

Важный вклад в развитие дарвинизма внесла и миграционная гипотеза эволюции, предложенная немецким естествоиспытателем-путешественником М. Ф. Вагнером, который стремился устранить из дарвинизма, по его мнению, самый слабый пункт — предположение, что новый вид зарождается и формируется среди населения старого, исходного вида (Wagner, 1868; 1871). Как известно из записных книжек Ч. Дарвина, в конце 1830-х — середине 1840-х гг. он придавал большое значение географической изоляции для диверсификации видов. Однако в первых изданиях «Происхождения видов» Дарвин географическую и физиологическую изоляцию рассматривал как следствия нарастающей дивергентной эволюции, которая может идти на основе различий в поведении организмов или экологической изоляции. В 1867 г. Ф. Дженкин, исходя из представлений о слитной наследственности, показал, что естественный отбор неспособен суммировать полезные изменения, которые должны последовательно уменьшаться при скрещивании вплоть до полного исчезновения, что заставило Дарвина вновь задуматься. В эпоху доменделевской генетики это возражение казалось серьезным и вынуждало многих дарвинистов вводить дополнительные гипотезы в учение о естественном отборе, в том числе и представления о миграции как об одном из главных факторов эволюции.

Суть предложенной М. Ф. Вагнером гипотезы состояла в том, что видообразование с помощью естественного отбора возможно лишь при «уединении» хотя бы небольшой группы особей, изменившихся путем миграции. Он писал: «Миграция организмов и образование ими колоний являются необходимым компонентом теории естественного отбора. Они подтверждают эту теорию, отводят самые существенные возражения от нее и делают весь процесс видообразования в природе более ясным и понятным» (Wagner, 1868, S. VII). Только благодаря географической или экологической изоляции, возникшей в результате выселения группы одинаково измененных особей с территории, занятой исходным видом, могут быть, как полагал

Вагнер, устранены возможности поглощающих скрещиваний. Без миграции обязательно произойдет растворение новых признаков, и, едва начавшись, видообразование будет глхнуть. Первоначально Вагнер возводил изоляцию путем миграции в столь же важный закон эволюции, как и естественный отбор. В дальнейшем же он полагал, что миграция одна с последующей изоляцией могут обеспечить возникновение нового вида. Сам Дарвин высоко оценил работу Вагнера, хотя и не согласился с тем, что миграция и изоляция необходимы для образования новых видов (Дарвин, 1991, с. 96). Более того, Дарвин, а за ним А. Ф. Л. Вейсман (Weismann, 1872) стали рассматривать теорию миграций не как дополнение, а как альтернативу теории естественного отбора.

Вступив в полемику, Вагнер в дальнейшем не раз подчеркивал, что Дарвин помимо отбора должен был указать и причины, дающие первый толчок к усилению разновидностей и обуславливающие сохранение новых признаков (Wagner, 1871; 1889). Иными словами, выдвинув первоначально «закон миграции» как дополнение к дарвинизму, Вагнер стал рассматривать миграцию как главную, если не единственную причину видообразования, не задумываясь о границах ее действия.

Так началась длительная дискуссия о возможности симпатрического видообразования и о значении географического и экологического видообразования, которая играла важную роль в создании современного синтеза и остается незавершенной и по сей день. К истокам этой дискуссии не раз обращались не только историки биологии, но и создатели СТЭ, а также современные молекулярные биологи-эволюционисты (Mayr, 1959; Sulloway, 1979; Forsdyke, 2001; Weissman, 2010).

9.7. Эволюция и социал-дарвинизм

В Германии социал-дарвинизм получил свое наиболее полное завершение и всестороннее обоснование. Как показал М. Хоукинс, социал-дарвинизм не был каким-то гомогенным образованием, представлявшим собой социальную интерпретацию биологической концепции (Hawkins, 1997, р. 36). На самом деле под этим термином скрывался целый конгломерат построений с разным набором идей, норм, ценностей и суждений. Хотя инициатива переноса на человеческое общество борьбы за существование и естественного отбора принадлежит английскому идеологу либерализма Г. Спенсеру, она горячо поддерживалась Э. Геккелем. Для Спенсера природа человека была проблемой, завершающей биологию и начинающей социологию (Спенсер, 1870, с. 384–394). Он полагал, что в основу социологии должно быть положено биологическое знание, пренебрежение которым приведет к ужасным последствиям, а именно к преобладанию в мире наиболее слабых рас. Геккель и его последователи всячески старались донести эти идеи до общества и власти. В итоге популярность социал-дарвинизма и тесно связанной с ним евгеники в Германии стремительно росла. Великая экономическая депрессия в 1873–1895 гг. породила ощущение надвигающейся дегенерации. Индустриализация и урбанизация были связаны с ростом социальной напряженности, безработицы, забастовками, локаутами, что угрожало и промышленникам, и традиционной прусской правящей элите, а образованный средний класс Германии видел в ней опасность для самого государства. Подтверждение этому они усматривали в увеличении преступности, проституции, венерических, инфекционных, психических и раковых заболеваний, алкоголизма. Всё это

привело к дебатам о социальных последствиях неконтролируемого экономического либерализма и быстрой индустриализации, ведущей к люмпенизации населения.

С середины 1880-х гг. на книжный рынок хлынул поток популярной и художественной литературы, пропагандировавшей различные способы улучшения населения Германии путем искусственного подбора сексуальных партнеров и контроля над их размножением. Анонимный автор предлагал укрепить общество половым отбором, разделив всех людей на два вида: «сверхлюдей» и низших двуногих существ, лишенных всяческих прав (*Aristokratie...* 1886). Об искусственном подборе супружеских пар писал в 1901 г. Г. Дрисманс (*Driesmans*, 1901). Как глубоко подобные утопии укоренились в обществе, свидетельствует публикация В. Йорданом — популярным автором поэм о Нибелунгах — романа «Две колыбели» (1887), где центральное место занимало восхваление практики разведения и селекции людей.

Все ведущие лидеры расовой гигиены, начиная от активных членов Немецкой лиги монистов Г. Э. Циглера и А. Г. Фореля до ее основателей В. Шальмайера, А. Плётца и Л. Вольтмана, обязаны Э. Геккелю большинством своих эволюционно-биологических идей. Вместе с тем среди них наметилась дифференциация в оценках результатов неконтролируемой борьбы за существование для генетического здоровья нации. Если одни сторонники Геккеля (например, О. Аммон, А. Тилле и др.) считали, что нельзя вмешиваться в процессы эволюции, разворачивающиеся в обществе и автоматически обеспечивающие выживание наиболее приспособленных, то другие полагали необходимым поставить эволюцию человека под жесткий общественный и государственный контроль и регулировать ее путем различных эвгенических приемов.

В 1891 г. В. Шальмайер и А. Плётц одновременно пришли к выводу, что в кровавых войнах, революциях и бунтах далеко не всегда побеждали наилучшие. К дегенерации немецкого народа ведет прогресс медицины, повышающий выживаемость слабых и больных, ускоренное размножение бедных и неприспособленных. Они предлагали коренные изменения политики в области здравоохранения и демографии и введение мер расовой гигиены, впервые изложенных В. Шальмайером в брошюре «Об угрозе физической деградации цивилизованного человечества», опубликованной в 1891 г., но оставшейся практически незамеченной. Как и Ф. Гальтон, Шальмайер пытался использовать дарвиновское учение для улучшения человечества. Но в отличие от английского родоначальника евгеники исходным пунктом своих идей сделал профилактическую медицину, которая, как он верил, положит конец дегенерации человечества.

Если В. Шальмайер был основателем расовой гигиены, то А. Плётц стал ее первым миссионером, предложившим в том же 1891 г. сам термин «расовая гигиена», точнее, гигиена рас (*Rassenhygiene*). В его трудах речь, правда, шла не об искусственном культивировании определенных рас, а о повышении жизнеспособности всего человечества. Плётц также находился под большим влиянием дарвиновских идей. В книге «Способность нашей расы и защита слабых» (*Plöetz*, 1895) он выступал против различных форм антиселекции (войны, революции, здравоохранение) как главных угроз дегенерации населения. По его мнению, следует всячески избегать кровавых столкновений, а поддержку оказывать только тем бедным, кто уже прошел репродуктивный период. Для него врач представлял особую опасность для общества, так как современная гигиена и медицина, поддерживая

слабых, противодействуют естественному отбору и тем самым выступают как силы, враждебные самой природе. Столь же сомнительным для него был социализм со стремлением к равенству, тогда как горе, нужда и принуждение должны были сохраниться как факторы отбора.

Выход из тупика нарастающей дегенерации общества, по мнению А. Плётца, был возможен только через установление контроля над изменчивостью человека и его размножением. В связи с этим он предложил наряду с гигиеной индивида создать гигиену общества, или расовую гигиену. Слово «раса» он использовал в общепринятом смысле как совокупность людей, сходных по физическим признакам. Целью расовой гигиены должно было стать усовершенствование всего человечества путем селекционного скрещивания людей для улучшения нации. Однако он ничего не говорил об искусственном подборе пар ради достижения этой цели, а скорее имел в виду сознательное воздействие на уже существующую практику предотвращения сексуальных контактов, могущих иметь нежелательные последствия, и поощрения благоприятных браков. Плётц поучал молодежь, что здоровые дети — это главная цель брака, а если вопреки всем мерам все-таки рождаются дети с отклонениями, то доктора должны их умертвить как можно скорее. Детей от матерей старше 45 лет, а отцов старше 50 должна постигнуть та же участь. Должно было быть определено количество детей в зависимости от уровня образования и социального дохода семьи. Кроме того, он ратовал за защиту населения от алкоголя, венерических болезней и других агентов, способных нанести ущерб «наследственной плазме». Вместе с тем он отрицал существование где-нибудь в мире чистых рас, ведь они с незапамятных времен представляли собой смесь различных племен и народов. Плётц не рассматривал межрасовые браки как безусловное зло, указывая на увеличение изменчивости, приспособляемости и жизнеспособности у потомства. По его мнению, достижения Японии, в короткое время ставшей великой державой, связаны с тем, что японцы не были чистой расой, а представляют собой смесь монголоидов и малайцев. Он критиковал как социалистов, отрицавших расовые отличия между богатыми и бедными, так и «буржуазных дарвинистов», не признающих роль социальной среды в развитии человека, и сводящих все его способности к наследственности.

Выступая во Франкфурте с докладом в Немецком обществе социологии, А. Плётц говорил о том, что государство и общество являются инструментом во внутренней и внешней борьбе за существование. Общество есть частное явление внутри расы, точно так же и социальная биология является частью расовой биологии. Наряду с этим он пытался говорить о расе в более узком смысле, подчеркивая особое значение германской расы, но трактуя ее иначе, чем позже это делали национал-социалисты. Он был увлечен платоновской идеей совершенного человека, к которому немец нордической расы стоит ближе всего. Но говорил он, прежде всего, о европейцах, о западных арийцах, расово-гигиеническая защита которых гарантировала прогресс человечества. Лишь в годы Третьего рейха Плётц стал известен своими предпочтениями нордической расы.

Благодаря активной деятельности А. Плётца и его трудам расовая гигиена нашла поддержку среди социологов и стала общественно значимой. Так, философ и один из основателей гештальт-психологии Х. фон Эренфельс ратовал за изменение системы сексуальных отношений, за введение селекции среди мужчин, в результате чего к размножению будут допускаться лучшие из них, что подразумевало

введение полигамии (Ehrenfels, 1907; 1911), при которой каждый ценный мужчина стал бы отцом тысяч детей. Не исключал он и возможность искусственного оплодотворения женщин спермой наиболее ценных мужчин. По его мнению, введение полигамии может решить все проблемы модернизации и технократизации, с которыми столкнулось немецкое общество.

Социологи рассматривали формирование государства как естественный процесс. Представитель органицистской школы в социологии А. Э. Ф. Шэффле опубликовал четырехтомный труд в 2000 страниц о строении и жизни социального организма, который он рассматривал как предварительный проект энциклопедии об анатомии, физиологии и психологии человеческого общества, где экономика выполняет функции обмена веществ (Schäffle, 1875–1978). В нем понятия медицины и естественной истории были до малейших деталей перенесены в социальную область. Он предлагал «естественную модель общества как организма», в котором все структурные элементы соответствуют тканям и органам человека. Подобные идеи российский государственный деятель П. фон Лилиефельд также отстаивал в своем пятитомном труде, опубликованном в 1873–1881 гг. на немецком языке. Х. С. Чемберлен также признавал, что в 1896 г. под влиянием концепции целостности организма, усвоенной им при изучении физиологии растений в Венском университете, он сформулировал представление о единстве немецкой расы как основополагающем принципе государственного устройства Германии (Chamberlain, 1919).

Рост расологии шел на фоне возрождения немецкого романтизма (Э. Дидероха) и усиления критики христианства со стороны Народнического движения (Völkische Bewegung), сформировавшегося в Германии в 1870-х гг. Его сторонники, восхваляя мистическое единство немецкого народа, искали персональное спасение в самоидентификации с национальной почвой. Вместе с последователями философии монизма Э. Геккеля они отрицали христианство как чуждое нордической душе и уверяли, что душа германцев в отличие от других рас напрямую связана с природой. Поэтому необходимо сохранить исконные германские ландшафты, которые являются частью бытия немецкого народа, в то время как чувства глубинного родства с растениями и животными принадлежат к врожденным биологическим законам немецкого народа. Народническое движение подчеркивало внутреннюю духовность немцев, базирующуюся на их расово обусловленной способности к воображению и творчеству. Для них арийцы были наиболее талантливыми и творческими людьми, а современные немцы прямыми потомками арийцев. Видным идеологом Народнического движения был Э. Краузе, близкий друг Э. Геккеля, вместе с которым он выпускал журнал «Космос» — главный орган сторонников немецкой версии дарвинизма в 1870–1880-х гг. Пропагандист и защитник дарвинизма, автор популярных биографий Э. и Ч. Дарвинов, Краузе незадолго до своей смерти написал две большие книги в защиту идеологии расового превосходства арийцев и германцев (Krause, 1891; 1893).

В то же время многие биологи, включая О. фон Гертвига, накануне Первой мировой войны считали социал-дарвинизм ответственным за ухудшение политической ситуации, полагали необходимым осуществлять реализацию имперских амбиций мирным путем и считали опасной поддержку милитаризма с позиций социал-дарвинизма и расизма как враждебных принципу гармонии (Hertwig, 1916).

КРИЗИС ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И ОБЩЕСТВА

Кризис дарвинизма на границе XIX и XX вв. был вызван рядом обстоятельств и прежде всего отсутствием объективных возможностей экспериментального изучения эволюционного процесса. Незнание законов изменчивости и наследственности, структуры видов, отсутствие точных данных о процессах борьбы за существование и естественного отбора препятствовали выработке стройного представления о факторах и движущих силах микроэволюционных преобразований. По-прежнему сохраняли свою силу выдвинутые ранее возражения против теории естественного отбора (неадаптивность видовых признаков, отсутствие селективной ценности начальных этапов возникновения новых, в особенности сложных, органов и структур и т. д.).

10.1. Кризис селекционизма и его причины в немецкоязычном пространстве

Непосредственной причиной кризиса дарвинизма стало установление дискретного характера наследственности и скачкообразного характера генетических изменений, послужившее основой для создания мутационной теории эволюции голландца Гуго де Фриза, который одновременно с немцем К. Э. Корренсом и австрийцем Э. фон Чермаком-Зейзенеггом в 1900 г. вновь открыли законы Г. Менделя. Гуго де Фриз, как и его датский коллега В. Иоганнсен, печатал свои труды на немецком языке. На немецком языке были напечатаны и работы самого Г. Менделя. Таким образом, первые шаги генетики проходили в немецкоязычном пространстве и поэтому сразу оказали особое влияние на развитие эволюционной теории, прежде всего в Германии и Австро-Венгрии и входящих в них территориях будущих славянских государств.

Высказанная Г. де Фризом гипотеза о существовании специфической, дискретной видообразовательной изменчивости получила, казалось бы, экспериментальное подтверждение в результатах многолетних наблюдений Г. де Фриза над *Oenothera lamarckiana*. К этому объекту он обратился после многочисленных безуспешных попыток экспериментально создать новый элементарный вид растений. Уже в первых поколениях потомков среди 15 000 растений, полученных от высаженных в 1886 г. девяти экземпляров, были выявлены три формы, резко отличавшиеся от родительской. В последующие годы ему удалось получить более 800 мутантов, которые отличались друг от друга общим габитусом, ростом, шириной листьев, величиной и окраской цветков, формой плодов и семян, обилием пыльцы и т. д. Оказалось, что все новые формы устойчивы, наследственно закреплены, резко отличаются друг от друга и, следовательно, могут быть хорошими примерами скачкообразного появления новых видов.

С самого начала генетика предстала экспериментальной наукой, противостоящей описательной биологии уходящего века и подводящей надежную фактическую базу под сальтационизм. Анализ исследовательских записей Г. де Фриза от 1896 г. по гибридизации и рабочих журналов 1896–1899 гг. К. Э. Корренса, изучавшего на горохе и кукурузе влияние пыльцы на окраску, форму и размеры плода материнского растения, убедительно показали, что де Фриз задолго до 1900 г. знал о законах Менделя. Однако он вспомнил о них только тогда, когда понял, что они помогают объяснить его концепцию внутриклеточного пангенеза, предложенную в 1889 г. (Stamhius, 1995; Stamhuis et al., 1999). Естественным завершением ее эволюции стала мутационная теория, изложенная впервые в 1901 г. и дополненная в последующие годы (de Vries, 1901; 1906; 1913).

Суть ее заключается в том, что новые виды возникают внезапно. Каждая вновь возникающая форма образует новую ступень, которая четко отделена от предшествующей. Опираясь на анализ многих из известных тогда случаев появления новых форм в культуре, Г. де Фриз находил подтверждение своей гипотезы в практике domestikации. Более того, он справедливо указывал, что сам Ч. Дарвин хотя и не использовал термина «мутация», активно употреблял это понятие при описании домашних животных и культурных растений. Градуализм, по оценке де Фриза, был больше характерен для А. Р. Уоллеса и других сторонников теории естественного отбора, чем для самого Дарвина.

Важной чертой мутационной теории де Фриза было положение о чередовании периодов покоя и резкого усиления мутационной активности. Изучаемая им энотера, казалось, находилась в стадии взрывного формообразования, в результате чего исходный вид порождает целую группу новых форм. Таким образом, видообразование носит всегда групповой характер, что, по мнению де Фриза (de Vries, 1913), соответствует гипотезе М. Штандфуса о взрывообразном массовом характере появления новых видов, родов и т. д. Он попытался вывести математическую формулу, характеризующую продолжительность мутационных и стабильных периодов.

Дискуссия вокруг работ Г. де Фриза уже не раз анализировалась в трудах историков биологии (см., например: Provine, 1971; 1986). С позиций современной генетики эти дискуссии рассмотрел М. Д. Голубовский (2000), который считает необоснованным распространенное мнение, что де Фриз открыл не мутации, а лишь редкие рекомбинации, выщепляющиеся в потомстве транслокационных гибридов, а посему его мутационная теория якобы не была фактически обоснованной. Теория де Фриза была популярна и нашла отклик в работах столь различных по своим взглядам ученых, как В. Л. Комаров, М. А. Мензбир, У. Ф. Р. Уэлдон, А. Ф. Л. Вейсман, В. М. Шимкевич, К. А. Тимирязев, Л. Плате и др. Некоторые из них видели в мутационной теории подтверждение дарвиновского учения о дискретном характере наследственной (неопределенной) изменчивости. Высоко оценивалось и стремление де Фриза поставить на место спекулятивных рассуждений, характерных для эволюционных концепций XIX в., строгие экспериментальные методы. Многие биологи, разочаровавшиеся в возможностях описательной биологии и сомневавшиеся в состоятельности ссылок на неполноту палеонтологической летописи, увидели в трудах де Фриза подтверждение сальтационизма. Это вызвало резкие возражения со стороны убежденных селекционистов, например А. Ф. Л. Вейсмана (Weismann, 1902), который был уверен, что данная теория неприменима к животным, у которых

невозможно провести грань между флуктуациями и мутациями. Кроме того, у животных, по мнению Вейсмана, все признаки носят приспособительный характер и их возникновение можно объяснить только индивидуальной изменчивостью, контролируемой отбором.

В целом учение де Фриза можно резюмировать в следующих основных положениях: 1) новые виды возникают внезапно, без перехода; 2) новые элементарные виды постоянны с момента своего возникновения; 3) видообразование носит массовый характер; 4) способность к мутациям пробуждается периодически; 5) мутационная изменчивость принципиально отлична от флуктуаций. В трансформированном виде эти положения составляли ядро последующих сальтационистских концепций. В начале же XX в. многие из крупнейших последователей менделизма были сторонниками прерывистой эволюции и были уверены, что с переоткрытием законов Менделя градуализм и принцип наследования приобретенных признаков были окончательно опровергнуты. В свою очередь и дарвинисты нередко усматривали неразрывную связь менделизма с сальтационизмом, заявляя в связи с этим о его недостаточной обоснованности.

Негативному отношению к дарвинизму способствовали и результаты опытов В. Иоганнсена (Johannsen, 1903), показавшие «бессилие» естественного отбора в гомозиготных линиях. В результате широко распространились представления о естественном отборе как исключительно элиминирующем факторе, а скачкообразная изменчивость стала рассматриваться как непосредственная движущая сила эволюции.

Это подкреплялось и данными тератологии, казалось бы, свидетельствующей о ведущем значении различного рода аномалий и уродств в трансформации органических форм. Бурное развитие экспериментальной эмбриологии в Германии (О. фон Гертвиг, Г. Дриш, В. Ру и др.) существенно расширило число установленных типов аномалий, а также позволило начать систематическое изучение причин их появления. Интенсивные исследования, основанные на экспериментальном вмешательстве в процессы эмбриогенеза, позволили выявить самые разнообразные факторы тератогенеза. Среди них были различного рода механические и электромагнитные воздействия, отклонения в тепловом и световом режимах, изменения химического состава соков зародыша и т. д. В то же время оказалось, что самые различные химические и физические агенты вызывают сходные уродства. Внешние воздействия выступали чаще всего лишь как фактор, нарушающий нормальный ход морфогенеза, итог же этого воздействия предопределялся природой самого зародыша. Тем самым опровергались механистические воззрения о прямом формогенном воздействии среды.

Для большинства ученых было ясно, что необходимо отличать наследственные аномалии от морфозов, возникающих в результате воздействия на процесс эмбриогенеза внешних факторов. Причем размеры аномалий и их влияние на жизнеспособность уродов зависели от времени появления отклонений. Чем раньше нарушался нормальный ход эмбриогенеза, тем тяжелее были его последствия для организма. Вместе с тем оказалось, что даже при резких отклонениях организмы могли быть жизнеспособны и плодовиты. Был получен ряд свидетельств, что аномалии и уродства нередко совпадают с видовыми и родовыми признаками. Различного рода аномалии оценивали как косвенное указание на возможные пути видообразования

и даже происхождение более крупных таксонов. Так, например, многие считали, что наличие гигантских и карликовых видов у птиц, млекопитающих и рептилий (колибри и динорнис, мышь и кашалот, ящерица и антозавр, ерш и белуга, сепиола и осьминог) доказывает эволюционную значимость гигантизма и карликовости. Исчезновение конечностей у многих позвоночных совпадает с аномалиями недоразвития или слияния конечностей.

Многие высказывали предположение, что изменения, затрагивающие признаки крупных таксонов, происходили скачкообразно. Появление сходных аномалий у родственных организмов свидетельствует не только о единстве механизмов морфогенеза, нарушение которого обуславливает появление уродств, но и о принципиальной возможности возникновения новых форм путем сальтаций. Хотя все эти доказательства носили косвенный характер, на их основании был вполне оправдан вывод о возможности скоординированных изменений целых систем органов. Тем самым под сальтационизм подводился некий эмпирический базис. Появлялись всё новые доводы в пользу возможности внезапного появления новых форм. Достаточно назвать случаи переноса периферических кровеносных сосудов или нервов с одного ствола на другой, изменение числа жаберных дуг у костистых рыб, изменение числа лучей в непарных спинных плавниках рыб или даже числа спинных плавников, увеличение числа лучей у морских звезд до 50, появление дополнительных рогов у некоторых групп ископаемых копытных, формирование механизма скелетообразования у моллюсков и ракообразных. Многочисленные примеры такого рода подкрепляли представления о принципиальной возможности появления новых таксонов в результате макросальтаций, хотя и не могли ответить, насколько широко был распространен этот способ и как им объяснить, что виды различаются многими признаками. Тем не менее, тератология вместе с работами ранних генетиков явно расширила арсенал фактических и теоретических аргументов неокатастрофизма.

В начале XX в. весьма противоречиво шло и развитие палеонтологии. Начались широкие и планомерные палеонтологические исследования в Азии, Европе и Северной Америке, давшие богатый материал по филогении преимущественно беспозвоночных. В первые два десятилетия XX в. были открыты крупные захоронения ископаемых млекопитающих в третичных отложениях Русской равнины, Тургайской области, Северного Кавказа, Таманского полуострова. Почти одновременно на азиатском континенте, прежде всего в ходе американской экспедиции в Монголию в 1923–1926 гг., были сделаны уникальные открытия. Материал, собранный Ф. Купером, Г. Ф. Осборном, Дж. Г. Симпсоном, У. Д. Мэттью и др., позволил сформулировать гипотезу об азиатском континенте как центре формирования главных отрядов рептилий и млекопитающих и приступить к детальному рассмотрению вопросов о происхождении наземных позвоночных, в том числе и млекопитающих, представители которых до сих пор были известны только в виде относительно высокоразвитых форм, внезапно появившихся в Европе и Северной Америке в начале третичного периода.

Значительные успехи были достигнуты в реконструкции филогении отдельных групп животных. Достаточно вспомнить родословную лошадей, реконструированную австрийским палеонтологом О. Абелем. В его трудах значительное место занимали исследования взаимоотношений между условиями окружающей среды и строением организма, что способствовало развитию «палеобиологического» или

точнее «палеоэкологического» метода. Одновременно завершилось оформление эволюционной палеоботаники, чему способствовали классические работы В. Готана, Г. Потонье и других немецкоязычных ученых. В первые десятилетия XX в. они опубликовали целый ряд обобщающих работ по палеозоологии и палеоботанике, в которых главное внимание уделялось не столько описанию ископаемых остатков и реконструкции вымерших форм, сколько последовательному рассмотрению палеонтологического материала с эволюционной точки зрения (Steimann, 1908; Koken, 1902; Diener, 1910; Abel, 1912; 1922; Dacqué, 1921; Wedekind, 1916; Hennig, 1932; Walther, 1919; Gothan, 1921; и др.). Кризисные явления, захватившие эволюционную теорию, сказались и на эволюционной палеонтологии. Этому способствовали и особенности предмета палеонтологии, и ее возможности в познании ископаемых организмов. Эволюционная палеонтология изучает исторические преобразования преимущественно методами описания и сравнения материалов, относящихся не к самому процессу эволюции, а к его результатам, т.е. к следствиям эволюции, тем или иным способом зафиксированным в ископаемых остатках. Выделяя филогенетические закономерности, палеонтология сама по себе еще не могла делать окончательные выводы о движущих силах эволюции.

С этим, однако, не были согласны многие немецкоязычные палеонтологи. Среди них в начале XX в. широко распространилась другая точка зрения, что палеонтология как наука, изучающей реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит и решающая роль в объяснении ее причин и закономерностей. Достаточно вспомнить имена О. М. И. Йекеля, О. Абеля, К. А. фон Циттеля, К. Т. Бойрлена, Э. Даккэ, Г. Штеймана, для того чтобы убедиться, насколько глубоко укоренилось в немецкой палеонтологии убеждение, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей картины эволюции органического мира, якобы и являются ее факторами и причинами. В конечном счете, это открывало возможности для выдвижения различных гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, в принципе недоступных проверке. Постоянно происходило смешение пройденного, уже завершившегося этапа эволюции с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ сохранившихся документов органической эволюции субъективно воспринимался как фундаментальное каузальное изучение. Прошлое использовалось для объяснения настоящего, а не наоборот. Отсюда стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции: например, законы инерции (О. Абель) или запрограммированности срока существования таксона (К. Т. Бойрлен и др.). Широкую популярность получили разнообразные филогеронтические рассуждения о том, что любой таксон проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид

Кризисные процессы в эволюционной теории и палеонтологии привели к усилению неокатастрофизма. Основой этих концепций по-прежнему служило отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп растений и животных на границах многих геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологического материала, свидетельствующего в пользу суждений о существовании крупных переломов в истории органического мира, как будто бы находила подтверждение в данных

экспериментальной генетики и экспериментальной эмбриологии. Создавалось впечатление, что новейшие открытия в этих областях биологии подтверждают сальтационизм и неокатастрофизм.

Распространению неокатастрофизма в эволюционной палеонтологии способствовала и общая ситуация в тесно связанной с ней исторической геологии. По свидетельству К. Бюлова (Bülow, 1959), идеи Ж. Кювье всегда находили в геологии своих сторонников, несмотря на длительное доминирование униформизма Ч. Лайеля. Резкий перелом в отношении к катастрофизму произошел на границе XIX и XX вв. На смену отрицанию катастрофизма приходили попытки его переоценки в свете новейших данных геологии. Широкое распространение получили идеи о глобальном характере периодически усиливающихся процессов складчатости, орогенеза, вулканизма, трансгрессий и регрессий. В свою очередь это вызвало резкое обострение теоретических дискуссий, так как сторонники неоуниформизма считали необходимым выступить в защиту лайелевских принципов. Не вдаваясь в подробности споров между геологами, которые уже были нами кратко рассмотрены (Колчинский, 2002), отметим только, что в возрождении неокатастрофизма в геологии особая роль принадлежит немецкому геологу Г. Штилле, в трудах которого развивались идеи об эволюционно-революционном характере тектонического развития Земли. Впервые он изложил их на заседании Международного геологического конгресса в 1910 г. и во вступительной лекции, прочитанной в Лейпцигском университете в 1913 г. В систематизированном виде его концепция была изложена в 1924 г. в фундаментальной книге «Основные вопросы сравнительной тектоники».

Суть взглядов Г. Штилле сконцентрирована в «первом законе времени орогенезов», согласно которому «все складчатости приурочены к относительно редким и кратким по времени фазам более или менее планетарного значения» (Цит. по: Штилле, 1964, с. 91). К тому же он считал, что «орогенез одновременно проявляется в самых различных областях Земли» (там же). Рассматривая историю Земли как чередование эволюционных и революционных событий, Штилле относил к числу первых образование бассейнов, а ко вторым — процессы горообразования. При этом процессы складчатости и горообразования были связаны Штилле в едином процессе орогенеза, что позволяло ему описывать историю Земли как чередование длительных эпох тектонического покоя с кратковременными орогенетическими фазами, которых он с начала кембрия насчитывал около 30. Оценивая среднюю продолжительность орогенетических фаз приблизительно в 250–300 тыс. лет, Штилле отводил периодам покоя 15–18 млн лет. Таким образом, речь шла о катастрофическом характере орогенетических событий лишь в масштабе геологического времени. Все фазы орогенеза Штилле вслед за М. Бертраном группировал в три коренные эпохи складчатости: каледонскую, герцинскую и альпийскую.

Идеи Штилле о чередовании фаз орогенеза и эпейрогенеза в истории Земли нашли немало сторонников среди немецких геологов и палеонтологов, породив дискуссии, продолжающиеся и в наши дни. В них идеологические и мировоззренческие установки часто довели над фактами и эмпирическими обобщениями. Это наиболее ярко проявилось в дискуссии по актуализму между палеонтологами и геологами Германии в 1930-х гг., в которой была предпринята попытка идеологизировать все научные исследования и построить особую арийскую науку (Завадский, Колчинский, 1977).

В отличие от англоязычных стран и России двойной юбилей Ч. Дарвина в Германии не вызвал большого интереса среди публики и отмечался как обычное памятное мероприятие в истории науки, хотя ценность труда Ч. Дарвина никто не ставил под сомнение (Hoffeld, Olson, 2013). Вряд ли было удивительно и то, что главный докладчик юбилейных торжеств Э. Геккель озаглавил свой доклад «Мировоззрение Дарвина и Ламарка» (Haesckel, 1909). Как и прежде, он считал, что именно Ламарка следует считать основателем эволюционной теории, а Дарвина — основателем учения о естественном отборе как одном из факторов эволюции. Только раз Геккель упомянул в докладе А. Р. Уоллеса, что также вполне объяснимо, так как в отличие от Геккеля Уоллес не принимал ламарковских факторов эволюции. В целом в эти юбилейные дни многие в Германии говорили о теории эволюции Ламарка–Дарвина, но никто не называл естественный отбор принципом Дарвина–Уоллеса (Kutschera, 2008; Hoffeld, Olsson, 2013). Следуя этой традиции, патриарх немецкого эволюционизма уверял собравшихся, что именно теория Ламарка–Дарвина позволила решить проблему трансформации вида как «главной загадки природы» (Haesckel, 1909, S. 6).

К тому времени Э. Геккель (1900) и А. Вейсман (1908) были награждены медалью Ч. Дарвина — высшей наградой Лондонского Королевского общества, присуждаемой за выдающиеся достижения в тех областях биологии, в которых работал сам Дарвин. Из семи выдающихся биологов-эволюционистов, награжденных медалью Дарвина–Уоллеса, которая была учреждена Лондонским Линнеевским обществом в 1908 г. и присуждалась раз в 50 лет, трое были биологи из Германии — А. Вейсман, Э. Геккель и Э. Страсбургер. Все трое являлись членами Германской академии естествоиспытателей Леопольдина. В качестве ответного знака вежливости эта старейшая в немецкоязычных странах академия избрала в качестве своих членов двух сыновей Ч. Дарвина — астронома Джорджа Дарвина и Фрэнсиса Дарвина (Kaasch M., Kaasch J., 2011/2012). Сообщая об этом решении, президент Леопольдины Альберт Вангерин подчеркнул, что Германская академия естествоиспытателей была первой академией в континентальной Европе, избравшей Ч. Дарвина своим членом, и им будет приятно, что носители столь славной фамилии вновь будут числиться среди ныне живущих ее членов.

Надо сказать, что в составе Леопольдины было немало выдающихся биологов-эволюционистов, придерживавшихся весьма разных взглядов на причины и законы эволюции. Учитывая ее роль в развитии эволюционной идеи в немецкоязычном пространстве, Кембриджский университет, где проходили основные юбилейные торжества, предложил А. Вангерину направить специального представителя для выступления от имени Германии. Таким докладчиком был выбран зоолог О. фон Гертвиг из Берлинского университета. Он выступил с большой речью о благотворном влиянии Ч. Дарвина на развитие немецкой биологии. Кроме того, в торжествах принимали участие и многие другие члены Леопольдины, а также представители других немецких университетов и обществ: зоологи Р. фон Гертвиг из Мюнхена и О. Бючли из Гейдельберга; гистолог Г. Швальбе из Страсбурга; физиолог М. Ферворн из Гёттингена; ботаник Г. Солмс-Лаубах из Страсбурга и еще десятки всемирно известных немецких ученых. Можно сказать, что кризис эволюционной теории не оказал существенного влияния на отношение немецкой элиты в биологии ни к теории эволюции, ни к самому Ч. Дарвину.

Немецкоязычные биологи активно участвовали в юбилейном сборнике, подготовленном Кембриджским университетом под редакцией А. Сьюрда (Darwin..., 2009). Им принадлежала четверть статей из 28. Среди них были статьи: «Теория отбора» А. Ф.Л. Вейсмана (Ibid, p. 18–65), «Наследственность и изменчивость в современном свете» Г. де Фриза (Ibid, p. 66–84), «Микроструктура клетки и наследственность» Э. Страсбургера (Ibid, p. 103–111), «Происхождение человека» Г. Швальба (Ibid, p. 112–126), «Дарвин как антрополог» Э. Геккеля (Ibid, p. 137–151), «Влияние среды на формы растений» Г. Клебса (Ibid, p. 223–247) и «Биология цветков» К. Гёбеля (Ibid, p. 401–423). Во всех статьях подчеркнуты заслуги Дарвина в разработке обсуждаемых проблем, но предложенные им решения авторы, как правило, считают достоянием истории, уделяя основное внимание современным гипотезам и теориям.

Из немецких авторов только А. Ф.Л. Вейсман настаивал на том, что именно Дарвин разгадал «великую загадку целесообразности, объяснив возникновение адаптаций механизмом отбора» (Weismann, 1909a, p. 18). В отличие от большинства других участников сборника, в том числе из Англии и США, Вейсман отнюдь не считал, что дарвинизм потерпел поражение в предъюбилейные годы. Напротив, отказ от теории, по его мнению, требовал возврата к принципу предустановленной гармонии Г.В. Лейбница, так как связь между условиями жизни и адаптациями организмов могла быть научно объяснена только с позиции теории отбора. Вейсман еще раз подробно проанализировал возражения против теории естественного отбора механоламаркистов и мутационистов и раскритиковал Бэтсона и де Фриза, предполагавших, что скачкообразная изменчивость способна создавать адаптации без различных форм отбора, включая зародышевый. Вейсман привел как прямые доказательства естественного отбора, полученные в экспериментально-статистических исследованиях А. Чеснола и Э.Б. Паультона, так и косвенные доводы в его пользу (подражательные и покровительственные окраски, мимикрия, взаимные приспособления цветов и насекомых-опылителей, наличие стерильных форм муравьев и рабочих пчел и т. д.). В заключение он заявил: «Нет сомнения в том, что естественный отбор является всемогущим фактором эволюции... Мы должны принять теорию отбора, так как эволюция и адаптации должны иметь естественнонаучную основу и потому, что это единственное возможное их объяснение» (Ibid, S. 61). Таков же и главный мотив речи Вейсмана во Фрайберге, прочитанной в юбилейные дни (Weismann, 1909b).

Диаметральность позиций Э. Геккеля и А. Ф.Л. Вейсмана прокомментировал третий немецкий участник кембриджского юбилейного сборника, морфолог растений Г. Клебс (Klebs, 1910). В статье «Влияние среды на форму растений» он подчеркнул, что оба автора используют один и тот же материал для создания различных теорий. Это объясняется тем, что биологи-эволюционисты старшего поколения по-прежнему главное внимание придают теоретическим аргументам, а не экспериментальным исследованиям. В связи с этим он подчеркивал важность работ У. Бэтсона и Г. де Фриза для экспериментального изучения наследственности и изменчивости (Ibid, p. 240–241).

Интересны и оценки дарвинизма, сделанные в юбилейные дни крупными биологами О. и Р. Гертвигами. По мнению Р. фон Гертвига, многие биологи — сторонники дарвинизма — сдержанно выражают свои мнения, так как осознают, сколь многочисленны затруднения, лежащие «на пути этой теории» (Гертвиг, 1909, с. 22).

Из этого отзыва следует, что в Германии большая группа биологов, благожелательно относящихся к дарвинизму, соблюдала в дискуссиях осторожность и нейтралитет. Всё многообразие теорий эволюции Р. Гертвиг сводил к следующим направлениям: филогенетический преформизм (К.Э. фон Бэр и К.В. фон Нэгели); теория бластогенного преобразования органов (неодарвинизм) и теория соматогенного преобразования видов (неоламаркизм). Придавая существенное значение в эволюции естественному отбору, Гертвиг вынужден был признать отсутствие надежных экспериментальных доказательств его существования. Такие работы, заключал он, методически очень трудны, но крайне необходимы.

О. фон Гертвиг в статье «Современное положение дарвинизма» (1910) констатировал глубокий кризис этой концепции. Для него теория эволюции была бесспорной истиной, в то время как учение об отборе — лишь гипотезой. Не видел он и доказательств наследования приобретенных признаков, которому Ч. Дарвин и особенно Э. Геккель придавали большое значение, способствуя «популярности дарвинизма» (там же, с. 52), но делая его логически противоречивым. По мнению О. фон Гертвига, А. Ф.Л. Вейсман, подчеркивая всемогущество естественного отбора, был более последовательным, но его концепция «ультраселекционизма» также не имела экспериментальных доказательств. Самое опасное Гертвиг усматривал в догматизме всех эволюционных концепций, которые «намечают лишь отдельные фазы в истории науки» и «дают нам только осколки отыскиваемой истины» (там же, с. 61). В отличие от своего брата О. фон Гертвиг не был близок дарвинизму и скептически относился к достигнутому уровню научных знаний.

10.2. Сообщество немецких биологов в условиях перманентного кризиса

Помимо естественнонаучных причин кризиса дарвинизма, связанных с противопоставлением данных генетики, тератологии и палеонтологии учению о естественном отборе, в Германии огромную роль играла общая социально-политическая обстановка в стране, особенно во времена Веймарской республики, которые являлись периодом перманентного кризиса. Само слово «кризис» было неотъемлемой чертой времени. Интеллигенция беспрестанно говорила о кризисе основ мировоззрения, познания, морали, политики и даже всей западной цивилизации (Ringer, 1969). От глобального кризиса научное сообщество страдало в первую очередь. Если промышленники, финансисты и политики заботились о себе сами, а рабочие отстаивали свои интересы в ожесточенной стачечной борьбе, то преподаватели вузов и сотрудники научных учреждений были на первых порах беззащитны в социально-политической обстановке Германии послевоенного периода. Социально-культурная и политическая среда прямо, а иногда в самых грубых формах воздействовала на науку. Ученые чувствовали себя заброшенными в море социально-политической демагогии, оккультизма, мистицизма и теософии (Forman, 1971; Harwood, 1996; Hardwig, 2000; Уолкер, 2000). Под сомнение были поставлены основополагающие принципы науки: причинность, закономерность и рационализм. Агрессивная общественная среда неизбежно влияла на мировоззренческие и морально-ценностные основы научного сообщества, поколебленные еще в годы Первой мировой войны. В итоге интенсивно шли процессы политизации и идеологизации науки, проявившиеся особенно ярко в создании расовой гигиены и расовой антропологии.

Предупреждения ученых, что без мощной науки во всех областях знания Германия проиграет в развернувшейся борьбе за передел мира, правительство, промышленники и военные до войны воспринимали всерьез. Германский истеблишмент в этом отношении демонстрировал редкое единодушие, и все участники диалога говорили на одном языке. За три года до начала Первой мировой войны было решено создать Общество кайзера Вильгельма (Kaiser Wilhelm Gesellschaft, KWG) (далее — КВГ) с особыми исследовательскими программами, рассчитанными на конкретных ученых, которые вместе со своими помощниками и коллегами могли полностью посвятить себя науке. Хотя целью новых учреждений были фундаментальные исследования, их обычно проводили в отраслях знания, представлявших интерес и для государства, и для промышленности. Непосредственным поводом к созданию КВГ стал доклад известного палеонтолога О. Йекеля, говорившего о необходимости иметь в Германии «Бионтологическую академию». Йекель предлагал учреждать наряду с университетами академии, где работали бы ученые, занимаясь исследовательской работой, а не преподаванием. При этом предполагалось, что академии, так же как университеты, должны быть независимыми от государства. Инициаторы КВГ подсчитали, что для успеха проекта создания КВГ нужны десятки миллионов марок, которые ни один немецкий промышленник не был готов выделить. Его реализация была поручена новому руководителю науки и высшего образования Ф. Шмидту-Отту, а создателем и первым президентом КВГ стал историк раннего христианства А. фон Гарнак.

В докладной записке, которую Гарнак подал вместе с химиком Г. Э. Фишером и микробиологом А. П. фон Вассерманом Вильгельму II, предусматривалось, что деятельность общества должна представлять собой кооперацию государства и людей науки с патристическими людьми из состоятельных кругов, готовыми выделять большие средства на науку. Опыт создания подобных учреждений в Германии уже был, например, Институт экспериментального изучения рака в Гейдельберге, Гамбургский научный фонд, фонд Фридриха Адольфа, Гёттингенская ассоциация прикладной физики и др. Всего за 20 довоенных лет в Германии было открыто 47 фондов, академий, ассоциаций и т. п. Новое Общество старалось получить финансирование из различных источников — от государства, отдельных немецких земель и городов и от заинтересованных промышленников — для того чтобы не зависеть полностью от какого-то одного спонсора. В канун Первой мировой войны под именем «Институтов кайзера Вильгельма» были открыты или по крайней мере санкционированы институты биологии, экспериментальной терапии, физиологии труда и физической химии. Институт биологии начал работать в 1913 г.

КВГ было в полном смысле этого слова имперским учреждением, финансируемым мощной империей и используемым для ее нужд. Военная и экономическая мощь Германии в значительной степени зависела от эффективного использования научного потенциала. И немецкое государство, и промышленники готовы были поддерживать научные исследования, проводимые вне стен университетов. Ведущие ученые, в свою очередь, хотели заниматься тематикой, которая была бы фундаментальной, но при этом имела бы прямое отношение к промышленности, а также была бы интересна для государственных структур. КВГ служила примером организации научного учреждения, но прежде чем оно смогло расшириться и охватить

основные научные дисциплины, грянула Первая мировая война и коренным образом изменила научную политику в Германии.

По замыслу его создателей, КВГ должно было содействовать укреплению междисциплинарных связей биологов с химиками и физиками. С этой целью новые институты первоначально создавали в одном месте в Берлине, в районе Далема (Dahlem). В 1911–1912 гг. здесь возникли три института, где химики и физики Э. О. Бекман, Л. Ган и Р. М. Вильштеттер вели биохимические исследования. Задержка с основанием Института биологии, открытого в 1913 г., была связана с тем, что среди ведущих немецких биологов существовали громадные различия в понимании фундаментальных проблем биологии и способов их решения. Это неизбежно вылилось в споры о направлении исследований будущего института и его структуре. Прежде всего, не изжиты были противоречия между представителями механицизма и витализма, а также описательных и экспериментальных отраслей биологии. Одни биологи ратовали за приоритет сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований (О. фон Гертвиг), другие за экспериментальную эмбриологию (В. Ру и Г. Шпеман), третьи — исключительно за генетику (К. Э. Корренс). Было немало и тех, кто призывал развивать те отрасли биологии, которые важны для медицины (П. Эрлих). Наконец, в результате совместных усилий Т. Бовери, П. Эрлиха, Г. Хаберландта, В. Ру и М. Рубнера был создан комплексный Институт экспериментальной биологии с двумя директорами — К. Э. Корренсом и Г. Шпеманом, и пятью отделениями: 1) генетики и биологии растений (руководитель — К. Э. Корренс); 2) механики развития и каузальной морфологии (руководитель — Г. Шпеман); 3) генетики и биологии животных (руководитель — Р. Б. Гольдшмидт); 4) протистологии (руководитель — М. Гартман); 5) клеточной физиологии (руководитель — О. Г. Варбург).

Хотя строительство нового института шло в первый год войны, уже с начала 1915 г. К. Э. Корренс, Г. Шпеман и М. Гартман могли начать исследовательскую работу в своих отделах, в то время как Р. Б. Гольдшмидту и О. Г. Варбургу разразившаяся война помешала приступить к выполнению своих обязанностей. Вскоре знаменитый иммунолог А. П. фон Вассерман возглавил биолого-медицинский институт КВГ, где химическим отделом руководил К. Нойберг. Без проблем прошло создание Института физиологии труда, который должен был заниматься проблемами физиологии, патологии и гигиены физического и умственного труда. Его возглавил физиолог и гигиенист М. Рубнер, а основную часть средств дал франкфуртский сталелитейный промышленник В. Мертон. 23 января 1915 г. на деньги семейства Круппов в КВГ был создан Институт мозга, который возглавил О. Фогт.

Кроме этих институтов КВГ поддерживал ряд других исследовательских учреждений в области биологии, расположенных не в Берлине. Так, финансировали исследования по поведению животных Я. фон Юксюля в Гамбурге, биолого-медицинские работы с радиоактивными изотопами В. Гиса (Лейпциг) и биохимические исследования структуры белка Э. Абдергальдена в Галле. Уже в 1911 г. КВГ взяло под свою опеку биологическую станцию Берлинского аквариума в Ровигно, но после войны она оказалась в области, отошедшей к Италии. Биологическая станция в Плёне после назначения ее директором знаменитого лимнолога А. Ф. Тинемана вошла в состав КВГ под названием Гидрологического института. Благодаря Тинеману институт превратился в первоклассное учреждение и впоследствии дал начало

целому ряду новых направлений в экологии и научных учреждений лимнологического профиля. С 1924 г. КВГ совместно с Венской академией наук финансировало Лимнологическую станцию в Лунце, которая вела параллельные сравнительно-лимнологические исследования.

Биологические учреждения КВГ успешно работали с первых дней своего существования благодаря выдающимся исследователям, возглавившим их и с самого начала задавшим высокий уровень проводимых исследований. Но в полную силу их возможности раскрылись уже после окончания Первой мировой войны. В 1920-х гг. в КВГ возник целый ряд новых институтов биологического профиля. В целом Институт биологии КВГ соответствовал тенденциям перехода к коллективным формам работы в области экспериментальной биологии. КВГ не только обеспечило институциональный базис для развития только что возникших биологических дисциплин (генетики, биохимии, физиологии, экологии), который был необходим для их дальнейшего прогресса, но, внедряя новые формы организации биологических исследований, предопределило их дальнейшее развитие в Германии. Сами причины их появления прекрасно отражают общественное положение биологии перед Первой мировой войной, которую биологи, как и всё население Германии, восприняли с патриотическим воодушевлением и готовы были служить победе «немецкого дела».

Многие шли на фронт солдатами, младшими офицерами, полевыми врачами. Лауреат Нобелевской премии биохимик Э. Бухнер был смертельно ранен. Боевой опыт имели будущие лидеры немецкой науки: нобелевские лауреаты О. Г. Варбург, О. Ган, Г. Герц, Г. Домагк, Р. Кун, О. Ф. Мейергоф, В. Г. Нернст, биологи и палеонтологи Р. Коурант, И. Вайгельт, Б. Ренш, В. Тролль, Э. Раутерберг, А. Ремане, Т. Ромер, В. Франц, В. Циммерман и др. Оставшиеся в тылу поддерживали войну иным способом, составляя различного рода манифесты, в которых защищали военные цели и политику Германии. Э. Геккель вместе с Р. Ойкеном составил 18 августа 1914 г. пламенное заявление о коварном Альбионе. Хронологически первыми «войну умов» объявили ученые Великобритании в так называемом заявлении Дома Веллингтона. Ответную реакцию не пришлось долго ждать. Среди подписавших «Воззвание к просвещенному миру» («An die Kulturwelt») были немецкие ученые: иммунологи Э. А. фон Беринг, А. П. фон Вассерман и П. Эрлих, анатом и гистолог Г. В. Г. фон Вальдейер-Гартц, биохимики Р. М. Вильштеттер, Г.-Э. Фишер и К. О. В. Энглер, зоолог-эволюционист Э. Геккель и др. Они приводили исторические и правовые доводы в пользу аннексионистских претензий Германии. Свою апологию войны обнародовали и ректоры 19 университетов.

Во всех этих документах ответственность за развязывание войны возлагали на страны Антанты, особенно на Россию, которую клеймили за неблагодарность по отношению к Германии, давшей ей науку и культуру. «Ученые-интернационалисты» славляли высокую культурную миссию Германии в борьбе с азиатскими ордами варваров из России. Войну с Францией немецкие интеллектуалы оправдывали неизбежностью борьбы немецкой культуры, «подлинно одухотворенной», против поверхностной культуры французов. При этом они пытались уверить окружающих, что их солидарность с этой борьбой не имеет ничего общего ни с немецким национализмом, ни с монархическо-имперским верноподданничеством, а продиктована

исключительно научной объективностью и приверженностью общечеловеческим ценностям справедливости, красоты и разума.

Как вынужденную оборону трактовали войну большинство биологов. Лейпцигский профессор, создатель физиологической психологии В. Вундт считал Россию главным инициатором войны и утверждал, что российская наука всецело обязана Германии. Известный палеонтолог и эволюционист Л. Плате, преемник Э. Геккеля в университете Йены, объясняя позже свою ультрапатриотическую позицию в Первой мировой войне, заметил: «В политическом спектре я всегда находился справа» (Plate, 1935). Всё сильнее в выступлениях биологов и врачей звучали расистские мотивы. Ставший вскоре знаменитым расовый гигиенист Ф. фон Ленц закончил свою статью «Возрождение этики» прославлением взгляда Ж. А. де Гобино на «немецкий народ как последний бастион нордической расы» (Lenz, 1917, S. 56).

Особенно агрессивную позицию по отношению к странам Антанты занял Э. Геккель, обосновывая ее ссылками на эволюционную теорию, социал-дарвинизм и мировоззрение монизма. Он объяснял, что именно сейчас Германия должна наконец-то осознать основной принцип жизни: «Борьба — отец и мать всего» (Haeckel, 1914a, S. 142). Как всякая борьба в мире живого завершается вымиранием наименее приспособленных, так и война должна завершиться уничтожением врага, чтобы Германия могла безраздельно доминировать в послевоенном мире. Обращаясь к немецким солдатам, он призывал их не бояться смерти, которая, как и жизнь, является игрой случая, и нет выше чести, чем отдать ее на поле боя ради своего народа, ибо только там достигается оптимальный баланс между альтруизмом и эгоизмом. Защищать Отечество и погибнуть ради него, по Геккелю, было долгом каждого немецкого гражданина, который ради этого должен пожертвовать даже счастьем своих родных и близких.

Э. Геккель не сомневался, что вся ответственность за развязывание войны лежит на Англии (Haeckel, 1914b). Это его особенно огорчало, так как он считал себя другом и последователем Ч. Дарвина, часто посещал Англию и в течение многих лет получал финансовую поддержку от английского правительства для обработки материалов экспедиции на судне «Челленджер». Для него война между Англией и Германией, принадлежащих к одной и той же расе, была историческим парадоксом. Более естественным с эволюционно-биологической точки зрения было бы их совместное доминирование в мире при разделе сфер влияния: Германия бы имела самую мощную сухопутную армию, а Англия — самый мощный военно-морской флот. Однако этот альянс, способный обеспечить процветание арийской расы и германской цивилизации, к сожалению Геккеля, остался неосуществленным. Причину этого он усматривал в глубоко укоренившемся в английской нации эгоизме, в ее стремлении эксплуатировать все народы мира. Он уверял, что надменный Альбион ненавидит и презирает все другие государства, поэтому ведет себя всегда вероломно, демонстрируя полное пренебрежение ко всем международным договоренностям и моральным обязательствам. Даже в отказе Англии принять десятичные системы измерений длины и веса Геккель усматривал показатель порочности современной английской культуры.

Самым важным в этой геккелевской атаке на Англию была расовая интерпретация войны. В терминах, которые были бы более уместны в Третьем рейхе, чем во Втором, Э. Геккель восхвалял моральную, интеллектуальную и расовую чистоту

Германии, ведущей борьбу против расово космополитичной Англии. Он возмущался тем, что армии Антанты состоят из самых разных рас, включая африканцев, папуасов, малайцев, и ее союзниками являются «узкоглазые японцы». Он предупреждал о гибели всей европейской цивилизации, если победу в войне над расово чистыми Германией и Австрией одержит чудовищная смесь низших рас и народов, из которых состоят армии стран Антанты. Россию он особенно клеймил за варварство и «манию панславизма». Конечную цель войны Геккель видел в создании мощной Германской империи, в которую войдут многие территории Российской империи (Прибалтийские губернии, Польша, Малороссия и т. д.), чтобы обеспечить жизненное пространство «*Lebensraum*», а также создать буферную зону, охраняющую Германию от «варварской России на востоке» (Haesckel, 1914a, S. 147). Эти идеи Геккеля, подкрепляемые ссылками на антропологию и эволюционную теорию, полностью соответствовали идеологии Пангерманской лиги, членом которой он вместе с другими биологами состоял с конца XIX в.

После войны подобные высказывания, в которых с расистских позиций отождествлялись Германия и европейская культура, поставили многих немецких ученых в затруднительное положение и послужили поводом для остракизма их со стороны иностранных коллег. Когда Германская империя рухнула, то же самое произошло и с ее «имперской» наукой. Международные научные организации, в которых доминировали немецкие ученые, были ликвидированы. Германия и Австрия не были включены в новые организации, основанные после войны (Schroder-Gudehus, 1973; Grau, 2000). Избежали международной изоляции лишь некоторые ученые, как правило, еврейского происхождения. Это привело к усилению антисемитских настроений в научном сообществе, к дифференциации его на ученых-арийцев и ученых-евреев. Разделение по национальному признаку подогревали политические и экономические последствия проигранной мировой войны.

Поражение стало катастрофой для консервативного большинства академических ученых. Они пытались убедить власть и общество, что наука — это всё, что осталось у Германии от мировой державы, и научная мощь должна «заменить мощь политическую», (буквально «наука как эрзац силы», *Wissenschaft als Machtersatz*) (Macrakis, 1993, p. 33). Эта позиция укрепляла и усугубляла политизированность естественных наук, особенно биологии. Лидеры научного сообщества Германии опасались, что экономические и политические последствия проигранной войны и дальнейших репараций покончат с немецкой наукой. Версальский мир осознавался немцами и австрийскими учеными как национальная трагедия.

Крах имперского сознания они воспринимали столь же тяжело, как и огромные контрибуции, отобранные колонии и потерянные территории. Военная и пропагандистская мобилизация масс, военное поражение, падение династических режимов и сословного принципа построения общества покончили с бытовавшим восприятием модернизации как трансформации и эрозии традиционных социальных форм (община, сословное общество) и надеждами на возможность конституциональных реформ сверху. Вышедшие на улицы вооруженные массы задали новый вектор истории. Отныне общественное развитие при всей его проблематичности, неоднозначности и неоднонаправленности стало восприниматься интеллектуалами как реальность. Традиционная стабильность и «онтологическая определенность», по К. Манхейму, казались утраченными навсегда. Вопрос состоял только

в том, какой путь модернизации выбрать. В Германии эти дискуссии продолжались до 1933 г., захватив практически весь период, который биологи в других странах потратили на создание предпосылок для вывода эволюционной теории из кризиса.

Общая обстановка в Германии послевоенных лет характеризовалась глобальной политической неустойчивостью и экономическим беспорядком. Стачки часто перерастали в уличные бои. Сменяли друг друга центральные и земельные правительства. Бизнесменов и промышленников рассматривали как «спекулянтов», «воров», «наживавшихся на национальном несчастье». Особенно незащитными в этих условиях ощущали себя деятели науки. Возросла популярность социалистических и коммунистических идей, в противовес которым усиливался консервативный радикализм и национализм. Со временем эти две крайности объединились в Национал-Социалистической немецкой рабочей партии (Nationalsozialistische Deutsche Arbeiterpartei, NSDAP) (далее — НСДАП) А. Гитлера, идеологической основой которой стала амальгама популистских идей из арсенала левого и правого радикализма.

Под сомнение были поставлены принципы и ценности науки Нового времени: рационализм, материализм, причинность, закономерность и атомизм. В условиях доминирования культурного пессимизма ученых обвиняли в позитивизме, эмпиризме, механицизме, скептицизме, догматизме, технократизме, узкой специализации, отрыве от повседневной жизни и т. д. Агрессивная общественная среда неизбежно влияла на мировоззренческие и морально-ценностные основы научного сообщества, поколебленные еще во время «войны манифестов» ученых. Наука оказывалась прямо вовлеченной в политическую борьбу и идеолого-философские дискуссии. Всё сильнее распространялось радикально-этическое неприятие ценностей буржуазной цивилизации, ввергнувшей мир в ужасную войну и приведшей великую Германию к краху. В научной элите произошел раскол на тех, кто поддерживал модернизацию, и тех, кто сравнивал ее с социальной деградацией. И этот раскол сказывался во всех гуманитарных, социальных, естественнонаучных и математических дисциплинах.

К концу 1923 г. были закрыты почти все основные научные институты Германии. У них не было денег ни на зарплату сотрудникам, ни на тепло и электричество. Ни парламент, ни правительство в Берлине не желали тратить на науку бюджетные средства. Они указывали, что университеты, а тем самым наука, были в ведении земельных властей. Федеральные власти не желали заботиться о науке, успехи которой не предотвратили военное поражение и которая не могла себя прокормить во время кризиса, масштабы которого в глазах части общества были в значительной степени обусловлены ее же достижениями. Профессора высшей школы, составлявшие основу научного сообщества Германии, не были ультраконсерваторами, но их не устраивала и реальная демократия, которая, как они полагали, не могла им обеспечить нормальных условий работы и жизнедеятельности. Усиливалась политизация профессорско-преподавательского корпуса и его дифференциация по партийным предпочтениям. Всё меньше профессоров следовали идеологии «мандаринов», согласно которой академическое сообщество должно было стоять над партиями и быть нейтральным в высказываниях по политическим вопросам. Профессора, исповедовавшие консервативные ценности, неприязненно относились к модернизации, встречая в штыки всяческие реформы и нововведения в образовании и науке. Для немецкого научного сообщества начала XX в. в целом характерна была

неприязнь к пацифистам в собственных рядах. С точки зрения академического истеблишмента все они были предателями отечества. Ученые-мандарины продолжали искренне верить, что им принадлежит особое место в обществе, позволяющее судить о стратегии его развития и выступать с защитой национальных интересов в целом.

Биология Веймарской республики значительно отличалась не только от биологических исследований в других странах, но и от биологии в самой Германии, как в предшествовавший имперский период, так и в последующий национал-социалистический. В ряде биологических сообществ, в частности среди генетиков, довольно мощной была группа ученых, выбиравших для разработки вопросы, доступные для экспериментального решения, независимо от их масштабности. Они, дифференцируясь по объектам исследований (генетика животных или генетика растений), не смотрели на прикладные науки свысока. Их научные интересы были гораздо шире, чем у сторонников классического образования. К тому же они не считали политическую деятельность несовместимой с наукой. Эту группу ученых-биологов, нацеленных на активное участие в решении прикладных и политических проблем и как бы противостоящих «мандаринам», Дж. Харвуд назвал экспертами (Harwood, 2000).

Но и «мандарины» в биологии не были аполитичны, как они себя сами характеризовали, и не действовали вне политики. На самом деле они только предполагали, что стоят над политикой, выражая общенациональные интересы, и на этом основании претендовали на интеллектуальное лидерство в обществе. Им казалось, что они морально и нравственно более готовы к служению государству и имеют право претендовать на статус выразителей общенациональной политической программы, которая недоступна обычной повседневной партийной деятельности. Они верили, что их образование дает право судить о политике, не отделяя свои научные знания от собственных политических интересов. Эксперты же прекрасно видели границу между наукой и политикой. Они верили в возможность построения единого социального государства в условиях сословной стратификации. Всё это делало академическое сообщество восприимчивым к обещаниям национал-социалистов в последние годы Веймарской республики (Haberer, 1969; Dahrendorf, 1969).

Появление экспертов-биологов означало трансформацию академического общества, в котором возникал новый тип самосознания ученых, с практической направленностью и с притязаниями на активное участие в решении всех общественных проблем, включая разработку стратегий политических партий ради более эффективного лоббирования собственных интересов. Эти различия генетиков-мандаринов и генетиков-экспертов обуславливали два типа поведения ученых в политической жизни. Одни уклонялись от участия в ней, другие, напротив, активно участвовали, вступая в какую-либо партию. Первый тип поведения был более характерен для старшего поколения биологов, родившихся в 1860–1880-х гг., а активное включение в политическую жизнь было свойственно молодым ученым 1890–1905 гг. рождения.

Еще до Первой мировой войны немецкие ученые способствовали формированию идеологии национализма, ратуя за усовершенствование качеств германской нации путем роста рождаемости «высших» немцев и ограничения размножения носителей наследственных болезней. Постепенно эти установки становились всё более

экстремистскими, превращаясь в откровенный национализм и антисемитизм, а их популярность росла как в обществе, так и в профессорской корпорации. От Ф. Гальтона основатели немецкой расовой гигиены восприняли идею о том, что отныне наука должна быть основой новой этики. Сочинения расовых гигиенистов (Э. Рюдина, Ф. фон Ленца и др.), претендовавших на ведущее место в определении политики в области демографии и здравоохранения, противоречили доминировавшим нравственным ценностям. С их точки зрения, этику необходимо было изменить так, чтобы она соответствовала духу современной науки. Утверждали, что биологам, а не гуманитариям принадлежит право формулировать нормы морали, нравственности и этики. И в этом они не сильно отличались от своих североамериканских коллег, которые также претендовали на формирование принципиально новой системы нравственных норм и восприятия наследственно больных.

Эта тема в последнее время привлекает внимание многих историков науки, демографически исследующих роль американских евгеников в обосновании планов создания высшей расы (Black, 2003; Dorr, 2008; Davenport's Dream... 2009; Kluchin, 2009). В них показано, что у истоков программы, направленной на стерилизацию 14 миллионов граждан США, представлявших неполноценные неарийские расы, поддержанной Институтом Карнеги, стоял один из лидеров американской генетики, эволюционист Ч. Девенпорт. Его идеи и практические рекомендации были последовательно восприняты немецкими коллегами. В то же время многие американские инициаторы и сторонники СТЭ, например известный генетик Л. К. Данн, изначально выступали против этих планов, подвергаясь профессиональной дискриминации (Gormley, 2009).

Изменение системы ценностей в соответствии с достижениями современной науки неизбежно влекло за собой и изменение форм социального поведения. Расовая гигиена, в которой наиболее ярко проявился сциентизм экспертов, стала основой для использования эволюционно-биологических знаний в технократической стратегии, призванной выработать общественные критерии и меры новой социальной технологии. Для этого требовалось решить, какие наследственные признаки являются общественно хорошими, а какие — плохими. Подобная качественная оценка наследственности всегда происходила в конкретном обществе и зависела от множества социальных факторов. Здесь же из рудиментарной идеи политической регуляции народонаселения с помощью науки вызрела будущая идеология национал-социалистического режима, в рамках которого стало возможным проведение социал-дарвинистской, расово-гигиенической политики в области демографии. Широкомасштабные расово-гигиенические мероприятия были возможны только в условиях жесткой личной диктатуры. Создать такое государство обещали национал-социалисты, и их политическая программа включала многие элементы новой социальной технологии, что делало ее привлекательной в глазах части биологического истеблишмента.

Таким образом, евгеника как модное течение среди биологов и врачей вышла за рамки естествознания и медицины, завоевывая всё больше и больше сторонников среди леворадикальных и праворадикальных кругов. Предчувствуя упадок общества, многие биологи связывали себя с национал-социалистическим движением. Осознавая, что политико-экономические последствия поражения и репараций могут покончить с процветающей наукой, и стремясь преодолеть международную

изоляция, они ратовали за «национальную революцию», итогом которой станет установление сильной власти, призванной обеспечить «духовное возрождение немецкого народа».

В Веймарской республике раскол академического сообщества на ортодоксов и модернистов, пребывающих в оппозиции традиционной идеологии «мандаринов», вышел далеко за пределы догм о единстве государства, нации и культуры. В разных формах этот конфликт воспроизводился и на естественных факультетах, где дополнительным фактором раскола и аргументов в спорах было еврейское происхождение многих «модернистов». Маргинальное положение в академическом истеблишменте Германии и Австрии занимала группа ученых, пытавшихся использовать марксизм в теоретических построениях. Среди них были биологи-эволюционисты П. Каммерер, М. Л. Левин, Ю. К. Э. Шаксель и др. Например, последний ученик Э. Геккеля профессор Шаксель приветствовал Ноябрьскую революцию и даже был избран в Совет рабочих и солдатских депутатов. При поддержке фонда К. Цейса ему в 1918 г. удалось создать свой Институт биологии развития. Во время нахождения у власти коалиционного правительства социал-демократов и коммунистов в Тюрингии он был куратором Министерства народного образования. Ввод войск в Тюрингию и отстранение от власти правительства рабочих положили конец его политической карьере в Веймарской Германии, но ему удалось сохранить академическую позицию. По мере усиления пронационал-социалистических настроений в Йенском университете и Тюрингии Шаксель неизбежно становился маргиналом (Нарwood, 1997).

Но маргиналом профессорско-преподавательского корпуса был и его главный оппонент справа — расолог Г. Ф. К. Гюнтер. Раскол научного сообщества Германии проходил через многие университеты. Политический ландшафт академической среды не был застывшим, а представлял собой волнуемое море с преобладанием консервативных и праворадикальных настроений, с вкраплениями либеральных и социал-демократических в отдельных университетах, а зачастую даже на отдельных кафедрах. Идеинный разброд в академической среде отражал растерянность научного сообщества, страдающего от всеохватывающего кризиса. В целом как консервативно-охранительные традиции, так и либеральные и марксистские новации в академическом сообществе в интеллектуальном плане оказались беспомощны перед вызовом времени. Их сторонники не смогли осмыслить феномен национал-социализма и выдвинуть ему альтернативу, приемлемую для общества.

Националистические тенденции всё сильнее внедрялись в сознание австрийских ученых, испытавших, как и их немецкие коллеги, все тяготы военного поражения в Первой мировой войне. Распад империи, финансовый кризис и галопирующая инфляция тяжело сказались на положении австрийской науки. Правительственные субсидии Академии наук в Вене выплачивали нерегулярно и не полностью. Для покрытия убытков был организован сбор средств среди частных лиц, фирм, финансовых учреждений. Стали поступать новые крупные пожертвования, которые по традиции охраняли как самостоятельные фонды. Из мелких пожертвований Академия создала объединенный фонд. Но всё равно не удавалось обеспечить своевременный выпуск академических изданий, из которых сохранились только «Вестник» и «Альманах», да и то в сокращенном объеме. Ощущались трудности в получении новой иностранной литературы, резко сократились экспедиции и экспериментальные

исследования. Переживаемые экономические трудности, а также бойкот со стороны ученых из стран Антанты толкали австрийских ученых в объятия националистов. Ностальгические воспоминания об империи Габсбургов сменялись симпатиями к националистическому движению (Джонстон, 2004).

После войны сторонники расовой биологии образовали прочный союз с консервативными и праворадикальными кругами. До прихода Гитлера к власти сложились научные взгляды главных представителей расовой гигиены (Э. Рюдина, О. Фишера, Ф. фон Ленца, И. Ланге, Т. Моллисона, П. Ниче, Р. Риттера, О. Ф. фон Фершюера и др.), установился их союз с праворадикальными кругами, возникли институты расовой гигиены, евгеники и антропологии типа Института генеалогии и демографии в Мюнхене или Института антропологии, наследственности человека и евгеники КВГ в Берлине. Но не только «расовые гигиенисты», для которых победа национал-социалистов открывала возможности практической реализации своих научных взглядов, но и специалисты в других отраслях эволюционной биологии приветствовали приход Гитлера к власти: например, палеонтолог К. Т. Бойрлен, дарвинисты В. Франц и Л. Плате.

Были, однако, и исключения. К их числу можно отнести морфолога-невролога О. Фогта, работавшего с 1902 г. в созданном им Нейробиологическом институте в Берлинском университете (Bielka, 1997; Satzinger, 1998; Hagner, 2004). Несмотря на принадлежность к биологическому истеблишменту и связи с крупным капиталом, Фогт не скрывал социалистических взглядов и симпатий к СССР и основал в 1928 г. в Москве Институт мозга. Фогт стремился всячески модернизировать биологические исследования в возглавлявшихся им учреждениях. Заинтересовавшись наследственной обусловленностью патологии мозга, он решил развернуть в Институте мозга генетические исследования, пригласив с этой целью молодых русских генетиков Н. В. и Е. А. Тимофеевых-Ресовских и С. Р. Царапкина. Вскоре возглавляемый Н. В. Тимофеевым-Ресовским отдел стал главным центром эволюционного синтеза в Германии (Голубовский и др., 2012).

Серьезные разногласия существовали и в мировоззренческих вопросах веймарской биологии, которая отнюдь не вся была холистской или виталистической. Это ставит в тупик тех исследователей, которые уверовали, что материализм и механицизм был чужд интеллектуальной обстановке Веймарской республики. Во всех отраслях биологии, прежде всего новейших — в генетике и экологии, шли дебаты о механицизме и материализме. Механистический материализм господствовал в это время среди немецких генетиков, возглавляемых М. Гартманом, но его критиковали с разных позиций, в том числе и с позиций диалектического материализма.

Однако среди видных биологов Германии, по-видимому, был только один представитель этой философской установки — эмбриолог Ю. К. Э. Шаксель (Музрукова, 2013). В отличие от других членов Немецкой лиги монистов он в середине 1920-х гг. тесно связал себя с коммунистическими кругами. Будучи руководителем созданного для него в 1918 г. Института биологии развития (позднее Институт экспериментальной биологии), Шаксель в 1924 г. посетил СССР, участвовал в комментировании и подготовке к изданию «Диалектики природы» Энгельса, опубликованной в 1925 г. Во время пребывания в СССР он уверовал в блестящее будущее науки при социализме и с тех пор начал призывать всех ученых к участию в великом историческом эксперименте по построению бесклассового общества. Для

пропаганды естественнонаучных знаний и борьбы с витализмом Шаксель основал и редактировал журнал «Урания» (*Monatschrift über Natur und Gesellschaft — Urania*), который выходит и в наши дни. Издавал этот журнал Шаксель в противовес буржуазному научно-популярному журналу «Космос» (*Kosmos*), где, по его мнению, не показывали путь к преодолению кризиса в науке и обществе. Сам Шаксель выход из этого кризиса видел в познании законов природы и общества с философско-методологических позиций марксизма и много сил посвятил пропаганде диалектического материализма. Его лекции «Диалектика природы: естествознание и диалектический материализм», «Биология и социология», «Маркс и Дарвин» будоражили студенчество и профессоров Йенского университета и становились объектом резкой критики.

Наука, философия и политика в деятельности Ю. К. Э. Шакселя были фактически неотделимы. Эту позицию он твердо усвоил от Э. Геккеля, работая в годы Первой мировой войны с корректурой десятого издания «Мировых загадок». Как ранее упоминалось, Шаксель приветствовал Ноябрьскую революцию в 1918 г. и активно участвовал в политической деятельности на уровне правительства рабочих в Тюрингии. После его отставки Шаксель вернулся к научно-преподавательской деятельности, всячески стараясь помешать усилению националистических и консервативных настроений в Йенском университете, что вовлекло его во многие внутриуниверситетские конфликты. Его многочисленные экспериментальные работы по формообразованию у животных, пересадке органов, регенерации и т. д. были направлены не только на решение научных проблем, но и на опровержение популярных в те годы механицизма в генетике и неовитализма в эмбриологии. Шаксель настойчиво пропагандировал тезис о диалектическом характере дарвинизма. Идеи немецких расовых евгеников, усвоенные им от Геккеля, Шаксель старался перенести в марксизм, призывая «создавать новые расы» на основе знаний и методов частной генетики (Шаксель, 1926, с. 25, 32). Особую неприязнь у Шакселя вызывал витализм и автогенез. Он настаивал на неизбежности перехода механистического по своей природе механоламарксизма в телеологию, которую, в свою очередь, оценивал, как попытку в капиталистических странах уберечь биологию от проникновения материализма.

Среди биологов, отвергавших механицизм, но не материализм, были О. фон Гертвиг, Л. фон Берталанфи и незначительная часть генетиков. К противникам и материализма, и механицизма относятся ученые типа неврологов Х. Монакова и К. Гольдштейна. В последнюю группу антимеханистического материализма следует причислить холистов и виталистов физиолога Я. фон Юксюля, эмбриологов Г. Дриша и Г. Шпемана, энтомолога К. Фридерихса и др.

Биологи и медики заняли лидирующие позиции в движении научного сообщества за социальные реформы и модернизацию. Прежняя сциентистская модель государства как организма была переработана многими из них с учетом генетики и представлена власти и обществу как социальная биология, готовая решить проблемы демографии, медицины, селекции животных и растений, обеспечения Германии продовольствием и т. д. В условиях расцвета иррационализма многие биологи критиковали механистический рационализм и либеральную модель прогресса. Они обещали сделать гуманным индустриальное общество и вернуться к естественным ценностям путем улучшения городской среды и возрождения сельской

местности. Значительная часть биологов и медиков Германии шли по пути взаимодействия с властями Веймарской республики, представляя себя экспертами в решении острейших проблем с позиций социально ориентированной биологии. Когда общество вслед за О. Шпенглером оплакивало гибель великой Германии, они пытались вселить в правительство и людей веру в возможность национального возрождения путем объединения принципов науки с категориями природы, жизни и расы.

10.3. Социал-дарвинизм, евгеника и расовая гигиена

Первая половина XX в. была для Германии и других немецкоязычных стран, прежде всего для Австрии, временем непрерывных кризисов. Две проигранные войны были восприняты в обеих странах как национальные катастрофы. Из непрерывного социально-политического хаоса, порожденного Ноябрьской революцией 1918 г. и великой мировой депрессией (1929–1932) Германия в 1933 г., а еще через пять лет и Австрия попали под иго национал-социалистической диктатуры, чтобы вновь полной чашей испить горечь разгрома. На большей части немецкоязычного пространства по крайней мере пять раз коренным образом менялся строй и система управления и т. д. Немалую роль в определении мотивов и целей действовавших сил играли эволюционно-биологические понятия и представления. На этом фоне шло создание предпосылок для преодоления кризиса в самой эволюционной теории и формировался немецкоязычный вариант эволюционного синтеза.

Правда, первые 14 лет кризиса селекционизма, вызванного переоткрытием законов Менделя, прошли в условиях быстрого роста экономического и военного могущества Германии. Биологи были убеждены, что им предстоит играть важную роль в устройстве государства, могущество которого должно было возрастать не только за счет новых технологий, но и благодаря внедрению эффективных способов социальной организации Германской империи на базе биологического знания. Большинство биологов-эволюционистов считали необходимым участвовать в создании «единой немецкой нации» — эта идея стала одной из главных утопий немецкой профессуры накануне Первой мировой войны. Взгляд на Германию как на доминирующую в мире этическую силу, исходил из эволюционистского убеждения, что в прогрессивном развитии неизбежно достигается высшая форма организации. Так, О. фон Гертвиг уверял, что телеологический фактор имманентен всякому эмбриологическому и физиологическому процессу. Подобно клетке в организме человек приобретает новые функции и способности в более сложной социальной структуре, которая оценивалась им как более прогрессивная организация общества (Hertwig, 1903). По мнению физиолога поведения Я. фон Юксюля, выход из состояния хаоса, в котором находилось общество, заключался в использовании теории «внешней среды», ранее сформулированной им для объяснения поведения животных, для построения теории государства как организма (Uexküll, 1915; 1917; 1920). В «здоровом» государстве, основанном на принципах «нормальной» биологии, все социальные структуры должны выполнять строго определенные функции в сферах производства, торговли, распределения, обслуживания и управления. Их многообразие должно быть жестко связано и контролироваться центральным органом, одним человеком, которого он называл буквально «мозгом» государства. Демократия для

него была столь же деструктивной и ненормальной, как если бы функции управления организмом от центральной нервной системы были бы переданы другим органам.

Переоткрытие законов Г. Менделя тремя авторами (Г. де Фриз, К. Э. Корренс и Э. фон Чермак-Зейзенегг) и вскоре после этого увидевшая свет работа датского ботаника В. Иоганнсена, на основе тщательных экспериментов доказавшего «бессилие» естественного отбора в генетически чистых, т. е. гомозиготных, линиях (Johannsen, 1903), оказали огромное воздействие не только на развитие эволюционной теории в Германии, но и на судьбы прочно укоренившихся в немецком научном сообществе концепций социал-дарвинизма и расовой генетики, многие положения которых вошли в политическую программу НСДАП

С первыми успехами генетики идеи А. Ф. Л. Вейсмана о непрерывности зародышевой плазмы и неизменности носителей наследственности, казалось, были подтверждены. В распоряжении расовых гигиенистов оказались новые, экспериментально проверенные аргументы. Правда, при этом игнорировалось, что при скрещивании особей с альтернативными признаками их генетические детерминанты не смешиваются между собой и не теряются, а в скрытом, рецессивном виде передаются следующим поколениям, что гибридные формы, как правило, отличаются гетерозисом, повышенной жизнеспособностью. Не учитывалось и полигенное наследование многих признаков человека, особенно его интеллектуальных и психических свойств и т. д. Эти факты, свидетельствовавшие против дегенерации нации в результате широкой панмиксии, замалчивались в трудах расовых гигиенистов, делавших основной упор на постоянство генов, независимость детерминируемых ими признаков от внешних условий.

В год переоткрытия законов Г. Менделя (1900) по инициативе Ф. А. Круппа, установившего приз в 30 тысяч рейхсмарок для победителей, Э. Геккель предложил тему об использовании дарвинизма для внутривнутриполитического развития государства. Вместе с ним в подведении итогов участвовали зоолог Г. Э. Циглер, палеонтолог Э. Фраас и др. Интерес Круппа к конкурсу был связан с его увлечением гидробиологией и многолетними контактами с дарвинистом А. Дорном. Геккель же желал продемонстрировать могущественным магнатам, что социал-дарвинизм не несет никакой угрозы капитализму, а, напротив, может дать рекомендации для его сохранения. К этому времени он окончательно убедился в неизлечимости своей душевнобольной дочери и всё более ожесточался против принципа «не убий» (Hertler, Weingart, 2001, S. 436). Для него «сохранение жизни у прокаженных, больных раком и сумасшедших представляется делом не только безнадежным, но источником огромных страданий и мук не только самого больного, но и его близких. В итоге нет пользы ни больным, ни их родственникам, а к тому же это огромные потери для государства» (Haesckel, 1904, S. 99). Из соображений «гуманизма» он предлагал убивать душевнобольных безболезненно при помощи морфия или цианистого калия. Правда, о способах уничтожения слабых и больных детей ничего не было сказано. Давая биологическое, этическое и экономическое обоснование целесообразности подобных мер, Геккель полагал, что решение в конкретном случае должны выносить эксперты, назначенные государством. Подобную процедуру он называл «спартанской селекцией» и уверял, что благодаря ей улучшится здоровье немецкой нации (Ibid, S. 100). Так, свою ревизию дарвинизма Геккель завершил программой эвтаназии.

Из 60 работ, поступивших на конкурс, приз за признанное лучшим сочинение «Наследственность и отбор в жизни людей» получил В. Шальмайер (Schallmayer, 1903). Его труд вместе с другими семью особо отмеченными работами был опубликован в серии «Природа и государство» в авторитетнейшем издательстве научной литературы Густава Фишера. Серия стала подлинной энциклопедией социал-дарвинизма, подобной которой не было ни в какой другой стране. Суть идей Шальмайера заключалась в том, что благодаря теории эволюции мы узнали о том, как наследственные свойства неизбежно меняются в человеческом обществе под влиянием различий в размножении людей. К сожалению, именно высшие слои чаще всего прибегают к искусственному ограничению деторождения, что неизбежно ведет к ослаблению нации. Ситуация ухудшается в связи с тем, что в необеспеченных слоях число детей обычно очень велико. Государство должно вмешаться в эти процессы, поощряя рождаемость в обеспеченных слоях и ограничивая репродуктивный потенциал неимущих. Опасность дегенерации нависла и над белой расой, которая занимает ведущие позиции в современном мире. В связи с этим политика в области демографии приобретает особое значение, так как развитие медицины позволяет выживать и размножаться людям, которые раньше беспощадно элиминировались отбором. К тому же в современной войне с ее техническими средствами исчез отбор наилучших на поле боя.

Вторая часть его труда была названа «Цель и методы расовой службы». В ней он предлагал создать специальный государственный орган, который должен был участвовать в воспитании будущих родителей в духе ответственности за свое потомство перед государством и последующими поколениями. Он предлагал конкретные государственные меры в области демографической политики: ранние браки, денежные пособия на детей, генетические консультации женщин, строительство дешевого жилья для многодетных семей. Конкурсное сочинение В. Шальмайера пользовалось огромной популярностью и издавалось еще несколько раз в переработанной форме в 1910, 1918 и 1920 гг. под названием «Наследственность и отбор. Очерк социальной биологии и учения о расовой службе». Шальмайер не был расистом и ничего не говорил о превосходстве нордической расы над другими, а только о более или менее «совершенных» людях во всех нациях. Пропаганда нордической идеи оценивалась им как «реакционный аристократизм».

В. Шальмайер, озабоченный проблемами дегенерации населения Германии, прежде всего, стремился предложить технократическую программу рационализации селекции, которая и так идет в обществе (Weiss, 1983). Улучшение человечества он понимал, прежде всего, как улучшение отдельных наций. Для этого надо изучать наследственность каждого человека, составлять генетические карты. Брак и деторождение не должны осуществляться только в соответствии с желаниями родителей, но и с учетом интересов будущих поколений. Поэтому подлинный гуманизм Шальмайер видел не столько в том, чтобы помочь бедным, несчастным и нуждающимся, сколько в том, чтобы сделать всё возможное для предотвращения их появления и размножения, чтобы не отягощать следующие поколения слабыми и больными. Расовая гигиена для него была частью медицинских мероприятий. Он умер в 1919 г., вскоре после краха Германской империи. Его труд оставался главным евгеническим сочинением в немецком языковом пространстве до 1921 г., когда вышла книга Э. Баура, О. Фишера и Ф. фон Ленца «Очерки по учению о наследственности

человека и расовой гигиене» в двух томах (Baug et al., 1921), на которой мы остановимся ниже.

В 1904 г. А. Плётц вместе с психиатром Э. Рюдиным, впоследствии одним из главных теоретиков эвтаназии в Третьем рейхе, основал журнал «Архив расовой и социальной биологии» (Archive für Rassen und Gesellschaftsbiologie, ARGB (далее — АРГБ)), с целью «исследовать принципы оптимальных условий для поддержания и развития расы» (Vorwort, 1904, S. 1). Они ставили задачу способствовать исследованиям рас и общества в их взаимодействии, биологических параметров рас, мер их сохранения. Расовая биология должна была показать наследственную обусловленность различий в физиологических и интеллектуальных признаках, изучать генетику близнецов, наследственную семейную патологию. Предполагали изучать также проблемы наследственности, изменчивости, отбора, ламаркизма, вейсманизма и др. Учение об обществе инициаторы журнала предлагали строить на базе биологии. Особенно важным они считали применение биологического знания в области политики, вооружения, свободной торговли и в конкуренции наций, рас и обществ. Помимо Плётца и Рюдина в редколлегии участвовали антрополог О. Фишер, дарвинист Л. Плате. Первый том они посвятили Э. Геккелю и А. Ф. Л. Вейсману. За 40 лет своего существования АРГБ не изменил своей программе. В разные годы его редакторами были люди, имевшие репутацию серьезных ученых: психиатр Э. Рюдин, гигиенист Ф. фон Ленц, антропологи О. Фишер, Т. Моллисон, гигиенист Э. Роденвальд, дерматолог Г. В. фон Сименс. Они дистанцировались от разного рода одиозных утопий Х. фон Эренфельса или В. Хенчеля, и особенно от откровенных расистов и антисемитов вроде фанатика Адольфа Йозефа Ланца — австрийского журналиста, называвшего себя Г. Л. фон Либенфельсом и претендующего на роль отца национал-социализма. Антисемитские высказывания и рассуждения о нордической расе стали публиковать в АРГБ только с 1936 г., когда на смену ученым в редколлегию пришли политики и идеологи.

Годом позже А. Плётц и Э. Рюдин основали в Берлине Общество расовой гигиены (Gesellschaft für Rassenhygiene), члены которого наряду с научными исследованиями и их пропагандой должны были заниматься практическим использованием своих исследований и вести соответствующий образ жизни, т. е. воздерживаться от брака, нежелательного с расовой точки зрения. Так расовая гигиена была признана важной, уважаемой частью биомедицинских наук. Среди членов общества и авторов АРГБ были В. Шальмайер, социальные и расовые гигиенисты А. Гротьян, М. фон Грубер, Г. В. фон Сименс, расовый социолог Л. Гумплович, евгенистка А. Блум, психиатры и нейрофизиологи Л. Вилле, Э. Крэпелин и др.

В становлении расовой гигиены особая роль принадлежит Э. Бауру, который относился к числу немногих биологов, сумевших сразу же оценить значение переткрытия К. Э. Корренсом законов Менделя и способствовавших внедрению генетики в практику фундаментальных и прикладных исследований (Hagemann, 1975; Gilsenbach, 1989; Kröner et al., 1994). Врач по образованию, Баур под впечатлением лекций А. Ф. Л. Вейсмана по эволюционной теории посвятил себя ботанике. В 1908 г. он основал первый в мире генетический журнал «Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre», а через 4 года — первый в Германии генетический институт. С 1907 г. Баур участвовал в работе Восточного отделения Немецкого общества по расовой гигиене, основанного Э. Рюдиным в Берлине, а в 1917–1919 гг.

был его председателем. Опираясь на свое медицинское образование, он одним из первых попытался использовать современную генетику для лечения определенных болезней и активно участвовал в разработке и популяризации расово-гигиенических проблем и подходов к их решению. Примером этого служит его академическая речь в 1920 г. о гибели культурных народов в свете биологии.

На общебиологические воззрения О. Фишера (Lösch, 1997), как и остальных представителей молодого поколения расовых гигиенистов, большое влияние оказали лекции А. Ф. Л. Вейсмана. Он заинтересовался антропологией, познакомился с основателем антропометрии Р. Мартином и проводил антропометрическое обследование немецких колонистов в Юго-Западной Африке. Результаты исследования были изложены в книге о последствиях межрасовых скрещиваний у человека, опубликованной в 1913 г. и принесшей Фишеру мировую известность как классический труд для сторонников идеи о расовом превосходстве белого человека (Fischer, 1913). В ней, базируясь на результатах обследования местных популяций, Фишер рекомендовал колониальным властям быть добрыми и справедливыми с аборигенами, но твердыми и не баловать их. В ходе обследования в полузамкнутой популяции потомков голландцев-гугенотов с аборигенами он убедился в значении генетических законов Менделя для антропометрического изучения детей от межрасовых браков.

В 1909 г. О. Фишер прочитал во Фрайберге лекцию «Социальная антропология», которая, по словам его биографа Н. Лёша, была первой лекцией по расовой гигиене, прочитанной в немецких университетах. Лекция заинтересовала А. Плётца, и после его визита Фишер организовал Фрайбергскую группу Восточного отделения Немецкого общества по расовой гигиене и привлек Ф. фон Ленца к работе в ней в качестве секретаря. В дальнейшем от физической антропологии Фишер перешел к изучению интеллектуальных способностей, всё больше превращаясь в расового гигиениста. Он ввел понятие о надындивидуальной единице — расе или народе, базируясь на типологической трактовке расы. Народ или расу Фишер рассматривал как реальную систему, требующую защиты целостности при помощи особых практических мероприятий, которые можно проводить лишь при поддержке правительства.

Одним из соавторов О. Фишера в те годы был Т. Моллисон, который также учился у А. Ф. Л. Вейсмана, а с 1905 г. специализировался в области антропологии (Kater, 1989, S. 230–231). Во время поездки в африканские колонии Германской империи в 1904 г. он усвоил ультранационалистические и расистские воззрения, участвуя в геноциде против местного населения. Позднее, получив кафедру антропологии в Мюнхенском университете, Моллисон исследовал народы Полинезии. Сравнивая антропометрические измерения аборигенов из немецких колоний с ископаемыми останками человека, он пришел к выводу, что современные австралийцы принадлежат к более низко развитой расе, чем неандертальцы, а африканцы — к более высокой.

Таким образом, в период кризиса эволюционной теории в Имперской Германии сложилось четко обозначенное сообщество расовых гигиенистов — сторонников идеи эволюции человека в наши дни. Среди них сформировалась группа молодых, амбициозных и очень активных ученых, принадлежащих к разным дисциплинам (антропология, медицина, психиатрия, гигиена, генетика), что придавало новой отрасли знания междисциплинарный характер. Основой их взаимного понимания

служил не только возраст и, соответственно, общий менталитет, отражавший дух эпохи, в которой они выросли, но и базовое медицинское образование, облегчавшее общение, обсуждение общих проблем и даже соавторство. Почти все они за исключением Ф. фон Ленца были выходцами из слоев мелкой и средней буржуазии, обладали практическим складом ума, принадлежали к числу экспертов, а не «мандаринов» и были нацелены на решение конкретных задач. Им не была чужда политическая жизнь. Проблемы общества они готовы были решать с позиций модернизма и технократии.

В отличие от представителей старшего поколения расовых гигиенистов их общебиологические взгляды формировались под влиянием уже не Э. Геккеля, а А. Ф. Л. Вейсмана. В своих расово-гигиенистских и социал-дарвинистских построениях они исходили из данных современной генетики, а не из ламаркистского принципа наследования приобретаемых признаков. В результате они не признавали роли социальной среды в формировании психических и интеллектуальных свойств, а также в заболеваемости, алкоголизме, проституции. В пропаганде создания здорового общества расовые гигиенисты всё чаще находили точки соприкосновения со сторонниками проведения опытов на человеке с целью получения более надежных данных о причинах болезней и способах их лечения. Эти проблемы активно обсуждали в Германской империи на грани двух веков, находя всё большую поддержку со стороны медицинского сообщества, которое ратовало за отмену клятвы Гиппократова и снятие ограничений при выборе способов лечения (Winau, 1998; Baader, 2004). Немаловажное значение для поведения расовых гигиенистов и их подхода к решению социальных проблем имел опыт службы в армии с ее жесткой дисциплиной и культом достижения всех целей без излишнего гуманизма. Э. Бауру, Э. Рюдину, О. Фишеру и Ф. фон Ленцу предстояло стать символом союза академической науки с национал-социализмом.

В результате правильно построенной стратегии первым сторонникам расовой гигиены удалось не только сделать важные шаги по ее институционализации (создать общества, журналы) как новой отрасли биомедицинских наук, но и заинтересовать своими идеями представителей разных отраслей естественнонаучного и гуманитарного знания. Их внедрение в академическую среду шло достаточно легко, так как в основании их карьеры лежали труды по общепризнанным отраслям знания (эволюционная теория, антропология, медицина, психиатрия). Парадигма расовой гигиены обрела институциональные формы в социологии, криминальной биологии, генеалогии и медицине. В целом немецкие расовые гигиенисты пытались убедить правящую элиту и общество, что нельзя так беспечно относиться к генетическому благополучию нации и своих семей, заботясь только о чистоте пород у лошадей. В эпоху колониализма они, как и ученые других европейских стран, верили в превосходство белых, но отнюдь не были антисемитами. Некоторые, как, например, А. Блум и Л. Гумплович, были евреями по происхождению, а В. Вайнберг — соавтор основополагающего закона генетики популяции, известного как закон Харди–Вайнберга, — был полуевреем.

А. Плётц тогда ратовал за браки между евреями и немцами как представителями наиболее древних рас, обладающих высокой культурой и прошедших длительный отбор. На этом этапе протагонисты расовой гигиены продолжали подчеркивать, что цель расовой гигиены состоит «в искоренении болезней, от которых страдает

всё человечество и все расы в равной мере», и что их нисколько не волнует «де-нордизация» немецкого народа. В то же время в сочинениях Плётца немало чисто расистских высказываний о превосходстве белых над темнокожими (последние в свою очередь сравнивались с гориллами), об интеллектуальной отсталости негров, в результате чего у них неграмотность в десять раз выше, чем у остальной части населения, и т. д. В 1907 г. Плётц вместе с Ф. Волли и Ф. фон Ленцем организовал секретный кружок нордийцев (*Ring der Norda*), в задачу которого входило воспитание немецкого расового характера.

Переоткрытие законов Г. Менделя имело особое значение для расовых гигиенистов. Из них следовало, что расовая гигиена не может ограничиться только медицинским уходом, терапией, социальным обеспечением и т. д., что необходимо найти замену ослабленному естественному отбору. У современного человека им мог стать только искусственный отбор, аналогичный отбору при выведении и сохранении пород домашних животных. Расовая гигиена была готова сделать следующий шаг от теории к медицинской практике.

Этому способствовало формирование медицинской генетики, у истоков которой стоял врач-акушер В. Вайнберг. В 1904 г. он опубликовал в «Политико-антропологическом обзоре» статью, в которой впервые в немецком языковом пространстве использовал понятие «элитный мозг». Вскоре этот термин широко вошел в литературу по расовой гигиене. Узнав о законах Менделя, он заинтересовался наследованием патологических и нормальных признаков у человека и вскоре занялся семейным анализом и статистикой наследования (Früh, 1996). Благодаря изучению склонности к рождению близнецов и частоты появления двойников, наследуемых одним геном, он независимо от английского математика Г. Харди пришел к формулировке закона распределения частот в панмиксической популяции. Однако до приезда в Германию Н. В. Тимофеева-Ресовского популяционная генетика не получила развития в Германии, и здесь доминировали идеи быстрого распространения вредного доминантного гена в популяции человека.

Среди участников конкурса 1900 г., где победителем был признан В. Шальмайер, третье место занял другой бывший марксист Л. Вольтман, книга которого, подготовленная к конкурсу, была опубликована в 1903 г. и имела огромный успех. Вскоре она была переведена на многие языки, в том числе и на русский в 1905 г., и переиздана сто лет спустя (Вольтман, 2005). Будучи учеником Э. Геккеля в области зоологии и эволюционной теории, Вольтман сам претендовал на роль создателя политической антропологии. Суть ее заключалась в том, что биологическая история человеческих рас есть естественная и основная история государств, а творцами и носителями политической и духовной истории являются конкретные индивиды, их семьи, роды, племена и расы. Для Вольтмана человеческая раса всецело подчиняется биологическим законам, включая борьбу за существование и естественный отбор как главные факторы эволюции. Как и другие виды животных, расы проходят периоды становления, подъема и упадка. Для доказательства этих идей он использовал представление В. Иоганнсена о «чистых линиях» у растений и уверял, что любой биологический вид сопротивляется смешению кровей «*Blutmischung*» и стремится очиститься от инородных примесей «*Entmischungen*», чтобы избежать угрозы вырождения. Гибридизация рас, по его мнению, неизбежно ведет к появлению убожков, а в конечном счете — к деградации нации. Вольтман предложил

ввести систему жесткого расового отбора, «Rassenzucht», ради сохранения и усиления расовой энергии и защиты от «антропологического пролетариата», куда включал преступников, бродяг, нищих, калек, уродов, наследственно больных и т. д.

В отличие от В. Шальмайера и А. Плётца, Л. Вольтман был жестким сторонником кастового государства. Для него мероприятия расовой гигиены должны были проводиться не для оздоровления расы, а для закрепления господства самой энергичной, воинственной и культурной из рас. Таковой он считал нордическую расу, отличавшуюся определенным набором биологических свойств. Ее представителей он находил во главе всех народов, переживших период творческого созидания, будь то индусы, персы, шумеры, египтяне, китайцы, инки. Для него все наиболее значимые политические, научные и культурные достижения в истории человечества были достигнуты благодаря североевропейской, нордической расе арийцев, которые уже в глубокой древности якобы проникали в Месопотамию, Индию, Китай и даже Южную Америку. Черты арийцев он усмотрел в сохранившихся изображениях Александра Македонского, Гая Юлия Цезаря, Карла Великого, Микеланджело, М. Лютера, И.-В. фон Гёте, персидских царей из династии Ахеменидов, брахманов и т. д. Великий полководец Наполеон, философ И. Кант и композитор Р. Вагнер с их ростом ниже среднего его не смущали, так как были долихоцефалами с голубыми глазами. Носители же противоположных черт были для Вольтмана «недочеловеками» (Untermenschen).

Возражая против марксистского интернационала как «брака народов», ведущего к хаосу и деградации рас, Л. Вольтман уверял, что политические пристрастия также определяются голосом крови, а партии формируются по принципу антропологической комплементарности, так как на выборах голосует не гражданин, а архетип его расы. По его мнению, только позитивная селекция при заключении внутрирасовых браков и безжалостный негативный отбор всех больных и слабых может спасти расу от хаоса крови и вырождения в результате безбрежной панмиксии А. Ф. Л. Вейсмана. Для пропаганды своих идей Вольтман основал в 1903 г. периодическое издание «Политико-антропологическое обозрение», в котором заявил о необходимости сохранить нордическую расу. Он надеялся ее усовершенствовать при помощи столь несовместимых эволюционных концепций, как теория Вейсмана о непрерывности зародышевой плазмы, гипотеза Ламарка о наследовании приобретенных признаков и мутационная теория де Фриза.

В целом первое поколение расовых гигиенистов ратовало за использование данных генетики и законов биологической эволюции ради ускоренной модернизации Германии, концентрируясь преимущественно на крайне правом фланге политического спектра. Но и немецкие социалисты использовали дарвинизм в качестве антипода религии, как модель социальной эволюции и как доказательство неизбежности социального прогресса, реализуемого в классовой борьбе, выполняющей в обществе функцию борьбы за существование. Это заставляло консервативные силы яростно бороться против социализма. Они поддержали закон Бисмарка о запрете политической деятельности социал-демократов, открывая тем самым путь к легальному использованию дарвинизма только правым сторонникам модернизации. Не случайно журнал «Архив расовой и социальной биологии» спонсировал Ф. А. Крупп. У расовых гигиенистов редуccionистская стратегия сведения всего социального к биологическому, расовому была выражена сильнее, чем у социал-дарвинистов. Учение

об отборе в обществе здесь было тесно связано с расовыми концепциями, а расовый подход постепенно становился главным в решении всех общественных проблем. Антропологию, генетику и эволюционную теорию пропагандировали, прежде всего, как прикладные науки для решения социально-политических проблем. Ратуя за введение искусственных форм селекции, расовые гигиенисты по существу поддерживали марксистов, доказывавших неприменимость дарвиновских, стихийных факторов эволюции для развития общества. Они, как и марксисты, выступали против неомальтузианства.

Это пугало многих биологов-либералов, которые в притязаниях расовых гигиенистов усматривали угрозу правам человека и христианским ценностям. Так, О. фон Гертвиг в 1918 г. напоминал об опасности непрофессионального использования принципа отбора во всех сферах общества (Hertwig, 1918, S. 85–90). Он писал, что в силу специфики человеческих популяций, медленной смены поколений, отсутствия изолирующих механизмов между расами, свободы выбора партнера и т. д. искусственный отбор не мог стать двигателем прогресса. Отбор в человеческом обществе, согласно классикам морфологии, цитологии и эмбриологии, неизбежно вел к насилию над личностью, к вмешательству государства в самые интимные сферы человеческого бытия, что угрожало в конечном счете не только духовной, но и физической деградацией человека.

Не менее важны были и политические причины, препятствующие реализации расово-гигиенических мероприятий, инициаторы которых фактически предполагали сократить рождаемость в пролетарских слоях общества, поставщиках основной рабочей силы для интенсивно развивавшейся экономики. Повышение рождаемости и рост населения были для Германии более актуальными задачами, чем расовая чистота нации и ее наследственность. С началом войны необходимость решения этой проблемы стала еще более важной из-за огромных потерь на фронте и хронической нехватки рабочих рук в промышленности. Приспосабливаясь к новой ситуации, расовые гигиенисты должны были менять свои программные заявления, делая упор на улучшение биологических показателей нации без существенного сокращения ее численности. Их предложения по расово-гигиеническим мероприятиям становились конкретнее и радикальнее. Этому способствовал глобальный социально-экономический и политический кризис, который обрушился на Германию в связи с окончанием Первой мировой войны. Кризис прямо сказался на институционализации эволюционно-биологических исследований и обусловил отставание Германии в ряде областей, оказавшихся важнейшими для будущего синтеза.

10.4. Генетика, неоламаркизм и «старый дарвинизм»

На протяжении первой трети XX в. подавляющее большинство немецких биологов и палеонтологов продолжали придерживаться недарвиновских концепций эволюции (Bowler, 1983; Reif, 1983; 1986; 1999). Переоткрытие законов Менделя опровергло концепцию наследования приобретенных признаков, установив дискретный характер наследственной изменчивости, устранило возражение гипотезе естественного отбора о «заблачивающем» эффекте скрещивания. Казалось, дарвинизм получил в менделизме мощного союзника, однако их взаимоотношения начались с острого столкновения, о причинах которого уже шла речь ранее.

Антидарвинистские истолкования генетики породили ряд эволюционных концепций в немецкоязычном пространстве, в том числе мутационную концепцию Г. де Фриза (De Vries, 1906; 1913). Он постулировал скачкообразное видообразование, происходящее под влиянием автогенетических факторов, а естественному отбору отводил чисто элиминирующую функцию устранения неудачных видов, в результате чего исходный вид порождает целую группу новых форм. Он даже попытался вывести количественную формулу продолжительности мутационных и стабильных периодов, которая, правда, носила спекулятивный характер. Многие биологи, разочаровавшиеся в описательной биологии и сомневавшиеся в состоятельности ссылок на неполноту палеонтологической летописи, а следовательно, и в градуализме, увидели в трудах де Фриза подтверждение сальтационизма. Негативному отношению к дарвинизму в Германии способствовали и результаты опытов В. Иоганнсена, также опубликованные на немецком языке в 1903 г. В результате широко распространились представления о естественном отборе как об исключительно элиминирующем факторе, а скачкообразную изменчивость стали рассматривать как непосредственную движущую силу эволюции. Широкую популярность приобрела концепция гибридогенеза, сторонники которой, англичанин У. Бэтсон (Bateson, 1914) и голландец Я. Лотси (Lotsy, 1916), отрицали эволюционное значение мутаций и считали, что в основе эволюции лежит рекомбинация неизменных генов. Эти представления имели своих сторонников среди немецких ученых.

Нападки на дарвинизм с позиций мутационной теории вызвали резкие возражения со стороны А. Ф. Л. Вейсмана, который продолжал доказывать, что у животных все признаки носят приспособительный характер и их возникновение можно объяснить только индивидуальной изменчивостью, контролируемой отбором. В предисловии к третьему изданию «Лекций по эволюционной теории» Вейсман уверял, что селекционное учение Дарвина никогда не будет заброшено, хотя оно должно быть дополнено гипотезой о зародышевом отборе (цит. по: Вейсман, 1918, с. XI). Из сказанного видно, что сторонники естественного отбора, так же как и их оппоненты из ранних генетиков, не осознавали еще перспективности объединения своих позиций.

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

Объектом исследований у немецких генетиков чаще всего были растения, менее интегрированные, чем животные, с широко распространенным бесполом размножением, что позволяло им служить в качестве моделей скачкообразного видообразования. Вот почему генетику в Германии использовали главным образом для создания разного рода сальтационистских построений палеонтологи и ботаники (см. подробнее: Колчинский, 2002, с. 251–317). Предпринятая в 1929 г. на конференции

в Тюбингене попытка достичь взаимопонимания между генетиками, натуралистами и палеонтологами закончилась неудачей. Их представители продолжали говорить на разных языках.

Большинство систематиков были далеки от этих дискуссий, так как считали, что мутациями нельзя объяснить ни формирование адаптаций, ни процессы видообразования. Для них резко мутантные формы *Drosophila melanogaster* по-прежнему оставались видом *D. melanogaster*, в то время как неотличимая от нее внешне *D. simulans* была другим видом. По воспоминаниям Э. Майра, в те годы в Берлинском университете почти никто всерьез не интересовался проблемами эволюции, включая директора Института зоологии К. Циммера (Maug, 1980с, р. 414), а также зоолога К. Гейдера, морфолога Э. Маркуса и физиолога К. Гертера. В столице Германии было два биологических центра. Один был расположен на севере города на ул. Инвалидов. Там размещалась большая часть медицинских институтов, Сельскохозяйственный университет, Музей естественной истории и Зоологический институт. В южном пригороде столицы, Далеме, находились Ботанический институт и Биологический институт Общества кайзера Вильгельма. Здесь Майр слушал лекции по низшим грибам, во время которых лектор ни разу не упомянул слово «эволюция». В то время два главных эволюциониста Далема Р. Б. Гольдшмидт и К. Штерн были в длительных заграничных командировках. Вообще оба центра существовали как независимые миры. Вплоть до отъезда в США в 1931 Майр ничего не знал ни об открытии Г. Дж. Мёллером индуцированного мутагенеза, ни о других новейших достижениях генетики. Ему не было известно и об экспериментальных и полевых исследованиях Н. В. и Е. А. Тимофеевых-Ресовских.

Не было и единой позиции среди самих немецких генетиков. Один из лидеров немецкой экспериментальной биологии в Германии в 1920–1940-х гг., М. Гартман, профессор зоологии и эволюционной теории в Берлинском университете и руководитель отдела протистологии в Институте биологии КВГ, казалось, занимал довольно ясную позицию в дискуссиях ламаркистов и генетиков и даже из-за этого был причислен Л. Плате к числу «чистых селекционистов» (Plate, 1933, S. 1126). На самом же деле он был скорее скептиком в вопросах познания причин эволюции, подчеркивая в своей не раз переиздававшейся книге «Общая биология», что генетике еще предстоит экспериментально решить вопрос о том, кто ближе к истине — дарвинизм или ламаркизм. Как и многие другие немецкие генетики, он считал теоретически возможным, что внешняя среда, воздействуя на протоплазму, способна вызывать длительные модификации, которые, сказываясь на состоянии клеточного ядра, целенаправленно изменяют гены в соответствии с новыми условиями среды (Hartmann, 1933, S. 655).

Сходной позиции придерживался другой лидер немецких генетиков Ф. фон Веттштейн, ученик и сотрудник К. Э. Корренса, возглавивший в 1934 г. Институт биологии КВГ. Он также исходил из наличия двух типов наследственности, локализованных в цитоплазме и ядре, полагая, что благодаря взаимодействию между ними и длительным модификациям возможно влияние внешней среды на гены. В дискуссиях 1920–1930-х гг. его однозначно оценивали как сторонника нового эволюционного синтеза, а его ученик Ф. Шванитц был одним из главных авторов коллективной монографии «Эволюция организмов». В большинстве работ Веттштейн однозначно высказывался в пользу дарвиновского механизма эволюции, идущей

на основе отбора мелких мутаций (Wettstein, 1928a; b). Вместе с тем развиваемая им теория плазмона, т. е. цитоплазматической наследственности, допускала ламаркистскую интерпретацию изменения генов (Wettstein, 1935). Веттштейн также допускал возможность скачкообразного видообразования растений путем мутаций, затрагивавших крупные таксономические признаки, а также полиплоидии гибридов (Wettstein, 1932). Эту идею он позже активно развивал со своими учениками Ф. Шванитцем и Г. Штуббе.

Вместе с тем часть немецких генетиков уже тогда считали объединение генетики с дарвинизмом перспективным. Представления о естественном отборе, действующем на основе мелких мутаций, как о главной причине эволюции в эти годы защищал генетик растений Э. Баур (Baur, 1925; 1932 и др.). Книга Э. Баура «Введение в экспериментальную науку о наследственности» стала одним из главных источников подготовки СТЭ в Германии (Baur, 1919). В ней он доказывал, что в природных популяциях имеется достаточный полиморфизм, чтобы обеспечивать эволюцию путем естественного отбора, действовавшего на базе мелких, случайных мутаций и их рекомбинаций. В опытах на парамециях В. Йоллос обнаружил новую форму изменчивости, получившую название длительной модификации (Jollos, 1913; 1921). Было показано, что возникшие в результате индивидуальной приспособляемости адаптивные модификации при прекращении действия вызвавшего их фактора продолжают сохраняться в течение нескольких десятков поколений и лишь постепенно затухают.

Эта работа открывала путь к эпигеномной наследственности и свидетельствовала о том, что в естественных популяциях присутствует некоторый «груз» длительных модификаций. Многие тогда расценили феномен длительных модификаций у простейших как возможность экспериментально доказать наследственное закрепление фенотипических адаптаций. Однако подобные попытки, предпринятые позднее, оказались безуспешными (Plought, Ives, 1935). Одни тогда считали, что и ламаркизм, и дарвинизм в равной мере имеют право на существование как научные гипотезы, но отвергали эволюционное значение градуальной изменчивости со ссылками на опыты В. Иоганнсена о бессилии отбора в чистых линиях. Другие пытались комбинировать естественный отбор с автогенными факторами как одновременно обеспечивающими и прогрессивную эволюцию, и адаптацию.

По-прежнему в Германии было немало сторонников ламаркистских факторов эволюции. В книге «Дарвинизм и ламаркизм» А. Паули (Pauly, 1905) отрицал значение отбора в эволюции. По его мнению, ощущаемая организмом потребность является главной причиной соответствующего этой потребности изменения. Поэтому, согласно Паули, нужно говорить не о целесообразных действиях, а о соответствующих потребностям поступках живых существ, которые и изменяют их организацию. При удовлетворении своих потребностей организм находит новый образ действий, передает это новшество своим потомкам, у которых оно усиливается и совершенствуется, и так продолжается до тех пор, пока не выработается новое приспособление. В силу этого принцип, который обуславливает целесообразность организмов, лежит в них самих так же, как в основе целесообразной деятельности человека лежит его душа. Поэтому причиной органической целесообразности являются психические свойства плазмы.

Почти одновременно с А. Паули с психоламаркистскими идеями выступил другой немецкий зоолог Р. Земон в книгах «Память как принципы сохранения смены

событий» (Semon, 1904) и «Проблема наследования “приобретенных признаков”» (Semon, 1912). Он также использовал психоламаркизм для объяснения наследования приобретенных свойств. Под именем «мнемы» Земон понимает сумму всего унаследованного организмами от предков, а также накопленного личным путем, что целиком переходит затем, по его мнению, потомкам. Время от времени эта «мнема» обогащается новыми отпечатками, или «энграммами», представляющими собой известные материальные изменения под влиянием внешних раздражителей, которые также оказываются наследственными. Во всех этих процессах Земон усматривал тождество с процессами памяти, к которой он и сводит наследственность вообще и наследование приобретенных признаков в частности. Представления Паули и Земона были подвергнуты резкой критике, в том числе и за неясное и путаное изложение основных положений (Haescker, 1914).

Большой популярностью по-прежнему пользовался механоламаркизм, продолжались попытки экспериментально доказать наследование приобретенных признаков, воздействуя различными агентами на онтогенез (Woltereck, 1932). Известный немецкий зоолог Р. Вольтерек первоначально считал, что вопросы эволюции можно решать путем синтеза морфологических, эмбриологических и систематических исследований. Однако вскоре он разочаровался в морфологическом методе и решил экспериментально исследовать проблемы расо- и видообразования, вместе с сотрудниками обратившись в 1906 г. к изучению изменчивости низших ракообразных и коловраток. Наибольшее внимание Вольтерек уделил дафнидам, так как считал, что энергичный формообразовательный процесс, продолжающийся у них в настоящее время, и обилие подвидов делают этих беспозвоночных ценным объектом для теории эволюции (Woltereck, 1919). В итоге был получен большой материал по локальной и сезонной изменчивости организмов. Вольтерек настаивал на комплексном изучении изменчивости, полагая, что кроме сравнительно-морфологического анализа признаков нужно выяснить, как он развивается, и тем самым приблизиться к пониманию того, от чего зависит его изменение. Так, например, он уделял много места данным об изменении формы у ветвистоусых ракообразных (кладоцер) Cladocera в зависимости от величины давления крови, пропагандируя в какой-то степени феногенетический метод изучения изменчивости. Его интересовали причины, вызывавшие наследственную изменчивость, физиологическое значение изучаемых признаков, приспособления исследуемых организмов к условиям места обитания. При проведении своих исследований Вольтерек практиковал переносы дафний из одной местности в другую, — где они разводились в искусственных водоемах, воспитывал их при разных условиях в аквариумах и т. д.

Работы Р. Вольтерека и его сотрудников, с одной стороны, давали доказательств наследственной закреплённости локальных особенностей, а с другой — представляли собой попытки выяснить, насколько изменчивы эти признаки и какие факторы влияют на их изменение. Они содержали, кроме того, ценный материал о функциях различных органов кладоцер (главным образом органов передвижения). В этот период своей деятельности Вольтерек признавал важную роль естественного отбора в расообразовании и неоднократно указывал, что даже самые мелкие отклонения имеют большое значение для жизнеспособности дафний. Исследования Вольтерека имели известное значение и для познания процессов изменчивости, хотя

и лежали вне развития генетики. Игнорирование проблемы материальных основ наследственности и изменчивости, в конечном счете, привело его к ламаркистским суждениям. В 1934 г. он уже утверждал, что для эволюции основное значение имеют «коллективные наследственные изменения», которые всегда носят приспособительный характер и обуславливают одинаковое превращение целой группы организмов (Woltereck, 1934). Вольтерек уверял, что подобные изменения возникали в поставленных им экспериментах с дафнидами и даже сохранялись в течение десятков поколений. Мутации же он считал столь редкими, что они были неспособны обуславливать адаптивные преобразования органов, а тем более их новообразования. Субстратом «коллективных изменений», по Вольтереку, были не гены, а некая жизненная субстанция. В итоге он пришел к выводу об изначальной целесообразности реагирования организмов на воздействия среды.

В эти годы появились десятки других экспериментальных работ, в которых утверждалась возможность эволюции прямого приспособления. Особую известность получили труды сотрудников Института экспериментальной биологии, возглавляемого ламаркистом Г. Пржибрамом. В институте, называемом обычно Вивариум (Vivarium), работали: физик К. Пржимбрам, зоолог П. Каммерер, эндокринолог Е. Стайнах, физиологи К. Фриш и П. Вайс. Всех их объединял физикалистский подход к изучению животных, представлявший собой что-то промежуточное между жестким и статистическим детерминизмом (Соеп, 2006). Без преувеличения можно сказать, что в 1920-х гг. биологи всего мира внимательно следили за работой этого яркого коллектива, особенно его лидера Г. Пржибрама (Przibram, 1907; 1929) и его ученика П. Каммерера (Kammerer, 1913a; 1920; 1925), которые старались экспериментально показать, как изменения в обмене обуславливают наследование приобретенных признаков. Если работы Пржибрама были выполнены на грызунах, то многолетние экспериментальные работы Каммерера над жабами-повитухами, саламандрами, ящерицами, протейями, лягушками, асцидиями и др. с целью доказать передачу по наследству приобретенных признаков претендовали на выявление фундаментальных закономерностей. Свыше 20 лет (1904–1926) Каммерер ампутировал и регенерировал сифонные трубки у асцидий, изменял места откладки яиц у жаб-повитух и древесных лягушек, изменял сроки рождения и фазы развития альпийских и пятнистых саламандр, изменял окраски у моллюсков, земноводных, рептилий и т.п. Он критиковал представления А. Ф. Л. Вейсмана об автономности зародышевой плазмы от сомы, беспепелляционно заявляя, что нет и не может быть специального вещества наследственности и что «учение о зародышевой плазме столь же невероятно, как и мистическое учение о душе» (Каммерер, 1927, с. 152). Отрицая принципиальные различия между фенотипическими и генотипическими изменениями, Каммерер был убежден, что «модификация есть незрелая мутация, а мутация — только особенно быстрая и интенсивная модификация» (Каммерер, 1925, с. 376), т.е. что ненаследственное легко переходит в наследственное путем вторных, более глубоких или онтогенетически более ранних воздействий.

В этом вопросе его позиция повторяла высказывания других механоламаркистов. Но были и существенные отличия, так как он не считал, что возникшие изменения носят обязательно приспособительный характер, и утверждал: «Внешняя среда вызывает появление целесообразных, нейтральных и вредных изменений, а отбор уничтожает вредные изменения» (Каммерер, 1927, с. 159). Большое внимание

Каммерер уделял борьбе за существование, понимаемой им как часть разнообразных экологических взаимодействий, и «товариществу» (Genossenschaften) или «пансимбиозу», трактуемому им в смысле «взаимопомощи» П. А. Кропоткина (Kammerer, 1913b). Этому вопросу он посвятил специальную книгу, в которую включил и результаты собственных наблюдений. Позднее он уверял: «Соревнование в форме симбиоза облегчает существование организмов и позволяет им приобретать не только бесполезные, но даже и вредные признаки» (Каммерер, 1925, с. 392). Именно наличием «пансимбиотических» отношений он объяснял также развитие и эволюцию признаков, которые являются «образованиями-излишествами» (Luxusbildungen), т. е. «признаками роскоши», в смысле В. О. Ковалевского.

В вопросе о функции естественного отбора П. Каммерер занимал позицию, характерную скорее для ранних генетиков, признавая за ним только негативную и сортирующую роль: адаптация и органы «создаются и совершенствуются не жестоким естественным отбором, и не одна беспощадная борьба за существование управляет миром. Собственной силой живое существо движется к свету и радости, оставляя всё им непригодное могильщикам отбора» (Каммерер, 1925, с. 416). Как и генетики, Каммерер полагал, что опыты Иоганнсена явно свидетельствуют «против творческой деятельности отбора» (там же, с. 406). Вслед за Г. Пржибрамом он полагал, что причинами эволюции являются изменения обмена веществ в организмах, вызываемые физическими и физиологическими воздействиями, в особенности климатическими и пищевыми условиями. Эволюция идет путем суммации таких мелких изменений, которые в конечном счете приводят к образованию новых рас, видов, родов и более крупных таксонов. По существу, Каммерер занимал двойственную позицию в дискуссиях механоламаркистов и дарвинистов. Отвергая сверхъестественные факторы направленности эволюции и прямое действие среды, он явно оказывался вне рамок неоламаркизма. С другой стороны, отрицая творческую роль отбора и выводя прогресс из суммации наследуемых фенотипических изменений, он по существу возвращался к жоффруистской и ламаркистской теориям эволюции путем прямого или функционального приспособления. При этом он стремился получить экспериментальные доказательства в пользу развиваемых их воззрений, что вызвало многочисленные проверки их исходного материала и методов. В ходе этих проверок было показано, что за наследование приобретаемых признаков в одних случаях принимался результат отбора в гетерозиготном материале, в других — отдельные мутантные формы, в третьих — длительные модификации. Многие опыты оказались просто невозпроизводимыми, что впоследствии привело ряд крупных немецких орнитологов к разочарованию в постулатах механоламаркизма и к отходу его сторонников на позиции дарвинизма (Э. Майр, Б. Ренш). В те годы, однако, они были убеждены в правильности ламаркизма, и их постепенный отход от него происходил уже в национал-социалистической Германии.

Следует отметить, что в Веймарской республике дискуссии между ламаркистами и дарвинистами принимали всё более политический характер, постепенно становясь способом выявления политического вероисповедания (Evolutionsbiologie... 1999). Ламаркизм в Веймарской республике, как и в СССР, считали политически левым, и — соответственно — еврейским учением, в то время как его противников причисляли к правому политическому лагерю. Этот политический вопрос приобрел всё большую остроту и достиг кульминации после самоубийства П. Каммерера

в 1926 г. Трагическая смерть Каммерера, которой постарались придать скандально политический характер, отодвинула на задний план не только нетривиальные эволюционно-биологические представления Каммерера, в том числе и его новаторские попытки экспериментально доказать связи фенотипической и генотипической изменчивости, ставшей вскоре предметом многочисленных исследований в Германии и СССР. Забыты были и многие другие его оригинальные идеи, в частности закон случайных совпадений, изложенный в фундаментальной книге «Закон серий» (Kammerer, 1919). В ней автор каталогизировал и классифицировал сотни совпадений (пространственные или временные серии событий), которые он коллекционировал на протяжении многих лет. Он разделил их на различные типы, порядки и категории, создав нечто вроде морфологии К. Линнея. Кроме того, он предложил прямое, причинное объяснение совпадений.

В истории эволюционной теории за Каммерером закрепилась слава типичного ламаркиста, который то ли был введен в заблуждение своим ассистентом, то ли сознательно пытался ввести в заблуждение научное сообщество (см. обзор: Gilbert, Erel, 2008). Вместе с тем в ряде работ высказывалось мнение, что эксперименты Каммерера были подлинными и что ему удалось открыть эпигенетическую наследственность, если на его эксперименты посмотреть с точки зрения молекулярной биологии развития (Gliboff, 2005; 2006). С этим выводом не согласился А. О. Варгас (Vargas, 2009). В целом дискуссия показала своевременность нового анализа творчества Каммерера в плане его попыток синтезировать дарвинизм с хромосомной теорией наследственности. И, вероятно, прав С. Глибофф (Gliboff, 2010) в том, что отсутствие постоянной академической позиции и чрезмерная увлеченность политико-пропагандистской деятельностью не позволила Каммереру более тщательно провести как сами эксперименты, так и беспристрастный анализ полученных результатов.

Видное место в эволюционном сообществе Германии 1920–1930-х гг. занимал Г. Бёкер, который в статье «Аргументы в пользу биологической морфологии» изложил свою программу в области сравнительной анатомии, построенной на признании наследования приобретенных признаков (Böker, 1924, S. 20). По его мнению, мутации и отбор не способны объяснить сложность анатомо-морфологических приспособлений, базирующихся на комплексе признаков, объединенных в некую конструкцию, соответствующую окружающей среде. В случае изменения среды организмы или вымрут, или должны адаптироваться к изменившимся условиям. Формирование новой адаптации происходит путем анатомических реконструкций (Umkonstruktion) целого организма или его частей, которые закрепляются генетически. Бёкер полагал, что не все анатомические структуры являются «конструкциями». Существуют и нейтральные анатомические признаки; так как каждое анатомическое сооружение является «репрезентативным для соответствующего проявления жизни и условий окружающей среды» (Böker, 1935, S. 9). Полагая, что «проявления жизни» определены окружающей средой, он считал, что есть причинные связи между организмами и окружающей их средой. По его мнению, анатомия должна сравнить организмы со сходными функциями, как гомологичными, так и аналогичными (например, способность к полету у рептилий, птиц, мышей и т. п.), чтобы их филогенетическую историю реконструировать с учетом экологических, этологических и морфологических факторов. Это должно было помочь выяснить суть понятия

биологического типа, разработанного в идеалистической морфологии, и выявить филогенетические закономерности. В связи с этим он считал недостаточным синтез генетики и теории отбора, способный объяснить лишь эволюцию отдельных признаков, и был настроен на более широкий синтез, объединяющий идеалистическую морфологию, генетику, эволюционную морфологию (в ламаркистской версии), функциональные объяснения, экологию и даже этологию (Hofffeld, 2002, S. 159).

Особое место в эволюционно-биологическом сообществе Германии занимал ученик и преемник Э. Геккеля сравнительный анатом Л. Плате, выдвинувший программу возрождения «старого дарвинизма» путем объединения учения об отборе с современным ламаркизмом, ортогенезом и с новейшими достижениями экспериментальной биологии, включая генетику. Он даже написал одну из первых книг по генетике человека (Plate, 1913b), а двадцать лет спустя три тома «Учения о наследственности» объемом более 3000 страниц (Plate, 1932a–1938). Недавно Г. Левит и У. Хоссфельд (2013) напомнили об этом забытом «стародарвинистском эволюционном синтезе» и детально проанализировали эволюционные взгляды немецкого зоолога, которого в первой трети XX в. многочисленные сторонники и оппоненты считали самым выдающимся дарвинистом того времени. Его книги и учебники по эволюционной теории и генетике выходили громадными тиражами, не раз переиздавались и переводились на многие языки, в том числе и на русский (Plate, 1913a; b; 1922; 1925; Плате, 1928). Плате — один из наиболее цитируемых авторов в книге А. Н. Северцова (Sewerzoff, 1931) (см.: Levit et al., 2004). Общеизвестный архитектор СТЭ Б. Ренш до середины 1930-х гг. по существу был единомышленником Л. Плате и в книге «Новые проблемы эволюционного учения» (Rensch, 1947) ссылался на него чаще, чем на Дарвина. Есть ссылки на Плате и в трудах других архитекторов СТЭ — Э. Майра (Maug, 1942), Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1944), И. И. Шмальгаузена (1946a). Последний включил русский перевод книги Л. Плате «Эволюционная теория» в список рекомендуемой литературы к своему учебнику «Проблемы дарвинизма» (Шмальгаузен, 1946б).

Помимо Ч. Дарвина Л. Плате к старым дарвинистам относил Э. Геккеля, Р. Земона, Р. фон Гертвига, Ф. фон Ветштейна, Я. Лотси, Б. Ренша, которые, по его мнению, следуя первоначальным идеям Чарльза Дарвина, усваивали и развивали все подлинные и доступные эмпирической проверке научные достижения. Однако на самом деле сам он скорее следовал за Геккелем, так как с такой же легкостью, как и его учитель, создавал различного рода законы наследственности и эволюции и был явно склонен к изобретению собственной терминологии и к спекулятивным рассуждениям.

Согласно Г. Левиту и У. Хоссфельду, программу эволюционного синтеза в рамках «старого дарвинизма» Плате наиболее четко и в полном объеме изложил перед самым началом Первой мировой войны в объемном справочнике по дарвинизму «Принцип отбора и видообразование» (Plate, 1913a). Формулируя цель «стародарвинистского синтеза», Плате исходил из того, что ортодоксальный селекционизм, основанный на случайной изменчивости и естественном отборе, не может объяснить всё многообразие эволюционных явлений (Ibid, S. 222). Борьба за существование для него имела универсальное значение, так как включала взаимодействия с абиотическими факторами и другими организмами, но естественный отбор был чем-то большим, чем простое следствие перенаселенности. Плате дал детальную

классификацию естественного отбора, выделяя в нем «неселективную элиминацию», не связанную с оценкой адаптивности индивидов, и «избирательную элиминацию». Как правило, «неселективная элиминация» мало влияет на эволюционные процессы, но в определенных случаях может определить ход филетической истории, например, когда особи, случайно выжившие в катастрофе, передают неадаптивные признаки потомству (Plate, 1913a, p. 233). К необходимым предпосылкам для естественного отбора Плате относил также изменчивость, наследственность, географическую изоляцию, перенаселенность и некоторые другие факторы эволюции, учтенные при создании СТЭ. Не чуждался он и того, что впоследствии получило название «популяционное мышление», подчеркивая, что действие отбора всегда разворачивается в ансамбле особей.

В то же время Л. Плате допускал эволюционную роль детерминаторов, явно не укладывавшихся в рамки классического дарвинизма и СТЭ: макромутации, направленный мутагенез, ортогенез. Верил он и в возможность экспериментально доказать наследование приобретенных признаков, называя этот феномен «соматической наследственностью» и считая, что она позволяет лучше понять эволюционную роль модификаций и редукции рудиментарных органов (Plate, 1931). Без ортогенеза же нельзя объяснить первые шаги формирования и параллелизм развития сложных органов, например глаза, который появляется независимо в филогенетически не связанных группах животных. По мнению Плате, адаптация путем отбора может достигаться тремя способами. В большинстве случаев естественный отбор работает при постоянном давлении перенаселенности, приводящей к пространственному распространению организмов. В случае однообразного давления окружающей среды естественный отбор действует как консервативная сила, элиминирующая патологических и неполноценных особей (консервативный эффект). Однако в изменяющихся условиях среды естественный отбор работает как направляющая сила, сохраняя определенные изменения и канализируя «поток жизни» в определенное русло. В последнем случае естественный отбор медленно увеличивает степень адаптированности и таким образом определяет свойства будущих поколений (перспективный эффект).

Л. Плате утверждал, что ключевое различие между неodarвинистами, стародарвинистами и сторонниками ламаркизма лежит в их взглядах на адаптацию. Если организмы поместить в абсолютно новую среду, то они в большинстве случаев или реагируют целенаправленно, адаптируясь к новой ситуации, или вымирают. В случае выживания организмов ламаркисты считают, что большинство организмов реагировало целенаправленно и прямо приспособилось к новой среде, тогда как ортодоксальные селекционисты (неodarвинисты) будут отрицать возможность направленной адаптации, утверждая, что адаптация шла по «непрямому пути естественного отбора». Сам же Плате полагал, что различные особи реагируют по-разному и лишь немногие из них реагируют «целенаправленно» в ламаркистском смысле, тогда как большинство организмов элиминируется. Для него прямая адаптация была лишь вспомогательным механизмом эволюции, которая встречается редко, и в подавляющем числе случаев адаптация идет при помощи естественного отбора (Plate, 1913a, p. 572). Однако отбора и случайной изменчивости оказывается недостаточно для объяснения таких комплексных сложных адаптаций, как глаз позвоночного, и здесь необходима концепция направленной эволюции, которой он также

стремился придать селекционистский характер. Плате разработал представление об ортоселекции, согласно которому из случайных индивидуальных изменений возникают определенные наиболее соответствующие вектору отбора изменения (Ibid, p. 508). Принципиальную разницу между ортогенезом и ортоселекцией он усматривал в том, что ортогенез обычно связывается с ламаркизмом, тогда как ортоселекция подразумевает дарвиновскую идею случайных мутаций, которые сохраняются и рекомбинируются под действием естественного отбора.

Л. Плате выдвинул различные гипотезы наследования, призванные соединить генетику и эволюционную теорию. Детальному обсуждению этих проблем была посвящена его фундаментальная книга о наследственности (1932–1938), в которой он стремился преодолеть скептицизм генетиков по отношению к эволюционной теории и в то же время подвести генетическую базу под теорию эволюции (Plate, 1932a, p. III, VII). Он был убежден, что новые признаки, появляющиеся в ходе филогенеза, имеют разные степени наследуемости, для отражения которой предлагался термин «Erbkraft» — сила наследственности, варьирующая по шкале слабая–сильная. Естественный отбор действует таким образом, чтобы особи и группы, обладающие полезным признаком с более сильной наследуемостью (*starke Erbkraft*), постепенно завоевывали доминирующее положение по сравнению с медленно мутирующими конкурентами. Напротив, в случае вредных мутаций естественный отбор направлен против таких наиболее сильных форм. Под «силой наследуемости» Плате подразумевал способность нового признака сохраниться в популяции в череде поколений (чем больше поколений, тем сильнее степень наследуемости признака). Поэтому Плате предлагал широкое определение мутаций, охватывающее все изменения генотипа, в результате которых внезапно появляются наследуемые признаки (Plate, 1933, p. 1004).

В какой-то степени эти попытки Л. Плате были несомненно связаны с дискуссией между Дж. Б. С. Холдейном, Р. Фишером и С. Райтом об эволюции доминантности. Однако у Плате конечной целью подобных теоретических усилий было стремление привести генетические доводы в пользу теории естественного отбора и вместе с тем переформулировать концепцию наследуемости приобретенных признаков в терминах генетики 1930-х гг. Он уверял, что давление отбора в популяции и переменное наследование приводят к тому, что особи с более сильной наследственной силой будут получать селективное преимущество по сравнению с особями со слабой наследственностью (Plate, 1936). В таком случае общая степень наследуемости определенных признаков со временем возрастает в эволюционирующей популяции. Это происходит из-за мультиаллельной природы большинства генов: серии аллелей создают видимость направленных мутаций, так как мутации представляют собой ответы организмов на внешние воздействия, проявляющиеся во многих случаях как различные аллельные формы. Новые аллели, утверждал Плате, представляют собой трансформацию (*Umwandlung*) как ответ на определенное продолжающееся воздействие на цитоплазму (Plate, 1938, S. 961). Другим способом отреагировать на воздействие окружающей среды будет создание нового гена, называемое Плате «пластогенетическими неомутациями».

Считая факторами мутагенеза температуру, рентгеновское излучение, яркость освещения и др. абиотические факторы, Плате уверял, что их интенсивность и продолжительность определяют степень ожидаемой наследуемости. Поэтому наследо-

вание приобретенных признаков возможно лишь в нескольких поколениях и лишь тогда, когда популяция подвергается определенным воздействиям со стороны окружающей среды, а ламарковский и ортогенетический механизмы наследственности сосуществуют со случайными мутациями, которые необходимы для эволюции. Все эти факторы со временем содействуют формированию эрбштока (Erbstock — наследственный корень), который является генетической основой для макроэволюционных процессов.

Будучи одним из наиболее влиятельных эволюционных биологов первой трети XX столетия и стремясь к широкому синтезу, Л. Плате в итоге создал эклектическую концепцию, которую и развивал более тридцати лет. Его главной целью было объединить недавно появившуюся генетику с морфологическими и палеонтологическими основами эволюционной теории (Plate, 1932b). Центральным принципом этого «стародарвинистского синтеза» было стремление включить неоламаркистские (наследование приобретенных признаков и ортогенез) и дарвиновские (борьбу за существование, неопределенную изменчивость и естественный отбор) факторы в универсальную теорию, якобы основанную на генетике. Однако сложные, запутанные генетические представления самого Плате не могли стать основой синтеза селекционизма, ламаркизма, ортогенеза и мутационизма.

Многих отталкивала и политическая ангажированность Л. Плате. Еще в либеральных и социал-демократических кругах имперской Германии его осуждали за открытый антисемитизм и ярый пангерманский национализм, за тесное сотрудничество с лидерами расовой гигиены, включая А. Плётца, с которым он с 1904 г. выпускал журнал «Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie». Позднее ему многие не могли простить поддержку национал-социалистической пропаганды и особенно Г. Ф. К. Гюнтера — псевдоантрополога, расиста и т. д. Но в реалиях Веймарской республики, когда стремительно росла популярность национал-социалистических идей, такая позиция в глазах многих скорее была достоинством, чем недостатком амбициозного ученого, стремящегося объединить в едином эволюционном учении все наиболее важные концепции и отрасли биологии, связанные с изучением эволюции. Плате приветствовал захват власти национал-социалистами, активно участвовал в пропаганде идеи о том, что их идеология и программа всецело соответствует современной биологии (Plate, 1934). Но вскоре после учреждения Третьего рейха Плате был уволен, а на его место был назначен В. Франц, один из старейших членов НСДАП среди биологов (с 1930 г.).

В целом влияние ранних программных книг Плате (Plate, 1913a; b) как в Германии, так за рубежом было сильнее, чем более поздних претенциозных многотомных работ, претендовавших стать фундаментом новой эры в эволюционной теории (Plate, 1932a–1938). В какой-то мере это связано с усиливающейся изоляцией Германии во время национал-социалистического режима и смертью самого Плате в 1937 г. Но главную роль, по-видимому, играла форма и содержание предлагаемого синтеза: сложность и объемность многотомных книг, натурфилософский характер аргументации, запутанность терминологии и т. д. Противоречивый характер его трудов и личности, а также растущее влияние СТЭ в интернациональном научном сообществе также содействовали не только уменьшению популярности идей Плате в послевоенной Германии и за ее пределами, но и быстрому исчезновению их из научного оборота.

10.5. Феногенетика и физиология развития

В 1918 г. профессор университета в Халле В. Геккер опубликовал книгу «Анализ признаков с точки зрения истории развития (феногенетика)» (Haecker, 1918), в которой изложил план новой исследовательской программы, названной им феногенетикой. Целью феногенетики было решение важной общебиологической проблемы, ставшей актуальной после возникновения в начале XX в. генетики, а именно: каким образом наследственные факторы — гены — контролируют онтогенетические процессы и тем самым вызывают формирование признаков организма в соответствии с заключенной в них наследственной информацией. Для этого Геккер предлагал использовать методы сравнительной эмбриологии: сначала исследовать различные варианты одного и того же признака, чтобы выяснить, чем обусловлены различия между ними, потом проследить развитие выбранных признаков в обратном порядке, начиная со стадии взрослого организма, и установить, на какой стадии становится заметной разница в развитии различных вариантов признака (эти стадии он назвал фенокритическими фазами), и уже потом снова идти от фенокритической стадии до взрослого организма, тщательно изучая все промежуточные процессы развития, которые приводят к выбранным признакам.

К 1925 г. В. Геккер полагал, что в Германии феногенетика нашла немало сторонников. В своей работе «Задачи и результаты феногенетики» он указал около двух десятков исследователей, которые приняли его программу и использовали термин «феногенетика» (Haecker, 1925). Однако после смерти Геккера в 1927 г. предложенная им исследовательская программа у него на родине была быстро забыта. Как убедительно показал О. Р. Белозеров (2001), феногенетика не получила поддержки и в другой ведущей генетической державе — США, где с 1910-х гг. доминирующее положение занимала школа Т. Г. Моргана, которая сконцентрировала свое внимание на изучении закономерностей передачи признаков от поколения к поколению безотносительно к тому, каким образом гены контролируют развитие. В СССР же эта программа была воспринята, хотя и претерпела существенные изменения.

Феногенетика, задуманная В. Геккером, сыграла важную роль в развитии исследований механизмов действия генов в онтогенезе. Геккер определял ее как раздел сравнительной эмбриологии. Указав на цель, стоящую перед феногенетикой, а именно на изучение действия генов в онтогенезе, он предписывал ей определенный метод исследования — сравнительно-анатомический. Будучи же воспринята в СССР, феногенетика сохранила от Геккера не только постановку задач, но использовала его экспериментальный метод для изучения генов в онтогенезе.

Феногенетика была возвращена в Германию Н. В. Тимофеевым-Ресовским, представителем школы популяционной генетики С. С. Четверикова, командированным Совнаркомом СССР в Германию в 1925 г. и проработавшим там до 1945 г. Его начальные исследования органично вошли в проблематику Московской школы эволюционной генетики, одним из достижений которой стали исследования на грани генетики популяций и генетики развития. Коллеги Тимофеева-Ресовского, принимавшие участие в знаменитом четвериковском семинаре по эволюционным проблемам, столкнулись с неожиданным фактом, что основу популяционной изменчивости разных морфологических аберраций в популяциях *Drosophila funebris* составляют не четкие менделевские мутации, а группа наследственных

изменений со сложным и запутанным характером наследования. При этом сходные отклонения от нормального фенотипа (к примеру, неполная поперечная жилка крыла), зависели в своем наследовании от разных генотипов. В ходе изучения наследственной изменчивости двух видов дрозофил: *Drosophila funebris* и *Drosophila melanogaster* — выяснилось, что анализ проявления генов в ходе онтогенеза может быть полезен для установления механизма их действия в онтогенезе. В связи с этим было расширено понятие феногенетики с включением в нее и феноменологии проявления генов.

Как писал в 1925 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский в статье, посвященной изучению путей проявления генов в фенотипе — феногенетике: «Изучение условий фенотипического проявления различных наследственных признаков могло бы иметь большое значение для понимания основных явлений наследственности. Отсутствие такого материала не позволяет в настоящее время связать менделизм с механикой и физиологией развития, без чего мы не можем создать себе реального представления о природе гена и о его действии при проявлении наследственных признаков. Изучение условий фенотипического проявления наследственных признаков должно являться одной из основных проблем феногенетики, для которой Геккер указал только некоторые из возможных путей исследования» (Тимофеев-Ресовский, 1925, с. 141). Уже первая большая статья Тимофеева-Ресовского по феногенетике помогла понять причины разнообразия реализации гена в фенотипе. В фено- и эволюционную генетику вошли предложенные им тогда новые понятия, необходимые для описания изменчивости и причуд наследования сложных признаков. На модельном объекте, дрозофиле, в разных линиях-отводках изучалась сначала общая зависимость признака от генов (есть наследование или нет), затем степень его выраженности в фенотипе (экспрессивность)¹ и, наконец, анализ зависимости этих двух параметров от варьирования условий среды.

Н. В. Тимофеев-Ресовский предложил общую схему проявления зависимых от определенного гена(ов) признаков, которая выделяла три основных модуса фенотипического проявления наследуемого признака — пенетрантность, экспрессивность и специфичность (время и место действия). Все три параметра зависят в своем выражении от генотипической среды, набора генов-модификаторов и могут варьировать относительно независимо друг от друга. Оказалось, что линии, выделенные из географически удаленных популяций, различны по наборам генов-модификаторов, влияющих на параметры проявления и выражения контролируемого генного признака.

Изучая механизмы действия гена, Н. В. Тимофеев-Ресовский выяснил, что воздействие повышенной температуры на изменчивость данного наследуемого признака эффективно лишь в определенный критический период онтогенеза. При этом для пенетрантности и экспрессивности температурный ответ может не совпадать по знаку. На этой основе Тимофеев-Ресовский пришел к заключениям, созвучным выводам его современника Р. Б. Гольдшмидта.

¹ Термины «пенетрантность» и «экспрессивность» Тимофеев-Ресовский ввел в оборот позднее (Timofeeff-Ressovsky, Fogt, 1926). В статье 1925 г. он назвал соответствующие явления «силой фенотипического проявления» и «силой фенотипического выражения». На русском языке эти термины появились в его статье в 1928 г.

Значение генотипической среды и роль комбинативной изменчивости были продемонстрированы в простых и важных опытах Н. В. Тимофеева-Ресовского по анализу жизнеспособностей особей, носителей одной какой-либо мутации или комбинации разных мутаций. Оказалось, что мутации, вредные поодиночке, в комплексе могут оказаться полезными за счет взаимоослабления вредных сторон воздействия. Так, сочетание мутаций '*miniature + bobbed*' (*miniature* — маленькие крылья, *bobbed* — маленькие щетинки, уменьшение числа цистронов или генов рибосомной РНК) ведет к повышению относительной жизнеспособности с 69 (*miniature*) и 85 (*bobbed*) до 96,6%. Другие сочетания мутаций могут вести к усилению негативного эффекта по сравнению с носителями единичных мутаций.

По дорогам, проложенным Н. В. Тимофеевым-Ресовским еще в середине 1920-х гг., ведутся в настоящее время популяционно-генетические исследования и у человека, прежде всего анализ наследственного предрасположения к болезням или наследование свойств психики и интеллектуальных способностей. Отсюда понятно, почему именно Тимофеев-Ресовский по рекомендации своего учителя Н. К. Кольцова был приглашен в 1925 г. в Германию продолжить свои работы. Работая уже в Германии, Тимофеев-Ресовский изучал закономерности фенотипического проявления генов в связи с феногенетикой, предложил общую схему действия генов в онтогенезе (Timofeeff-Ressovsky, 1934). Работа Тимофеева-Ресовского по изменчивости проявления генотипов сразу заинтересовала директора института О. Фогта, увидевшего ее возможное применение для нужд медицины, что и было продемонстрировано в статье «Об идiosоматических группах изменчивости и перспективах их применения для классификации болезней» (Timofeeff-Ressovsky, Fogt, 1926).

В 1920-х гг. Н. В. Тимофеев-Ресовский опубликовал ряд исследований (часть из них в соавторстве с женой), выполненных на дрозофиле, о специфичности проявления генов, о влиянии температуры на проявление генов, о зависимости жизнеспособности некоторых мутаций от генотипа и внешней среды. В середине 1930-х гг. феногенетические закономерности были обобщены Тимофеевым-Ресовским в двух обзорных статьях, перевод которых с немецкого языка появился в России только в 2009 г. (Тимофеев-Ресовский, 2009, с. 65–74, 75–123).

Практически одновременно с В. Геккером Р. Б. Гольдшмидт — автор одного из наиболее популярных учебников по генетике, переведенного на русский язык (Гольдшмидт, 1913), также занялся проблемами реализации генетической программы в онтогенезе. Для этого он обратился к изучению детерминации пола и генетики развития у непарного шелкопряда, отличавшегося резко выраженным половым диморфизмом по окраске и размерам: самки в два раза крупнее самцов, крылья у самок белые с темными полосами, а у самцов коричневые. Предварительные итоги этих исследований были подведены в 1922 г. в книге «О наследовании вторичных половых признаков», практически сразу переведенной на русский язык (Гольдшмидт, 1923). Поводом для изучения роли среды в детерминации пола стал парадокс при скрещивании европейской и японской рас *Lymantria dispar*, когда в первом поколении получали самок атипичных по окраске, со смещенной половой дифференцировкой, а самцов нормальных. Гольдшмидт решил, что разные японские расы могли отличаться по степени индукции аномального полувисимого эффекта. Наблюдая за изменениями фенотипа гибридных самок с самого начала развития, Гольдшмидт определил, что изменения касаются всего фенотипа, и ввел

термин — «интерсексуальность». Частоты возникновения и степень дифференцированности интерсексов отличались у гибридов разных рас. Анализ скрещиваний показал, что у гибридов бабочек самки гетерогаметичны, а самцы гомогаметичны. Гольдшмидт предположил существование двух факторов — мужского М в половой хромосоме и женского F в аутосомах, так что генотип самцов — ММ, а самок — FM. Разные географические расы отличались по силе действия этих факторов. Пол определялся их относительным балансом, так что если $1M < F$, то происходит сдвиг в сторону самок, но поскольку $2M > F$, развитие шло в сторону самцов. В зависимости от соотношения факторов F и M у гибридов в потомстве разных географических рас возникает слабая, промежуточная или сильная интерсексуальность, вплоть до полной реверсии пола. Эта концепция баланса факторов, определяющих ген, была близка к балансовой теории пола, предложенной в то же время К. Бриджесом в лаборатории Т. Г. Моргана (Голубовский, 2012б, с. 888).

Другой важный вывод из его работ состоял в том, что смещение признаков половой дифференцировки происходит не постепенно, а скачкообразно в определенные критические периоды развития гибридов. Факторы половой дифференцировки начинают активироваться в определенное время в той или иной определенной ткани. В итоге ученый пришел к выводу, что гены отличаются по силе, времени и месту их действия в ходе развития. Одновременно к сходному выводу пришел Дж. Хаксли, анализируя наследование окраски бокоплава (Галл, Голубовский, 2003). Фактически эти работы предвосхищали тематику биологии развития, сформировавшейся только в 1980-х гг. До этого времени между генетикой и эмбриологией существовал определенный разрыв. Генетики не могли установить, каким образом неизменный комплекс генов вызывает направленный онтогенез и дифференциацию тканей и органов. Скепсис эмбриологов определялся следующими обстоятельствами. Во-первых, менделевская генетика интересовалась главным образом наследственной передачей признаков и организацией наследственного материала и в меньшей степени ходом онтогенеза. Во-вторых, ранние генетики представляли ген как некую неизменную частицу, передаваемую через гаметы, а эмбриологи имели дело с эпигенезом или новообразованиями. В-третьих, молчаливо допускалось, что все клетки получают одинаковые копии генов, и тогда оставалось непонятным, что ограничивает морфогенетические потенциалы.

Т. Г. Морган предложил три возможных сценария выхода из парадокса: начальные стадии развития есть следствие одинакового действия всех генов в различных областях яйца; гены вступают в действие по очереди, вызывая изменения в протоплазме, за счет чего происходит взаимодействие с новым комплексом генов; характер действия всех генов зависит от свойств цитоплазмы. Возникшая из опытов Р. Б. Гольдшмидта по генетике определения пола (1920–1930-е гг.) концепция физиологической генетики была первой попыткой связать генетику и физиологию развития в одно целое (Goldschmidt, 1927; 1938; Гольдшмидт, 1935). Его вывод о постепенном включении генов вполне соответствовал нынешним представлениям о трех информационных системах: ДНК ядерного генома; информационные макромолекулы, распределенные по отдельным участкам цитоплазмы; цитоскелет, регулирующий местоположение локальных молекулярных событий в цитоплазме.

В 1920 г. Р. Б. Гольдшмидт, обсуждая книгу Д. Томпсона «Рост и форма», обратил внимание, что морфологические различия между видами можно объяснить

простыми математическими законами изменения относительного роста, и предположил, что высокоспециализированный дифференциальный рост может быть инициирован образованием специфических гормонов (детерминирующих веществ) в определенное время. В результате небольшими количественными изменениями базисных генов, приводящими к сдвигам в упорядоченных во времени координациях, можно вызвать разнообразные эволюционные изменения. Уже в 1920-х гг. Р. Б. Гольдшмидт понял, что действие генов, контролирующих развитие, состоит в изменении относительных скоростей разных стадий дифференциации. Обнаружив разные по силе действия процессы, определяющие пол, он предположил, что эти процессы взаимосвязаны с количеством активного генетического материала. Это привело его к идее, что определенные мутации способны количественно влиять на ранние стадии развития путем изменения их скоростей относительно других этапов дифференциации. Если такая мутация выживает, она влечет за собой эволюционно важное отклонение в ходе нормального развития.

С начала 1930-х гг. Р. Б. Гольдшмидт проповедовал количественный подход к структуре и функции генов: наследуемые морфофункциональные изменения могут зависеть от наследуемых вариаций активности одного генного фактора, не затрагивая его структуру. Гены в этом смысле уподоблялись им ферментам или гормонам, активность которых зависит от их количества и которые в то же время обладают удивительной способностью автокатализа. Варианты (аллели) одних и тех же генов отличаются и по силе своего действия, и по времени/месту активности на разных стадиях онтогенеза. По мнению М. Д. Голубовского (2012б, с. 891), этот смелый для своего времени вывод Гольдшмидта оказался оправданным. Действительно, множество наследственных изменений, связываемых с определенным локусом, не касаются самой структуры гена, а происходят в сложно организованной регуляторной части или даже в других частях хромосомы. Кроме того, в ходе развития возможны разные способы динамической или эпигенетической регуляции генной активности, которые заведомо не затрагивают его структуру на уровне оснований ДНК.

Таким образом, высказанные В. Геккером и Р. Б. Гольдшмидтом идеи, не вошедшие в состав СТЭ, впоследствии доказали свою продуктивность и хорошо согласуются с современными представлениями о молекулярно-генетических основах биологии развития.

10.6. Генетико-популяционные исследования

Начало и первые десятилетия развития генетики популяций в Германии неразрывно связаны с именем ученика С. С. Четверикова — Н. В. Тимофеева-Ресовского (Голубовский и др., 2012). Время, проведенное им в Германии с 1927 по 1945 г., в значительной степени совпало с подготовкой немецкого варианта СТЭ, которому именно благодаря лаборатории Тимофеева-Ресовского был придан в значительной степени интернациональный характер. Приглашенный О. Фогтом в Германию, Н. В. Тимофеев-Ресовский развернул здесь исследования в духе программы С. С. Четверикова. Они велись по нескольким направлениям: исследования искусственного и естественного мутагенеза, обратных мутаций, генетического состава популяции и его динамики и т. д. С 1927 г. он опубликовал ряд важных работ по мутабельности, включая теорию мишеней, в которых очертил важные

экспериментальные основы генетики. В ряде экспериментов он определил конкретные свойства мутаций (частоту, жизнеспособность, «величину», направление и т. д.). Эти сведения позволили рассматривать мутации как первичный эволюционный материал и связать их с селекционистской теорией эволюции.

Исследования берлинской популяции *D. melanogaster*, в ходе которых было проанализировано 80 инбредных линий, в целом подтвердили данные, полученные школой Четверикова в СССР, о насыщенности природных популяций рецессивными мутациями (Timofeeff-Ressovsky, Timofeeff-Ressovsky, 1927). В конце 1920-х гг. большое внимание было уделено изучению прямой и обратной мутабельности отдельных локусов и соотношению естественного и индуцированного мутирования. Исследование «обратных» мутаций определенного локуса, т. е. от рецессивного мутантного аллеля к доминантному гену дикого типа, казалось исключительно важным для понимания строения гена и происходящих в нем изменений. Изучение «прямого» и «обратного» мутационного процесса позволило судить о состоятельности интерпретаций, основанных на гипотезе присутствия–отсутствия, согласно которой рецессивные мутантные аллели представляют собой утрату, полную или частичную, соответствующего локуса, из которой следовало представление о мутационном процессе как об имеющем только разрушающее действие. В начале 1930-х гг. Тимофеев-Ресовский продемонстрировал различную мутабельность *white* в двух географически изолированных популяциях *D. melanogaster* (Timofeeff-Ressovsky, 1932a). Установленная разнонаправленность мутаций явно свидетельствовала об ошибочности теории выпадения генов как причины мутаций. Эта работа позволила сформулировать также важное положение о том, что предметом отбора являются не отдельные мутации и детерминируемые ими признаки, а весь генотип в целом.

Еще в 1927 г. Г. Дж. Мёллер, изучавший мутагенное влияние температуры, высказал предположение о соответствии частоты возникновения мутаций уравнению Я. Х. Вант-Гоффа для зависимости скорости химических реакций от температуры (Muller, 1927). Убедительное подтверждение этому положению было получено в опытах Тимофеева-Ресовского (Timofeeff-Ressovsky, 1935a; b): частоты мутаций, выявленных методом CLB, при температурах 14, 22 и 28 С, были соответственно равны 0,056–0,188–0,396. Далее было показано, что аналогичное превышение частоты мутаций наблюдается и при воздействии крайне низкой для дрозофилы нулевой температуры, при которой в соответствии с принципом Вант-Гоффа скорость мутационного процесса должна была бы тормозиться.

С именем Н. В. Тимофеева-Ресовского и сотрудников его лаборатории в Берлин-Бухе был связан ряд основополагающих работ в области радиационного мутагенеза, открытого Г. Дж. Мёллером². Их кульминацией в этот период стала теория мишени, созданная в результате объединенных усилий генетиков и биофизиков. Мощное биологическое воздействие рентгеновских лучей поначалу поставило фи-

² Примечательно, что когда первооткрыватель искусственного мутагенеза Г. Дж. Мёллер получил Рокфеллеровскую стипендию для работы в течение года за рубежом, то он выбрал для своей стажировки именно отдел Н. В. Тимофеева-Ресовского и в 1932–1933 гг. работал в Берлин-Бухе. Именно из этого отдела Мёллер по приглашению Н. И. Вавилова поехал работать в СССР.

зиков в тупик. Ведь речь шла о крайне малых количествах энергии. Оставалось предположить, что в клетке существуют какие-то участки (например, гены), поглощение которыми энергии некоторых частей спектра приводит к более сильному эффекту. Для того чтобы выяснить, действует ли облучение непосредственно на эти «мишени» либо приводит к общему поражению организма, а на гены уже опосредованно воздействуют некие возникающие и диффундирующие в гонады химические вещества, в лаборатории Тимофеева-Ресовского были поставлены обширные опыты.

Один из опытов состоял в том, что самцов дрозофилы подвергали облучению очень большими дозами рентгеновского излучения, но не жесткого, а мягкого. Такое излучение не достигает гонад, но поражает поверхностные ткани организма. Авторы исходили из того, что если в облученной ткани возникают некие «мутагенные» вещества, то они будут проникать в гонады и либо вызовут мутагенный эффект сами по себе, либо создадут в хромосомах «предрасположенность» к мутациям, и те сильнее отреагируют на последующую дозу жестких лучей. Оказалось, что это не так. При жестком излучении доза всего в 3000 рентген вызывала 8,8% летальных мутаций, а в семнадцать раз более крупная доза мягких рентгеновских лучей (50 000 рентген) приводила к появлению лишь 0,3% леталей, что всего только на 0,1% больше, чем в контрольной группе. Самцы, облученные сначала мягким, а затем жестким излучением, давали на выходе те же 8% леталей. Таким образом был сделан вывод о том, что радиация, не достигающая гонад, не вызывает мутаций в генеративных клетках и не повышает чувствительности хромосом этих клеток к мутагенному действию проникающей радиации.

В итоге был дан утвердительный ответ на вопрос о прямом действии X-лучей. Это и послужило отправной точкой для биофизической интерпретации. На основании построенного Н. В. Тимофеевым-Ресовским и его сотрудником К. Г. Циммером графика линейной зависимости частоты мутаций от дозы облучения (частота связанных с полом мутаций росла прямо пропорционально дозе в рентгенах), был сделан вывод, что причина мутации — это удар кванта излучения, вызывающий акт ионизации участка хромосомы (принцип попадания). Усилиями многих генетиков и биофизиков было показано, что «чувствительный объем» ионизации внутри хромосомы, который приводит к мутации, вполне сопоставим с размером гена. Это был максимум, которого можно было достичь на уровне классической генетики первой половины XX в.

Все эти данные были подытожены в знаменитой публикации Н. В. Тимофеева-Ресовского, К. Г. Циммера и М. Л. Х. Дельбрюка «О природе генных мутаций и структуре гена» (Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, Delbrück, 1935). В научных кругах того времени она сразу стала известна как «Зеленая тетрадь» (по цвету обложки). Эта работа, квалифицированная Тимофеевым-Ресовским как «биофизический анализ мутационного процесса», вошла в число работ, приведших в итоге к появлению новой науки — молекулярной биологии. Благодаря ей утвердилось представление о гене как молекуле. В Берлин-Бухе вокруг Тимофеева-Ресовского сложилась так называемая «Буховская группа», в которую кроме самого Н. В. Тимофеева-Ресовского входили Е. А. Тимофеева-Ресовская, М. Л. Х. Дельбрюк, К. Г. Циммер, Х. Борн, А. Кач, К. Пэтау и некоторые другие ученые. Эта группа сыграла важнейшую роль в разработке проблем мутагенеза в 30-х и 40-х гг.

Учитель Н. В. Тимофеева-Ресовского Н. К. Кольцов был первым, кто стал рассматривать хромосому как гигантскую макромолекулу, а его ученик попытался оценить размеры одного гена. Развивая идею Кольцова о матричном способе репродукции хромосом, Тимофеев-Ресовский сформулировал и стал широко пропагандировать принцип «конвариантной редупликации» наследственных молекул.

Одним из тех, кто по-настоящему понял и оценил значение «зеленой тетради», был Нобелевский лауреат (1933) физик Эрвин Шредингер, который под ее влиянием прочел ряд лекций и написал книгу, ставшую основой для широкого внедрения физико-химических методов в биологические исследования, игравших ключевую роль в формировании эволюционного синтеза в конце XX — начале XXI в. Его цикл лекций, изданный в 1944 г. под названием «Что такое жизнь с точки зрения физики» (русский перевод — 1947 г.), стал по сути дела популяризацией идей, выдвинутых Н. В. Тимофеевым-Ресовским, М. Л. Х. Дельбрюком и К. Г. Циммером. Ученик Дельбрюка, другой Нобелевский лауреат (1962) Дж. Д. Уотсон совместно с Ф. Криком смог доказать молекулярную природу кольцовских «наследственных молекул» и показать, что именно ДНК обладает тем свойством конвариантной редупликации, которое постулировал Тимофеев-Ресовский для молекул со способностью к матричному синтезу. Добившись предварительного понимания сущности мутационного процесса (что и произошло в результате исследований Г. Дж. Мёллера, Н. В. Тимофеева-Ресовского и др. ученых того времени), генетика могла начинать искать пути к эффективному взаимодействию с эволюционной теорией.

Выполненные Тимофеевым-Ресовским работы по мутагенезу и генетической структуре природных популяций дрозофилы имели большое значение для укрепления теории естественного отбора. Установление большого генетического разнообразия природных популяций породило следующие вопросы: могут ли обнаруженные мутации составить пригодный материал для адаптивной эволюции? какова роль естественного отбора в поддержании и в динамике генных частот в популяциях? Теоретические расчеты возможных скоростей мутационного процесса и отбора в природе не могли убедить в этом широкие круги биологов. Прежде всего разнообразные исследования по выявлению полезности мутаций должны были доказать плодотворность союза генетики и дарвинизма. Практически не было данных о том, что доминантные мутации могут хотя бы не уступать по жизнеспособности дикому типу.

В 1934 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский (Timofeeff-Ressovsky, 1934) опубликовал результаты исследований по жизнеспособности шести типов мутаций и их комбинаций при различных температурах у *D. funebris*. Мутация *eversae* при 15–16 и 28–30° С оказалась менее жизнеспособной, чем дикий тип, но при температуре 24–25° мутантная особь превосходила представителей дикого типа. Не меньшее значение имели испытания комбинации мутаций. Комбинация таких мутаций, как *miniature* и *bobbed*, почти не уступала в жизнеспособности представителям дикого типа, в то время как каждая из них в отдельности была значительно ниже по жизнеспособности. А комбинация *eversae-signed* превосходила по жизнеспособности дикий тип. Впоследствии работы по природным популяциям дрозофилы стали основой для теории микроэволюции, сформулированной Тимофеевым-Ресовским в конце 1930-х гг., на которой мы остановимся в следующей главе.

Наряду с дрозофилами Н. В. Тимофеев-Ресовский с 1929 г. изучал полиморфную популяцию двухточечных коровок *Adalia bipunctata* (из семейства божьих

коровок Coccinellidae), состоящую из двух основных групп форм: черная с красными пятнами и красная с черными пятнами на элитрах. Эти исследования помогли раскрыть механизмы поддержания популяционного полиморфизма. Результаты многолетних наблюдений за сезонной динамикой черных и красных форм в одной и той же популяции божьей коровки выявили сходную картину: летом лучше выживали черные жуки, а зимой красные: весной в популяции преобладали красные формы (60–70%), а осенью — черные (50–70%). Генетический анализ различных вариаций, выполненный ранее Я. Я. Лусисом, установил, что красные и черные формы наследуются по типу простого моногибридного расщепления, причем доминантными являются черные формы. Автор высказал предположение, что циклические изменения генотипического состава популяции совершаются под действием естественного отбора. Хотя прямых доказательств различий в степени адаптированности обеих форм в разное время года не имелось, учитывая столь направленное изменение генотипического состава популяции *A. bipunctata* по сезонам, вполне логично был сделан вывод о том, что данный тип полиморфизма носит адаптивный характер (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966) и поддерживается противоположными давлениями естественного отбора на эти формы в разные сезоны (сезонный отбор), т. е. отбор действует попеременно в пользу то одного, то другого класса особей в зависимости от сезона. Позднее также выяснились причины, которые дают преимущества разным формам *A. bipunctata* в сезоны года и при географической изменчивости. Они были связаны с разной половой активностью самцов в разные времена года в природных условиях. Черные формы более часто копулируют в весенне-осенний период, а красные — в более поздний. Это, скорее всего, связано с физиологическим значением окраски. Наблюдения Тимофеева-Ресовского стимулировали многие исследования популяций божьих коровок, которые велись в различных климатических районах.

В популяциях с таким нестабилизированным генофондом (как это имело место в исследованиях Тимофеева-Ресовского) легко осуществляется перестройка состава популяции под воздействием сезонного изменения давления отбора. В случае же более стабилизированного генофонда популяции изменений в ее генетической структуре может не быть. Таким образом, в зависимости от степени стабилизированности одного и того же типа полиморфизма действие естественного отбора проявляется в противоположных результатах.

Тип полиморфизма, связанный с изменением условий среды во времени и пространстве, с существованием вида в различных экологических нишах, был назван впоследствии адаптационным полиморфизмом. Таким образом, работы Н. В. Тимофеева-Ресовского, выполненные в Германии, показали, что именно отбор доминантных мутаций поддерживает генетический полиморфизм. При этом коэффициенты отбора в природе оказались в десятки раз выше, чем это предполагалось в теоретических исследованиях. Стало очевидно, что возникновение географических и биотопических форм путем естественного отбора не подлежит сомнению, но популяции могут меняться в течение сезонов одного года тоже в результате отбора определенных генотипов, обуславливающих лучшее приспособление к меняющимся особенностям среды. Особенно важно, что эти исследования были выполнены на природных популяциях, реально воплощая синтез научных программ экспериментальной генетики и полевой биологии.

10.7. Политипическая концепция вида

Если в СССР и англоязычных странах были сформированы математические модели действия естественного отбора (Дж. Б. С. Холдейн, С. Райт, Р. Фишер), затем представления об эволюции внутри популяции и о механизме возникновения новшеств во времени, то немецкие систематики основное внимание уделяли механизмам увеличения видового разнообразия в пространстве. По мнению лидера немецких орнитологов Э. Штреземана, доминировавшие генетические работы об изменении частот генов в популяции не могли решить эту проблему, нужна была концепция биологического вида и географического видообразования (Stresemann, 1927–1934). Для него без длительной и полной географической изоляции градуальные и направленные наследственные изменения, завершающиеся возникновением нового вида, были невозможны, за исключением случаев внезапного возникновения репродуктивной изоляции. Еще ранее он объяснял возникновение градуальной (как ее впоследствии назвали, клинальной) изменчивости вторичным контактом и интеграцией форм, которые во время предшествовавшей географической изоляции приобрели видовые отличия. Выдвигая репродуктивную изоляцию как главный критерий вида, Штреземан утверждал: «Форма ранга вида в такой степени физиологически дивергировала от других, что после разрушения географической изоляции они не могут скрещиваться друг с другом» (Stresemann, 1919, S. 64).

Эти воззрения становились догмами новой систематики птиц, разрабатываемой немецкими орнитологами (Haffer, 1997; 1999; Haffer, Rutschke, Wunderlich, 2000). Виды понимались как группы популяций или географических рас, приспособленных к местным условиям и физиологически изолированных от другой группы рас, а морфологическая дивергенция была независима от генетических и физиологических различий. Эти идеи Э. Штреземан многократно повторил в серии статей с 1920 до 1936 г., подчеркивая вновь и вновь, что нескрещиваемость является главным критерием вида. Исследования Штреземаном полиморфных видов птиц впервые установили связь орнитологии с генетикой. Признавая мелкие наследственные изменения основой видообразования, он считал себя ортодоксальным дарвинистом, но, как и другие немецкие систематики, приступившие к изучению эволюции на уровне вида, полагал, что не только мутационный процесс и отбор, но и наследование приобретенных признаков и ортогенез могли совместно обеспечить возникновение и стабилизацию вида.

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

успех, предполагая, что одни и те же мутации не могут встречаться у всех организмов данного вида. Сам термин «мутация» воспринимался им в смысле Г. де Фриза — как относительно редкое, но существенное изменение. В целом он проводил четкое различие между мутационной и градуальной (дарвиновской) изменчивостью.

В конце 1929 г. сотрудник Штреземана Б. Ренш опубликовал книгу «Принцип географических кругов рас и проблемы видообразования», содержащую изрядную дозу идей механоламаркизма и ортогенеза (Rensch, 1929). Написанная очень доступно, эта книга получила широкую известность, так как представляла собой сводку большого фактического материала, хотя и без глубокой теоретической проработки основных вопросов разбираемой проблемы. Ренш подробно анализировал корреляции географической изменчивости различных признаков птиц с климатическими условиями их ареалов. Для него географическая раса как комплекс особей, неограниченно скрещивающихся между собой и сходных морфологически, или различающихся только в рамках индивидуальной, экологической и сезонной вариации, были основной внутривидовой таксономической единицей. «Круги рас» (Rassenkreise) — комплексы географических рас, которые, по Реншу, развивались одна из другой, замещая друг друга географически и сохраняя скрещиваемость с соседями, объединялись в виды, а те в свою очередь в «круги видов» (Artenkreise). Автор даже не пытался разобраться, что такое раса, и выяснить ряд основных вопросов расообразования. Географические расы, по его мнению, возникают путем массового изменения в одном направлении организмов под прямым воздействием внешней среды. Расовые признаки сначала являются чисто фенотипическими, а потом постепенно наследственно закрепляются. Для доказательства, как он выражается, перехода от фенотипа к генотипу, Ренш ссылался на параллелизм фенотипической и генотипической изменчивости. Возникновение рас из мутаций и комбинаций в результате естественного отбора автор тогда считал почти невозможным.

Свою позицию Ренш обосновывал тем, что расы переходят одна в другую постепенно («скользящие переходы») и отбор не в состоянии благоприятствовать таким незначительным отличиям. Кроме того, естественный отбор, по его мнению, не может объяснить нам возникновение комплексных отличий между расами. Ренш не привел каких-либо новых аргументов в пользу ламаркизма. Как все ламаркисты, он игнорировал достижения генетики в изучении наследственной изменчивости и ее роли в эволюции. Новые виды, по его мнению, происходят исключительно из географических рас, экологические, а тем более сезонные формы вряд ли могли дать начало новым видам. Параллельным географическим рядам он уделял внимание лишь постольку, поскольку они, как ему казалось, доказывали ламаркистскую интерпретацию возникновения рас. Его собственные исследования в этой области, довольно многочисленные, не опирались на тщательное статистическое изучение большого материала. Собранные же им в основной его книге литературные данные по этому вопросу были неполны. Так, например, он совершенно не упоминал о результатах географических опытов Н. И. Вавилова. Практически не касался он и проблемы приспособления. В то же время уже в этих работах Ренш зарекомендовал себя как противник автогенеза и ортогенеза.

Спустя несколько лет Б. Ренш изложил свои взгляды почти без всяких изменений в большой статье «Зоологическая систематика и проблемы видообразования» (1933), в которой сформулировал ряд экологических правил, демонстрирующих

адаптивную природу географической изменчивости, по-прежнему комбинируя для их объяснения географическую модель видообразования с ламаркизмом. И в последующих статьях Ренш рьяно проводит географический принцип в систематике, строго придерживаясь географического метода при исследовании различных групп животных. Впоследствии он выпустил большую статью, посвященную фауне птиц Малых Зондских островов, в которой продемонстрировал широкую применимость географического принципа и в систематике тропических птиц. Он также изучал географические расы сухопутных моллюсков. Виды, состоящие из географических рас, Ренш по-прежнему называл «кругами рас», а географические виды объединял в «круги видов».

Работы Б. Ренша, как и Э. Штреземана, содействовали не только популяризации географического метода в систематике, но и выработке политипической концепции вида. Но обоснование и широкое применение этого метода в систематике некоторых групп (а в особенности у птиц) проводилось задолго до Ренша. Кроме того, являясь страстным апологетом географического метода, Ренш считал его применимым ко всем группам животного мира и называл географическими расами такие формы, которые на самом деле ими не являются. Но скоро он сделал важный шаг к признанию взаимодействия плейотропии, мелких мутаций и отбора как механизма, обеспечивающего адаптивный и градуальный характер географической изменчивости. Эти изменения, по признанию самого Ренша, были внесены им под влиянием контактов с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и работы в его лаборатории (Rensch, 1979, S. 64–68).

Провинциальный священник и знаменитый орнитолог О. Кляйншмидт выступил с учением о «кругах форм» для сокращения числа видовых названий (Kleinschmidt, 1926). Суть его предложения состояла в необходимости различать естественный род (Realgattung) или «круг форм» (Formenkreise), географическую расу (Rasse) и условный вид, сорт (Spielart). Понятием «круг форм» он обозначал географически варьирующий, но в то же время неделимый, типологически неизменный вид. Хотя вопрос о происхождении вида Кляйншмидт в те годы оставлял открытым, он был уверен, что географические расы не являются зарождающимися видами, а каждый «круг форм» возник независимо и не связан филогенетически с другими «кругами форм». Такую трактовку «рас» Кляйншмидт использовал не только для отрицания происхождения человека от обезьян, но и как доказательство единства всего человечества и стабильности его рас. Предложенную ранее Э. Хартертом тройную номенклатуру птиц Кляйншмидт быстро приспособил к политическим целям, выделив специальную расу *Homo sapiens germanicus* (Kleinschmidt, 1933). Политические и идеологические выводы из трактовок рас у животных в то время делали и другие зоологи (Potthast, 2003).

Помимо популяционно-генетических исследований Н. В. Тимофеев-Ресовский и его сотрудники изучали без применения экспериментальных генетических методов изменчивость и зоогеографию некоторых видов насекомых (шмели — В. Ф. Райниг) и птиц (чайки — Штреземан и Тимофеев-Ресовский). Планировалась целая серия «Возникновение видов в географических кругах форм», посвященная изучению видов *in statu nascendi*. Однако в этот период вышла только статья В. Ф. Райнига о возникновении географических рас (Reinig, 1935). Э. Штреземан и Н. В. Тимофеев-Ресовский опубликовали первое сообщение о кругах форм у палеарктических

чаек только после войны, когда Тимофеев-Ресовский находился в заключении в СССР (Stresemann, Timofeeff-Ressovsky, 1947). Впоследствии ими на русском языке была напечатана более подробная статья «Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая — хохотунья — клуша» (Тимофеев-Ресовский, Штреземан, 1959). В ней описывался случай симпатрического видообразования для группы больших чаек Палеарктики. Большое количество подвидов и даже видов, описанных более чем за сто лет в группах *Larus argentatus*, *L. cachinnans* и *L. fuscus*, было подробно исследовано, и выяснилось, что почти все они образуют циркумполярное кольцо взаимосвязанных форм (с ответвлениями в Западной Сибири на юг, к Средиземноморью, а оттуда на север, в Прибалтику, и встречей в Балтийско-Беломорском районе трех форм, не скрещивающихся в природных условиях). Тимофеев-Ресовский и Штреземан высказали гипотезу относительно происхождения всего круга этих подвидов в связи с их ледниковой и послеледниковой историей и наложили схему филогенетических связей на карту Северного Полушария, со стороны Сибири от Гринвича на девять часовых поясов. В работе 1959 г. число подвидов в круге форм доведено до 20: включены подвиды *armenicus* (от *ponticus*) и *californicus* (от *smithsonianus*).

Во вступительной статье к «The New Systematics» Хаксли (Huxley, 1940) отмечал, что в случаях, когда данные по распределению и морфологии указывают, что группа различаемых видов и форм имеет общее происхождение, то приложим термин Ренша «Artenkreis», круг видов, или «supraspecies». Но он считает нежелательным отличать монотипические виды от политипических, как это сделал Б. Ренш, вводя термины «Art» (вид) и «Formenkreis» (круг форм), так как «вид» — более широкий термин, охватывающий многие различные формы природных групп. Н. В. Тимофеев-Ресовский в публикации 1937 г. использовал термин «Formenkreis», но в позднейших сводках подчеркивал ошибочность представления о существовании двух принципиально различных категорий — политипных кругов рас и монотипных видов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

В целом работы немецких орнитологов сыграли важную роль в становлении политипической и биологической концепций вида. Э. Майр не раз подчеркивал, что его представления о виде, изложенные в книге «Систематика и происхождение видов», базировались прежде всего на ранних публикациях Э. Штреземана (Maug, 1999, p. 23). Исследования Штреземаном полиморфных видов птиц позволили впервые установить связь орнитологии с генетикой (Stresemann, 1925; 1926). Признавая мелкие наследственные изменения основой видообразования, он считал себя ортодоксальным дарвинистом, но как и другие немецкие систематики, приступившие к изучению эволюции на уровне вида, полагал, что не только мутационный процесс и отбор, но и наследование приобретенных признаков и ортогенез могли совместно обеспечить возникновение и стабилизацию вида.

10.8. Географическая изменчивость и отбор

Изучение климатических, или зоогеографических «правил» началось еще в начале XIX в. Первыми были установлены правила К. Глогера, К. Бергмана и Дж. Аллена, характеризующие географическую изменчивость вида или различия близких видов: животные, обитающие в теплом и влажном климате, окрашены ярче, чем те,

которые живут в сухом и холодном климате (правило Глогера); животные, обитающие в холодном климате, крупнее своих ближайших родственников, обитающих в теплом климате (правило Бергмана); животные, обитающие в сухом и жарком климате, имеют большую относительную длину выступающих частей тела — хвоста, ушей и конечностей (правило Аллена) (Лукин, 1940). В 1920–1930 гг. Б. Ренш обобщил сведения о подобных закономерностях и установил несколько десятков новых, которые с тех пор часто называют «правилами Ренша»: у птиц, живущих в холодном климате, крылья относительно длиннее, чем у рас теплого климата; у млекопитающих расы холодного климата имеют более густой подшерсток и более короткие остевые волосы; в холодном климате среднее число детенышей в помете больше, чем в теплом, и т. п.

Вскоре у многих из этих правил стало выявляться громадное число исключений, у других непонятен их адаптационный смысл, а причины их формирования неясны до сих пор. В Германии 1920-х гг. их наличие считали убедительным доказательством прямого воздействия среды на эволюционные изменения и демонстрировали не раз как мельчайшие различия между расами, которые точно соответствовали различиям климата в областях их обитания. Б. Ренш первоначально также трактовал эти правила как доказательство в пользу механоламаркизма (Rensch, 1929; 1933), но постепенно становился более осторожным в выводах, хотя и продолжал относиться скептически к идее о ведущей роли отбора в формировании закономерной географической изменчивости. Он писал: «Часть климатических правил следует, вероятно, объяснять ненаправленными единичными мутациями и соответствующим отбором, но в других случаях такое объяснение встречает трудности» (Rensch, 1936, S. 317). Среди них Ренш называл отсутствие географической изменчивости размеров у некоторых птиц или случаи появления признаков, у которых неясна адаптивная природа. Но два года спустя он уже уверенно отстаивал идею естественного отбора (Ренш, 1938), не поясняя причины своего перехода от механоламаркизма к дарвинизму.

При обсуждении основы некоторых «правил» происходила подмена эволюционной проблемы роли различных факторов эволюции проблемой физиологического механизма изменчивости. Сначала вопрос ставился следующим образом: одни птицы крупнее потому, что им благоприятствует естественный отбор, или потому, что таково прямое воздействие климата на их рост? А в конце 1930-х гг. уже иначе: одни птицы крупнее потому, что у них больше размеры клеток, или дело в большем количестве клеток? Обе проблемы можно назвать обсуждением механизма возникновения правил. В итоге вопрос о «ламаркизме» и правиле Бергмана был постепенно снят.

В конце 1930-х гг. среди немецких зоологов завязалась дискуссия о причинах возникновения правил, в первую очередь «правила Бергмана». Б. Ренш отстаивал идею естественного отбора. В. Рейниг предложил иное объяснение: «правила» возникли в результате так называемой «элиминации» — падения разнообразия в ходе расселения (Reinig, 1938; 1939a; b). В дискуссии принял участие Н. В. Тимофеев-Ресовский, который посчитал предложенные гипотезы недостаточно обоснованными и поставил задачу проверить их путем исследования форм, значительно расширивших ареал в историческое время. Тимофеев-Ресовский сам выполнил подобное исследование, обобщив данные о расселении и изменчивости птицы дубровника

Emberiza aureola, но не смог подтвердить ни «климатические правила», ни «правило элиминации» (Timofeeff-Ressovsky, 1940b). В те годы уже шла Вторая мировая война: дискуссия закончилась и утвердилась селекционистская интерпретация Ренша.

Для понимания происхождения географической дифференциации видов особое значение имели исследования немецких генетиков Э. Баура и Р. Б. Гольдшмидта. Они провели комплексный генетический анализ для решения вопроса о роли отбора и внешней среды в возникновении географической изменчивости. Объектом исследования Э. Бауру служил львиный зев *Antirrhinum majus*, а Гольдшмидту — тутовый шелкопряд *Lymantria dispar*.

Выше уже отмечалось, что Э. Баур создал первый журнал по генетике и первый генетический институт в Германии. Его генетические исследования начались вскоре после вторичного открытия законов Менделя и способствовали проверке и дальнейшему применению этих законов. Неизменным объектом его работ был львиный зев (*Antirrhinum majus*). Систематически, на протяжении почти трех десятков лет, он изучал генетику этого растения и постепенно публиковал результаты исследований в неоднократно переиздававшемся учебнике по генетике, где различные генетические явления иллюстрировались автором примерами по генетике львиного зева (Baур, 1919). Кроме изучения культурных форм *Antirrhinum* Баур с 1904 г. начал обширные исследования дикорастущих форм этого рода, который состоит из трех секций, столь резко отграниченных друг от друга, что, по мнению Баура, они могли быть самостоятельными родами. Исследованию подверглись представители первой секции, обитающие в средиземноморской области. Были исследованы растения из 47 различных мест и установлено 49 различных форм. Так как эти формы между собой легко скрещивались и были связаны взаимными переходами, хотя обладали особыми ареалами, то их можно было считать географическими расами одного вида. Сам Баур условно называет часть из них видами. Помимо изучения растений на месте и составления гербария, автор интенсивно скрещивал их, по крайней мере, до поколения F₂, в котором изучалось от 1000 до 2000 индивидов. Результаты этих кропотливых работ в предварительной форме Баур изложил в интереснейшей статье «Отграничение видов и видообразование в роде *Antirrhinum*, секции *Antirrhinum astratum*» (Baур, 1932).

Смерть помешала ему окончательно оформить результаты исследования, но экспериментальные исследования показали, что особенности каждой формы *Antirrhinum astratum* также наследственно закреплены. Было также выяснено, какими генами одна форма отличается от другой. Оказалось, что гены, часто встречающиеся у садовых форм, не играют никакой роли в формообразовании дикорастущих растений. Баур считал, что в отличие от культурных форм, возникавших в результате резких отклонений и их сохранения, в природе формообразование идет путем медленного накопления мелких полезных мутаций. Роль естественного отбора в возникновении новых рас показана Бауром чрезвычайно убедительно. Об этом он еще раньше писал в большой работе «Исследования о сущности происхождения и наследовании расовых отличий у *Antirrhinum majus*», убеждая, что для объяснения образования новых рас и видов «мы должны возвратиться обратно к чистой дарвиновой теории отбора» (Baур, 1924, S. 147).

На этот раз роль естественного отбора Э. Баур (Baур, 1932) иллюстрировал многими фактами: генотипическое разнообразие, скрывающееся под однообразным

фенотипическим покровом; неуклонное элиминирование генов, приспособленных к другим условиям соседних форм и попадающих в данную популяцию в результате заноса пыльцы насекомыми; малое количество генетических комбинаций, осуществляемых в природе, по сравнению с возможным их числом и т. д. Столь же убедительно Баур показал важную роль изоляции в формировании новых рас *Antirrhinum majus*, ареал которых приурочен к изолированным областям в горных местностях. Большой интерес представляли также мысли Баура о связи между величиной и разнообразием условий ареала обитания и разнообразием живущей там расы, а также о встречаемости в разных по своим условиям частях ареала одинаковых растений.

Исследование географической изменчивости тутового шелкопряда и ее роли для решения проблемы расообразования Р. Б. Гольдшмидт также вел около 20 лет и общую сводку результатов своих исследований опубликовал в последний год пребывания в Германии (Goldschmidt, 1934). Объясняя мотивы, побудившие его заняться проблемой географической изменчивости, Гольдшмидт писал, что «филогенетические оргии» дискредитировали проблему эволюции. В связи с развитием экспериментальной биологии у него созрело убеждение, что только опытным путем можно углубить наши знания об эволюции. Особое внимание, по его мнению, нужно было обратить на генетическое исследование первых этапов видообразования, каковыми являются географические расы. Задачи своих исследований Гольдшмидт формулировал следующим образом: 1) генетический анализ по возможности всех расовых отличий; 2) установление географических закономерностей в изменении признаков; 3) выяснение вопроса, возникла ли раса в результате естественного отбора или является продуктом прямого действия внешней среды; 4) выяснение вопроса о том, является ли раса началом вида.

Непарный шелкопряд был избран Р. Б. Гольдшмидтом в качестве объекта этих исследований потому, что был распространен во всей Палеарктике и, таким образом, обитал в разных климатических зонах умеренной области. Для осуществления своих замыслов автор совершил три далеких путешествия. Особенно подробно были изучены расы непарного шелкопряда Дальнего Востока. Гольдшмидт в течение многих лет производил генетические эксперименты в одинаковых условиях с представителями различных рас. Они позволили точно установить, из каких рас состоит вид *Lymantria dispar*, каковы границы их распространения, в каких признаках они отличаются друг от друга; как изучать переходы между ним и распадение их на подгруппы и т. д.

Р. Б. Гольдшмидт выявил, что расовые признаки непарного шелкопряда генотипически закреплены и демонстрируют все формы менделевской наследственности, за исключением, может быть, моногибридной. Большое внимание было уделено также корреляции признаков рас. Гольдшмидт раскрыл адаптивность многих расовых признаков. Наиболее яркие примеры приспособления особенностей рас к условиям среды дает изучение географических изменений сроков личиночного развития. В то же время расовые признаки, не имеющие приспособительного значения, очевидно, были коррелированы с приспособительными. По мнению автора, все данные его исследований однозначно говорили в пользу происхождения рас путем естественного отбора полезных наследственных изменений. Правда, он считал, что хотя виды распадаются на расы, сами они из рас возникнуть не могли, а появлялись в результате резких мутаций.

Гольдшмидт установил важные географические закономерности в изменении различных признаков непарного шелкопряда: интенсивности проявления пола, продолжительности личиночного развития, скорости дифференцировки гонад, числа линек гусениц, продолжительности диапаузы, роста и величины личинок и величины сперматоцитов, величины хромосом, окраски и рисунка личинок, окраски и рисунка крыльев и т. д. Он представил убедительные доказательства существования географических рядов у беспозвоночных и показал, что любой признак может подвергаться правильным географическим изменениям.

Хотя исследования Э. Баура и Р. Б. Гольдшмидта во многом были сходными, но существовали между ними и различия. Баур дал чрезвычайно интересные сведения о генетическом составе популяций и сильно приблизился к пониманию того, как в результате отбора организмов, обладающих соответствующими наследственными изменениями, формируется раса. В исследованиях же Гольдшмидта этот вопрос был слабо разработан, что было обусловлено его сальтационистской установкой. Зато в его работах даны яркие доказательства приспособительного значения расовых признаков, а главное, установлены наследственные отличия географических закономерностей в изменении признаков. Конечно, при сравнении работ обоих генетиков нельзя упускать из виду и большое различие между объектами их исследований. Баур и Гольдшмидт освещали разные стороны проблемы географических рас, но самое главное заключается в том, что они оба признавали ведущую роль естественного отбора в их образовании. Это было важно для выработки представлений о микроэволюции.

Выше уже говорилось, что на протяжении 1930-х гг. Н. В. Тимофеев-Ресовский с сотрудниками вел комплексные исследования географической изменчивости божьих коровок, в том числе и у растительноядной бахчевой коровки *Epilachna chrysomelina* F. (Timofeeff-Ressovsky, 1932b), чрезвычайно интересной по своему распространению, географической изменчивости и взаимоотношениям с другими близкими видами, а также весьма удобной в качестве объекта для экспериментальных лабораторных исследований. В отличие от большинства других представителей того же рода *E. chrysomelina* не питается тлями. Группа форм, относимых к этому виду, занимает обширный ареал, включающий всё Средиземноморье, Переднюю и Среднюю Азию на восток до Западной Индии, Аравию и всю Африку (за исключением бесплодных пустынь и острова Мадагаскар). На основании большого материала у *E. chrysomelina* было установлено пять хороших подвидов. Кроме того, удалось наблюдать два различных пути образования новых подвидов: путем гибридизации в зоне контакта и смешивания двух уже существующих подвидов, и путем территориального распространения определенного признака среди соседних популяций. Экспериментально было установлено, что все изученные формы рода *Epilachna* по признаку нескрещиваемости следует разделить на два хороших вида: *E. chrisome Una* F. (подвиды *chrysomelina* F., *orientalis* Zimm., *limbicollis* Sic.) и *E. capensis* Thunbg. (подвиды *capensis* Thunbg. и *reticulata* Ol.). Материалы по изучению их географической изменчивости дали Тимофееву-Ресовскому основу для рассуждений о возможных способах видообразования. Классическим в свое время считалось аллопатрическое (географическое) видообразование; в случае эпилахн особую роль играет симпатрическое (собственно генетическое) видообразование.

Во вводной статье к «Новой систематике» Дж. Хаксли высоко оценил работы немецких зоологов по географической изменчивости и особенно статью Н. В. Тимофеева-Ресовского о божьих коровках, в которой благодаря тщательному генетическому анализу было показано, что географические различия в окраске эпиплахн обусловлены большим количеством мелких мутаций и их рекомбинаций, которые благодаря отбору и определяют доминирование той или иной окраски в определенном ареале (Huxley, 1940, p. 30). Два года спустя в монографии «Эволюция. Новый синтез» Дж. Хаксли вновь говорил о теоретической возможности видообразования при отсутствии резких географических барьеров или резких смен местообитаний, когда частичная прерывистость ареала обязана природе генных комплексов. При этом он подчеркнул, что это заключение экспериментально подтверждено только работой Н. В. Тимофеева-Ресовского, показавшего в 1932 г., что видимые различия географических форм божьих коровок зависят от нескольких менделирующих генов и что те комбинации, которые реализуются в широко простирающихся географических группах, почти неизменно оказываются более жизнеспособными и более устойчивыми, чем рекомбинации, не найденные в природе, которые Тимофеев-Ресовский получал при скрещивании в лаборатории (Huxley, 1942, p. 200).

Широкомасштабное многолетнее исследование божьих коровок было прервано войной и более не возобновилось. Их обобщающие результаты были опубликованы только в середине 1960-х гг. (Тимофеев-Ресовский и др., 1965). Однако изучение географической изменчивости эпиплахны было исключительно важно для формирования Тимофеевым-Ресовским представлений о виде и видообразовании и его теории микроэволюции в целом, которые он опубликовал в конце 1930-х гг., став одним из главных создателей СТЭ.

10.9. Морфофизиологические закономерности эволюции

Изучение закономерностей макроэволюции зависит от прогресса многих смежных дисциплин (палеонтологии, систематики, биологии развития, биомеханики, генетики). Тем не менее эти знания, как правило, не использовались в рассматриваемый период при крупных эволюционных обобщениях. Во многом это было связано с разочарованием филогенетическими исследованиями Э. Геккеля. Немалую роль играло то обстоятельство, что после К. Гегенбауэра сравнительной анатомии позвоночных всё больше стали уделять внимание ученые, занимающиеся анатомией человека, в то время как зоологи занимались беспозвоночными. В результате анатомы, которые интересовались биологией, не следили за развитием зоологических и генетических исследований, в особенности за гегенбауровским пониманием морфологии, а зоологи не интересовались морфологией позвоночных (Hoffeld, Junker, 1999, S. 230). В 1930-х гг. стали создаваться предпосылки для преодоления кризиса и начала исследований филогенетических закономерностей эволюции, но незнание генетики и отсутствие ясных представлений о механизмах эволюции обусловило принципиальные разногласия среди немецких ученых вплоть до начала 1960-х гг. Еще не была преодолена система мышления идеалистической морфологии (см., например: Naef, 1919) и не осознаны новые задачи в области изучения макроэволюции.

Разногласия между классическими «современными» генетиками, мутационистами, селекционистами и систематиками в Германии полностью сохранились в этот период, а морфология, эмбриология и палеонтология еще не стали базой для создания и упрочения СТЭ. Вот почему в изданном Г. Геберером сборнике «Эволюция организмов» (*Die Evolution...* 1943), который считается теоретическим рубежом эволюционного синтеза в немецкоязычном пространстве, полностью отсутствовали равнозначные научные статьи по морфологии и сравнительной анатомии. В последующих выпусках сборников Геберера также не наблюдается прямое участие морфологов в дискуссиях по актуальным вопросам эволюционных исследований (1958–1974). Тем не менее весьма продуктивные попытки в этом направлении были сделаны А. Н. Северцовым и В. Францем, которые почти одновременно пришли к сходным выводам, оказав влияние на развитие исследований данной проблемы в немецкоязычном пространстве.

Книга А. Н. Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (Sewertzoff, 1931) впервые была опубликована на немецком языке в популярном издательстве естественнонаучной литературы Густава Фишера, и только спустя восемь лет, уже после смерти автора, появился ее русский перевод (Северцов, 1939). Сам Северцов писал, что главная задача книги — вскрыть морфологические закономерности филогенеза (Sewertzoff, 1931, S. VII, IX) преимущественно на основе сравнительной анатомии позвоночных, а также морфологического, палеонтологического и эмбриологического материала.

В первой части книги, опубликованной в Германии, приводились результаты сравнительно-анатомических исследований низших позвоночных, ставшие основой для эволюционных обобщений во второй части, посвященной закономерностям филогенеза. Важно, что в них А. Н. Северцов видел «необходимые предпосылки причинного исследования филогенеза» (*Ibid*, S. X), которые могут внести определенный порядок «в наши представления о ходе эволюции». Выше уже было сказано о выделенных Северцовым направлениях эволюции (ароморфоз, идиоадаптация, ценогенез, регресс) и его теории филэмбриогенеза. Здесь важно подчеркнуть, что в новой книге уже ставился вопрос о причинах эволюции, которая трактовалась как эктогенетический адаптационный процесс, но отнюдь не в ламаркистском смысле. Вместе с тем подразделение Северцовым органов на экто- и эндосоматические оставляло много неясного в трактовке механизмов эволюции, что явно препятствовало его интеграции в эволюционную морфологию Германии. Этому, несомненно, мешала и начавшаяся ариизация немецкой биологии. Лишь с 1950-х гг. стала формироваться эволюционная морфология как междисциплинарное направление (Starck, 1977; 1980). Тем не менее эту книгу Северцова принято рассматривать как важный этап на пути к эволюционному синтезу не только в Советском Союзе, но и в Германии (Adams, 1980a; Хоссфельд, 2000; Levit et al., 2004).

Влияние же трудов В. Франца (Franz, 1927; 1935) осталось маргинальным, хотя он был видной фигурой в немецком научном сообществе, будучи с 1919 г. риттеровским профессором по филогении в Йенском университете, а с 1924 г. там же — экстраординарным, затем с 1936 г. одинарным профессором по филогенетической зоологии, учению о наследственности и истории зоологии. В 1935–1945 гг. он возглавлял Дом Геккеля и имел десятки учеников. Однако его идеи не только не вышли за пределы немецкоязычного пространства, но даже там были забыты после

крушения Третьего рейха, когда Франца отправили в отставку из-за высокой политической активности в этот период. Между тем, будучи по образованию гистологом, физиологом и морфологом, Франц смог внести важный междисциплинарный вклад в основание и дальнейшее развитие эволюционной биологии первой трети нашего столетия. Первоначально он критически относился к признанию прогресса в природе, но вскоре попытался наполнить понятие «совершенствование» (*Vervollkommnung*) естественнонаучным содержанием (Franz, 1907; 1911). При этом он исходил из морфологических формулировок И. В. фон Гёте и Э. Геккеля.

Между 1920 и 1935 гг. появились две обобщающие статьи и три монографии В. Франца в том же издательстве Г. Фишера, где увидела свет книга А. Н. Северцова. Эти работы были очень важны для понимания связи морфологии и эволюции. Уже из их названий ясны его устремления. Статья «Пробиология и ступени организации» с подзаголовком «Гипотеза и ее применение к морфологии» была опубликована в 1920 г. в «Трудах по теоретической биологии», издаваемых под редакцией Ю. К. Э. Шакселя (Franz, 1920a). В том же году издательство Фишера опубликовало книгу Франца «Усовершенствование в живой природе. Изучение законов природы» (Franz, 1920b). Через четыре года увидел свет фундаментальный труд Франца «История организмов» объемом почти в тысячу страниц с 683 иллюстрациями (Franz, 1924). Через три года последовала большая статья «Онтогенез и филогенез» с подзаголовком «Так называемый биогенетический закон и биометаболические модусы» (Franz, 1927) в «Трудах по теории органического развития», опубликованных Г. Шпеманом с соавторами. И наконец, в середине 1930-х гг. была опубликована небольшая по объему книга Франца «Биологический прогресс» с подзаголовком «Теория исторического совершенствования организмов» (Franz, 1935). В ней наиболее полно и исчерпывающе была изложена его концепция биотехнического прогресса.

До начала 1920-х гг. В. Франц, следуя Э. Геккелю, сформировал учение об усовершенствовании и прогрессивной эволюции, ввел законы о преимуществе дифференцирования и централизации в эволюции, а также проанализировал биометаболические модусы эмбриогенеза. Фактически он разрабатывал те же проблемы, которыми занимался А. Н. Северцов. Свой собственный вклад в развитие эволюционной теории Франц связывал с введением представления о повышении преимущества, которое характеризовал как совершенствование или развитие к более высокой ступени. Он писал: «На более высокую ступень развития, по сравнению с другими, в одном и том же жизненном пространстве мог подняться тип организма (например, моллюски в сравнении с брахиоподами), который имел преимущество перед другими, т. е. который быстрее, чем другие, или за их счет размножался, что, впрочем, как правило, можно наблюдать только на протяжении длительных исторических периодов» (Franz, 1943, S. 220).

Наряду с понятием совершенствования Франц уделял особое внимание вопросу взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом (Franze, 1927). Полемизируя с точкой зрения К. Э. фон Бэра, Ф. Мюллера и др., Франц пытался, как и Северцов, введением представления о биометаболических модусах эмбриогенеза (продолгация, аббревиация, девиация) объяснить с точки зрения генетики и физиологии развития содержание основного биогенетического закона и дополнить его современными данными. Применение таких биометаболических модусов представлялось

ему лишь вспомогательным средством, которое должно было не ставить под сомнение сам биогенетический закон, а точнее его сформулировать. Так, под пролонгацией (Prolongation) он понимал выход за пределы или удлинение онтогенеза прежней взрослой стадии; под аббревиацией (Abbreviation) — укорочение онтогенеза по отношению к прежней взрослой стадии в случаях эпистаза и неотении. В случае девиации (Deviation) онтогенетическое развитие отклоняется от онтогенеза основного вида. Например, эмбриональная хорда человека похожа не на хорду у Branchiostoma, а на хорду в эмбриональном состоянии (Franz, 1927).

Выйдя за пределы геккелевских морфологических представлений, В. Франц хотел связать каузальные и функциональные отношения. Доказывая, что аккомодация глаза в историческом ряду позвоночных осуществляется с увеличивающимся полезным эффектом, он смог продемонстрировать причинную зависимость между организацией и прогрессивным развитием (Franz, 1934a). Наиболее полно эти идеи были изложены в его небольшой книге «Биологический прогресс», которая состояла из семи компактных глав и представляла собой обобщение более ранних работ Франца по теме. После обсуждения понятий «централизация», «дифференциация» и «степень превосходства» (Uberlegenheitsgrad) Франц с помощью примеров обосновал энергетическую теорию совершенствования организмов (Franz, 1935).

Его концепция биотехнического прогресса открыла новые перспективы в изучении этой крайне дискуссионной проблемы макроэволюции. Как справедливо отмечала Т. И. Капралова, оригинальность предложенного В. Францем подхода заключалась в положении о том, что основное значение в усовершенствовании как биологических, так и технических систем принадлежит энергетическим показателям их функционирования (Капралова, 1972, с. 187). По энергопотреблению (Ertrag) и производительности функций (Leistung), согласно Францу, мы можем судить о КПД биологических систем и о степени их элевации (Elevationsgrad), которые в совокупности отражают степень их целесообразности, превосходства, обеспеченности и совершенства. Соответственно, элевация тем выше, чем интенсивнее жизнедеятельность организма при высокой его экономичности и эффективности. В качестве доказательства этого он представлял строение и функционирование глаза у человека.

Франц перенес некоторые биологические выводы на «принцип фюрерства (Führenprinzip)» Третьего рейха (Franz, 1935, S. 76–79). Концепцию биотехнического прогресса он пытался внедрить в расовую антропологию, объясняя ею подъем расы (Rassenaufstieg) (Franz, 1936; 1937a). В ежемесячном журнале «Раса» (Rasse), издаваемом нордическим движением, он опубликовал серию статей, в которых уверял, что евреи соответствуют низшей стадии развития человечества, что мир завоевали индогерманцы, а не монголы, и что смешение различных рас противоречит законам биологической эволюции (Franz, 1937b).

Это, видимо, в немалой степени предопределило судьбу его идей после 1945 г. Несмотря на все реальные заслуги Франца в области теоретической биологии он уже в сентябре 1945 г. был уволен с государственной службы. Традиционная попытка представить себя жертвой нацизма закончилась безрезультатно. И причиной этого было не только его активное участие в наиболее одиозных политических и военизированных организациях национал-социализма. Наряду с сугубо

научными трудами в области зоологии Франц был известен публикациями, основное содержание которых составляли его национал-социалистические убеждения и антисемитизм. И в их основе лежали его политические и идеологические пристрастия. Как директор Дома Эрнста Геккеля Франц всячески способствовал объединению своих эволюционно-антропологических идей с идеологией нацизма и вместе с тем идентифицировать себя как преемника Э. Геккеля в области эволюционной теории и разработчика его главных идей (Franz, 1934b). Он руководил постоянным коллоквиумом «Биология в Третьем рейхе», выступал с лекциями «Жизнь Э. Геккеля в современном свете» и «История эволюционного учения в биографии его создателей и сторонников», в которых пытался защитить Э. Геккеля и других биологов-эволюционистов от нападок некоторых идеологов Третьего рейха. Так, он должен был реагировать на различные отклики внутри НСДАП на книгу Г. Брюхера, посвященную генеалогии Э. Геккеля (Brücher, 1934). В частности многие были не согласны с трактовкой внешнего облика Геккеля как типичного арийца и пророка национал-социализма.

В то же время в отличие от своего предшественника Л. Плате В. Франц не был забыт. По мере того как уходили в прошлое воспоминания о нацизме, всё больше немецких и российских ученых обращались к его научному наследию (Капралова, 1972; Hofffeld, 1993; Хоссфельд, 2000). Из наиболее известных биологов — это ботаники К. М. Завадский и К. Мэгдефрау, зоолог Д. Штарк и др.

Таким образом, в немецкоязычном пространстве первой половины 1930-х гг. широко обсуждались эволюционно-морфологические труды А. Н. Северцова и В. Франца, которые надо рассматривать как важные предпосылки для СТЭ.

10.10. Недарвиновские концепции макроэволюции

Усиление неокатастрофизма, подкрепляемого данными экспериментальной генетики, привело к появлению гипотез о существовании трех- и четырехфазных циклов в истории всего органического мира и отдельных филогенетических ветвей (Э. Даккэ, Р. Ведекинд, О. Г. Шиндевольф, К. Т. Бойрлен). Если со времен Т. Гексли было распространено мнение о том, что палеонтология ничего не может дать для понимания причин эволюции, то в 1920-х гг. многие немецкие палеонтологи были убеждены, что именно им, изучавшим реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит решающая роль в объяснении ее причин и закономерностей. Как правило, все они базировались на идеалистической морфологии и рассматривали высшие таксоны как реальные, целостные системы, соответствующие архетипам.

В те десятилетия в немецкоязычном пространстве работали блестящие палеонтологи (Э. Кокен, О. М. И. Йекель, К. А. фон Циттель, Р. Ведекинд, О. Абель, Л. Плате, К. Т. Бойрлен, Э. Даккэ, Г. Штейман, Э. Хенниг, Ф. фон Хюне и др.), и все они были убеждены, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей картины эволюции органического мира, являются ее факторами и причинами. Они были недовольны, что генетики всё еще не нашли доказательств существования ламаркистских механизмов эволюции, и считали искусственным разделение фенотипа и генотипа. Себя они воспринимали как историков живой природы, которые могут судить о прошлом только на основе

сохранившихся документов, а следовательно, для личностной интерпретации сохранившихся фоссилий нет альтернативы. Им казалось, что они могут отказаться от основного тезиса актуализма — настоящее есть ключ к познанию прошлого, доказывая, что настоящее мы можем понять на основе знания прошлого. Методологией их работ служило предложенное Ю. А. Филипченко в конце 1920-х гг. разделение эволюции на два уровня — макро- и микроэволюцию.

В конечном счете это открывало возможности для выдвижения различных гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, в принципе недоступных экспериментальной проверке. Постоянно происходило смешение пройденного, уже завершившегося этапа эволюции с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ сохранившихся документов органической эволюции воспринимался субъективно как фундаментальное каузальное изучение. Прошлое использовали для объяснения настоящего. Отсюда стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции, например закона инерции (Abel, 1922), запрограммированности срока существования каждого таксона (Beurlen, 1933a) и др. Широкую популярность получили разнообразные филогеронтологические рассуждения, звучавшие еще у Э. Геккеля, о том, что любой таксон в ходе своего филогенеза проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид. Расцвету различного рода гипотез о циклическом характере эволюции способствовало и распространение в немецкой историософии идеи о существовании строгих стадий в истории цивилизаций (Ф. В. Ницше, О. Шпенглер и др.). Свои аргументы неокатастрофисты черпали, как уже отмечалось, у одного из лидеров немецкой геологии Г. Штилле, развивавшего идеи эволюционно-революционного характера тектонического развития Земли, которые встречали поддержку у сторонников концепции тектоники литосферных плит и пульсационной гипотезы глобального тектогенеза.

Эти идеи оказывали влияние и на палеонтологов. В Германии, в отличие от СССР, широкое распространение получили концепции пульсирующего действия законов эволюции, обуславливающих преобразование организмов в определенном направлении (Колчинский, 2002). Исторический процесс рассматривался здесь как чередование периодов бурного образования, «перечеканок» форм с периодами относительного покоя, во время которых изменчивость, как правило, не выходила за рамки вида. Внутривидовая изменчивость, ведущая к образованию новых групп внутри вида, и возникновение принципиально новых адаптаций и типов строения рассматривались как совершенно различные, не связанные между собой процессы. Они отличались и по характеру детерминации, и по темпам преобразования. Периоды относительного покоя, естественно, характеризовались низкими темпами преобразования. Действие законов, контролирующих их, осуществлялось медленно и постепенно. Законы же «перечеканок» организмов определяли высокие скорости эволюции. Причем по существу законы этих разных фаз в развитии филогенетических групп не были связаны друг с другом. Каждый из этих периодов следовал специфическим законам, которые внезапно начинали и столь же внезапно прекращали действовать. Таким образом, даже не возникал вопрос о преемственности между чередующимися факторами и законами эволюции, отличающимися друг от друга характером и интенсивностью действия.

Эти представления подпитывали резкое усиление телеологических и сальтационистских воззрений в палеонтологии, где, несмотря на все успехи в изучении филогенетических отношений, среди ископаемых не представлялось возможным проследить переходы от одной группы к другой. Теоретически реконструированную промежуточную форму обычно не могли отыскать в палеонтологической летописи. Среди палеонтологов всё прочнее укоренялось убеждение, что невозможно восстановить ход эволюции, ее движущие силы и закономерности, «если руководствоваться данными фактами и не обманывать себя более или менее гениальными, но бесплодными соображениями, выходящими за рамки этого знания» (Даккэ, 1915, с. 44). Особенно проблематичным оставалось происхождение крупных таксонов, так как, начиная с кембрийских отложений были представлены практически все типы животных, за исключением позвоночных.

Философские и естественнонаучные традиции, сформированные в кайзеровской Германии, продолжали действовать и в Веймарской республике. Более того, появились новые факторы, предопределявшие особенности эволюционной мысли в Старом и Новом Свете. Если в Северной Америке палеонтологией занимались обычно зоологи и ботаники, то в Европе и прежде всего в Австрии и Германии палеонтологические исследования оказались в полной зависимости от геологии, цель которой — поиск руководящих форм для стратиграфии — явно была далека от задач максимально точного восстановления филогении. Сами ископаемые хранили не в ботанических и зоологических, а в геологических музеях. Естественно, в первую очередь обсуждались геологические (возраст, характер, толщина и распространенность осадочного слоя) или палеонтологические (место находки, способ захоронения, тафономические факторы, существование в рамках отдельной фации, фаунистические и флористические корреляции с другими находками, определение возраста) проблемы. Для биолога же требовалось по возможности провести сравнительно-анатомические исследования, постараться узнать особенности питания, размножения, роста, движения, адаптационной значимости признаков и т. д. Немецкие палеонтологи, будучи более геологами, чем биологами, не очень заботились о выяснении экологических условий появления новых групп. Зачастую сам факт прерыва в отложениях рассматривали как окончательное доказательство внезапного появления новых форм. Из неонтологической биологии привлекали преимущественно данные экспериментальной эмбриологии и тератологии.

В книге «Филогенезы и проблемы их точного изучения» эмбриолог Б. Дюркен и палеонтолог Г. Салфелд из Гёттингена уверяли, что независимо друг от друга пришли к сходным выводам о необходимости изучать макромутации как главный механизм эволюции (Dürken, Salfeld, 1921). Они разграничивали крупные мутации В. Ваагена, предложив назвать их «цепными мутациями», в отличие от обычных мутаций Г. де Фриза, и уверяли, что многие признаки, появлявшиеся у предков на ранних стадиях онтогенеза, как бы предваряют таксономические признаки их потомков. По их мнению, это связано с тем, что наряду с ядерной наследственностью существует цитоплазматическая. В случае изменения взаимодействий между ними фенотипический эффект может быть очень большим при практически том же генотипе, т. е., говоря современным языком, речь идет как будто о соотношении структурных и регуляторных генов. В итоге эволюцию можно трактовать как фактически постепенный и закономерный процесс, при котором появляющиеся в цитоплазме

факторы постепенно переходят в ядро и становятся частью генотипа, ответственной за формирование таксономических признаков. Однако в филогенезе аммонитов это выглядело как резкие изменения. В конечном счете, и Дюркен, и Салфелд трактовали макроэволюцию как ортогенетический процесс, используя генетику для обоснования ламаркистских и телеологических механизмов эволюции.

Идея существования двух типов наследственности и изменчивости — хромосомной, расположенной в ядре и подчиняющейся менделевским законам, и плазмонной, расположенной в цитоплазме, — была очень популярна среди немецких биологов вплоть до конца Второй мировой войны. Фактически она стала основой неоламаркистских концепций макроэволюции. Цитоплазматическую наследственность называли плазмоном, или «основным корнем» (*Grundstock*), и делали ее ответственной за формирование признаков крупных таксонов, закладываемых на ранних этапах эмбриогенеза. Среди ее сторонников были анатомы Г. Штиф и Р. Фрак, ботаник Г. Винклер, палеонтолог и анатом Л. Плате, даже некоторые генетики — Р. фон Ветшттейн и Р. Б. Гольдшмидт (Winkler, 1924; Fick, 1925; Wettstein, 1935; 1939).

Сторонники телеологических концепций эволюции также продолжали разработку идей Р. А. фон Кёлликера, А. Ю. Виганда, В. Г. Ваагена, Э. фон Гартмана о наличии некоего внутреннего закона, действующего импульсивно лишь на определенных этапах филогенеза, добавив к их взглядам представления о трехфазных циклах в истории каждого филогенетического ствола. По существу здесь произошло объединение идей телеологического сальтационизма с филогеронтологическими воззрениями, столь популярными в эволюционной палеонтологии первой трети XX в. (О. Абель, О. Т. Булмэн, А. У. Грабау и др.).

В пользу сальтационистского понимания эволюции, по мнению Э. Даккэ (1915), свидетельствует обилие пропусков в палеонтологической летописи, удивительная редкость промежуточных форм, наличие хиатусов между современными таксонами и большая вероятность того, что формы, называемые переходными, вроде археоптерикса, в действительности являются боковыми ветвями. Для него неубедительны были доводы градуализма о том, что переходные формы не сохранились из-за малочисленности, быстрой смены поколений, ограниченного ареала распространения, неблагоприятных условий существования. Все формы, выдаваемые за переходные, уже высокоспециализированы. В связи с этим Даккэ повторял крылатое выражение Э. Кокена, что ни моря, ни земли прошлого не были населены схематичными организмами, якобы несущими в себе все признаки своих будущих потомков. Эти доводы склоняли Кокена к заключению, что «типы действительно новые всегда специализированы и должны возникнуть внезапно» (Koken, 1902, S. 52).

Однако в начале 1920-х гг. Э. Даккэ еще воздерживался говорить о причинах эволюции (Dacqué, 1921). Для него оставалось неясным, были ли они механическими, виталистическими или психофизическими. Ответ он нашел только в середине 1930-х гг., когда в Германии уже установился национал-социалистический режим. В те годы Даккэ стал одним из соавторов обновленной идеалистической морфологии и принял гипотезу трехфазных циклов в развитии любой филогенетической линии (Dacqué, 1935).

Немецкий палеонтолог Р. Ведекинд (Wedekind, 1920) был убежден, что эволюция протекает крайне неравномерно и непрямолинейно. После возникновения таксон стабилизируется, прекращается эволюция и отдельных органов, и организ-

ма в целом. Столь ярко выраженная неравномерность эволюции обуславливает два крупных периода в каждом филогенетическом стволе: периода «стабилизации» (Invirenzperiode) и периода «превращения» (Virenzperiode), или периода «расцвета» (Blutepiode). По мнению Ведекинда, в течение громадных промежутков времени формы остаются практически неизменными. Все преобразования происходят только на стадии превращения, которая, в свою очередь, распадается на три фазы. Каждая из этих фаз отличается специфическими факторами и скоростями эволюции.

Переход от периода стабилизации к периоду превращения происходит на фазе «лабильного развития». Резко возрастает флуктуирующая изменчивость ранее стабильных форм. Появляется множество новых форм, связанных между собой цепью непрерывных переходов и дивергирующих веерообразно. На следующей фазе «скачкообразного развития» главным фактором становятся крупные мутации, вызывающие внезапные наследственно закрепленные перекечки исходной формы. Темп эволюции резко возрастает. Ранее тесно связанные «пучки» форм неожиданно резко раскалываются и обнаруживаются сильно обособленные филогенетические группы. Наконец, на фазе «ограничения стволов» происходит реализация потенций. Главным законом эволюции становится ортогенез. Происходит постепенное затухание эволюционных преобразований, которые могут идти как в прогрессивном, так и регрессивном направлении. Эволюционная судьба отдельных ветвей различна: представители одних ветвей вымирают, другие же сохраняются в относительно неизменном виде — персистируют. Вымиранием или персистированием завершается весь период «превращения». Свои теоретические построения Ведекинд иллюстрировал графическим изображением смен различных периодов в филогенезе палеозойских беспозвоночных. Многие из этих графиков в измененной форме использовали в своих трудах сторонники циклического неокатастрофизма. Весьма символически и тот факт, что в том же номере журнала была статья крупного и оригинального сторонника неокатастрофизма О. Г. Шиндевольфа (Schindewolf, 1920), в которой он высказывал ряд идей, получивших дальнейшее развитие уже в 1930-х гг. Шиндевольф был первым, кто поставил задачи синтезировать данные генетики и палеонтологии с целью познания причин эволюции (Schindewolf, 1920).

В отличие от Р. Ведекинда, К. Т. Бойрлен (Beurlen, 1932; 1933a; b; 1937) не признавал стабилизацию в качестве особого периода, а включал ее как один из моментов во вторую фазу постулируемого им автогенетического цикла. Поклонник немецкой философии жизни, Бойрлен оценивал приход национал-социалистов к власти как время возвращения немецкого народа к своим истокам, означающее духовное возрождение нации. Циклы, двигательной силой которых является «воля к жизни», «стремление к преодолению смерти», он усматривал и в живой природе. В связи с этим он считал необходимым освободиться от градуализма и актуализма, якобы доминирующих в романо- и англоязычных странах (Beurlen, 1935). Чередование периодов расщепления и более медленного развития составляют у Бойрлена автогенетический цикл эволюции.

Начальную фазу каждого цикла — взрывное расщепление (explosiver Aufspaltung) — К. Бойрлен характеризовал как бурное образование новых типов организации (Neomorphose) в результате педоморфоза, неотении и других резких трансформаций онтогенеза. Эта фаза юности и молодости таксона, эволюция которого может идти в самых разных направлениях. Но поскольку результат этого взаимодействия

зависит от природы организма, то он, как правило, не является приспособительным. Вторая фаза — ортогенетическое развитие — представляет собой процесс, детерминируемый главным образом внутренними факторами, заложенными в конституцию организмов на предыдущей фазе. Одновременно начинает действовать и закон необратимости эволюции, запрещающий возврат к уже пройденным состояниям и повторение осуществленных однажды адаптаций. Темп эволюции постепенно снижается, а в конце фазы происходит «застывание» формы. В заключительной фазе, по Бойрлену, вновь возрастает изменчивость, которая часто носит аномальный характер. Все признаки, характерные для вымирающих групп (увеличение размеров, сверхспециализация, гипертрофия отдельных признаков и органов), были следствиями задержки в развитии половой системы. Нарушения половой, а следовательно, и эндокринной системы ведут к патологической изменчивости. Задерживается развитие половых желез, уменьшается плодовитость, снижается рождаемость. В итоге большинство видов обречено на «старческое вырождение», бесплодие и т. д. Это создает реальную возможность вымирания, которое никогда не грозит крупному таксону с широким ареалом. Любые физико-географические катаклизмы (наводнения, похолодания, горообразования) «могли быть второстепенными, ускоряющими или замедляющими факторами». Только благодаря действию «закона преодоления смерти» некоторым группам, загнанным в тупик сверхспециализации и дегенерации, удавалось избежать вымирания и путем омоложения (неоморфозов, по Бойрлену) дать начало новым филогенетическим ветвям, которым суждено пройти прежний цикл. Характерно, что примеры инадаптивной эволюции, установленной В. О. Ковалевским, Бойрлен рассматривал как доказательство формирования множества форм в период взрывного расщепления.

Концепцию К. Т. Бойрлена отличает четко выраженный исторический подход к факторам эволюции. Однако эта плодотворная мысль была погребена под филогеронтологическими рассуждениями о том, что все таксоны являются некими «коллективными большими особями», а их вымирание есть столь же закономерное явление, как и смерть организма. Идеалистические идеи некой «активной целостности», «воли к жизни», «закона преодоления смерти», «примата формы над функцией или функции над формой» и т. д. сводили на нет и весь тот огромный материал, в том числе генетические и эмбриологические данные Р. Б. Гольдшмидта, которые Бойрлен привлекал для обоснования своих взглядов.

Концепции К. Т. Бойрлена и Э. Даккэ были предметом многих дискуссий. Если сторонники сальтационизма и автогенеза в целом оценивали их положительно и во многом следовали за ними в своих построениях (Beringer, 1941), то сторонники теории естественного отбора Б. Ренш и Г. Геберер указывали, что в своих рассуждениях Даккэ и Бойрлен не учитывали многие исключения из постулируемого ими закона чередования трех фаз (Heberer, 1943b; Rensch, 1943a). Во многих случаях быстрое формообразование наступает после длительных периодов медленной эволюции на протяжении многих миллионов лет. Кроме того, во многих линиях эксплозивная фаза наблюдалась многократно. Вымирание же не всегда является следствием сверхспециализации и дегенерации. Напротив, нередко прежние формы вытесняются новыми, более адаптивными группами. Приводили и то соображение, что все таксономические категории от вида до класса являются членами длинной череды поколений, во время которой они претерпевали самые разнообразные изменения,

не всегда обнаруживая четкую последовательность установленных Даккэ фаз. Вместе с тем они признавали реальность подобных фаз во многих группах организмов, а Б. Ренш даже пытался объяснить их с помощью изменения давления отбора.

В концепциях К. Т. Бойрлена, как и других сторонников автогенетического сальтационизма, с наибольшей ясностью сказалась вся неустойчивая социально-культурная обстановка Веймарской республики: крах веры в детерминизм и причинность, отказ от эмпиризма и принятие телеологии. Все его рассуждения пронизаны изрядной долей шовинизма и рассуждениями о национальных отличиях немецкой эволюционной мысли от бесплодного теоретизирования англосаксонских и славянских ученых. При этом определенную роль играли и традиции немецкой классической философии и натурфилософии, к которым добавилось увлечение идеями Ф. В. Ницше и О. Шпенглера о цикличности развития, о вечном возвращении к исходному состоянию в процессах космического круговорота, о непознаваемом волевым порыве и т. д. Характерно, что те в свою очередь сами искали в биологии подтверждение эмпирических законов развития историко-культурных типов как целостных, замкнутых и автономных систем, проходящих в своей истории через три неизбежных стадии: юность, зрелость, старость. Концепция циклического развития отдельных культур Н. Я. Данилевского, опиравшаяся первоначально на закономерности эмбриогенеза, теперь использовалась немецкими палеонтологами без ссылок на первоисточник уже для обоснования филогенеза. Влияние, а иногда и прямые ссылки на работы Ницше и Шпенглера мы видим в трудах немецких и российских биологов. Зародившиеся в России идеи цикличности развития отдельных культур возвращались к нам через работы немецких философов и палеонтологов. Нельзя забывать и о воздействии механистических представлений о вечном круговороте, основу которого нередко видели в законе сохранения энергии.

Кризисная обстановка Веймарской республики благоприятствовала популярности других телеологических концепций эволюции, претендовавших на оригинальность, как, например, гипотеза апогенеза Г. Пржибрама и др. Палеонтологи также продолжали верить, что среда может прямо воздействовать на гены. Об этом однозначно заявляли Л. Плате и Э. Хенниг (Plate, 1932b; Hennig, 1932). С другой стороны, Э. Хенниг уверял, что макроэволюция независима от среды и вопреки ей идет собственным путем (Hennig, 1929). О самоускоряющейся эволюции «Selbststeigerung» писал зоолог Р. Вольтерек (Woltereck, 1932, S. 474), а будущий лауреат Нобелевской премии эмбриолог Г. Шлеман всё сильнее склонялся к признанию ведущей роли психики и интеллекта в эволюции (Spemann, 1943). Даже те, кто, казалось, придерживался неодарвинизма, излагали его основные постулаты со многими оговорками. В этом отношении показательна книга Р. Б. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1927), который не принимал хромосомную теорию Т. Г. Моргана и разрабатывал собственную физиологическую теорию наследственности.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ МЕЖДУ НАУКОЙ И НАЦИОНАЛ-СОЦИАЛИЗМОМ**11.1. В поисках консенсуса и синтеза в немецком языковом пространстве**

Сопrotивление отдельных ученых в различных странах теории естественного отбора продолжалось более восьми десятилетий после публикации книги Ч. Дарвина «Происхождение видов». При этом в немецком языковом пространстве эту книгу хорошо знали и использовали не только в сообществе биологов, но и в других сферах науки, а также философии, искусстве, художественной литературе, театре и особенно в политике (Uschmann, 1958; Krauß, 1984; Die Rezeption... 1995; Charles... 2009). Огромный авторитет Э. Геккеля и его активность, бескомпромиссная позиция А. Ф. Л. Вейсмана, традиционная склонность многих немецких биологов к натурфилософии и телеологии предопределили многие особенности усвоения дарвинизма и его включения в национальные научные традиции стран, где доминировал немецкий язык (Германия, Австрия, Швейцария). Здесь, по-прежнему были сильны тенденции первых десятилетий дарвиновской революции — поиск доказательств эволюции и построение генеалогических древ на базе филогенетических интерпретаций результатов исследований морфологов, эмбриологов, палеонтологов. В результате формировались представления о причинах макроэволюции, сильно отличавшиеся от взглядов как экспериментально работавших генетиков, так и полевых систематиков, экологов, биогеографов. Противостоящие друг другу исследовательские традиции сильно отличались в языках, стилях, научных интерпретациях и методологии.

Попытка преодолеть раскол в немецкоязычном сообществе эволюционистов была предпринята 8 сентября 1929 г. в Тюбингене на встрече генетиков и палеонтологов. Расхождения были представлены как противостояние неоламаркизма и неodarвинизма. Взгляды первых были даны в лекции антрополога Ф. Вейденрейха о соотношении генетических экспериментов и сравнительной анатомии (Weidenreich, 1929). Главная идея его выступления заключалась в том, что адаптации имеют сложный характер — вряд ли они могли быть созданы на базе генов, затрагивающих отдельные признаки. Позицию генетиков представлял Г. Федерлей, который рассказывал о плейотропном воздействии генов и о длительных модификациях (Federley, 1930).

Но сближения позиций не произошло. Оппоненты, не поняв друг друга, разошлись, и синтез, который уже активно шел в советской биологии и вскоре начался в США, в Германии оказался отложенным на несколько лет. Во время дискуссии в Тюбингене В. Циммерман, которого традиционно причисляют к протагонистам СТЭ в Германии, занимал осторожную позицию в спорах об отношениях ламаркизма и дарвинизма. Вскоре в книге «Филогения растений» (Zimmermann, 1930) он выступил против идеалистической морфологии и сальтационизма, но явно воздерживался от однозначных суждений в отношении ламаркизма и дарвинизма.

По мнению Майра, неприятие генетики большинством биологов в значительной степени объясняется медленным ее внедрением в университетские курсы, что в свою очередь было связано с нехваткой средств (Maug, 1980c). В большинстве университетов был один профессор с двумя-тремя помощниками. Профессор имел фиксированный, незначительный бюджет, что не позволяло ему привлекать к работе приват-доцентов. К тому же в Германии тогда еще не сформировалась популяционная генетика, без которой был практически невозможен синтез эволюционных знаний. Н. В. Тимофеев-Ресовский, приглашенный О. Фогтом для этой цели, еще только приступал к своим трудам, которые базировались на эмпирически добытых количественных данных полевых и лабораторных исследований, анализируя роль рецессивных мутаций и модификаций в эволюции и их возможность служить материалом для естественного отбора. Но помимо факторов научного порядка весь социальный контекст, в рамках которого шла идеологизация и политизация научных концепций, не способствовал поиску компромисса между представителями различных научных направлений.

В итоге практически до конца 1930-х гг. в Германии и Австрии шли бесконечные дискуссии между представителями различных эволюционных традиций по проблемам каузальности эволюции, в том числе о прямом и косвенном наследовании, о роли мутации, изоляции и отбора в эволюции, о градуалистическом или скачкообразном ходе эволюции (The Evolutionary... 1980). Впоследствии историки биологии назовут конфронтацию среди немецкоязычных эволюционистов после конференции в Тюбингене потерянным десятилетием.

Вместе с тем, как и в других странах, многие эволюционисты в Германии и Австрии осознавали, что прежде всего необходимо преодолеть разногласия в рамках собственных дисциплин, критически переосмыслить содержание антидарвиновских концепций эволюции и попытаться извлечь рациональное из ортогенеза, скачкообразности, ламаркизма, идеалистической морфологии и т. п. Это позволило бы натуралистам отбросить ламаркистские и скачкообразные представления о ходе эволюции, а экспериментально работавшим биологам преодолеть типологическое мышление. Необходимо было признать многообразие форм эволюции. И здесь ориентиром для многих немецкоязычных авторов стала книга Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение вида», показавшая пути синтеза традиций разных отраслей биологии, стран и даже континентов.

Спустя два года после публикации в США эта книга была издана на немецком языке в Йене одним из самых авторитетных германских издательств в области естественнонаучной литературы под названием «Генетические основы видообразования» (Dobzhansky, 1939). Предложенная в ней программа междисциплинарного синтеза в области эволюционно-биологических исследований нашла отклик у значительной части немецких биологов. По мнению ведущих историков современного эволюционизма в Германии, американское и немецкое издания книги Добржанского сыграли решающую роль в укоренении современного синтеза в немецком языковом пространстве (Hoffeld, 1998a). Исследования и интервью с современниками тех событий в Германии показали, что многие интересовавшиеся наукой знали о немецком издании книги, покупали ее, обсуждали и воспринимали ее идеи. Зоолог М. Гартман 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, S. III–IV). Позднее орнитолог Э. Штреземан подчеркивал также, что труд Добржанского положил конец всем 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 немецких орнитолога: Б. Ренш и Э. Майр — оба ученики Штреземана (Haffer, 1997; 1999; 2007).

Правда, Э. Майр за два года до прихода нацистов к власти покинул Германию и укрепил свое положение в США до того, как туда хлынули сотни первоклассных немецких ученых, эмигрировавших из Третьего рейха, и поэтому к моменту выхода в свет книги Ф. Г. Добржанского рассматривался как полноценный член научного сообщества США. Этому в немалой степени способствовало то, что школа Штреземана занимала видное место в элитарном мировом сообществе орнитологов. Важно и то, что Майр получил возможность делать карьеру вне Западной Европы, где он неизбежно в конечном счете стал бы конкурентом в борьбе за лидерство для Штреземана, который ненамного был старше Майра. Эмиграция в США позволила сохранить отношение почтительного ученика к учителю и тогда, когда Майр стал одним из признанных лидеров мировой орнитологии, главным знатоком орнитофауны Новой Гвинеи и Полинезии. Это заставляло систематиков с уважением относиться к его новациям в эволюционном синтезе.

Эхо оригинального и переводного изданий книги Ф. Г. Добржанского мощно прозвучало в Германии. Большинство рецензентов независимо друг от друга признавали историческое значение этого сочинения. Генетик Г. Бауэр в рецензии для журнала «Die Naturwissenschaften» подчеркнул: «Книга, пленяющая языком и приведенными доказательствами, <...> представляет собой очень удачную попытку объяснить эволюцию с точки зрения бурно развивающейся генетики» (Baueer, 1938, S. 367–368). Два года спустя он добавил к рецензии по случаю немецкого издания: «Книга вышла за рамки узкого круга специалистов и попала в руки каждого современного думающего биолога, особенно она необходима приверженцам ламаркистского способа мышления для проверки их особых убеждений» (Baueer, 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.

Выше было показано, что инициативу Ф. Г. Добржанского пять лет спустя подхватили американско-немецкий систематик Э. Майр с книгой «Систематика и происхождение видов» и английский зоолог Дж. Хаксли с книгой «Эволюция. Современный синтез», а еще через два года американский палеонтолог Дж. Г. Симпсон предложил сочинение «Темпы и формы эволюции». В 1950 г. появилась книга Г. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений». Их стремление междисциплинарно связать различные отрасли биологии для решения проблемы видообразования очевидно из названий книг Добржанского и Майра, отчетливо напоминающих книгу Дарвина «Происхождение видов».

В рамках проблемы международного синтеза и его восприятия в немецкоязычном пространстве особенно важной представляется фигура Э. Майра, который

с 1931 г. работал в Музее натуральной истории в Нью-Йорке. До переезда в США Майр полностью разделял идеи своего учителя Э. Штреземана и Б. Ренша в области вида, его географической дифференциации и видообразования, пытаясь, как и они, соединить теорию естественного отбора с ламаркизмом. Важным моментом в создании Майром книги «Систематика и происхождение видов» стало принятие им «новой или, точнее, биологической концепции вида», которая была созвучна представлениям, усвоенным им в школе Э. Штреземана (Maug, 1942, p. 103–146). Однако было и существенное отличие. Сам Майр, характеризуя вклад Ф. Г. Добржанского в «новую концепцию вида», подчеркивал, что большинство определений вида, вплоть до 1935 г., было основано на статичных систематических единицах. Добржанский в 1937 г. основное внимание уделил динамической стороне вида (Maug, 1942, p. 119). Определив «вид не как стадию», а как «результат процесса, связанного с возникновением репродуктивной изоляции», Добржанский фактически характеризовал видообразование, а не вид. Для биологического же определения вида, по мнению Майра, важно было подчеркнуть «скрещиваемость популяций, принадлежащих к данному виду», и «их репродуктивную изолированность по отношению к популяциям, не принадлежащим к данному виду», о которых говорили орнитолог Э. Штреземан и энтомолог А. Эмерсон.

В школе Э. Штреземана коренятся и интересы Э. Майра по географии и таксономии птиц в юго-западной части Тихого океана, где он зарекомендовал себя непревзойденным исследователем-натуралистом, автором блестящих фундаментальных трудов, включая сводки и справочники. Его «Список птиц Новой Гвинеи» (1941) и написанная в соавторстве книга «Птицы юго-запада Тихого океана» (1945) были посвящены биогеографии этой группы высших гомойотермных организмов, а также их систематике и номенклатуре. В течение всей научной карьеры Майр сохранял верность «островной биогеографии», опыт которой он приобрел благодаря Штреземану во время экспедиции на острова Юго-Восточной Азии в конце 1920-х гг. Следуя учению выдающегося русского естествоиспытателя Б. К. Штегмана о типах орнитофауны, Майр в биогеографии скорее использовал фаунистический, чем региональный подход. В многочисленных публикациях он обсуждал такие вопросы: что такое фауна? что такое граница биогеографических регионов? как формируется региональная фауна? какие факторы оказывают воздействие на фауну того или иного региона? При изучении птиц о. Тимора Майр, пожалуй, был первым среди орнитологов, кто использовал в биогеографии концепции биологического вида и географического видообразования, выдвинутые Штреземаном (Stresemann, 1936). Основную часть орнитологических трудов Майр посвятил систематике на уровне видов и родов, хотя были и труды по ревизии семейств и общей классификации современных птиц, что позволило ему профессионально формулировать суждения по проблемам макроэволюции.

Немецкий и русский след в эволюционном синтезе Э. Майра отчетливо виден в решении им проблемы соотношения микро- и макроэволюции. Одним из стимулов к написанию книги для Майра были встречи в США с Р. Б. Гольдшмидтом, разделявшим воззрения Ю. А. Филипченко о принципиальных отличиях микро- и макроэволюции. В 1935 г. Гольдшмидт эмигрировал из нацистской Германии, вожди которой отвергли его предложение участвовать в проведении мероприятий расовой гигиены. Силлимэновские лекции, прочитанные Гольдшмидтом в Йельском

университете в 1940 г., были превращены им в книгу «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940). В ней автор практически отказался от своих прежних взглядов на географическое видообразование, сформулированных в начале 1920-х гг. в результате многолетнего сотрудничества с систематиками в Мюнхенском музее естественной истории. Теперь Гольдшмидт развивал концепцию макроэволюции, благодаря постулируемым им «системным мутациям» и «перспективным монстрам», и отрицал подобно К. Т. Бойрлену, О. Г. Шиндевольфу и др. географическое видообразование вообще. Это и побудило Майра выступить в защиту географического видообразования. Для воспитанника Берлинского музея естественной истории его ведущее значение в увеличении биоразнообразия было очевидно, какие бы механизмы ни лежали в основе эволюции. И хотя лично Майр относился к Гольдшмидту с симпатией, многие разделы своей книги он писал под влиянием острого желания опровергнуть новоявленного противника географического видообразования (Мауг, 1980с, р. 420–421).

Среди главных создателей СТЭ Э. Майр принадлежал к числу тех, кто наиболее бескомпромиссно настаивал на единстве механизмов и процессов эволюции. Он был уверен: «Все доступные нам факты указывают на то, что происхождение высших категорий есть не что иное как экстраполяция процесса видообразования. Все процессы и феномены макроэволюции и происхождение крупных категорий можно проследить в обратном направлении, вплоть до внутривидовой изменчивости, несмотря на то что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны» (Мауг, 1942, р. 298). Именно бескомпромиссность этих заключительных слов книги «Систематика и происхождение видов», видимо, создала Майру репутацию наиболее ортодоксального и бескомпромиссного соавтора СТЭ, что в целом не соответствовало действительности. Хотя жесткость формулировок и стойкость в отстаивании своих взглядов со времен дискуссий Р. Л. Вирхова, Э. Геккеля и А. Ф. Л. Вейсмана были характерными чертами немецкой школы эволюционистов (Колчинский, 2007а), Майр уже в этой книге продемонстрировал открытость критике, готовность к ассимиляции новых идей.

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

В соответствии с традицией новой систематики он демонстрировал, как постепенный адаптациогенез к географическим условиям завершается видообразованием, если популяция оказывается географически изолированной от родительского вида столь долго, что успевает сформировать механизмы, обеспечивающие

репродуктивную изоляцию. Подобно Э. Штреземану и Б. Реншу, Э. Майр продемонстрировал эвристические возможности систематики птиц для понимания эволюции, но в отличие от их идей выводы Майра базировались на концепции микроэволюции, развитой Ф. Г. Добржанским и его предшественниками. На примере географической изменчивости птиц он убедил эволюционистов в том, что разрыв между видами может формироваться постепенно и его возникновение можно объяснить изучением географической изменчивости. Тем самым эволюция во времени была объяснена изменчивостью в пространстве, что делало возможным изучение процесса видообразования на рецентных популяциях. Особенно велика роль Майра в описании видообразования на островах, в объяснении с позиций генетики биогеографических правил и т. д., и в этом Майр также развивал традиции немецкой систематики позвоночных, основанные М. Вагнером. В их рамках огромное значение придавали географической изменчивости и видообразованию на островах.

В связи с этим важно обсуждение следующих вопросов: Как немецкое сообщество биологов относилось к процессу становления нового синтеза, символами которого стал русский американец Ф. Г. Добржанский и немецкий американец Э. Майр? Как биологи, работавшие в Германии в период реализации этого синтеза, участвовали в нем? Каков их вклад в создание этого синтеза по сравнению с учеными других стран? Таким образом, речь идет о двух аспектах восприятия: немецким сообществом трудов общепризнанных архитекторов СТЭ и мировым научным сообществом участия немецких биологов в ее создании.

Поиски ответов на эти вопросы начались относительно недавно. В декабре 1996 г. на кафедре этики в биологических науках Тюбингенского университета было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?», в котором участвовали ученые различных специальностей. Результатом совещания стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии» (*Die Entstehung... 1998*). В декабре 1997 г. в Институте истории естествознания Гёттингенского университета состоялся другой международный симпозиум, «От Дарвина до наших дней», на котором было продолжено обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (*Evolutionsbiologie... 2000*). К ним вновь вернулись в марте 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и/или идеология» (*Darwinismus... 2001*) и русско-немецком симпозиуме «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» (Санкт-Петербург, октябрь 1998), а затем в ежегодных конференциях «Русско-немецкие связи в истории биологии и медицины» в 1999–2002 гг. (*Russian-German... 1999–2002*; *Русско-немецкие... 2000–2003*). Появились публикации немецких авторов на эту тему и на русском языке (Юнкер, Хоссфельд, 1999; Юнкер, 2000; Хоссфельд и др., 2000; Колчинский, 2007а). Наконец, около 10 лет назад вышло фундаментальное исследование Т. Юнкера, посвященное формированию СТЭ в Германии (Junker, 2004).

Запоздалое обращение к истории современного синтеза в немецкоязычном пространстве объясняется рядом причин. С одной стороны, значение этой темы в последние четыре десятилетия частично не осознавалось немецкими историками биологии, так как их интересовали другие вопросы, прежде всего взаимоотношения науки и власти в национал-социалистической Германии. С другой стороны, основная немецкая и русская литература по эволюционной теории в силу языковых

барьеров и долгого отсутствия у ученых двух стран свободного обмена идеями и трудами со своими коллегами долго оставалась практически неизвестной историкам эволюционной теории в Англии и США. В результате, как уже отмечалось в первой главе, пути современного синтеза часто обсуждались лишь в рамках англосаксонского языкового пространства, несмотря на то что и сами архитекторы СТЭ и их ученики не раз подчеркивали, что эволюционная теория нашего времени — это коллективный продукт усилий ученых разных специальностей и разных стран (The Evolutionary... 1980). Но этот коллектив никогда не был организационно оформлен в международном масштабе, так как советские, а частично и немецкие биологи-эволюционисты не могли, как их английские и американские коллеги, активно участвовать в интеграции усилий по созданию СТЭ и ее институционализации на международном уровне. Тем не менее, «невидимый» колледж объединял несколько десятков крупнейших биологов нескольких стран, которые одновременно и зачастую достаточно независимо друг от друга пришли к сходным взглядам на эволюционный процесс (Развитие... 1983, с. 3). Подобный способ создания СТЭ порождает свои трудности при изучении ее истории.

Не меньшее значение имело сотрудничество многих немецких создателей СТЭ, впрочем как и лидеров других эволюционных концепций, в годы Третьего рейха с нацистами, их участие в различных национал-социалистических организациях, проповедь дарвинизма как естественнонаучной основы целей и задач расовой политики и установления «нового порядка» на оккупированных территориях. В самой Германии вплоть до начала 1970-х гг. в главных обществах немецких ботаников, зоологов, палеонтологов продолжали доминировать лидеры телеологических, ортогенетических, неокатастрофистских и неоламаркистских концепций эволюции, которые всячески подчеркивали специфику немецкой эволюционной мысли. Только с приходом нового поколения, индифферентного к политической позиции того или иного ученого, ситуация изменилась. СТЭ стала доминировать в немецком языковом пространстве, что сравнительно недавно и побудило историков заняться перипетиями ее развития в Германии.

Неудивительно, что эволюционно-биологические работы немецких ученых за последние восемьдесят лет не учитываются, что приводит к утверждениям такого рода: «Эволюционный синтез был первоначально американским (до некоторой степени англоамериканским) феноменом» (Smokovitis, 1996, p. 147). В обобщающих книгах и справочниках по истории СТЭ, изданных в США и Англии, как правило, нет даже фамилий генетика Н. В. Тимофеева-Ресовского, ботаника В. Циммермана, зоолога Б. Ренша, антрополога и палеонтолога Г. Геберера, которых в Германии относят к числу главных протагонистов эволюционного синтеза. А ведь было немало других немецкоязычных биологов, внесших оригинальный вклад в создание СТЭ или по крайней мере способствовавших ее успеху. Среди них создатель этологии К. Лоренц, генетики Э. Баур, Г. Бауэр, М. Гартман, В. Людвиг, Ф. Шванитц, Г. Штуббе, морфолог В. Франц и многие другие. В известной степени можно говорить об институционализации эволюционных исследований в институтах Общества кайзера Вильгельма и ряде университетов, где сторонники синтеза всё увереннее занимали ведущие позиции. В Институте селекции КВГ работали Э. Баур, Г. Штуббе, Г. Нахтсхайм, в Институте мозга — Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Райниг, в Биологическом институте — М. Гартман, Г. Бауэр, К. Пэтау, Ф. фон Веттштейн,

Г. Мелхерс, Ф. Шванитц. В Музее естественной истории в Берлине трудились Э. Штреземан и Б. Ренш, в университетах Йены — В. Франц, Г. Геберер, К. Мэгдефрау, И. Вайгельт, Л. Рюгер; в Халле — В. Людвиг, А. Ремане, В. Герре; в Тюбингене — В. Циммерман, В. Зюндорф (Junker, 2004).

Оформление СТЭ в Германии пришлось на пик национал-социалистического режима, что наложило отпечаток не столько на ее содержание, сколько на формы репрезентации немецкому обществу и научному миру. Поэтому целесообразно хотя бы кратко рассмотреть основные особенности положения биологии в целом и эволюционной теории в частности в науке, идеологии и практике Третьего рейха.

11.2. Национал-социализм — это биология на практике

Вскоре после прихода Гитлера к власти началась чистка германских научных учреждений, что способствовало распространению убеждения в том, что Третий рейх изначально был настроен враждебно по отношению к науке и ученым и что гонения на евреев и политических противников, а также жесткое администрирование нанесли огромный вред немецкой науке. Эта оценка была с удовольствием подхвачена самими немецкими учеными, любившими «вспоминать» о жутких гонениях, притеснениях и невзгодах, «перенесенных» ими во время национал-социалистического режима. Поверившие им историки в 1940–1970-х гг. опубликовали немало книг о несчастной немецкой науке, разоренной репрессиями и жестким администрированием.

Однако в последние десятилетия стала проясняться, мягко говоря, «мифологичность» подобных оценок. На самом деле до 1933 г. и в первые годы Третьего рейха наука в целом и ученые не представляли большого интереса для национал-социалистов и, несомненно, не были главной целью их политики, хотя некоторым ученым в Германии и за рубежом казалось, что национал-социалистический режим стремится разрушить или, по крайней мере, трансформировать науку. Скорее всего, иначе думала часть академического сообщества, оказавшая поддержку Гитлеру в первые месяцы 1933 г. Например, философ М. Хайдеггер, выступая против кастовой идеологии «мандаринов», культивировал мотив «почвы и крови», «интимного ощущения Родины», бросая вызов рационализму, науке, технике. В 1933 г. О. Шпенглер также приветствовал национальное освобождение «самых глубин нашей крови» и оценивал национал-социализм как «могучий феномен». Однако и у него иллюзии скоро развеялись, и Гитлера, и его партию Шпенглер стал рассматривать как детскую бессмыслицу. Он отвергал биологический антисемитизм нацистов и оставался одним из немногих правоконсервативных независимых мыслителей.

Другие философы и ученые, признав в национал-социалистическом правительстве силу, способную воплотить в жизнь их рекомендации, до последних дней войны сохраняли лояльность ему. Немало было биологов, которые, приняв национал-социализм в 1933 г., служили ему верой и правдой. Среди них в первую очередь следует назвать антрополога О. Фишера, ставшего в мае 1933 г. первым ректором Берлинского университета при национал-социалистах, а затем членом Прусской академии наук. Он был в числе девяти ректоров университетов Германии, обратившихся в 1933 г. к интеллигенции всего мира с призывом о признании Гитлера и национал-социалистического государства, сплотивших немецкий народ во имя

«свободы, справедливости, чести и мира» (Bekennntnis... 1933). Свое обращение Фишер закончил уже приветствием «Хайль Гитлер» и «Зиг Хайль». Аналогичные идеи высказывал и ректор Лейпцигского университета зоолог А. Гольф.

Выступая 29 июля 1933 г. с речью «Немецкое государство с биологической точки зрения», О. Фишер всячески подчеркивал верность идеологии «почвы и крови», постоянно повторял, что служба Третьему рейху — долг каждого немецкого ученого (Fischer, 1933). Но уже в конце 1934 г. он должен был уступить пост ректора В. Крюгеру, сохранив за собой университетскую кафедру по антропологии, и создал на сельскохозяйственном и животноводческом факультете Институт расологии, нордической биологии и сельскохозяйственной социологии, в котором работали его сотрудники и ученики по КВГ О. Ф. фон Фершвер, Г. Вайнерт, В. Абель, К. Готтшальд, а также Г. Ф. К. Гюнтер. Институт просуществовал до 1939 г., до отъезда Гюнтера во Фрайбург. Кафедру антропологии Фишер в 1942 г. передал Абелю — убежденному нацисту и одному из главных разработчиков «Генерального плана» коренного преобразования захваченных территорий от Одера до Урала.

Среди значительной части академического сообщества, поспешившей встать под знамена национал-социализма, были не только приверженцы модернизации, эксперты и прагматики, но и «мандарины». Это хорошо видно на примере генетиков. Значительная часть экспертов, возглавляемых Э. Бауром в Сельскохозяйственном колледже, включала активных социал-демократов, левых либералов, членов «Веймарского кружка» и членов НСДАП. Это свидетельствует о том, что в Веймарской республике и в первые месяцы правления национал-социализма среди экспертов-биологов были как его сторонники, так и противники. Были и такие, кто не объяснял резкую смену своих политических предпочтений, демонстрируя «здоровый оппортунизм», стал членом нацистской партии уже до 1 мая 1933 г. Большое количество технократов с энтузиазмом устремились в партию и вспомогательные организации после 1933 г., и именно эти технократические национал-социалисты способствовали оппортунистическому союзу биологии и власти, объединив идеологию «крови и почвы» с мощью науки и технологии.

Захват власти национал-социалистами драматически и решительно воздействовал на все части немецкого общества. Национал-социалистическое руководство едва ли в полной мере интересовалось какой-либо отдельной отраслью знания, кроме биологии. Однако принятый 7 апреля 1933 г. закон о восстановлении профессионального чиновничества (Gesetz zur Wiederherstellung des Berufsbeamtentums) и последовавшие за этим безжалостные чистки государственных гражданских учреждений эффективно освобождали университеты и финансируемые государством, хотя бы частично, исследовательские институты, подобные КВГ, от евреев, левых и др. политических элементов, несовместимых с «новой Германией», тем самым нанося мощный удар по всем отраслям немецкой науки. Не остались в стороне и академии (Прусская, Баварская, Гейдельбергская, Эрфуртская, Гёттингенская и Леопольдина), хотя формально они были автономны, а их члены не получали государственного жалования. По некоторым оценкам, работы лишились приблизительно 50 физиков (примерно 15%), но некоторые, самые выдающиеся научные центры, в том числе и университетские, потеряли около 50% ученых (Fischer, 1996). Аналогичная картина наблюдалась в психологии, где общее число выбывших составляло 14,7%, но эмигрировали четыре (из пяти) директора самых известных

в мире научных центров. Некоторые университеты и институты потеряли большой процент своих ученых, другие — едва заметный, что свидетельствует о неравномерном распределении левых и евреев по немецким университетам и научно-исследовательским институтам.

Начиная с 1933 г. среди профессоров, назначенных взамен 1500 уволенных, преобладали члены партии: в среднем около 60 %, среди получивших доцентуру их было уже 70 %, а у фармакологов так даже все 100 % (Deichmann, 2001). Членство в нацистской партии и близость к ее лидерам сильно ускоряли академические карьеры. В этом отношении показательны приведенные У. Дайхман цифры о распределении членов нацистской партии среди биологов разных возрастных групп (Ibid, S. 227). Так, среди биологов старше 60 лет в НСДАП состояло 26 %, в возрасте 50–60 лет — 32, 40–50 лет — 52,5, 30–40 лет — 63,2 и младше 30 лет — 70,5 %. Аналогичные показатели были среди биохимиков и химиков: старше 60 лет — 8%; 50–60 лет — 32,9, 40–50 лет — 55,7, 30–40 — 61 и младше 30 — 65,1 % (Ibid, 2001, S. 208). Очевидно, как и в СССР, легче всего принимали на себя политические обязательства биологи и биохимики, находившиеся в начале профессиональной карьеры, надеясь таким образом ее ускорить.

Тех, кто эмигрировал, в других странах встречали далеко не с распростертыми объятиями. Последствия мировой депрессии были таковы, что в странах потенциальной эмиграции часто даже местные крупные ученые искали работу. Сложности в поисках работы, с которыми сталкивались ученые-эмигранты, означали, что молодые, еще не признанные исследователи, которых не вынуждали уезжать, имели бы за границей мало перспектив, решишь они на отъезд. Были и ученые, достаточно авторитетные, которые охотно служили новому режиму и оставались в Германии по своему выбору, а не в силу тех или иных сложностей. К началу прихода нацистов к власти среди биологов было 337 профессоров и доцентов в немецких университетах и КВГ (Albrecht, Hermann, 1990; Macrakis, 1993; Deichmann, Müller-Hill, 1994; Deichmann, 1994). Из них 30 ученых потеряли работу из-за того, что были евреями или были женаты на неарийках. 26 человек эмигрировали. Девять (из них четверо в Австрии) были уволены по политическим причинам и два — по неизвестным. Три знаменитых профессора (Г. Дриш, Р. Гессе, К. Циммер) были по политическим мотивам отправлены в отставку против их воли. Общее число эмигрировавших биологов Германии составило 33 человека. Э. Баур как директор Института селекции КВГ также должен был уволить всех евреев. По словам М. Планка, биологи безо всякого протеста приняли увольнение своих коллег и сразу выразили готовность служить режиму. Смирненно приняли свою судьбу и уволенные. Планк в своем ежегодном отчете пытался изобразить, что они якобы просто уехали за границу, приняв приглашение на работу: мол, К. Штерн уехал работать в университет в Рочестере, В. Йоллос в Институт генетики в Висконсине, а Ф. Гросс — в Лондон к Дж. С. Хаксли и Р. Фишеру. На самом же деле Йоллос никогда не имел постоянного места работы в США. После того как в 1935 г. в Нюрнберге приняли расистские законы, был уволен один из директоров Института биологии КВГ Р. Б. Гольдшмидт. И вновь Планк информировал об этом в спокойных тонах: «Проф. Р. Гольдшмидт получил должность в Калифорнийском университете». В конечном счете почти все ученые-евреи (8 человек) КВГ были уволены, кроме тех, которых национал-социалисты по тем или иным мотивам объявили арийцами.

В отличие от Института биологии КВГ к тому времени евреи уже не работали в Институте селекции КВГ, здесь чистке подлежали лица, подозреваемые в нелояльности новым властям. Новый директор Института селекции В. Рудорф, явный сторонник нацистов, первым уволил Ф. Дюбуа-Раймонда. В 1936 г. при активном участии директора были уволены еще три ассистента (Г. Кукук, Р. Шик, Г. Штуббе), обвиненные институтскими членами НСДАП и СС в пацифистских настроениях. Через несколько месяцев под нажимом Рудорфа вынужден был подать в отставку один из ближайших сотрудников Э. Баура, Р. Зенгбуш, также из-за политической нелояльности. В конечном счете Штуббе вернулся в КВГ и даже стал директором Института культурных растений в Вене, а Зенгбуш, Кукук и Шик вынуждены были работать на станциях семеноводства и смогли вернуться к исследовательской работе только после войны.

Г. Штуббе, внесший существенный вклад в изучение радиационного мутагенеза и генетики культурных растений, стал одним из примеров удачного выживания генетиков-эволюционистов при трех режимах (в Веймарской республике, Третьем рейхе и ГДР). Несмотря на недоверие со стороны нацистских и коммунистических властей он был директором Института КВГ и президентом Сельскохозяйственной академии в ГДР. Впоследствии он много сделал для возвращения Н. В. Тимофеева-Ресовского к научной деятельности, и его столетию был посвящен специальный номер журнала «*Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*» (2002, Bd. 27).

В 1937 г. с поста директора Института мозга ушел О. Фогт в связи с достижением пенсионного возраста (Bielka, 1997). До этого ему пришлось пережить несколько лет унижений, травли и даже арестов. Но сместить его, чистокровного немца, с поста директора Института мозга нацисты не смогли, так как КВГ не было полностью государственным учреждением. Стремясь помочь Фогту, М. Планк 28 июля 1933 г. обратился с письмом к Э. Рюдину с просьбой дать оценку работ Института мозга, которому чинят всяческие помехи в работе из-за того, что «Институт ошибочно связывают с коммунизмом» (Рассекреченный... 2003, с. 179). Г. Дж. Мёллер, работавший в эти годы в Институте мозга, выступил 6 июля 1933 г. на заседании попечительского совета Института мозга КВГ с развернутым отзывом о работе генетического отдела, в котором указал на огромное значение выполняемых исследований для понимания наследственных факторов психопатических заболеваний. Сам Фогт на этом заседании официально заявил, что он абсолютно аполитичен, ни в каких партиях никогда не состоял, а с СССР его связывали сугубо научные интересы, и попросил оградить институт от нападков активистов СА (Штурмовые отряды — *Sturmabteilung der NSDAP*) и НСДАП, в результате которых он и Г. Дж. Мёллер подвергались арестам. Председатель попечительского совета и крупный промышленник Г. Крупп фон Болен унд Хальбах (Фогт был его лечащим врачом) поддержал это заявление. Он подчеркнул, что все контакты с СССР велись по указанию МИД Германии и были одобрены попечительским советом. М. Планк обратился в МВД с просьбой обеспечить охрану Института мозга от разбушевавшихся штурмовиков.

Понимая, что уволить знаменитого ученого с наскока не удастся, власти начали с Неврологического института, принадлежавшего Берлинскому университету, а следовательно, находившегося под их юрисдикцией. 13 сентября 1934 г. Фогт, как и все государственные служащие, принес стандартную клятву верности «фюреру Германского рейха и немецкому народу» и обязался «уважать законы

и добросовестно выполнять свой служебный долг». Но это не помогло. В мае 1935 г. он был отправлен в бессрочный отпуск, из которого так и не вернулся в университет. В КВГ также продолжали травлю Фогта, в которой участвовали как обиженные им ранее коллеги со стороны (профессор Г. Цейс), так и сотрудники института (Г. Крет). Они сообщали, что Институт мозга КВГ продолжал быть местом сбора леворадикальных элементов, а директор Фогт допускал критику в адрес властей. В марте 1937 г. Фогта отправили на пенсию, но при поддержке Г. Круппа он создал частный институт в Нойштадте в Шварцвальде. СС также не спускало с него глаз, называя его «белым евреем» в науке. Их особенно возмущали его результаты исследований мозга В. И. Ленина, которые вопреки их надеждам не доказали врожденной ущербности неарийца и коммуниста. Преемником Фогта стал нацист Г. Шпатц.

Желая избавиться от Н. В. Тимофеева-Ресовского, Г. Шпатц добился выделения из Института мозга Отдела генетики как учреждения, самостоятельного в административном, финансовом и научном отношениях. С апреля 1945 г. Отдел генетики стали называть Институтом генетики и биофизики. Свою мировую известность Н. В. Тимофеев-Ресовский в период нацистской власти использовал для улучшения технического обеспечения лаборатории, подчеркивая, что его приглашали на работу в Институт Карнеги, в Колд Спринг Харбор (США), что его отъезд нанесет ущерб немецкой науке. К удивлению своих американских коллег М. Демереца и Л. Данна, которые считали, что Тимофееву-Ресовскому грозит опасность в нацистской Германии, он отклонил их предложения эмигрировать в США (Конашев, 1997). Его не смущало, что из Института мозга ушли все биологи-евреи и даже не-еврей О. Фогт, пригласивший его на работу в Берлин.

Всего из КВГ уволили примерно треть биологов, которые затем в основном эмигрировали. Тем не менее М. Планк был вынужден уже в 1933 г. заверить власти, что КВГ полно желаний внести вклад в «подъем новой Германии» (Plank, 1936, S. III). В юбилейные торжества по случаю 25-летнего юбилея КВГ его генеральный секретарь Ф. Глум сказал: «КВГ отдало себя всецело в распоряжение нового рейха и его вождя Адольфа Гитлера и тем самым вносит вклад в преобразование немецкого отечества, понимая, что это является долгом всякого научного учреждения Германии» (Glum, 1936, S. 5).

Несмотря на все сложности в налаживании взаимодействия КВГ с новой властью неуклонно росли ассигнования и на само КВГ, и на его биологические институты, которые занимали особенное место в планах многих нацистов, прежде всего благодаря прикладным исследованиям. Из 32 научных учреждений КВГ в 1936 г. 15 было медико-биологических. Позднее были созданы новые институты КВГ по биологии и сельскому хозяйству в оккупированных Софии и Афинах. Не только и не столько страх предопределил лояльность лидеров немецкой биологии. В основе сотрудничества биологов и власти лежала общность интересов, обусловленная серьезными политическими, идеологическими, экономическими и военными соображениями.

В связи с первыми военными успехами руководители Третьего рейха решили придать немецкой науке важные политические функции, диктуемые необходимостью достижения немецкого господства в Европе. Это ясно проявилось во время конференции, созванной Имперским министерством науки, воспитания и народного образования (Reichsministerium für Wissenschaft, Erziehung und

Volksbildung – RMBEVB (далее – РМВЕФБ)) в Берлине 12 ноября 1940 г., на которой присутствовали директора биологических институтов КВГ (Ф. фон Веттштейн, О. Фишер, Р. Кун). Из-за болезни отсутствовал приглашенный А. Кюн, сменивший Р. Б. Гольдшмидта на посту директора Института биологии КВГ. Из биологов присутствовал также руководитель сельскохозяйственной и биологической секции в Немецком научно-исследовательском обществе, автор «генерального плана Ост» К. Мейер. На совещании представители министерства Скурло и Р. Менцель подчеркнули, что научная работа будет иметь огромное внешнеполитическое значение только в том случае, если немецкие ученые будут превосходить в своих исследованиях зарубежные страны. Ученым предлагали определить отношение к существующим международным научным ассоциациям, расположенным с 1918 г. в Париже и Брюсселе, и обсудить вопрос об их переводе в Германию, чтобы успешнее конкурировать с США. Скурло выразил надежду, что в новой Европе немецкой науке будет легче претендовать на лидерство в духовной сфере.

Этот призыв поддержали биологи. Как заявил Ф. фон Веттштейн, в Европе, в которой под руководством Германии создается «новый порядок», Ассоциация европейских биологов могла бы обогнать США по уровню и масштабу исследований. Конкуренция с США, по его мнению, будет продолжаться и после войны, поэтому важно определить, кому будет принадлежать руководство в международных биологических организациях. Генетические исследования, составляющие большую часть биологических работ в КВГ, имели и идеологическую подоплеку. Ниже мы подробнее остановимся на том, как крупные генетики Г. Штуббе и Н. В. Тимофеев-Ресовский, не будучи членами НСДАП, подчеркивали значимость своих работ для расовой гигиены.

В конце 1990 – начале 2000-х гг. Общество Макса Планка выполнило большую международную программу по изучению деятельности КВГ в годы Третьего рейха. Опубликованные материалы вскрыли тесную вовлеченность академической биологии в биомедицинские преступления нацизма (Weiss, 2005; 2006; Колчинский, 2007б). Симбиоз власти и академического сообщества приносил дивиденды обеим сторонам. Нацисты рассчитывали на успех в реализации своих планов, на безраздельное доминирование в мире при поддержке выдающихся биологов. Как минимум этим можно было бы объяснить щедрую поддержку нацистским режимом фундаментальной биологии в КВГ. Биологи в свою очередь надеялись при помощи военных акций вернуть немецкой науке лидирующую роль, утраченную ею после Первой мировой войны. К тому же при отказе от этических норм они получали уникальную возможность экспериментировать на людях, военнопленных или признанных расово неполноценными. Эти эксперименты проводились в Институте антропологии, генетики человека и евгеники в Берлине, возглавлявшемся до 1942 г. О. Фишером, а затем О.Ф. фон Фершуером, в Институте психиатрии во главе с Э. Рюдиным в Мюнхене и Институте мозга во главе с Гуго Шпатцем.

Университетская профессура и академические биологи КВГ всячески демонстрировали верность режиму. Выше уже говорилось, как высок был процент членов НСДАП среди биологов до сорока лет. Более того, в процентном отношении среди биологов членов НСДАП было в несколько раз больше, чем в среднем по стране для соответствующих возрастных групп. Так, среди биологов старше 60 лет членов НСДАП было 26%, а эта возрастная группа среди всех членов партии составляла

всего 5,6%. По мере перехода к более молодым группам различие постепенно снижалось, но и среди биологов младше 30 лет членов НСДАП было 70,5%, а в целом по стране членов партии до 30 лет было 31,6%.

Помимо политических, существовали идеологические, экономические и военные мотивы для государственного патронажа КВГ. Власти всячески поощряли генетические исследования в Институте биологии и селекции КВГ в области изучения мутаций, особенно полиплоидии, с целью быстрого выведения новых сортов растений. Еще большее значение для них имело участие ботаников в расширении жизненного пространства для немцев, в германизации аннексированных областей Польши и СССР от Одера до Урала, предполагавших окончательное решение еврейского вопроса и уничтожение десятков миллионов славян или превращение их в рабов. На ботаников возложили обязанность провести инвентаризацию флоры, захватить селекционные коллекции, вывести новые высокоустойчивые сорта, разработать способы использования растений для производства белка, жиров, медикаментов, горюче-смазочных материалов, резины и т.д. Эти задачи не вызывали никаких возражений со стороны ученых, а жестокость и аморальность значительной части из них ученые легко объясняли требованиями военного времени и необходимостью использовать все возможности для окончательной победы. Этим микробиологи мотивировали и свои предложения по созданию биологического оружия, которые, однако, были отклонены, так как даже немецкие генералы и сам А. Гитлер были против него.

Прусская академия наук, в ведении которой находились как гуманитарные и социальные, так и естественные науки, представляет собой другой пример приспособления к национал-социализму. В период Веймарской республики большинство членов академии проявили себя как сознательные республиканцы. Тем сильнее была их трансформация по пути «ариизации, нацификации и милитаризации». С 1938 г. от академии потребовали ввести принцип фюрерства вместе с должностью назначаемого президента; увеличить число академиков, чтобы ослабить влияние прежних членов; предоставить право быть академиками только «арийцам» и, наконец, исключить евреев, которые еще оставались в академии. Большинство членов академии приняли изменения неохотно, но без возражений. В ее состав были избраны лидеры расовой гигиены О. Фишер (1937) и О. Ф. фон Фершуер (1943). Кроме них академиками стали ботаник Ф. фон Веттштейн (1935) и зоолог А. Кюн (1935), которые в своих трудах также затрагивали расово-генетические проблемы.

В целом можно говорить примерно о 10% биологов, уволенных и эмигрировавших из гитлеровской Германии; не так уж много по сравнению с другими отраслями естественных и точных наук. Не было ни одного университета, потерявшего всех своих профессоров по ботанике и зоологии, хотя среди последних пострадавших было больше, в то время как, например, в Гёттингене все профессора математики вынуждены были эмигрировать. Такой «щадящий» режим по отношению к биологам не случаен. Биология была признана дисциплиной, особенно важной в идеологическом и практическом смысле. В моду вошел термин «политическая биология», а известный мюнхенский издатель расистских книг Ю. Ф. Леман инициировал издание серии книг на эту тему. В предисловии к книге известного статистика Ф. Бургдёрфера было сказано, что национал-социалистическая политика может быть только биологической, т.е. руководствоваться «законами жизни», служить

«борьбе за существование», «здоровью народа» и «чистоте расы». Биология при национал-социализме получала большую государственную поддержку и процветала. Постоянно увеличивалось государственное финансирование и число грантов в биологии на фундаментальные исследования (Deichmann, 1992). Третий рейх, используя лозунги типа «Национал-социализм — это прикладная биология»¹, поощрял биологические и медицинские исследования, которые поддерживали проводимую нацистами расовую политику. Однако здесь не было столь мощного движения за арийскую биологию, как это было в физике. Претензии директора Института ботаники в Тюбингенском университете, цитогенетика Э. Лемана (Lehmann, 1933; 1934) создать «немецкую, или арийскую биологию» и соответствующий институт не были поддержаны. Его не приняли в НСДАП, а его профессорство в Тюбингенском университете было приостановлено в 1937 г., по официальной версии из-за его прежнего членства в масонской ложе, но скорее всего, из-за интриг конкурентов, также претендовавших на роль лидеров «немецкой биологии». Представления Лемана об арийской биологии были довольно туманны, если не считать неопровержимых атак на «еврейскую науку». В отличие от физики в немецкой биологии не было единой отрасли или группы ученых, которых можно было обозначить как «евреев» или хотя бы «евреев по духу». В связи с этим она не понесла столь больших потерь, и нелегко найти биологов, которых можно было бы однозначно назвать противниками режима (Regimegegner).

Биология Третьего рейха была главной отраслью естествознания, из которой власти черпали свои идеи, концепции, методы управления, а биологическая терминология и ее метафоры составляли существенную часть нацистской идеологии и политики (Kater, 2004). В политический язык вошли понятия «раса», «вид», «гибридизация», «борьба за существование», «здоровье народа», «наследственное здоровье», «кровь», «тело», «эвтаназия», «стерилизация» и т. д. Это неизбежно вовлекало всю биологию и медицину в повседневную политическую жизнь, делая их причастными к установлению «гармонии между духом и расой». Изменения в мировоззрении и политических взглядах многих биологов, произошедшие в 1920-х гг., облегчали им принятие нацизма. Они легко идентифицировали себя с национал-социалистической идеологией и, выступая экспертами в разработке законов об эвтаназии и насильственной стерилизации, в опытах над заключенными, в массовых уничтожениях евреев и других народов на оккупированной территории, продемонстрировали уникальное сочетание модернизма в науке, технике и организации исследований с диким варварством. Биологическое сообщество Германии в целом смогло продолжать начатые до 1933 г. работы благодаря выбранному ее членами стилю политического поведения, которое М. Уолкер (Walker, 1995) определил сравнительно с позицией немецких физиков как компромисс и сотрудничество.

Кроме того, биологи способствовали пропаганде мифических биологических особенностей нордической расы, возвышающей ее над всеми другими арийцами. В этом отношении весьма примечательны дискуссии об актуализме, которые

¹ Эта характеристика национал-социализма была предложена в 1935 г. Г. Шеммом, одним из лидеров НСДАП, гауляйтером Баварского Остмарка, баварским государственным министром образования и культуры, редактором ряда нацистских газет и журналов (Weinreich, 1946, p. 34).

шли среди немецких палеонтологов и геологов еще с начала XX в., но в Третьем рейхе получили националистическое звучание. Так, эволюционный палеонтолог К. Т. Бойрлен отвергал всякое научное значение актуализма на том основании, что он якобы превратился в догму и препятствует изучению и пониманию переломов в геологической истории, имеющих качественный характер. Красноречива «философская» аргументация автора: «Актуализм построен на механистическом мировоззрении Лайеля, который отвергал всякое развитие...Немецкий дух не может быть удовлетворен таким мировоззрением в области геологии» (Beurlen, 1935, S. 521). Будучи поклонником немецкой философии жизни, палеонтолог-романтик оценивал приход нацистов к власти как время возвращения немецкого народа к своим истокам, означающее духовное возрождение нации. Циклы, движущей силой которых является «воля к жизни», «стремление к преодолению смерти», Бойрлен усматривал и в живой природе (Beurlen, 1933a; b; 1937). В связи с этим он призывал освободиться от градуализма, доминирующего в романских странах.

Изолированность немецкой науки, которая стала следствием введения внутренней цензуры, привела к запрещению ряда книг по расовым или политическим причинам. Запреты на профессию, угрозы в адрес ученых, принуждение к эмиграции — всё это делало положение многих биологов крайне тяжелым. С началом Второй мировой войны, особенно после нападения Германии на СССР и вступления США в войну, изоляция немецкой биологии от ведущих научных держав стала практически абсолютной.

С этого времени стало почти невозможно получить грантовую поддержку проекта, не обосновав пространно его промышленное, сельскохозяйственное и особенно военное значение. За громкими фразами об огромной практической важности того или иного исследования не всегда можно было увидеть суть проблемы и ее фундаментальное значение. Так, во время войны ботаники и физиологи растений всячески подчеркивали значение селекционных исследований для ликвидации дефицита белков и жиров, для добывания из растений другого сырья. Например, профессор из Кёнигсберга К. Мофес исследовал биологическую ценность кормовых дрожжей, профессор из Грейфсвальда П. Метцнер — болезни картофеля и прививки, профессор К. Ноак из Берлина — обмен веществ и клеточную физиологию у холодоустойчивых сортов культурных растений, которые вывел В. Рудорф. Кроме того, Ноак проводил физиологические опыты по консервации фуража. Профессор из Гёттингена Р. Хардер получил грант на изучение синтеза жиров микроорганизмами, а профессор в Киле О. Моритц — на извлечение питательных и волокнистых веществ из грибов, и т. д. Понимая требования времени, соискатели грантов всячески преувеличивали практическую значимость работ по фотосинтезу, фотопериодизму, дыханию и обмену веществ, клеточной физиологии и биохимии, соотношению ядерной и цитоплазматической наследственности, видообразованию и многим другим.

Во время войны ботаники вели исследования по заказу вермахта и его институтов. Профессор Ф. Букач из Мюнхена совместно с Институтом вермахта по изучению продовольствия разрабатывал тему «Причины ухудшения качества овощей при сушении». При этом он подчеркивал, что сушеные овощи должны играть особую роль в снабжении войск продовольствием. Профессор Э. Хетчель из Гамбурга участвовал в разработке красящих веществ, которые бы препятствовали образованию подводной части кораблей. В Институте генетики и ботаники в Страсбурге

Э. Кнапп и Э. Бюннинг по заданию командования авиацией разрабатывали тему «Выращивание и селекция лубяных и маслянистых растений с целью максимального использования их особенностей в техническом снабжении авиации». Максимально использовали и свойства лекарственных растений, сбор и селекция которых играли особую роль во время войны. С 1939 г. значительную часть экологических проектов поддержали с учетом их значения для колонизации новых немецких областей на востоке, при этом, как правило, не называли конкретные географические районы, из которых до их заселения немецкими колонистами прежние жители должны были быть выселены или уничтожены. По мнению антрополога О. Фишера, для образования немецких колоний необходимо было изменить климат в сторону смягчения при помощи интенсивного лесонасаждения.

Важной составной частью «прикладной биологии» нацистов стала борьба за сохранение природных ландшафтов. Расовая гигиена и охрана природы в Германии были тесно связаны друг с другом. К. Мейер, П. Шульце-Наумбург, В. Шенихен и др. доказывали, что только немцам присуща потребность сохранять растения и животных, в то время как другие нации стремятся только к их бесконтрольному потреблению и уничтожению. Директор Имперского управления по охране природы В. Шенихен призывал вернуться к «древней мощи крови и почвы», усматривая в ней «источник жизни немецкого народа», и отказаться навсегда от «либерально-марксистского рационализма, уводящего всю нашу культуру прочь от природы».

На животных и людях изучали физиологию и биохимию воздействия отравляющих газов и повышения их эффективности, разрабатывали способы их использования и защиты от них, а также действие витаминов на органы слуха и зрения, способы борьбы с куриной слепотой, тетанус и тонус скелетной мускулатуры и многое другое — то, что было, признано различными военными ведомствами имеющим значение для летчиков, подводников и др. Паразитологи занимались разносчиками инфекционных заболеваний среди млекопитающих и насекомых, систематики — инвентаризацией фауны в захваченных странах и колониальной зоологией. Особенно крупные успехи были сделаны в области биохимии и физиологии клетки, которым сам А. Гитлер придавал громадное значение, видя в них путь к познанию причин рака и способов борьбы с ним. По этой причине фюрер оставил на посту директора Института клеточной физиологии КВГ О.Г. Варбурга, который одновременно с Р. Куном в 1938 г. описал строение рибофлавина, или витамина В1. Еще ранее, исследуя реакцию брожения и гликолиза в опухолевой ткани, Варбург обнаружил в ней повышение аэробного гликолиза. За открытие ферментов и коферментов, обеспечивающих гликолиз в клетке, Варбург был удостоен Нобелевской премии в 1931 г. Фактически Варбург был единственным полуевреем, не уволенным из КВГ. Семь лет спустя за работы по каротиноидам и витаминам Нобелевскую премию получил директор Института медицинских исследований КВГ в Гейдельберге Р. Кун, который в 1942 г. также указывал на связь своих открытий и работ по антибиотикам с проблемой рака. Эти работы Куна известны во всем мире, а вот о его исследовании действия нервного газа, испытанного на заключенных концлагерей, практически невозможно узнать из литературы. Лауреат Нобелевской премии 1937 г. А. Бутенандт, директор Института биохимии КВГ после эмиграции К. Нойберга, получил высокую награду за изучение химической структуры половых гормонов, которую он также связывал с изучением их роли в канцерогенезе.

Даже беглый обзор достижений биологии в Третьем рейхе показывает, что нет оснований говорить о какой-то ее деградации. Конечно, из-за смерти Г. Эмбдена и эмиграции М. Бергмана, О. Ф. Мейергофа, К. Нойберга, К. Оппенгеймера Германия понесла тяжелые потери в области биохимии, где из ведущих ученых предшествующего периода остались только О. Г. Варбург и Ф. Кноп. Вынужден был уехать как неариец и лауреат Нобелевской премии О. Леви. Последнего нацисты выпустили из Австрии, отняв деньги, присужденные Нобелевским комитетом. Г. Домагк, получивший такую премию в 1939 г. за открытие антибактериального действия сульфаниламидов, попал на некоторое время в тюрьму и был выпущен только после официального отказа от награды. Р. Кун и А. Бутенандт сразу отклонили награды, которые, правда, они в виде исключения получили после войны. Г. Шпеман был удостоен высокой награды в 1935 г., когда нацисты еще вынуждены были считаться с международной научной общественностью.

Эмигрировали будущие лауреаты Нобелевской премии Э. Б. Чейн, Х. А. Кребс, М. Кац, Ф. А. Липман, М. Л. Х. Дельбрюк. После 1933 г. не вернулся в Германию ученик Г. Шпемана В. Гамбургер, внесший оригинальный вклад в изучение онтогенеза нервной системы позвоночных и пытавшийся преодолеть крайности холизма и механицизма в развитии эволюционной эмбриологии (Allen, 2004). Среди эмигрантов были также Э. Майр, Ф. Вейденрейх, В. Гамбургер, Р. Б. Гольдшмидт, В. Йоллос, К. Штерн и др. выдающиеся биологи-эволюционисты и генетики, покинувшие Германию из-за еврейского происхождения или политических взглядов. В СССР эмигрировал последний ученик Э. Геккеля Ю. К. Э. Шаксель, а также его ученик — Г. Шнайдер, который впоследствии возглавил в ГДР Дом-музей Э. Геккеля и стал одним из типичных лидеров немецкого лысенкоизма. С другой стороны, здесь продолжали трудиться лауреаты Нобелевской премии (О. Г. Варбург, Г. Шпеман), в том числе и будущие (В. Форсман, Ф. Линен, К. Лоренц, К. фон Фриш), а также отказавшиеся от нее Г. Домагк, Р. Кун и А. Бутенандт.

Многие крупные биологи-евреи, например Нобелевские лауреаты О. Ф. Мейергоф и К. Нойберг, сначала надеялись, что Гитлер недолго продержится у власти, и оставались в Германии несколько лет. Директору Института физиологии КВГ в Гейдельберге Мейергофу только в 1936 г. стало ясно, что национал-социалистические активисты ни в коем случае не дадут ему заниматься исследованием обмена веществ и клеточной физиологией. С его эмиграцией Германия потеряла не только одного из создателей современной биологии, но и известный во всем мире центр по подготовке высококлассных биохимиков. Основанная Г. Э. Фишером химия белка из-за эмиграции М. Бергмана в США лишилась возможности сохранять лидерство в этом направлении. Еще очевиднее потери в области биохимии и физиологии в связи с эмиграцией представителей более молодого поколения (К. Блоха, Э. Б. Чейна, Э. Чаргаффа, Х. А. Кребса, Ф. А. Липмана, Р. Шёнхеймера), внесших огромный вклад в изучение внутриклеточного обмена веществ.

Однако, по мнению У. Дайхмана (Deichmann, 1992), не столько эмиграция еврейских биохимиков, сколько особенности организации немецких университетов сыграли основную роль в потере Германией лидирующей позиции в биохимии. Некоторые отрасли биохимии в Германии успешно развивались вплоть до конца Второй мировой войны, несмотря на изоляцию от мировой науки, что хорошо видно на примере А. Бутенандта, которого считали одним из самых выдающихся ученых

Третьего рейха и ФРГ и который долгое время фактически находился вне критики и использовался как пример взвешенной научной политики при национал-социализме. Только с середины 1980-х гг. стали появляться материалы о его многолетнем сотрудничестве с О. Ф. фон Фершюером и участии в экспериментах с органами людей, умерщвленных в Освенциме. Бутенандт не участвовал в медицинских преступлениях режима и не был пропагандистом нацистской расовой политики, но активно использовал огромные ресурсы, предоставляемые ему нацистским режимом, для максимального расширения своего исследовательского поля в контексте идеологизированной научной практики. Будучи тесно связан с фармацевтической промышленностью, Бутенандт смоделировал свое поведение при нацистах таким образом, что оно обеспечило ему успешную карьеру и после войны. После войны он активно добивался возвращения в Германию изгнанных нацистами биологов, включая и своего предшественника на посту директора Института биохимии КВГ К. Нойберга. Бутенандт не был простым приспособленцем ко всем режимам. Он помнил хаос Веймарской республики и чувство национального унижения. В связи с этим он считал своим патриотическим долгом участвовать в оборонных проектах, хотя и не разделял политику и идеологию Гитлера.

Приспосабливаясь к требованиям времени, биологи фактически продолжали в основном прежние исследования, облекая свои заявки в идеологические одежды, которых от них требовали национал-социалисты. При этом ученые умело эксплуатировали их потребности и представления о возможностях науки. Оставшиеся биологи быстро усваивали традиции, стиль поведения, язык и аргументацию нацистов. Сразу после прихода нацистов к власти желающих вступить в НСДАП было так много, что лидеры нацистов в апреле 1933 г. были вынуждены ввести мораторий. Вторая волна массового вступления в партию поднялась в 1937 г. Количество членов НСДАП возросло в 1938 г. в связи с аншлюсом Австрии. При этом есть однозначное соответствие между ростом числа членов НСДАП среди биологов и количеством грантов, выделяемых им, а также размером грантов и партийностью. Однако это соответствие наблюдалось только до 1941 г., пока дела на фронте шли хорошо и в скорой победе никто не сомневался. Когда же мечты о блицкриге развеялись, процент грантодержателей среди членов партии оказался даже ниже их относительного числа среди биологов. И хотя можно предположить, что в некоторых случаях гранты давались с учетом политического положения заявителя, в целом, как уже говорилось, научная респектабельность, по-видимому, играла основную роль.

Адаптация биологов к национал-социализму четко проявилась, прежде всего, в областях, где существовала тесная связь между эволюционной теорией, генетикой, особенно евгеникой и антропологией с одной стороны и расовой гигиеной и расоведением с другой (Köhn-Behrens, 1934). Однако и другие отрасли науки претерпели быстрые метаморфозы при нацистах, которые сразу после прихода к власти приступили к нацификации всех отраслей культуры, науки и образования. Значительная часть научного сообщества охотно пошла на это, одни — идентифицируя себя с национал-социализмом, а другие — адаптируясь к его практике. Подлинными символами единства академической науки, нацифицированного университетского образования, пропаганды и расовой политики стали Ф. фон Ленц, Э. Рюдин и О. Фишер. Они занимали ведущие посты в Институтах КВГ, кафедры

и институты по расовой антропологии и расовой гигиене в Берлинском и Мюнхенском университетах, были экспертами и советниками главных расовых учреждений НСДАП, участвовали в разработке преступных расовых законов, плана «Ост» и т. д. Их исследования стали «научной» основой уничтожения миллионов людей, включая поляков, белорусов, русских. В середине 1930-х гг. появилась новая волна их учеников и последователей, которые уже полностью были свободны от всяких рудиментов прежних ценностей и рассматривали человека исключительно как объект расово-генетических манипуляций: психиатр К. Люксембург, антрополог В. Абель, генетик-статистик З. Коллер, генетик Й. Менгеле. Все они были приверженцами классической генетической школы, а некоторые из них прошли стажировку в лучших лабораториях Англии и США. Они все были членами СС и с 1940-х гг. стали возглавлять кафедры и институты.

По данным У. Дайхман, из 440 биологов, работавших в университетах и КВГ с 1933 по 1945 и в Австрии и Чехословакии с 1939 по 1945 г., в НСДАП состояли 57,6%, в СА — 22,5, в СС — 5,6% (Deichmann, 1992). Процент биологов — членов НСДАП был самым высоким среди естественников. Но и среди биологов лидировали антропологи и эволюционисты, которые практически все состояли в НСДАП, а многие еще и в СС и СА (Junker, Hossfeld, 2000). Понятен и более высокий процент зоологов и ботаников, занимавшихся прикладными исследованиями по сравнению с их коллегами, предпочитавшими фундаментальные проблемы, соответственно 55,6 и 65,8%, в то время как в целом из зоологов в НСДАП состояли 50,2, а из ботаников — 57%. Ниже всех процент членов НСДАП, по мнению Дайхман, опубликованному в начале 1990 г., был среди биохимиков, биофизиков и вирусологов — 28,5, в то время как у генетиков — 39,7%. Характерно и распределение по годам. Хотя, как не раз отмечалось выше, взгляды нацистов были близки многим биологам в Веймарской республике, в НСДАП до 1930 г. вступил лишь один из них, а 13 стали членами нацистской партии до ее прихода к власти. В 1933 г. в партию вступили 68 человек, а после фактически введенного моратория в год принимали 1–3 биологов. Самым урожайным был 1937 г., когда 88 биологов обрели возжеланный значок. В последующие три года число новых членов колебалось от 8 до 25. Когда началась война с СССР и угроза поражения стала реальной, поток жаждущих пополнить партийные ряды стал быстро иссякать, в 1941 г. — 3 человека, 1942 г. — 1, 1943 г. — 0, 1944 г. — 2, 1945 г. — 0 (Ibid, S. 226).

Приведенные цифры красноречиво свидетельствуют о мотивах вступления в нацистские организации, членство в которых отнюдь не означало принятие идеологии нацизма. Биологи, не связавшие себя политически с нацистами в первый год их правления, как правило, скептически относились к новому режиму и присоединялись к нему позднее сугубо из карьерных соображений. В то же время нельзя сказать, что административная карьера прямо зависела от членства в партии. Так, в период с 1937 по 1945 г. среди 56 университетских профессоров — заведующих кафедрами ботаники, зоологии и генетики членов НСДАП было 27, а среди 17 директоров и заведующих отделами пяти биологических институтов КВГ — 9. В целом эти цифры отражают процентное отношение между нацистами и ненацистами в немецком биологическом сообществе (Junker, Hossfeld, 2000, S. 171). Но среди ранних членов нацистских организаций были и такие, кто после вступления в партию вскоре эмигрировал, например профессор из Брауншвейга К. Коссвиг.

Следует отметить, что по индексу цитирования и по количеству получаемых грантов крупные биологи — члены партии и биологи-беспартийные в целом характеризуются сходными показателями. На первом месте по количеству ссылок на одну статью шел активный член НСДАП К. Лоренц, один из создателей этологии и будущий лауреат Нобелевской премии, на втором — член СС, зоолог и генетик Г. Бауэр. Однако среди 15 наиболее цитируемых биологов Германии в период с 1945 по 1954 г. было всего 3 члена НСДАП. В среднем беспартийные профессора-биологи в университетах на грант, полученный от Немецкого исследовательского общества, выполняли работы, которые цитировали в 2,7 раза чаще, чем работы их партийных коллег. Отсюда следует, что беспартийная профессура в среднем работала больше и публикационная активность их была выше (Junker, Hofffeld, 2000, S. 171).

К сожалению, нет возможности сравнить аналогичные показатели по биологическому сообществу в сталинском Советском Союзе. Тем не менее важно отметить, что процесс активного вступления советских биологов в партию оказался более длительным. Невозможно представить кого-либо из крупных биологов в СССР в 1920-х гг., заканчивавших свои официальные письма словами: «С коммунистическим приветом», в то время как немецкие биологи, даже придерживавшиеся левых убеждений, уже в 1933 г. завершали свои письменные обращения к властям обязательным «Хайль Гитлер».

Очевидным является парадокс во взаимодействии биологии и власти в Третьем рейхе: антиинтеллектуальный расистский режим широко использовал современную науку, способствуя ее развитию. Издание в годы нацизма многотомных серий «Изучение природы и медицины в Германии», «Успехи ботаники» и «Успехи зоологии» наглядно демонстрирует, что нормальная биология в Третьем рейхе не просто жила, но и добивалась весьма впечатляющих результатов. Более того, даже проводя самые зверские эксперименты над заключенными, биологи стремились развивать обычную, нормальную науку, если не фиксировать внимание на том, что в роли подопытных животных использовали людей. По мнению некоторых западных экспертов на Нюрнбергском процессе, опыты над заключенными позволили получить уникальный опыт. В Третьем рейхе биологи и медики коренным образом изменили бытовавшие ранее представления о недопустимости использования людей в качестве экспериментальной модели, даже если это сулит прогресс в области биомедицины. Национал-социализм освободил своих ученых от подобных этических затруднений, сняв запрет на вивисекцию и летальные эксперименты над людьми в концентрационных лагерях Дахау, Освенцим, Бухенвальд, Заксенхаузен. Их заставляли пить соленую воду, подвергали экстремальным температурным воздействиям, помещали в условия низкого или высокого давления, производили трансплантацию органов, испытывали непроверенные вакцины.

Всё это экспериментаторы-врачи делали не из садистских побуждений, а ради приобретения нового знания для спасения жизней немецких солдат. Удельный вес идеологии нацизма в публикациях ученых зависел от того, предназначались ли они для специалистов или для широкой публики в таких журналах, как «Биолог» (Der Biologe), «Национал-социалистический ежемесячник» (National-sozialistische Monatshefte), «Народ и раса» (Volk und Rasse), «Расология» (Rassenkunde). Важнейшие элементы идеологии Третьего рейха (народность, расизм, милитаризм, антисемитизм, вождизм и т. д.) неодинаково сказались на содержании тех или иных

дисциплин (Evolutionsbiologie, 2000). Каждая из них отличалась специфическими свойствами в использовании основных элементов нацистской идеологии и их комбинаций. Если представители антропологии в значительной степени основывались на расистских идеях и стремились их политизировать, то генетики и палеонтологи в гораздо меньшей степени были затронуты этим влиянием. Так, например, из антропологов, принявших участие в формировании эволюционного синтеза в Германии, все были членами НСДАП, а Х. фон Крог и Г. Геберер состояли даже в СС, причем Крог вступил в НСДАП и СС соответственно в 1930 и 1931 гг., т. е. до прихода нацистов к власти, что они особенно ценили.

Связь своих научных работ с политикой нацистов генетики и эволюционисты, как правило, демонстрировали в высказываниях по проблемам евгеники и расовой гигиены. Практически все они в той или иной степени поддерживали евгенику. Однако, как показал Т. Юнкер (Junker, 2000), одни из них ратовали за принятую во всем мире позитивную евгенику, отличную от нацистского представления об улучшении расы (В. Людвиг, Б. Ренш, Н. В. Тимофеев-Ресовский), а другие — за негативную со стерилизацией и уничтожением нежелательных элементов и против смешения рас (Э. Баур, К. Лоренц, Ф. Шванитц, В. Циммерман и др.). Были и такие генетики, которые выступали против расовой гигиены не по этическим, а по сугубо научным соображениям (Ф. фон Веттштейн, Г. Штуббе). Один из директоров Института биологии КВГ, Ф. фон Веттштейн полагал, что современная генетика ничего не может сказать по данному вопросу. Эти высказывания Ф. фон Веттштейна против расово-генетических мероприятий вызвали в 1934 г. резкую отповедь со стороны психиатра Э. Рюдина, которому глава Имперского министерства внутренних дел В. Фрик поручил разрабатывать вопросы обновления германской расы. Тем не менее критика Рюдина не имела никаких последствий для Веттштейна. Возможно потому, что всем были хорошо известны его патриотические высказывания о необходимости борьбы Европы под руководством Германии с экспансией американцев. Вместе с Э. Бауром, К. Э. Корренсом, А. Кюном и эмигрировавшим позднее Р. Б. Гольдшмидтом Веттштейн составлял серьезную конкуренцию школе Т. Г. Моргана в 1920 — начале 1930-х гг. Его фигура была важна для поддержания престижа немецкой науки, и нацисты не только не покарали его, но продолжали всячески ублажать. Однако в целом он продолжал держаться в стороне от них. Интересно, что не было четкой корреляции между членством в главных нацистских организациях и приспособлением своей науки к идеологии нацизма. Одни биологи были членами НСДАП, но не допускали в своих сочинениях политико-идеологических пассажей. Другие, напротив, оставаясь вне политических организаций нацизма, цитировали в своих трудах расистские высказывания Гитлера и др. идеологов нацизма.

В целом правительство А. Гитлера оказало сильное влияние на германскую биологию и на биологов-эволюционистов. Под влиянием нацистской идеологии менялся даже научный язык биологов, которым было предложено германизировать их профессиональную терминологию, сделав ее более простой и понятной. Так, «аллели» превращали в «наследственных партнеров», «хромосомы» — в «ядерные нити», «гибриды» — в «помеси». В свою очередь биология и биологи сыграли в конечном счете важную роль в политике национал-социализма. Многие из них активно участвовали в осуществлении нацистских планов.

11.3. Национал-социализм и эволюционная биология на практике

Еще до прихода к власти нацистов, в 1931 г. протагонист немецкой, или арийской, биологии Э. Леман начал издавать журнал «Биолог. Ежемесячный журнал для сохранения значения немецкой биологии». Во введении к первому номеру были изложены его взгляды на важнейшие итоги истории биологии и цели нового журнала, который должен был стать выразителем воли немецких биологов в их противодействии угрозам уничтожения арийской науки и в борьбе за ее сохранение. Помимо учреждения журнала Леман добивался создания Института арийской биологии, который должен был бороться за сохранение и расширение биологических исследований в высшей школе, пропагандируя их практическое значение для селекции растений, повышение их устойчивости к болезням и т. д.

Журнал «Биолог» стал печатным органом Немецкого союза биологов и приобрел четкую национал-социалистическую окраску, демонстрируя глубокое родство национал-социалистической идеологии и немецкой биологии. В его задачи входило обучение школьников, а также воспитание народа: разъяснение рабочим и крестьянам вопросов расовой гигиены и необходимости расово-гигиенических мероприятий для Германии. С этой целью создавали специальные лагеря для обучения учителей, чтобы они усвоили, что национал-социалистическое мировоззрение базировалось на биологии. В качестве примера Леман и его последователи обычно использовали расовую гигиену, учение о расах, генетику, селекцию, экологию и охрану природы, растениеводство, эволюционную теорию и т. д. Преподаватели высшей школы и учителя должны были сформировать у студентов и слушателей твердое убеждение в том, что национал-социализм — это прикладная биология или биология на практике. В итоге биологические занятия превратились в идеологические кампании по формированию официального мировоззрения. Новая структура биологических дисциплин и учебных планов должна была разрушить исторически сложившиеся связи и обеспечить внедрение прикладной биологии путем введения разделов «Биология и школа», «Биология и медицина», «Биология и право» и «Биология и гуманитарные науки». В журнале были введены две рубрики, в которых приводили выдержки из свежее опубликованных трудов, которые биологам следовало читать или, напротив, не читать. Уже с 1943 г. выход журнала стал нерегулярным. В 1944 г. вышли последние три номера, а с поражением Германии издание этого органа национал-социалистической биологии прекратилось. С крахом нацистской Германии потеряли всякое значение и организации немецкой биологии.

Другим рупором сторонников немецкой биологии стал «Журнал общего естествознания» (*Zeitschrift für die gesamte Naturwissenschaft*), который издавал так называемый «мюнхенский кружок» НСДАП. Он считался неофициальным рупором сторонников немецкой науки. В его руководство входил старейший среди биологов член НСДАП, вступивший в ее ряды еще в 1922 г. доцент Э. Бергдольт, который только во время войны смог стать профессором Мюнхенского университета. Но и здесь труды поборников арийской биологии носили общий характер. Если статьи известных биологов — «Возрождение морфологии из духа немецкой науки» ботаника В. Тролля (1935) и «Состояние и задачи биологии в современной Германии» зоолога Г. Вебера (1935) еще могли как-то привлечь внимание ученых, то туманные

рассуждения малоизвестных Э. Мая, Г. Андре и Э. Бергдольта об отличиях немецкой и еврейской биологии заинтересовали немногих.

Наиболее типичной чисто «нацистской» исследовательской структурой было «Наследие предков» (Ahnenerbe, АЕ (далее — АЭ)), созданное по инициативе главы СС Г. Гимmlера в 1935 г. и, несомненно, наиболее идеологизированное среди научных учреждений в Третьем рейхе (Kater, 1997). В нем ярко отразилась связь немецкого мистицизма и романтизма, концепции «крови и почвы» В.Р.О. Даррэ с политическими доктринами нацистов с их претензиями на научную легитимность. По мнению его инициаторов, АЭ должно было очистить истинное знание, передаваемое из поколения в поколение, от догматических представлений так, чтобы биологическое мышление соответствовало идеям единства жизни во всех ее проявлениях. Современные немцы как члены непрерывной цепи предков и потомков должны пользоваться этим наследием в соответствии с интересами своего вида.

АЭ поддерживало широкий фронт исследований, хотя многие из этих проблем сейчас бы сочли ненаучными или даже псевдонаучными, например «теорию мирового льда». Но его руководители поощряли и фундаментальные исследования в области биологии, включая энтомологию, генетику растений и человека.

В 1938 г. АЭ организовало тибетскую экспедицию, в которой могли участвовать только члены СС. До этого в 1935 г. в тех местах побывала Гиндукушская немецкая экспедиция во главе с руководителем кафедры сельского хозяйства Т. Рёмером и директором Ботанического сада университета в Галле В. Троллем. Цель и задачи немецких исследований определялись в основном трудами Н.И. Вавилова. Они также желали получить местные сорта культурных растений и близкородственных им диких форм для селекции. Но были две новые задачи. Во-первых, поиск растений, имевших стратегическое значение для обеспечения Германии белками и жирами. Во-вторых, расологические исследования, которые вели К. фон Розенштилль и А. Герлих с целью поиска родины арийцев. Вторая задача стала уже главной в экспедиции АЭ. В ней участвовали антрополог Б. Бегер, энтомолог Э. Краузе, зоолог Э. Шеффер и географ К. Винер. Шеффер до этого уже дважды был на Тибете в составе двух американских экспедиций. Бегер должен был собрать материал о происхождении и развитии нордической расы в этом районе путем измерения черепов и других морфологических признаков обитателей Тибета, фотографирования и изготовления слепков. Ботанические исследования должны были доказать, что разнообразие местных культурных растений доказывает существование древнейшего центра земледелия на прародине арийцев.

Среди «важных для обороны» проектов, поддержанных Имперским научно-исследовательским советом (Reichsforschungsrat, RFR (далее — РФР)), были исследования в области генетики растений, энтомологии, а также опыты над заключенными, предполагавшие массовые убийства. Особое место в «научных планах» АЭ занимала деятельность «команды по сбору ботанического материала» (Flitner, 1995), которой руководил ученик Э. Лемана Г. Брюхер, специализировавшийся в области генетики растений и их гибридизации. Весной 1943 г. Брюхер в рамках общего плана научной политики на оккупированных территориях на востоке разработал проект сбора, точнее, грабежа уникального селекционного материала, хранившегося в сельскохозяйственных научных учреждениях СССР. План одобрил Г. Гимmlер, который считал, что институты КВГ не справились с этой задачей,

а итоги зимней кампании 1942–1943 гг. заставляли спешить, так как стремительное наступление русских означало, что вскоре эти селекционные станции и растениеводческие институты на юге СССР станут недоступны немецким войскам.

Летом 1943 г. Г. Брюхер в сопровождении ботаника и гаупштурмфюрера К. фон Рауха и военных частей СС посетил 18 растениеводческих станций и институтов на Украине и в Крыму, откуда вывез ценные генетические коллекции, собранные по инициативе Н.И. Вавилова его сотрудниками (Хоссфельд, 1999). Кроме того, проводили сбор дикорастущих зерновых и плодовых растений на оккупированных территориях СССР. Проект Брюхера был в числе немногих начинаний АЭ, закончившихся удачно. Аналогичная акция на Кавказе Э. Шеффера, возглавлявшего созданный им Институт исследований Центральной Азии в Мюнхене и претендовавшего на обновление всей немецкой науки, завершилась провалом. В целом такова же была судьба всего плана. Из-за поражения Германии Брюхер не успел воспользоваться захваченным селекционным материалом для выведения новых сортов культурных растений, которые, как он надеялся, обеспечат продовольственную автаркию Германии.

С 1 ноября 1943 г. Г. Брюхер стал директором вновь созданного Института генетики растений опытного хозяйства СС в Ланнахе под Грацем. Институт должен был стать центром для изучения дикорастущих форм и исходных сортов культурных растений, собранных Тибетской экспедицией в Гиндукуше и на оккупированных территориях. Благодаря своим грабительским сборам Брюхер занял ведущие позиции в области прикладной ботаники. Г. Гиммлер и Г. Геринг поручили ему культивировать коллекции наследственно резистентных, морозо- и засухоустойчивых форм культурных растений для восточных территорий (Deichmann, 1992, S. 205). Весной 1944 г. Брюхер высеял тысячи сортов ячменя, пшеницы и овса из тибетского сбора Э. Шеффера, а также захваченных в СССР и культивируемых в Германии. Конечной целью этих посевов было выведение новых болезнестойчивых и высокопродуктивных сортов за счет использования генетического материала дикорастущих форм. Другая его работа была связана с культивированием масличного растения Lafı, масло которого он уже в декабре 1944 г. передал Гиммлеру для использования в промышленных целях. В феврале 1945 г. Брюхер получил распоряжение от директора Института оборонных исследований АЭ, штандартенфюрера (полковника) СС В. Сиверса уничтожить весь опытный материал, чтобы он не попал в руки врагов.

Биологическим учреждением, созданным «Наследием предков» в годы войны, был также Энтомологический институт в Дахау. В отличие от медицинских гигиенических учреждений новый институт, учрежденный по приказу Г. Гиммлера от 29 января 1942 г., должен был заниматься биологией вредных насекомых (вшей, блох, клопов, мух, мошек, слепней), изучением их естественных противников, болезней, ими вызываемых, существующими средствами борьбы с ними и поисками новых методов их уничтожения. Необходимость подобных исследований была вызвана массовыми инфекционными заболеваниями у заключенных в концентрационных лагерях. Существовала реальная угроза, что эпидемии перейдут на обслуживающий персонал и охрану лагерей. Медицинскими аспектами борьбы с эпидемией сыпного тифа в концентрационном лагере Бухенвальд с начала 1942 г. по инициативе Гиммлера и с согласия рейхсфюрера здравоохранения Л. Конти и рейхсврача СС Э.С. Гравитца занимался лагерный врач гауптштурмфюрер СС Э. Динг-Шуллер.

Он прививал заключенным вакцину, разработанную ИГ-Фарбен. Позднее пытались выработать у заключенных устойчивость к возбудителям сыпного тифа. В результате этих опытов умерли 600 человек. Под руководством Гравитца шли исследования по заражению около 20 заключенных сепсисом для последующего лечения сульфонамидом (хемотерапия), который не дал эффекта — все подопытные погибли. Профессор Берлинского университета К. Гебхардт, ученик знаменитого хирурга Ф. Зауербруха, безуспешно экспериментировал на заключенных при лечении газовой гангрены. Профессор Ф. Флури, руководитель Института фармакологии в университете Вюрцбурга, начиная с 1939 г. проводил исследования воздействия отравляющих газов на человека. В подобных опытах участвовали сотрудники и руководители десятков химических и биологических институтов, например директор Института фармакологии и военной токсикологии В. Вирт, испытывавший на заключенных фосген, углекислый газ, циклон Б (табун) и др.

В 1942 г. в Вене был открыт филиал Энтомологического института (Юго-Восточный институт), в котором профессор зоологии из Граца Й. Мейкснер изучал малярийных комаров и их зависимость от почвы, растительности, климата. Для борьбы с малярийным комаром Э. Май создал новый инсектицид — ларвизид — и предлагал проверить многие другие органические соединения, которые могли действовать избирательно только на вредных насекомых, оставляя нетронутыми остальную фауну и флору, не причиняя вреда самому человеку. Его проект «Вредные для человека насекомые» был поддержан как исключительно важный в условиях войны.

В целом АЭ было уникально в своем намеренном усвоении наиболее кровожадных и расистских аспектов национал-социализма, как это было продемонстрировано в экспериментах В. Сиверса, Б. Бегера, А. Хирта, Й. Менгеля и др. Но даже здесь специфическими были цели и средства, а не научные работники и организация. КВГ финансово процветало во время войны благодаря расширению сферы исследований, которые включали теперь особые направления, совместимые с национал-социалистической идеологией и политикой, например разработку проблемы завоевания «жизненного пространства» на Востоке и адаптивования его флоры и фауны к потребностям немецкого народа, а также достижения автаркии в обеспечении продовольствием и биологическими ресурсами (Heim, 2001; 2003).

Был создан новый тип института с особым статусом, например Сельскохозяйственный институт КВГ. Названия этих институтов иллюстрируют амбивалентность общества относительно новых учреждений и типа кооперации с национал-социалистическим государством, которое они представляли. После того как началась война, три новых института сельского хозяйства и биологии были основаны в Бреслау, Софии и Афинах. Еще один институт планировали создать в Венгрии. Этим институтам было предписано способствовать сотрудничеству с местными учеными и использованию местных ресурсов (Roth, 1985; Der Generalplan... 1993). Это означало ограбление оккупированных территорий, вывоз семенного фонда, ценных сортов растений, пород животных и оборудования.

КВГ играло важную роль в реорганизации биологических исследований на оккупированной части СССР. Многие всемирно известные сельскохозяйственные и селекционные станции, включая созданные Н. И. Вавиловым, оказались в руках немецких биологов, которые свозили в Германию уникальный сортовой материал растений, ценные породы животных и коллекции диких форм культурных растений.

Генетик-ботаник Ф. фон Веттштейн лично подготовил записку об огромном значении этих коллекций для немецкой науки. Он предложил, чтобы созданные Вавиловым учреждения вошли в структуру КВГ. Полагая, что Вавилов был расстрелян в 1940 г., Веттштейн считал необходимым, чтобы в Германии продолжили его исследования, оказавшиеся не востребованными в СССР. С ним согласился генетик В. Рудорф, который обратился с соответствующим предложением к министру восточных оккупированных территорий А. Розенбергу. Возможно, руководители КВГ хотели уберечь институты от разграбления и спасти жизнь своих российских коллег. Но они оба не сомневались в окончательной победе Германии и полагали, что немцы по праву могут распоряжаться наукой захваченных ими стран. И в этом их поведение фактически ничем не отличалось от действий сотрудника АЭ Г. Брюхера. Важно подчеркнуть, что все эти шаги Веттштейн и Рудорф предпринимали тогда, когда насильственное переселение советских людей и окончательное решение еврейского вопроса было реальностью, что не мешало им использовать сложившуюся ситуацию в интересах КВГ.

Сформулированная генетиками и ботаниками задача использования научных ресурсов СССР для селекции высокоурожайных сортов зерна фактически была частью обширного плана по германизации восточных территорий с целью расширения жизненного пространства рейха. Реализация этой политики началась уже в 1939 г. на захваченных у Польши территориях под руководством Г. Гимmlера. Фундаментальное значение концепции жизненного пространства для исследований КВГ подчеркнул профессор, обергруппенфюрер СС К. Мейер 22 января 1942 г. на лекции в доме А. фон Гарнака. Он призывал ученых не повторять ошибок прошлого и не ограничиваться полумерами в преобразовании оккупированных территорий. Он стал одним из главных авторов документа «Генеральный план Ост (Восток. — Э.К.) — правовые, экономические и территориальные принципы», разработанного для преобразования огромных пространств от Одера до Урала в интересах Германии.

Новые поселения должны были быть созданы под контролем СС и заселены людьми, прошедшими расовую селекцию согласно концепциям СС. Реализация плана «Ост» должна была стать частью политики германизации на востоке: окончательное решение еврейского вопроса, экспроприация огромных территорий и выселение с них миллионов граждан СССР, Польши и др. стран, нежелательных в расовом отношении. Вопросы о выселении десятков миллионов людей в Сибирь, о превращении «расово неполноценных славян» в рабов, о массовых убийствах и т. д. обсуждали в различных комитетах, в которых участвовали руководители и сотрудники Института антропологии и Сельскохозяйственного института КВГ. Составной частью этого плана был проект возвращения всей природы Германии в дикое состояние, тогда как завоеванные на Востоке территории должны были стать зоной интенсивного сельского хозяйства. Мейер писал, что его план нацелен на «создание здоровой структуры общества и преобразование жизненного пространства в соответствии с требованиями тевтонской расы» (Цит. по: Винер, 1995, с. 85). В этом он видел суть планирования национал-социалистов, «осознававших» свою ответственность перед народом и государством.

Ботанические экспедиции, организуемые КВГ для изучения культурных растений по заданию РФР, как и экспедиции Брюхера, были частью плана «Ост», и средства для них запрашивали со ссылками на необходимость реализовать политические

цели германизации оккупированных территорий. Об этом прямо писали в заявках на проведение экспедиций в 1941–1942 гг. на территории Греции и Албании. Так, генетик Г. Штуббе в 1942 г. писал, что поиск селекционного материала в малоисследованных горных местностях Балкан важен для выведения сортов, устойчивых к экстремальным условиям новых восточных территорий Германии (Deichmann, Müller-Hill, 1994, p. 177). Экспедиции, снаряженные КВГ, проходили на оккупированных немецкими и итальянскими войсками территориях и могли работать только под охраной военных. В немецких газетах результаты экспедиций преподносили как прекрасный пример сотрудничества науки с немецкой и итальянской армиями: ученые получили доступ в важный центр происхождения культурных растений, после того как германская армия завоевала его. «Здесь наука следует по пятам победоносной армии, обеспечивая продовольственную безопасность Германии» (Heim, 2001, S. 16).

Г. Баске, вице-президент сената КВГ в 1941–1945 гг., а в конце войны министр продовольствия и сельского хозяйства, отвечал за координацию сельскохозяйственных исследований в четырехлетнем плане и за снабжение армии продовольствием. Благодаря ему в Вене был создан большой Институт культурных растений, который возглавил Г. Штуббе. По проекту Ф. фон Веттштейна, поддержанному Г. Баске и К. Мейром, институт должен был стать центром обширной сети селекционных растениеводческих станций от Крайнего Севера до Средиземного моря и от Атлантики до континентальных районов на Востоке. Сам Баске был убежденным нацистом и не скрывал своих планов по уничтожению жителей СССР ввиду нехватки продовольствия, став одним из главных инициаторов политики массовых убийств на восточных территориях. Столь кровавые планы не шокировали руководство КВГ, считавшее сотрудничество с Баске крайне желательным. Об этом бывший генеральный директор КВГ Э. Тельшов не смущался заявлять в 1949 г. К тому времени Баске был уже мертв — он покончил жизнь самоубийством в 1947 г. незадолго до вынесения ему приговора Нюрнбергским трибуналом. Мертв был и президент КВГ доктор А. Фёглер, также добровольно ушедший из жизни в 1945 г.

Возглавляемый генетиком В. Рудорфом Институт селекции растений КВГ решал задачу преобразования восточных территорий, занимаясь селекцией жирных и маслосодержащих растений, приспособленных к восточным территориям (Wieland, 2002). Особое место в сотрудничестве биологов этого института с СС занимали исследования в Освенциме под личным контролем Г. Гимmlера, получившего от А. Гитлера задание организовать поиски кок-сагыза на территории России. Первые экземпляры были найдены в 1941 г. Более 50 заключенных-славян были использованы на плантациях кок-сагыза. Научную программу с участием ученых из КВГ и других биологических учреждений (профессора Р. В. Бёме, Г. Вальтер, Г. Капперт, К. Краузе, Л. В. Рис, Ф. Тоблер, Ф. Христиансен-Венигер и др.) курировал В. Рудорф. Руководил работой глава сельскохозяйственного отдела в Освенциме штурмбаннфюрер СС Й. Цезарь. Созданная в лагере селекционная станция всецело сконцентрировалась на изучении свойств кок-сагыза и выведении его новых сортов с повышенным содержанием каучука. Несмотря на столь мощную концентрацию интеллектуальных и материально-людских ресурсов, работа, продолжавшаяся до конца Третьего рейха, не дала ожидаемых результатов (Heim, 2003, S. 172–193).

Радиобиологические исследования в Отделе генетики Института мозга КВГ, возглавляемом Н. В. Тимофеевым-Ресовским, и в Институте биофизики КВГ (директор Б. Рашевский) также старались использовать в военных целях. Здесь проводили исследования мутагенного эффекта быстрых нейтронов. После того как с их помощью О. Ган и Ф. Штрассман доказали возможность расщепления атомов урана, им в 1940-х гг. приписывали большое количество свойств, которые могли быть использованы в военных целях. Эти исследования начались по прямому приказу Гитлера и были прекрасно обеспечены людьми, финансами и материалами. В них участвовали и учреждения СС. Биологи здесь работали совместно с физиками и техниками для получения искусственных радиоизотопов. Им поручили найти способы защиты от быстрых нейтронов ионизирующего излучения, а также изучить возможности использования рентгеновских лучей в противовоздушной обороне и т. д. (Рассекреченный... 2003, с. 207–208).

По показаниям сотрудника этого института К. Г. Циммера, с 1942 г. Отдел генетики КВГ, выполняя главную задачу «усовершенствовать военную машину национал-социалистической Германии», целиком сконцентрировался на экспериментах «для нужд войны, связанных с проблемой массового истребления людей и войск противника путем применения лучей рентгена, радия и нейтронов» (там же, с. 300). Результаты их работ неизвестны, так как при подходе Советской Армии к Берлину все документы были уничтожены, но, судя по сохранившимся докладным запискам генерального директора КВГ Э. Тельшова, работа шла успешно (там же, с. 519). Задомно исследовали проблемы распределения радиоактивных элементов в организациях, проверяли защитные маски от газовых изотопов, использовали радиоизотопы в изготовлении авиационных приборов и т. д. Таким образом, КВГ сохраняло видимость вполне уважаемого научного учреждения, прекрасно вписавшегося в режим Третьего рейха и ведущего исследования в соответствии с политическими целями и идеологией нацизма.

Существенные изменения претерпел ландшафт университетской биологии, приспособившейся к идеологии и политике Третьего рейха. Во многих университетах учредили новые кафедры и институты по антропологии, расоведению, расовой гигиене и т. д. Так, в период с 1934–1945 гг. были основаны: Институт охраны наследственности и расы в Гиссене, руководители Г. В. Кранц (1934–1942) и Г. Бём (1942–1945); Расово-Биологический институт в Кёнигсберге, руководители Л. Лёффер (1934–1943) и Б. Дюс (1943–1945); Расово-биологический институт в Вюрцбурге, руководители Л. Шмидт-Кель (1937–1941), Ф. Кейтер (1941–1942), Г. Юст (1942–1945); Институт генетики и расовой гигиены во Франкфурте-на-Майне, руководитель О. Ф. фон Фершюер (1935–1942) и Г. В. Кранц (1943–1945); Институт антропологии и расоведения в Тюбингене, руководитель В. Гизелер (1934–1945); Институт расоведения и генетики — Институт генетических исследований и расовой политики в Йене, руководитель К. Астель (1934–1945) и др. Ведущими центрами в области расовой гигиены стали университеты Йены, где работали убежденные нацисты К. Астель, Г. Ф. К. Гюнтер, Г. Геберер, Л. Плате, Ф. фон Рутке, В. Франц, а также университет в Гиссене (А. Зайзер, З. Колер, Г. В. Кранц, Ф. Кун). Все они были членами СС, участвовали в эсэсовских научных программах, в том числе в осуществляемых в обществе «Наследие предков». В их трудах политика и эволюционная биология были так тесно связаны, что трудно отыскать существенные различия

между научной расовой антропологией и популярными расовыми учениями, лежавшими в основе национализма и антисемитизма (Weindling, 2003, S. 1023).

Нередко эти центры науки и образования в Йене и Гиссене называли университетами СС. Именно в «сражающемся университете» Йены, названном так за твердость и активность в проведении национал-социалистической политики в биологии, наиболее масштабно и последовательно шла интеграция теории превосходства нордическо-арийской расы (Г. Ф. К. Гюнтер, В. Франц, Г. Геберер) с дарвинистской борьбой за существование (Л. Плате и В. Хенчель) и выживанием наиболее совершенного (К. Астель, Л. С. фон Рутковский) (Hofffeld, 2014). Как это видно, в их числе были знаковые фигуры в эволюционной теории Германии, в том числе преемники и ученики Э. Геккеля — Плате, Франц, Хенчель.

Это свидетельствует о том, что политизация эволюционной биологии, научная радикализация политики и практика были слиты воедино. С одной стороны, партийные идеологи и прагматики (Й. Геббельс, В. Гросс, А. Розенберг, В. Фрик и др.) использовали научные элементы из расовых и социал-дарвинистских построений для оправдания своей политической программы, а с другой — сама программа предопределяла институционализацию эволюционной биологии и ее исследовательского поля в рамках арийской биологии. Всё это оказывало влияние на популярность идеи нового эволюционного синтеза среди немецких биологов.

11.4. Синтез филогении растений и учения о естественном отборе

В предыдущей главе было показано, что в Германии приблизительно к 1935 г. параллельно и независимо от США, Англии и СССР были созданы научные предпосылки для эволюционного синтеза. Более того, немецкие историки полагают, что в то время уже начал оформляться немецкий вариант синтеза (Die Entstehung... 1998; Junker, 2004), начало которого они датируют 1938 г., когда вышла книга В. Циммермана «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938), а Н. В. Тимофеев-Ресовский, выступая на симпозиуме «Генетика и эволюция», организованном Немецким генетическим обществом 25 сентября 1938 г. в Вюрцбурге, дал концентрированное изложение своих взглядов на механизмы микроэволюции, опубликованных в следующем году в виде обобщающей сводки (Timofeeff-Ressovsky, 1939a). Но началась Вторая мировая война и их труды на несколько лет стали достоянием лишь биологических сообществ стран, контролируемых Германией и ее союзниками. В те годы сочинение Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» вместе с книгой В. Циммермана, вышедшей практически одновременно с конференцией в Вюрцбурге, немецким естествоиспытателям представлялось фундаментом, на котором можно было строить новую систему эволюционных взглядов. Так считал активный нацистский антрополог Г. Геберер из Галле. В статье, посвященной филогении и расовой истории человека, он подчеркивал: «Книга Циммермана убедительно показала нам, как далеко продвинулась сегодня естественная филогенетика. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberger, 1939, S. 43).

К тому времени В. Циммерман — профессор ботаники в Тюбингенском университете — имел прочную мировую репутацию как ведущий специалист по систематике, географии и филогении растений, эволюционной морфологии, палеоботанике.

Его предшествующая карьера была непростой. Он сначала поступил в Технический университет в Карлсруэ. Разочаровавшись в специальности инженера, Циммерман еще трижды менял место обучения (Фрайбург, Берлин, Мюнхен), а затем вновь вернулся во Фрайбург, где у Ф. Ольтманнса защитил докторскую диссертацию по вольвоксу. После пяти лет работы ассистентом в Ботаническом институте во Фрайбурге он перешел в Тюбингенский университет, где выполнил работу «Исследования плагиотропного роста из ползучего побега». Его вступительная лекция «История нашей отечественной флоры со времен третичного периода», которую он прочитал 5 ноября 1925 г., принесла ему доцентуру. В Тюбингене Циммерман работал почти три десятилетия, с 1930 г. — экстраординарным профессором ботаники, будучи одновременно хранителем в Ботаническом саду.

До обращения к проблемам эволюции В. Циммерман выполнил классические работы по систематике и развитию водорослей, физиологии раздражения и филогении растений. Согласно «Словарию научных биографий», его труды «характеризуются ясностью описаний и определений, острой формулировкой проблем и дискуссией с различными взглядами» (Mägdefrau, 1990, p. 1011). Во времена Третьего рейха он позиционировал себя убежденным сторонником национал-социализма, хотя ни в каких политических национал-социалистических организациях не состоял.

В дискуссию по проблемам эволюционной теории В. Циммерман включился в 1929 г. в Тюбингене на встрече генетиков и палеонтологов, но сначала занял осторожную позицию в спорах об отношении ламаркизма и дарвинизма и тем самым косвенно способствовал неудаче (в смысле нахождения консенсуса) этой конференции. В 1930 г. в книге «Филогения растений» на базе изучения ископаемых риниофитов он разработал теломную теорию строения наземных растений, раскрывающую особенности строения первых наземных растений и показывающую возможные пути, по которым происходило становление основных вегетативных и репродуктивных органов высших растений различных систематических групп (Zimmermann, 1930). Согласно Циммерману, все органы высших растений (стебли, листья, корни, спорофиллы) независимо произошли от теломы. Этой теории позднее придерживались большинство ботаников, считавших вслед за Циммерманом, что высшие растения с настоящими корнями и побегами происходят от риниофитов, тело которых было представлено системой дихотомически ветвящихся простых цилиндрических осевых органов — теломов и мезомов. В ходе эволюции в результате уплощения, срастания и редукции теломов возникли все органы высших растений. Листья папоротниковидных (вайи) и семенных растений (макрофильная линия эволюции) возникли из уплощенных и сросшихся между собой систем теломов («плоскоцветки»); стебли — благодаря боковому срастанию теломов; корни — из систем подземных теломов (ризомоидов). Основные части цветка — тычинки и пестики — возникли из спороносных теломов и эволюционировали независимо от вегетативных листьев.

Уже в этой книге В. Циммерман выдвинул принцип гологении, где филогенез рассматривается как преобразование онтогенетических циклов, составляющих непрерывную цепь. При этом он особенное внимание уделял эволюции отдельных признаков, а не таксонов в целом. Критикуя такие «иррационалистические идеалистические направления» (Zimmermann, 1930, S. VI), как идеалистическая морфология и сальтационизм, Циммерман по-прежнему обсуждал отношения ламаркизма и дарвинизма с большой осторожностью (Ibid, S. 400).

Спустя несколько лет В. Циммерман опубликовал книгу «Наследование приобретаемых признаков и естественный отбор» (Zimmermann, 1938), посвятив ее генетику-дарвинисту Э. Бауру, который не только одним из первых выступил за синтез генетики и дарвинизма, но и указал путь к его реализации. Сам Циммерман предпринял попытку опровергнуть ламаркизм в его ключевом пункте, создавая тем самым предпосылки для утверждения современного синтеза в ботанике. По существу книга была первой всеобъемлющей критикой ламаркизма в немецкой биологической литературе (хотя Титце уже в 1911 г. приводил сходные аргументы). Книгой 1938 г. и статьей 1943 г., опубликованной в коллективной монографии «Эволюция организмов», Циммерман по существу заложил основы современного синтеза с точки зрения ботаники. Аналогичные труды американского ботаника Дж. Л. Стеббинса, а тем более В. Гранта и А. Л. Тахтаджяна, общепризнанных классиков СТЭ, вышли значительно позже. Именно успех книги Циммермана и его огромный авторитет среди морфологов, эмбриологов и систематиков растений побудили Г. Геберера предложить Циммерману написать статью на тему «Методы филогении» (Zimmermann, 1943) призванную стать теоретическим обоснованием подготавливаемой им коллективной монографии «Die Evolution...» (1943).

В предисловии к книге В. Циммерман описал сложность проблемы, подлежащей обсуждению. Он полагал: «Главная задача при понимании проблемы наследования приобретенных признаков носит методологический характер. Мы должны найти и понять духовные предпосылки для наших вопросов. Ошибка последних трудов о наследовании приобретенных признаков объясняется размером и сложностью этой задачи» (Zimmermann, 1938, S. VI). Цель своего труда Циммерман, прежде всего, видел в том, чтобы прояснить постановку вопроса и методические предпосылки его решения, рассмотреть имеющиеся по нему знания и в конечном счете дать обзор фактического материала, чтобы очертить границы известного и отделить его от неизвестного. «Существует немного вопросов и комплексов вопросов, которые столь глубоко проникли в различные области биологии, а также в столь животрепещущие вопросы сегодняшнего дня и широкие духовные проблемы, как вопрос наследования приобретенных признаков» (Ibid, S. 5).

Книга состояла из трех частей и насчитывала 347 страниц. В первой части, выполняющей функции историко-методологического введения, Циммерман дал обзор основной темы. Во второй, наиболее обширной части, занимающей более двух третей объема книги, автор обсуждал четыре главных аспекта в проблеме наследования приобретенных признаков: «1) вопрос наследования приобретенных признаков без учета причин и приспособления; 2) вопрос наследования приобретенных признаков с учетом вопроса о причинах; 3) вопрос наследования приобретенных признаков с учетом вопроса о приспособлении; 4) вопрос наследования приобретенных признаков с учетом вопросов о причинах и приспособлении» (Zimmermann, 1938, S. 38). Наконец, третья, самая короткая часть, чуть менее 15 страниц, охватывала практические последствия обсуждаемой проблемы для человека. Здесь он отклоняется от того научного тона, которого придерживался на протяжении всего предыдущего текста, постулируя ряд положений этико-морального плана при обсуждении результатов своих исследований и давая рекомендации по сохранению наследственности человека. Рассмотрев в сугубо научном плане исторические, методологические и естественнонаучные аспекты проблемы наследования приобретаемых

признаков, Циммерман третью часть фактически посвятил обсуждению ее идеологических и социально-политических аспектов.

По мнению В. Циммермана, все доводы в пользу внезапного возникновения крупных таксонов, которые базировались на данных о крупных мутациях или о последствиях отдаленной гибридизации, не выдерживают критики. Даже в тех случаях, когда речь идет о редких, внезапных и, как правило, патологических мутациях, они никогда не приводят к образованию другого вида, так как в данном случае затрагивается один или несколько генов, а виды отличаются по многим генам. И хотя новые признаки, по которым мы разграничиваем классы или порядки, могут внезапно появляться, но они детерминируются единичным геном и возникают в результате единственной мутации, тогда как крупные таксоны характеризуются целой совокупностью признаков. Поэтому эти факты нисколько не противоречат дарвинизму. Циммерман был убежден, что «и в мире растений макроэволюционные события можно свести непосредственно к комбинации макрофилогенетических элементарных процессов», т. е. к макромутациям, затрагивающим лишь отдельные признаки крупного таксона. При первичном заселении суши сосудистыми растениями в силуре и девоне, по его мнению, скорости эволюции могли существенно увеличиваться и были возможны внезапные формообразования, так как при этом занимались еще пустые, но доступные экологические ниши» (Zimmermann, 1943).

В книге дан пространный пассаж государственно-политического и идеологического содержания. Не будучи членом НСДАП, СС, СА, В. Циммерман начиная с 1933 г. всячески демонстрировал идейное единство с национал-социалистами. Не стеснялся он обвинять ламаркистов в близости еврейскому учению. В этом отношении политическая обстановка Третьего рейха явно позволила ему отбросить прежнюю сдержанность в дискуссиях с ламаркистами и наряду с научными аргументами прибегнуть к политико-идеологическим обвинениям.

В заключительном разделе своей главной книги В. Циммерман подчеркивал деградирующее влияние цивилизации на человека и давал практические рекомендации по сохранению его наследственности, ссылаясь на работы Ф. Гальтона, Э. Баура, Ф. фон Ленца, О. Фишера и др. протагонистов евгеники и расовой гигиены. Завершил Циммерман свои расово-гигиенические высказывания цитатой из второго тома «Моя борьба» (Mein Kampf) Гитлера, ставшей к тому времени дежурной: «Только тот, кто здоров, может иметь детей. Дурно отказываться от здоровых детей нации» (Гитлер). Здесь укореняется не только знание, здесь укореняется дело» (Zimmermann, 1938, S. 300).

В целом книга В. Циммермана представляла собой попытку с позиции ботаника опровергнуть ламаркизм, популярность которого препятствовала продвижению синтеза генетики и естественного отбора в немецком биологическом обществе. Именно на этом основании его стали считать одним из основателей эволюционного синтеза в Германии, а также протагонистом кладистической и филогенетической систематики, получивших широкое распространение лишь в конце XX в. (Junker, 2001b). Книга Циммермана, бесспорно, в лучшую сторону отличалась от предшествовавших ей сочинений, в которых также обсуждалась проблема наследования приобретенных признаков с механоламаркистских, ламаркодариновистских и сальтационистских позиций (Rignano, 1907; Semon, 1912; Kammerer, 1925; Plate, 1931).

Во время Второй мировой войны В. Циммерман снова был на фронте, что не мешало ему впоследствии участвовать в денацификации биологов. Как и многие его коллеги, он пережил все режимы от империи до ФРГ, демонстрируя не столько политико-идеологическую пластичность, сколько равнодушие к политическим процессам.

В послевоенных трудах В. Циммерман в целом продолжал разрабатывать положения, высказанные в 1938 г. Но после войны в трудах по ботанике и истории науки он явно стремился избегать конфронтации с противниками дарвинизма, подчеркивая, что «все причинные связи эволюционного процесса, в сущности, являются комплексными, так что неправильно искать действие какой-то единой “силы”, одной изолированно взятой “причины” или, иначе говоря, “механизма эволюции”» (Zimmernann, 1967, S. 130). Он предлагал подразделять процесс микроэволюции на шесть фаз (Momentenphasen): мутирование, репродукция мутации, половой процесс, фенотез, селекция, изоляция. «На каждой фазе участвует большое число факторов... но можно выделить главный фактор — фактор-дифференциатор... Иногда его обозначают еще как “направляющий фактор”, и он является тем, что обычно называют “причиной развития”» (Ibid, S. 131). Циммерман считал, что отдельные каузальные связи можно вычленять только при сравнении состояний, если все остальные каузальные факторы не изменяются. Причины эволюции в его трактовке не были полностью постоянной величиной.

За пределами Германии В. Циммерман после войны был известен в основном ботаникам, прежде всего советским, например А. Л. Тахтаджяну, высоко ценившим его работы. Причины малой известности Циммермана как эволюциониста и филогенетического систематика коренятся в общей социально-политической обстановке в послевоенной Германии, разделенной на две части, в каждой из которых дарвинизм в целом и СТЭ в особенности по существу подвергались остракизму.

11.5. Теория микроэволюции

Русская генетическая школа С. С. Четверикова оказывала влияние на биологическое сообщество Германии не только благодаря немецкому переводу книги Ф. Г. Добржанского. Не меньшую роль во внедрении идей популяционной генетики в практику филогенетических исследований имела деятельность Н. В. Тимофеева-Ресовского, который создал в Институте мозга в КВГ Отдел экспериментальной генетики, быстро ставший одним из общепризнанных мировых центров в области экспериментальной и популяционной генетики, хотя сам Тимофеев-Ресовский не имел даже диплома о высшем образовании (формальная защита его докторской диссертации состоялась только в 1964 г.). Ученик Н. К. Кольцова и С. С. Четверикова, Тимофеев-Ресовский привез в Германию программу, идеи и методы российской школы генетики, занимавшей в те годы лидирующие позиции. Вместе с супругой Е. А. Тимофеевой-Ресовской он основал в Германии в 1930–1940-х гг. популяционную генетику, которая базировалась на эмпирически добытых путем полевых и лабораторных исследований количественных данных.

С конца 1920-х до начала 1940-х гг. Н. В. Тимофеев-Ресовский анализировал сезонный полиморфизм, роль рецессивных мутаций в динамике генетической структуры популяций, проводил сравнительное изучение мутабельности разных видов,

спонтанной мутабельности и индуцированного мутагенеза, исследовал фенотипическое проявление генов и генетический состав природных популяций. Помимо этого он активно обсуждал с коллегами из различных отраслей биологии их данные с точки зрения синтеза генетики и дарвинизма. Фактически он экспериментально исследовал факторы и элементарные шаги микроэволюции, став в Германии видным представителем международного эволюционного синтеза. В книге «Генетика и происхождение видов» Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937) подробно отреферированы многие его экспериментальные работы и их результаты. 8 раз он ссылается на довоенные работы Тимофеева-Ресовского в своей последней монографической работе по эволюционной теории (Dobzhansky, 1970). Аналогичные ссылки на основополагающие работы Н.В. Тимофеева-Ресовского можно найти у Э. Майра (Mayr, 1942), Дж. Хаксли (Huxley, 1942) и Дж.Г. Симпсона (Simpson, 1944; 1949). В их ранних работах Тимофеев-Ресовский постоянно упоминался как важный участник эволюционного синтеза. Его труды оценивались как часть международного движения, а не особого национального развития. Себя он также однозначно относил к архитекторам СТЭ, хотя считал это название неудачным и предпочитал называть ее просто теорией эволюции. Об этом он прямо заявил в феврале 1971 г. на Совещании по философским проблемам эволюционной теории, проходившем в Институте философии в Москве. В исторических работах последних десятилетий он упоминается прежде всего как представитель немецкого синтеза (Mayr, 1988; Hofffeld, 1998b; Junker, 1998; 1999; Junker, Hofffeld, 2000; Haffer, 1999; Reif, 1999). В то же время в книге по истории эволюционной теории в СССР (Развитие... 1983) его исследования, выполненные в Германии, относят к эволюционному синтезу в русском языковом пространстве. Правда, в только что вышедшей книге Тимофеев-Ресовский отнесен уже к главным архитекторам эволюционного синтеза (Голубовский и др., 2012).

Сам Н.В. Тимофеев-Ресовский никогда не считал себя представителем национального (немецкого) синтеза. В противоположность В. Циммерману, научное происхождение и деятельность которого в значительной степени были ограничены областью распространения немецкого языка, с Тимофеевым-Ресовским всё было иначе. Он всегда был фигурой мирового значения, влияние которого распространялось на несколько отраслей биологии. Т. Юнкер проанализировал с точки зрения национальности цитируемого автора литературу, использованную Тимофеевым-Ресовским в главной его работе «Генетика и эволюция» (Timofeeff-Ressovsky, 1939a), и получил следующее соотношение: 25 библиографических ссылок на немецких авторов, 128 на русских и 90 на авторов из США, Франции, Англии и других государств (соответственно Ф.Г. Добржанский и сам Н.В. Тимофеев-Ресовский были отнесены к русским, а Р.Б. Гольдшмидт — к немцам) (Юнкер, 2000, с. 73–74).

Начало синтетического пути Н.В. Тимофеева-Ресовского очевидно. В мае 1936 г. на совещании в Лондонском королевском обществе он объяснил действием отбора адаптивные изменения генетической структуры популяции дрозофил (Timofeeff-Ressovsky, 1936). Два года спустя, выступая на симпозиуме «Генетика и эволюция», организованном Немецким генетическим обществом в Вюрцбурге, он дал концентрированное изложение своих взглядов на механизмы микроэволюции, опубликованное на следующий год в виде обобщающей сводки (Timofeeff-Ressovsky, 1939a). В ней по существу были соединены данные по микроэволюции

и использованы практически все проделанные к тому времени работы по ее экспериментальному изучению, значительную часть которых составляли труды самого Тимофеева-Ресовского и авторов, вдохновленных его экспериментами. Сокращенному варианту этой сводки (Timofeeff-Ressovsky, 1939b) было посвящено заседание Немецкого зоологического общества в Ростоке, на котором разгорелся оживленный спор автора с представителем филогенетического направления А. Ремане, не согласным с доводами Тимофеева-Ресовского. Как вспоминал позднее один из участников этого заседания, профессор физиологии Мюнхенского университета Г. И. Аурум (1995, с. 98): «Страстная и в то же время тонко чувствующая душа Тимофеева, его честные, открытые, иногда даже преувеличенно простые манеры обеспечили ему особую популярность среди участников семинара».

Это была первая его «синтетическая» работа, в которой он сформулировал представление об элементарных факторах эволюции, проанализировал сезонный полиморфизм, роль рецессивных мутаций в динамике генетической структуры популяций. После введения, в котором Н. В. Тимофеев-Ресовский подчеркнул плодотворность экспериментальной генетики для эволюционных исследований, он подробно остановился на мутациях и их пригодности в качестве «эволюционного материала». В следующем разделе обсуждались факторы эволюции и их совместная роль в адаптивных преобразованиях популяций. Конкретно говоря, он называет мутабельность и популяционные волны поставщиками материала для эволюции, а селекцию и изоляцию — ее направляющими факторами.

Работа «Генетика и эволюция» внесла важный вклад в эволюционный синтез. Подобно книге Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов», самое основное в работе Тимофеева-Ресовского — это связь генетики и эволюционной теории; однако обсуждаются также и вопросы систематики. Для Германии эта статья наряду с опубликованным в том же году переводом книги Добржанского (1939) стала первым центральным документом эволюционного синтеза. В 1940 г. сокращенный, но в остальном мало измененный перевод статьи «Мутации и географическая изменчивость» появился в сборнике Дж. Хаксли «Новая систематика» (Timofeeff-Ressovsky, 1940a). В другой статье «Генетика и исследования по эволюции животных», которую Тимофеев-Ресовский опубликовал совместно с Г. Бауэром (Baueer, Timofeev-Ressovsky, 1943), он возвращается к структуре и содержанию своей предыдущей статьи «Генетика и эволюция». Очевидно, Г. Бауэр в первую очередь способствовал написанию развернутой генетической части; в части же, посвященной собственно теории эволюции, виден «почерк» Тимофеева-Ресовского. Эта статья является не только самой большой по объему, но и главной теоретической статьей в коллективной монографии «Эволюция организмов», вышедшей под редакцией Г. Геберера (Die Evolution... 1943).

Особенно огромен вклад Н. В. Тимофеева-Ресовского в обоснование положения о том, что мутации, полученные экспериментальным путем в лабораториях, идентичны наследственной изменчивости в природе и могут быть исходным материалом для эволюционных преобразований. Он способствовал изучению факторов мутабельности и конкретных свойств мутаций, а также их адаптивного значения (Timofeeff-Ressovsky, 1937). Наконец, он показал, что мутации совместно с отбором и изоляцией обеспечивают адаптивные изменения популяций. Оценка относительного значения механизмов эволюции требовала наряду с использованием

математического анализа также и изучения фактического проявления этих факторов в природе. На основании этих основных микроэволюционных допущений Тимофеев-Ресовский, как и другие архитекторы СТЭ, старался объяснить биоразнообразие и прерывистость видов, а также филогенез (макроэволюцию). По его мнению, расщепление видов происходит постепенно под действием географической изоляции и вторичного возникновения изолирующих механизмов. Вообще все эволюционные феномены независимо от длительности или масштабов он объяснял процессами микроэволюции, генетическим основам которой, особенно эволюционному значению мутаций, посвящены основные статьи Тимофеева-Ресовского в области СТЭ.

Его вклад в ее создание определяется прежде всего тем, что он впервые четко сформулировал и дотошно исследовал требования, в свете которых мутации могли служить эволюционным материалом в рамках теории отбора. Три соответствующих требования он предъявлял к материалу для эволюции: изменения признаков должны возникать посредством мутаций; частота мутаций в естественных условиях должна быть достаточно высокой; мутации и их комбинации должны иметь различия в их селективной ценности (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, S. 162). Он также указывал, что темпы мутаций не должны быть слишком высокими и иметь четкую направленность, так как в противном случае действием отбора в противоположность давлению мутаций можно было бы пренебречь (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, S. 188). Благодаря экспериментальным исследованиям Тимофеева-Ресовского были получены конкретные значения параметров математической популяционной генетики и, таким образом, под чисто теоретические выводы был подведен фундамент эмпирических данных. Две характерные черты всех вообще работ Тимофеева-Ресовского четко выражены в сводках по микроэволюции. Это его интерес к построению основ теоретической биологии, а отсюда стремление к концептуальной точности и ссылкам на недостаточно известные на Западе первоклассные и просто хорошие работы русских авторов. Только в библиографии к сводке 1943 г. их приведено более 220.

В своих теоретических работах Н. В. Тимофеев-Ресовский анализировал также действие различных эволюционных механизмов и их относительное значение. Его высказывания об этом в целом принимаются, как и мнения Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937) или Дж. Г. Симпсона (Simpson, 1944), но особенно они оригинальны в том, что касается «популяционных волн» — фактора, введенного им под влиянием работ С. С. Четверикова 1905 г. В редких случаях он затрагивал вопрос о видообразовании (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, S. 192–193), а в вопросах макроэволюции ограничивался программным заявлением, что «нет принципиальных возражений по поводу экстраполяции механизмов микроэволюции на макроэволюцию...» (Timofeeff-Ressovsky, 1939b, S. 169). Если связать темы, разрабатываемые Тимофеевым-Ресовским, с соответствующими отдельными биологическими дисциплинами, то получится следующая картина. Главной областью его исследований была генетика и ее связи с теорией эволюции. В качестве второй, впрочем, гораздо менее важной области следует назвать систематику, точнее, микросистематику, или «новую систематику» Э. Штреземана, Б. Ренша и Э. Майра (Mayr, 1942, p. 7). По поводу же филогенетических и палеонтологических тем он не высказывался, оставаясь всецело в области вопросов микроэволюции. Результаты математической популяционной генетики Тимофеев-Ресовский признавал и защищал ее значение от широко рас-

пространенных нападок со стороны многих биологов (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, S. 206–207). В то же время он всегда резко выступал против «математического моделирования», не базирующегося на конкретных, эмпирически интерпретируемых положениях. Авторов подобных работ он называл «моделистами», а их увлечения сравнивал с погоней женщин за модными туфельками, указывая границы чисто математических выводов.

Н. В. Тимофеев-Ресовский содействовал эволюционному синтезу в Германии не только своими публикациями, но также активной научно-организаторской деятельностью, благодаря личному обаянию и умению устанавливать контакты с учеными самых различных отраслей знания и вовлекать их в свои научные планы. Выше уже говорилось о том, как его статья с М. Х. Л. Дельбрюком и К. Г. Циммером «О природе генных мутаций и структуре гена (теория мишеней)», в которой обосновывалась мысль о том, что ген представляет собой молекулу, повлияла на развитие биофизики и молекулярной генетики. Трудно переоценить и влияние неформальных разговоров и многообразных личных контактов Тимофеева-Ресовского на развитие СТЭ. Один из ее общепризнанных архитекторов Б. Ренш (Rensch, 1980, p. 295) в своих воспоминаниях отметил, что влияние, которое оказал на него Тимофеев-Ресовский, сыграло решающую роль в разрыве Ренша с ламаркизмом: «Хотя я никогда не был близко знаком, но из коротких разговоров и прослушивания нескольких докладов Тимофеева-Ресовского у меня остался очень яркий образ человека с огромным чувством юмора и всегда готового затеять дискуссию. Речи же его были всегда зажигательны».

Уже вскоре после своего приезда в Берлин в 1925 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский организовал генетический коллоквиум, нерегулярные заседания которого проходили в течение почти 20 лет и собирали генетиков, физиков, зоологов и палеонтологов. Пребывание Тимофеева-Ресовского в Германии в целом было полезным для его работ по теории эволюции. В Институте КВГ у него были благоприятные условия для работы, и, по крайней мере, до начала 1940-х гг. по-видимому, на него не оказывалось никакого политического давления. Он пользовался значительной свободой в научных контактах, поездках в другие страны и извлекал огромную пользу из неформальных встреч с представителями различных отраслей наук. Трудно сказать, в какой степени немецкие теоретики-эволюционисты оказывали на него влияние в конкретных содержательных вопросах. Однако это влияние, скорее всего, было незначительным, поскольку в своих публикациях он, как правило, на них не ссылался. Да и в Германии было немного биологов-эволюционистов, работавших в том же стиле.

Среди них прежде всего надо назвать В. Ф. Райнига, сотрудника Н. В. Тимофеева-Ресовского и активного участника созданного им генетического семинара. Райниг изучал изменчивость в популяциях птиц и насекомых и считал возможным объяснить эволюцию действием пяти факторов: случайными мелкими мутациями, их рекомбинациями, волнами жизни, изоляцией и отбором (Reinig, 1939b). Сходных взглядов придерживались в Институте биологии КВГ К. Пэтау (Pätau, 1939), занимавшийся математическими проблемами популяционной генетики, и ботаник Г. Мельхерс (Melchers, 1939; 1941), а также генетик и биофизик Г. Гаас-Бессел (Haase-Bessell, 1941), работавшая как частный исследователь. В 1941 г. она опубликовала в издательстве Густава Фишера в Йене небольшую книжку «Идея эволюции

в современном понимании». В ней автор ратовала за более широкий синтез, нежели предложенный в рамках концепции микроэволюции, призывая не забывать о крупных мутациях как возможном механизме макроэволюции.

Как отмечали Дж. Харвуд (Harwood, 1993, p. 111) и Ю. Хаффер (Haffer, 1999, S. 134–136), у Н. В. Тимофеева-Ресовского были дальнейшие «синтетические» планы, однако разразившаяся война и последующая депортация в СССР не дали им осуществиться. После долгого перерыва ему только в середине 1950-х гг. удалось вернуться к активной научной деятельности и опубликовать в 1958 г. первую работу по эволюционной теории, посвященную факторам микроэволюции (Тимофеев-Ресовский, 1958). Судьба Н. В. Тимофеева-Ресовского, сохранившего советское гражданство и отказавшегося вступать в нацистские организации, в целом является примером умения властей Третьего рейха идти на компромисс со своими возможными оппонентами. Во время войны Тимофеев-Ресовский предоставлял работу перемещенным лицам, эмигрантам, военнопленным, неарийцам. В 1943 г., когда стали известны его сомнения в победе Германии над СССР, власти ограничились предупреждением о недопустимости пропаганды пораженческих настроений.

Необычная судьба Н. В. Тимофеева-Ресовского породила вал литературы, содержащей противоречивые оценки и выводы. Начало положили массовые тиражи публикаций, в которых собраны разного рода анекдоты, легенды, мифы, побасенки, связанные с его именем (Гранин, 1987; Berg, 1990). Борьба за гражданскую и политическую реабилитацию этого выдающегося биолога XX в. стала мощным стимулом для тщательного изучения его жизненного пути и творчества профессиональными историками биологии, мнения которых существенно разошлись в трактовке его поведения в Третьем рейхе. Одни авторы рисуют его как убежденного противника национал-социализма и оппонента, другие — обвиняют в причастности к преступлениям евгеников, к практике расовой гигиены, к попыткам использовать атомную энергию в военных целях, в тесном сотрудничестве с нацистскими властями и т. п.

В обвинительном плане типична статья К. Г. Рота с характерным названием «Прекрасный новый человек: смена парадигм в классической генетике и ее влияние на биологию населения “Третьего рейха”» (Roth, 1986). Автор утверждал, что работы Тимофеева-Ресовского, как и других представителей классической генетики, «лили воду на мельницу нацистской биологии человека» (Ibid, S. 12). В разгар «перестройки» в журналах так называемой патриотической ориентации — «Москве» и «Нашем современнике», а также в еженедельнике «Литературное обозрение», были напечатаны статьи, в которых повторялись прежние обвинения Тимофеева-Ресовского в предательстве, в участии в опытах над людьми и в научных разработках оборонного характера. Об этих огульных обвинениях подробно рассказал Я. Г. Рокитянский (2003, с. 39–41). 23 июня 1992 г. помощником Генерального прокурора РФ Г. Ф. Весновской было утверждено заключение по материалам уголовного дела Н. В. Тимофеева-Ресовского, согласно которому он и С. Р. Царапкин признаны невиновными и подлежащими реабилитации как жертвы политических репрессий (Рассекреченный... 2003, с. 504–508).

После этого акта официальной реабилитации Тимофеева-Ресовского, а также работ У. Хоссфельда и публикации подборки документов из следственного дела Н. В. Тимофеева-Ресовского Я. Г. Рокитянским подобные обвинения лежат вне рамок научного рассмотрения (Paul, Krimbas, 1992; Junker, 1998; Satzinger, 1999; Рас-

секреченный... 2003). Выше уже отмечалось, что Тимофеева-Ресовского обвиняли в сотрудничестве с нацистами и в причастности к расовой генетике не только советские ультрапатриоты, но и многие немецкие историки биологии. Например, У. Дайхман полагает, что его неуязвимость при нацистах объясняется прежде всего его умением адаптироваться к социально-политической и идеологической обстановке Третьего рейха и поддерживать продуктивные контакты с чуждыми ему властями предрержащими, а также его поддержкой евгенических мероприятий (Deichmann, 1992, S. 276–276). Правда, она признает, что о борьбе с генетическим грузом вредных мутаций и позитивной евгенике писали многие генетики и эволюционисты в США, например Г. Дж. Мёллер, Дж. Б. С. Холдейн, Дж. С. Хаксли. Но в Германии, где уже действовали расистские законы и шла насильственная стерилизация, по ее мнению, подобные высказывания звучали иначе, чем в либеральных странах. При этом она умалчивает о том, что в то время во многих либеральных странах Европы и в ряде штатов Северной Америки также действовали евгенические законы, предусматривавшие насильственную стерилизацию.

Против подобной точки зрения выступил Т. Юнкер, который указал, что главным обвинением Н. В. Тимофеева-Ресовского в сотрудничестве с нацистами служит его статья в «Генетическом враче» (Erbarzt), приложении к журналу «Немецкий врач», издававшемся для пропаганды среди немецких врачей сведений о генетике человека и расовой гигиене (Timofeef-Ressovsky, 1935c). В этой статье, сравнивая генетический груз в популяциях диких животных и человека, Тимофеев-Ресовский писал о необходимости принять меры против увеличения в человеческой популяции в гомозиготном состоянии рецессивных мутаций, снижающих жизнеспособность, фертильность или ведущих к резким патологиям. Их интенсивное накопление он объяснял, как это было принято, ослаблением роли естественного отбора в условиях цивилизации (Ibid, S. 117–118). Тимофеев-Ресовский весьма осторожен в своих выводах, призывая к тщательному изучению географического распределения гетерозиготных комбинаций с целью выяснения процента рецессивных аллелей в разных популяциях человека и оценки их угрозы здоровью населения. В связи с этим он допускал генетический контроль для выяснения этиологии и классификации генетических заболеваний. Сам Тимофеев-Ресовский никогда ничего не говорил о том, какими способами осуществлять расово-гигиенический контроль и имеет ли он какую-либо расовую направленность. Тем не менее многие авторы полагают, что в условиях Третьего рейха его позиция выглядела как одобрение политики очищения наследственности высокоценной арийской или нордической расы и уничтожения евреев (Paul, Krimbas, 1992).

Существуют другие примеры сотрудничества Н. В. Тимофеева-Ресовского с расовыми гигиенистами и СС. В октябре 1938 г. его пригласили прочесть лекцию об экспериментальном изучении мутаций в рамках курса расоведения и генетики в Расово-Политическом управлении НСДАП (Rassenpolitische Amt der NSDAP, RPA (далее — РПА)). Вместе с ним лекции читали расовые антропологи и евгеники (В. Гизелер, Ф. фон Ленц, Ф. фон Рутке). О мировоззренческом и политическом значении расовых идей там же говорили официальные партийные идеологи А. Розенберг и В. Гросс. Слушатели курсов посетили лабораторию Тимофеева-Ресовского в Берлин-Бухе. Это посещение стало широко известно благодаря фотографии, опубликованной с подписью в популярном журнале «Новый народ» (Das Neues Volk,

1938, № 1, S. 27), из которой как бы следовало, что между научными выводами одного из известнейших генетиков и взглядами слушателей нет никаких противоречий.

В 1938 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский сообщал о координации своих работ в области популяционной генетики с Институтом генетики во главе с врачом, профессором Г. Бёмом. Этот институт относился к высшей школе немецких докторов СС, которая была основана Национал-Социалистической лигой врачей в 1935 г. Институт был создан, чтобы ознакомить будущих докторов СС с генетикой и расовой политикой. Н. В. Тимофеев-Ресовский и Г. Штуббе поддержали Институт Бёма и снабдили его оборудованием, а также мутантными линиями кукурузы, львиного зева и дрозофилы. Однако, видимо, здесь речь шла не столько о расово-гигиенических убеждениях в духе национал-социализма, сколько о необходимой каждому ученому способности «продать» властям «свой товар» с целью получения поддержки своих исследований. И следует согласиться с Т. Юнкером (2000, с. 74) в том, что не следует использовать политические соображения при оценке научных программ исследования.

Включение Н. В. Тимофеева-Ресовского в число создателей эволюционного синтеза в Германии продиктовано чисто внешними обстоятельствами: его отказом вернуться на родину в 1937 г., работой в нацистской Германии во время Второй мировой войны и т. д. На самом же деле Тимофеев-Ресовский был фигурой мирового масштаба и непосредственно участвовал в оформлении СТЭ как интернационального феномена. Поэтому нельзя его представлять лишь участником особого варианта немецкого синтеза, впрочем, как и синтеза в СССР. Гораздо важнее то, что он сделал для объединения российских и немецких научных традиций при создании СТЭ.

В бурной жизни Н. В. Тимофеева-Ресовского ясно выделяются две фазы с учетом его влияния на развитие эволюционного синтеза в Германии. До 1945 г. как в Германии, так и на международном уровне он являлся одним из важнейших представителей эволюционного синтеза в мире. После Второй мировой войны Тимофеев-Ресовский был обвинен в коллаборационизме с национал-социалистами и интернирован в трудовой лагерь в Сибири, но через два года (в 1947 г.) его перевели в закрытый военный научно-исследовательский центр под Свердловском, где он должен был создать лабораторию по радиационной биологии. Здесь в течение последующих десяти лет он развивал новую область исследования — радиационную биогеоценологию. В 1955 г., через два года после смерти И. В. Сталина, Тимофеев-Ресовский был амнистирован. Он переехал в Свердловск и создал в Уральском филиале Академии наук СССР биофизическую лабораторию и руководил многочисленными летними курсами по генетике и радиобиологии (1956–1963) на недалеко расположенной исследовательской станции на озере Миассово. В 1964 г. он вернулся в Центральную Россию, в г. Обнинск, где в Институте радиобиологии основал Отдел генетики и радиобиологии.

В период господства Т. Д. Лысенко у Н. В. Тимофеева-Ресовского было немало трудностей с работами по генетике и эволюционной теории. Теории мишеней и представлениям о генах как молекулах, конечно, не было места в лысенкоизме, отрицавшем сами гены. К нападкам Лысенко и его последователей среди прочего добавлялись и постоянные обвинения в его адрес в сотрудничестве с национал-социалистами. Последние годы он работал научным консультантом в Институте медико-биологических проблем АМН СССР, скончался в 1980 г. и был посмертно реабилитирован уже после распада СССР.

Таким образом, после 1945 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский волей обстоятельств надолго замолчал, а потом явно находился на втором плане. Его вынужденное молчание и дальнейшее развитие генетики и СТЭ привели к тому, что вскоре другие авторы и более современные публикации заняли господствующее положение. К тому же большинство его работ было опубликовано на немецком языке, который после 1945 г. потерял значение международного научного языка. Значение его книги «Краткий очерк теории эволюции», опубликованной в 1969 г. вместе с молодыми зоологами Н. Н. Воронцовым и А. В. Яблоковым, не вышло за пределы русскоязычного пространства, сыграв важную роль лишь в знакомстве многих поколений советских биологов с основами современных эволюционных представлений. Долгое время существовал негласный запрет на изучение и популяризацию его творческого наследия, тем не менее были публикации в связи с юбилейными датами, преимущественно на немецком языке (Eichler, 1982; 1987).

Перестройка ликвидировала запретные темы, а книга Д. Гранина «Зубр» породила огромный интерес к его личности. За последние десятилетия вышли десятки книг и статей, посвященных Н. В. Тимофееву-Ресовскому (Müller-Hill, 1988; Paul, Krimbas, 1992; Конашев, 1997; Satzinger, Vogt, 1999; Юнкер, 2000; Бабков, Саканян, 2002; Рассекреченный... 2003; и др.). При оценке значения Тимофеева-Ресовского для развития эволюционного синтеза в Германии обычно подчеркивают следующее: знакомство немецких биологов с достижениями советской популяционной генетики; посредничество в дискуссиях между немецкими и иностранными учеными (Юнкер, 2000). Благодаря его обобщающим теоретическим работам важные достижения эволюционного синтеза стали известны и в немецкоязычном пространстве. Считается, что его работы составили генетико-популяционную базу, основываясь на которой, немецкие биологи пытались синтезировать систематику и филогенетику. В Германии в период с 1937 по 1947 г. было опубликовано пять обширных статей Тимофеева-Ресовского по общей тематике «Генетика и эволюционная биология», приобретших общемировое значение. Две из них были написаны в соавторстве с генетиком Г. Бауэром и орнитологом Э. Штреземаном (1947). По сути, они стали последними публикациями Тимофеева-Ресовского по эволюционной теории, имевшими мировое звучание.

Н. В. Тимофеев-Ресовский прекрасно понимал преходящий характер знаний. Оглядываясь на прошлое, в 1959 г., по случаю присуждения ему Немецкой академией естествоиспытателей Леопольдина медали Дарвина, он заметил: «Я верю, что мы все принадлежим к единому потоку современных исследований, которым досталась увлекательная задача оживить, модернизировать и обусловить новый расцвет классического эволюционного исследования. Меня чрезвычайно радует, что я был участником этой работы» (Цит. по: Eichler, 1987, S. 347).

11.6. Надвидовая эволюция

К середине 1930-х гг. Б. Ренш, как и В. Циммерман, обладал разнообразным опытом в области систематики, биогеографии и морфологии. Его научная карьера также началась после Первой мировой войны и плена. Естественные науки он изучал в Галле у Т. Зихета, а докторскую диссертацию защитил у В. Геккера по теме «Причины гигантизма и карликовости у домашней индейки». После двух лет

работы ассистентом в Галенсерском институте морфологии растений Ренш стал ординарным ассистентом в Берлинском зоологическом музее, где уже через девять месяцев работал в качестве научного помощника Э. Штреземана. Потом Ренш стал руководителем отдела моллюсков, усиленно работая над проблемой видо- и расообразования и активно участвуя в деятельности Немецкого орнитологического общества. В 1927 г. он руководил организованной по его инициативе экспедицией на Малые Зондские острова Индонезийского архипелага. В феврале 1937 г. его назначили директором краеведческого музея в Мюнстере, и он оставался на этой должности вплоть до 1944 г. В летний семестр 1937 г. Ренш защитил диссертацию «История Зондской дуги: зоолого-географическое исследование» в местном университете, в марте 1938 г. стал доцентом, а в 1943 г. — экстраординарным профессором зоологии.

До середины 1930-х гг. Б. Ренш рассматривал эволюцию с позиций классического ламаркодарвинизма, где идея естественного отбора уживалась с принципом наследования приобретенных признаков и ортогенезом. Но постепенно под влиянием Н. В. Тимофеева-Ресовского он начал рассматривать проблему географической дифференциации видов с позиций естественного отбора. К концу 1930-х гг. Ренш из убежденного ламаркиста, защищавшего ортогенез, превратился в селекциониста и стал одной из ключевых фигур в создании СТЭ. К основным заслугам Ренша перед СТЭ обычно относят «дарвинизацию» биологической систематики, критику разнообразных антидарвинистских концепций в Германии, но главным образом создание теории макроэволюции, основанной на градуализме. Ренш ярче, чем любой биолог его времени, подчеркивал, что существует устойчивая корреляция между географической изоляцией и условиями окружающей среды. Орнитологические наблюдения играли в этом отношении существенную роль как эмпирическое основание для его обобщений, так же как и для Э. Майра. Особая роль орнитологии в создании СТЭ связана с тем, что птицы в своей жизнедеятельности сталкиваются со множеством разных, часто контрастирующих типов окружающей среды, что привело орнитологов к выработке изоциренных методов их изучения в природе.

Вплоть до середины 1930-х гг. Ренш объяснял разнообразные правила географической изменчивости животных преимущественно в неоламаркистском стиле. Естественный отбор отмечался им как вспомогательный фактор расо- и видообразования, но ни в коем случае не как единственная или даже главная причина эволюции (Rensch, 1933, S. 54). Ламаркизм был для Ренша важнейшим элементом эволюционных взглядов, а не какой-то малозначущей их особенностью. Рассматривая в 1929 г. видообразование с точки зрения селекционно-генетических концепций эволюции, Ренш считал, что плавные переходы от одной географической расы к другой однозначно свидетельствуют в пользу ламаркистского механизма эволюции.

Первым объемным трудом, в котором Ренш рассматривал селекционизм как серьезную альтернативу неоламаркизму, была большая статья «Типы видообразования» (Rensch, 1939). В ней он впервые утверждал, что случайные мутации и отбор можно оценить как достаточные для объяснения основных переходов в эволюции. Более того, теперь он считал, что нет необходимости в иных способах объяснения, кроме истолкования «более высоких категорий» и «специального регулирования в палеонтологии». Ренш доказывал, что нет никакой причины для того, чтобы постулировать иные и полностью гипотетические законы, кроме тех, что объясняют

микрорэволюцию. Для многих это превращение Ренша из механоламаркиста в селекциониста кажется странным, и в нем порой искали даже скорее политические, чем естественнонаучные причины (Юнкер, 2001).

Для подобных суждений, кажется, есть свои основания. Ведь еще в 1934 г. Б. Ренш создал концепцию выставки в Музее естественной истории в Берлине, идеологией которой был ламаркизм. За это геолог К. Холер в журнале «Раса» подверг Ренша резкой критике за политически опасный ламаркизм, препятствующий борьбе с евреями, которые якобы уже стали немцами путем приспособления к окружающей среде. По мнению Холера, концепция выставки в Музее естественной истории, предложенная Реншем, лишает власть «права стерилизовать преступников-рецидивистов, так как их якобы можно исправить, помещая в другую среду» (Ibid, S. 37). Во второй половине 1935 г. Ренша намеревались уволить из Берлинского музея, и лишь благодаря заступничеству высокопоставленных сотрудников музея, включая Э. Штреземана, он остался. Характерно, что в защиту Ренша выступали также убежденные ламаркисты Г. Бёкер и Л. Плате, старавшиеся показать, что ламаркизм не противоречит национал-социалистической расовой политике (Юнкер, 2001, с. 165).

Хотя до начала 1934 г. Б. Ренш продолжал отстаивать свои ламаркистские позиции, есть основания считать, что превращение в селекциониста не было лишь следствием политического конформизма. Его труды с 1929 по 1947 г. демонстрируют непрерывность в темах, методологии и эмпирических обобщениях, используемых в дебатах, несмотря на изменение в его взглядах относительно эволюционных механизмов.

Заявив о ламаркистских убеждениях в конце 1920-х гг. (Rensch, 1929), он довольно быстро стал эволюционировать в сторону будущего синтеза. Хотя в «Зоологической систематике и видообразовании» Б. Ренш обсуждал надвидовую эволюцию еще с позиций ламаркизма-жоффруизма (Rensch, 1933), он уже придавал большее значение естественному отбору. Здесь Ренш впервые поднял вопрос о том, может ли видовая эволюция быть объяснена теми же самыми механизмами, которыми объясняется видообразование? Именно поиски ответа на него привели Ренша позднее к СТЭ. Здесь же он упоминает Ю. А. Филипченко, автора терминов «микро-» и «макрорэволюция», и Л. С. Берга как защитников автономного характера макрорэволюции. Ренш уже был уверен, что «с точки зрения таксономии нет никаких принципиальных различий между высшими и низшими категориями» (Rensch, 1933, S. 78), как и нет четко обозначенных границ между расой, видом и расовым кругом, подродом и родом. Эти «полностью непрерывные переходы из одной категории в другую» указывают, что нет никакого несоответствия между эволюцией высших и более низких категорий.

В то же самое время Б. Ренш выступил в пользу прогрессивной эволюции (Höhenentwicklung), используя традиционное понятие «совершенствования» (Rensch, 1933, S. 80). Ренш уже отвергал ортогенез как «имманентную эволюционную силу» и утверждал, что естественный отбор не действует для сохранения более сложных форм, и поэтому в современной фауне высокоразвитые животные сосуществуют с простейшими. Это не означает, что у эволюции вообще нет направленности, так как у каждого вида существует лишь несколько потенциально возможных направлений для эволюции вследствие биомеханических и других естественных

причин. Этим объясняются «ортогенетические серии», которыми иллюстрируют законы Э. Копа и Ш. Депере, трактуя следствия эволюции как ее причины. Ренш уже уверен: «Существование направленной эволюции не подтверждает гипотезу об имманентной эволюционной силе. И нет никаких причин для того, чтобы предположить, что высшие систематические категории возникали благодаря особому механизму (*anders geartete Entwicklung*). Мы можем рассмотреть эволюционный процесс в целом скорее как объединяющий процесс, и тогда формирование рас и видообразование составят фактически наиболее важную часть всего комплекса эволюционных проблем» (Rensch, 1933, S. 81–82).

Таким образом, еще до захвата нацистами власти Ренш пришел к положению, составившему позже ядро его эволюционных воззрений. Их суть составляли идеи о единстве механизмов микро- и макроэволюции и о ее преимущественно постепенном и непрерывном характере. Как и у его единомышленника на тот момент Л. Плате, эволюция у Ренша детерминировалась совокупностью разнообразных факторов, в том числе прямым влиянием среды, ортогенезом и естественным отбором. Но и при этом он отвергал автономность макроэволюционных процессов. Переход к новой системе взглядов, в которой главная роль отводилась естественному отбору, произошел в значительной степени благодаря сотрудничеству с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и его командой. Начиная с 1931 г. в течение двух лет Ренш по приглашению Тимофеева-Ресовского часто бывал в его лаборатории, участвовал в генетических семинарах и даже ставил эксперименты на дрозофиле с целью проверить свои идеи о прямом влиянии среды и наследственном закреплении температурных воздействий, изменений освещения и т. д. Почти сорок лет спустя Ренш написал в своих воспоминаниях, что контакты с Н. В. Тимофеевым-Ресовским, К. Г. Циммером, С. Р. Царапкиным и О. Фогтом, а самое главное, отрицательные результаты экспериментов привели его к разочарованию в ламаркизме (Rensch, 1979, S. 76). Сильное впечатление на него произвело плейотропное действие большинства генов и математические расчеты популяционных генетиков, согласно которым даже при невысоких коэффициентах селекции в течение нескольких поколений происходит преобразование генофонда популяций.

Смена эволюционной парадигмы Б. Ренша стала особенно заметна к концу 1930-х гг., прежде всего в статье «Типы видообразования» (Rensch, 1939), в которой специальный раздел посвящен «направленному видообразованию», идущему как под действием естественного отбора, так и без его участия. В других разделах рассматриваются эволюционные преобразования рас, видов и более высоких таксонов. В них также обсуждается проблема не только ортогенеза, но и других законов макроэволюции – необратимость, правило Копа–Депере, стремление к совершенству и т. д. В этой статье Ренш коренным образом изменил отношение к генетике, использование которой стало для него критерием научности. В связи с этим в ином свете представлены все собранные им ранее столь разные эмпирические обобщения, как правила Аллена, Бергмана, Глогера, Копа–Депере, которые объясняются действием отбора, хотя по-прежнему трактуются в пользу направленной и прогрессивной эволюции. Для него отныне «ненаправленные мутации и естественный отбор являются достаточными предпосылками эволюции» (Rensch, 1939, S. 219), хотя он по-прежнему допускает неселекционистские «типы» эволюции, связанные с направленными мутациями. Ими он объясняет отсутствие корреляций между

морфологическими изменениями и экологическими факторами, направляющими естественный отбор. Для объяснения этих случаев и параллелизма в эволюции разных групп животных Ренш ввел термины «потенции мутации» (*Mutationspotenzen*) и криптомеры ограничения (*eine kryptomere Musterung*), которые канализируют эволюционные процессы, необъяснимые с точки зрения адаптации и отбора. Для остальных случаев направленной эволюции он вслед за Л. Плате использовал термин «ортоселекция», которой объяснял механизмы, лежащие в основе правила Копа–Депере и других ему подобных. Классическим примером ортоселекции для него служит наследственный ряд *Equus* (Rensch, 1939, p. 219). Он не раз подчеркивал, что ортоселекция объясняет наиболее очевидные случаи ортогенеза (Rensch, 1939, S. 214).

Ренш пытался также примирить утверждения К. Т. Бойрлена о чередовании бурного формообразования в периоды внезапного появления крупных таксонов с последующей постепенной реализацией их эволюционных возможностей с дарвинистским градуализмом. Он не отрицал реальности «филогенетических взрывов», но настаивал, что их можно объяснить в терминах селекционизма, признавая значительную роль, которую «обстоятельства выбора» (такие как географическая изоляция) играют во «взрывчатом появлении новых форм и их последующем упадке» (Rensch, 1939, S. 215). Кроме того, он утверждал, что естественный отбор работает с индивидами как с целостными системами (организмы как единое целое), направляя их к координируемой реконструкции (*Umkonstruktion*) морфологии организма. Хотя Ренш в этом отношении находился под влиянием столь разных теоретиков, как Н. В. Тимофеев-Ресовский, д'Арси Томпсон, А. Н. Северцов и многие другие, он всё же старался, по выражению Г. Левита и У. Хоссфельда (2012, с. 576), дарвинизировать «анатомические реконструкции» ламаркиста Г. Бёкера (Böker, 1935–1937). И в этом Левит и Хоссфельд находят сходство с холистическим подходом И. И. Шмальгаузена (1939а), отмечая при этом, что терминология Шмальгаузена, касающаяся координаций в эволюции, разработана детальнее. В целом попытки Ренша объяснить дискуссионные проблемы ортогенеза, филогенетических взрывов и эволюционного прогресса с позиций селекционизма свидетельствуют о коренных изменениях в его эволюционных воззрениях в пользу СТЭ.

Начавшаяся Вторая мировая война на время прервала научные занятия Ренша. После краткого пребывания на фронте и тяжелого заболевания сердца он оставил заведование Музеем краеведения в Мюнстере и оказался в полуизоляции. Только в 1943 г. его избрали экстраординарным профессором зоологии в Университете Мюнстера, а в начале 1944 г. приглашали на кафедру зоологии Карлова университета в Праге, где всё обучение и исследования сводились к темам эволюционной теории, биогеографии и экологии. В 1943 г. Ренш опубликовал большую статью «Палеонтологические правила эволюции с точки зрения зоологии» (Rensch, 1943a) и главу «Способы доказательства эволюционной теории» в коллективной монографии «Эволюция организмов» (Rensch, 1943b). В первой из этих работ он исходит из реальности многочисленных законов эволюции, сформулированных палеонтологами: необратимость, протогенез, увеличение размера тела в филогенезе, ортогенез отдельных органов, нарастающая специализация, эксплозивное формообразование на начальных этапах филогенеза крупного таксона, параллелизмы, итерация, прогресс и т. д., и пытается все их объяснить с точки зрения селекционизма. Характерно,

что вторую работу он даже не упомянул в своем историческом обзоре формирования «синтетического неodarвинизма» в Германии (Rensch, 1980). По мнению Т. Юнкера (Junger, 2004, S. 185–185), это связано с тем, что Ренш не смог в этой главе подробно поговорить о проблемах макроэволюции и покритиковать оппонентов, так как эту задачу взял на себя сам Г. Геберер. Реншу же пришлось ограничиться обсуждением данных в пользу образования географических рас, видов, надвидовой эволюции и прогресса. Приведенный список литературы очень краток, и за исключением работы Ф. Г. Добржанского содержит лишь труды, изданные в Германии.

В эти годы труды русских и англоамериканских коллег были ему недоступны. Тем не менее во время пребывания в протекторате в Праге Ренш усовершенствовал свою макроэволюционную теорию и превратил ее в краеугольный камень своей теоретической системы, которую он обычно именовал «синтетическим неodarвинизмом», тем самым войдя в историю как «соархитектор» эволюционного синтеза. Впоследствии он причислил Дж. Хаксли, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, И. И. Шмальгаузена, Ф. Г. Добржанского и Г. Стеббинса к списку основателей того, «что позже стало известно как неodarвинизм» (Rensch, 1988, S. 24). После окончания войны Ренш в зимний семестр 1945–1946 гг. вернулся в Мюнстер и возобновил свою преподавательскую и исследовательскую деятельность. Несмотря на послевоенные трудности ему удалось добиться издания своей книги «Новые проблемы эволюционного учения» (Rensch, 1947). Спустя два года после поражения Германии, в предисловии Ренш отметил особые условия, в которых создавалась эта книга: «Много раз оказывалось невозможным достать в оригинале литературу, изданную за пределами Германии, из-за технических трудностей не были осуществлены некоторые запланированные эксперименты. Надежды, что эти пробелы будут ликвидированы после окончания войны, до сих пор не сбылись. Таким образом, я решил завершить работу в теперешнем виде, тем более что ее объем благодаря обилию соответствующей литературы и так уже становится значительным» (Rensch, 1947, S. V). Ренш также высказал предположение, что в англосаксонских работах Дж. Хаксли (1942), Э. Майра (1942) и Дж. Г. Симпсона (1944), которые он знал только по заголовкам, могли быть найдены принципиально сходные аргументы и подходы к эволюционному процессу.

Вот почему упоминания трудов основных архитекторов эволюционного синтеза (за исключением книги Ф. Г. Добржанского 1937 г.) еще отсутствовали в первом издании его «Новых проблем эволюционного учения». Они появились лишь во втором издании в 1954 г. и в ее английской версии (Rensch, 1959a). В книге 1947 г. содержится всего пять ссылок на Э. Майра, и то лишь на его «досинтетические» работы (Maug, 1932). Нет ссылок и на труды И. И. Шмальгаузена и Дж. Г. Симпсона, взгляды которых Ренш всегда считал наиболее близкими своим, и на работу Дж. Хаксли «Эволюция, современный синтез» (Huxley, 1942), которую Ренш в 1947 г. весьма симптоматично по ошибке назвал «новым синтезом».

Когда рукопись была в печати, Реншу удалось получить некоторые из этих книг своих западноевропейских коллег, так что он упомянул их в дополнении, бегло сравнив их содержание с собственной книгой (Rensch, 1947, S. 374–375). В корректуре первого издания он подчеркнул, что все эти труды стали доступны для него, когда книга уже находилась в печати, и ему оставалось только выразить сожаление о том, что он не знал их раньше (Rensch, 1947, S. 374). При этом Ренш высказал надежду, что складывающийся эволюционно-биологический способ исследования

будет носить интернациональный характер. «Три труда, Хаксли, Майра и Симпсона, изучение которых как раз следует рекомендовать особенно безотлагательно для немецких коллег, позволяют надеяться, что в обозримое время будет предложено относительно единое общее понимание столь важных эволюционных проблем» (Ibid, S. 375).

Своей книгой, насчитывающей 393 страницы, Ренш на основе обширного материала, частично собранного еще на Зондских островах, попытался решить принципиальные и наиболее дискуссионные проблемы эволюционной теории. «Моя главная задача — доказать реальность всех специфических факторов и правил, встречающихся на уровне надвидовой эволюции, и после этого проверить, в какой мере они могут быть объяснены уже известными эволюционными механизмами... Но одновременно следует показать, что такого рода вопросы равным образом могут успешно решаться на базе рецентного зоологического материала» (Rensch, 1947, S. 2). Таким образом, он обсуждал, например, факторы внутривидовой эволюции (Ibid, S. 3–14), типы видо- и расообразования, встречающиеся в природе (Ibid, S. 15–47), закономерности кладогенеза — ветвления генеалогического древа (Ibid, S. 95–282), проблему анагенеза — восходящего развития (Ibid, S. 282–316) и в последнем разделе вопросы об эволюции организмов, обладающих сознанием (Ibid, S. 331–340).

Впоследствии именно вопрос о появлении сознания в глобальной эволюции интересовал Б. Ренша больше всего. В этой же книге главная его цель состояла в том, чтобы доказать, что те же самые факторы, как они были установлены для видообразования (изоляция, мутации, естественный отбор), могли действовать и при появлении высших систематических групп (семейство, отряд, класс и т. д.) (Rahmann, 1990). При этом такие созданные Реншем биологические понятия, как «intraspezifische» (внутривидовая) и «transspezifische» (надвидовая) эволюция, вместо неудачного с филологической точки зрения смешения латинских и греческих корней «микро- и макроэволюция», до сегодняшнего дня занимают в биологической терминологии прочное место.

«Новые проблемы эволюционной теории» содержат много цитат из немецкоязычной литературы как противников, так и сторонников Ренша (О. Абель, К. Т. Бойрлен, Л. Плате, О. Шиндевольф, А. Н. Северцов, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Ю. А. Филипченко), а учитывая нехватку у автора информации о новейших работах в русско- и англоязычной теоретической биологии, можно сделать вывод о том, что он по преимуществу действовал в немецкоязычном теоретическом пространстве. Его концепция макроэволюции и эволюционного прогресса была разработана в условиях относительной теоретической изоляции от эволюционной биологии других стран, и ее корни, как справедливо заметили Г. Левит и У. Хоссфельд (2012), уходят главным образом в немецкоязычные научные и философские традиции. В принципе, он использовал аргументы, уже высказанные в общих чертах в «Типах видообразования», с более четким акцентом на проблему соотношения микро- и макроэволюции.

Б. Ренш особенно много внимания уделил критике ортогенеза и концепциям циклов в макроэволюции, так как самые видные эволюционные палеонтологи Германии и после войны оставались поборниками направленной эволюции, идущей скачками. Уже на первой странице введения Ренш упоминает Г. Ф. Осборна и К. Т. Бойрлена как своих теоретических противников. Оба они — значительные

фигуры среди англо- и немецкоговорящих сторонников ортогенеза. К своим сторонникам Ренш причислял преимущественно генетиков — Н. В. Тимофеева-Ресовского, Г. Бауэра, Г. Штуббе, Ф. Г. Добржанского. Э. М. Иста, а также В. Циммермана. Характерно, что он не упоминал тех, кто был политически активен в годы Третьего рейха и проходил после войны непростую процедуру денацификации.

Будучи систематиком, Б. Ренш продолжал использовать прежнюю доселекционистскую терминологию, употребляя понятия «расы» и «расовых кругов». Из своих ранних работ он импортирует и большинство эмпирических обобщений (закономерности). Повторяя вновь и вновь аргумент о том, что географически градуированные вариации могут иметь место при условии незначительного или малого влияния со стороны естественного отбора, Ренш чаще всего приводит примеры из своих работ ламаркистского периода (Rensch, 1947, S. 30–40). При этом все «типы» видообразования, отличающиеся от ортодоксальной схемы (случайная постепенная мутация и отбор), он либо полностью исключает из обсуждения, либо объясняет в терминах дарвинизма. Из рассуждений исчезает гипотеза о «потенции мутации». Вместо этого неселекционное формирование рас объясняется в терминах популяционной генетики как «последовательные изменения признаков благодаря потерям аллелей, без какой-либо селекции», т. е. дрейфом генов. В большинстве случаев, однако, эволюция в результате географической, половой и физиологической или экологической изоляции сопровождается случайными мутациями и естественным отбором. То же самое верно в отношении макроэволюционных тенденций. Помимо Осборна и Бойрлена Ренш полемизирует с Э. Хеннигом, Э. Даккэ, Р. Ведекиндом, О. Г. Шиндевольфом, Л. С. Бергом и др. сторонниками ортогенеза, номогенеза и неокатастрофизма.

Б. Ренш приводил доводы против всех форм ортогенеза. Делая упор на отсутствие эмпирических свидетельств ортогенеза, Ренш теперь считает, что нет оснований принимать ортогенез всерьез как общую эволюционную тенденцию. По его мнению, «все биологически возможные направления эволюции» были реализованы в ходе филогенеза (Rensch, 1947, S. 56–65). В то же самое время он признает существование малых ортогенетических рядов, но приписывает эти явления уже упомянутой ортоселекции Л. Плате. Что касается «филогенетических взрывов» и циклической эволюции, то Ренш принципиально повторяет свои аргументы 1939 г., хотя и приводит намного больше эмпирических свидетельств. Это же относится и к понятию ламаркистской «реконструкции» Г. Бёкера, которое Ренш разработал намного более подробно, сохранив при этом свою линию аргументации.

Обсуждая эволюцию планов строения организма и проблему эволюционного прогресса, Б. Ренш снова и снова дискутирует со сторонниками направленной эволюции — О. Г. Шиндевольфом, К. Т. Бойрленом, Э. Даккэ, Л. Плате и др. Отныне он признает только те явления, которые можно наблюдать опытным путем, и изобретает селекционистские объяснения для них. Для этого он заимствует у А. Н. Северцова понятия «анаболии», «девиации» и «архаллаксиса». Ренш, так же как и непосредственный ученик Северцова И. И. Шмальгаузен, включил эти филэмбриогенезы в дарвинистскую эволюционную теорию.

Говоря о национальной специфике СТЭ в Германии и СССР, нельзя не отметить некоторые существенные особенности. Б. Ренш был единственным среди западных «архитекторов синтеза», кто признавал важность проблемы «развития законов (регулярностей)». Он предложил специальный термин «биономогенез»

(Biopomogenese), которым обозначил, что с «появлением новых крупных таксонов нередко появляются и новые эволюционные законы» (Rensch, 1947, S. 347). В результате в процессе анагенеза возникают новые морфофизиологические тенденции эволюции, географические правила и т.д. По его мнению, все выделенные им эволюционные законы (более 100) «появились последовательно и постепенно», в том числе и законы, действовавшие «с момента формирования определенных типов, классов, отрядов» (Rensch, 1968, S. 116, 255). Так, например, закон К. Бергмана начал действовать после появления гомойотермных животных.

Б. Ренш ставил задачу разграничения общих и частных законов эволюции и неоднократно перечислял основные изобретения жизни, ставшие важнейшими факторами эволюции: это молекулы нуклеопротеидов, редупликация, мутационный процесс, митоз и мейоз, гетерозиготность, половое размножение, психика, отбор и т.д. (Rensch, 1972). Возникновение репликации, по мнению Ренша, было главным условием для включения механизма естественного отбора. Как и архитекторы СТЭ в СССР — А. А. Парамонов и И. И. Шмальгаузен, Ренш считал, что одна из основных задач современной эволюционной теории — выяснить, «в каких масштабах законы эволюции сами подвергались эволюции» (Rensch, 1947, S. 166); сам же он ограничился только заявлениями о необходимости изучать изменение борьбы за существование и естественного отбора. Пристальное внимание Ренша к проблеме «эволюции эволюции» служит еще одним подтверждением своеобразия эволюционного синтеза в разных странах.

Таким образом, в 1947 г. Б. Ренш представил сформулированные им ранее представления более детально разработанными и на более ярком эмпирическом материале. Действительно новым в его дальнейших книгах (Rensch, 1968; 1971; 1988) стало обращение к проблемам эпистемологии, философии науки, к метафизике, а также рассуждения в духе Б. Спинозы и, конечно же, Э. Геккеля и Т. Циена. Фактически ортогенез, изгнанный Реншем из эволюционной теории, нашел приют в его философии (Левит, Хоссфельд, 2012). Не имея возможности объяснить направленность эволюции в научных терминах, он «запрограммировал» возникновение человеческого разума с помощью усовершенствованной философии, совмещенной с кажущейся натуралистичной эволюционной биологией. Постепенно Ренш развил свою версию СТЭ до всеохватывающей метафизической концепции, основанной на своем рода «спинозизме» (Левит, Хоссфельд, 2012).

Благодаря усилиям Э. Майра и немецких историков науки Б. Ренш стал заглавной фигурой немецкоязычного синтеза, в котором он практически не участвовал после начала 1950-х гг. Хотя Э. Баур, Б. Ренш, Г. Геберер, В. Циммерман и Н. В. Тимофеев-Ресовский с равным правом относятся к основателям «современного синтеза», признание в англоязычном мире получила лишь книга Ренша. Она вышла через два года после окончания войны и переиздавалась дважды (в 1954 и 1972 гг.). По рекомендации Добржанского ее перевели на английский язык в 1959 г. под заголовком «Эволюция на надвидовом уровне» (Rensch, 1959a) и с тех пор она включена в число основополагающих изданий СТЭ.

В 1968 г. Ренш вышел на пенсию и до последних дней с большим энтузиазмом продолжал исследовательскую и публицистическую деятельность в Мюнстере. Умер он 4 апреля 1990 г., через несколько месяцев после своего девяностолетнего юбилея.

11.7. «Эволюция организмов» как немецкий вариант эволюционного синтеза

Особенности немецкого варианта эволюционного синтеза наиболее полно проявились в коллективной монографии «Эволюция организмов» (Die Evolution... 1943), опубликованной в 1943 г. под редакцией Г. Геберера. Многие российские и немецкие историки науки считают, что эту коллективную монографию наряду с книгами Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Б. Ренша, Дж. Стеббинса, Дж. С. Хаксли и И. И. Шмальгаузена следует отнести к числу основополагающих в создании СТЭ. В ней ведущие немецкие ученые, работавшие в различных отраслях эволюционной биологии и в разных городах Германии, посчитали необходимым обратиться к комплексному рассмотрению проблем эволюции с позиций формирующейся СТЭ. Публикация в разгар Второй мировой войны огромной книги (более шестисот страниц, набранных мелким шрифтом) наводит на мысль, что ее инициатор Геберер, которому лично покровительствовал Г. Гиммлер, возможно, преследовал не только научные, но и политические цели.

Г. Геберер принадлежал к числу тех зоологов, которые в 1933 г. обратились к антропологии из конъюнктурных соображений, поставив свои исследования на службу расовой идеологии и расовой политике. Работы о происхождении человека, написанные им с позиции дарвинизма, Геберер использовал для доказательства высшей биологической ценности нордической расы. В 1936 г. его труды по проблемам зоологии, древней истории, а также его политические взгляды заинтересовали руководство СС. Он был членом СА с 1933 г., а в 1937 г. вступил в нацистскую партию. В то же время его путь к профессорству был далеко не прост, хотя руководство СС старалось ему помочь занять университетскую кафедру, чтобы придать его расоведческим трудам академическую респектабельность. Ученик зоолога и генетика В. Геккера, Геберер уже в 23 года получил степень доктора за диссертацию «Сперматогенез копенгагенов». В последующие два года он работал научным помощником у антрополога и расоведа Г. Гахне в Музее истории первобытного общества в Галле; в 1927–1928 гг. участвовал в экспедиции Б. Ренша в Индонезию, а затем почти 10 лет работал ассистентом у Ю. Хармса в Зоологическом институте Тюбингенского университета, занимаясь в основном проблемами цитологии и зоологии. С 1932 г. он одновременно был приват-доцентом на кафедре зоологии и на кафедре сравнительной анатомии.

Приход к власти нацистов оживил его интерес к проблемам палеоантропологии, генетики человека, расоведения и эволюционной теории. Г. Геберер демонстрировал высокую организационную и публикационную активность, исследуя развитие нордической расы в Германии с древнейших времен. Свои взгляды по этой проблеме он изложил в ряде докладов, прочитанных в разных университетах Германии и суммированных в небольшой книге «Историческое расовое исследование о месте зарождения индогерманцев» (Heberer, 1943c). Его научные воззрения не только лежали в русле национал-социалистического расоведения, но и соответствовали задачам научной политики и пропаганды Третьего рейха. Для расовых антропологов было важно, что Геберер, связывая происхождение всех индоевропейских народов с нордической расой, представлял эту гипотезу как теорию, вытекающую из беспристрастного анализа палеоантропологического материала. Из строго «научного

опровержения» теории азиатского или восточноевропейского происхождения индоевропейских народов Геберер делал вывод, что доминирование индоевропейских народов со времен неолита на евроазиатском пространстве — свидетельство культурного превосходства нордической расы. Этим, по его мнению, определяются современные политические задачи, которые требуют осознать, что «мы являемся наследниками народа, призванного к высшим культурным достижениям, что требует соответствующих успехов и в наше время» (Heberer, 1943c, S. 53). В разгар Второй мировой войны Геберер с пафосом заявлял: «Как в древности нордическая раса своей огромной творческой энергией оказала благотворное влияние на весь мир четыре тысячелетия тому назад, так в ужасных муках становления сейчас формируется новое человечество в центре Европы». С его точки зрения, новое человечество, которое должно возникнуть на основе нордической расы в результате расовых, селекционных мероприятий в Германии, должно истреблять и выселять низшие расы евреев и славян, для того чтобы использовать освободившееся пространство для собственного развития.

Такие воззрения явно импонировали руководству национал-социализма. Их устраивала упрощенная трактовка представлений об арийцах, нордической расе и индоевропейских народах. Его пригласили читать лекции в университете Франкфурта-на-Майне в зимнем семестре 1935–1936 гг. с перспективой занять кафедру. В курсе общей биологии и медицины Г. Геберер подробно разъяснял суть немецких расовых законов. Его лекции вызвали одобрение национал-социалистически настроенных студентов, но также протесты и возражения студентов-католиков, для которых были неприемлемы его дарвинистские убеждения. Из-за них он не получил желаемой кафедры и должен был вернуться в Тюбинген. В конечном счете благодаря новому ходатайству Г. Гимmlера, а также поддержке К. Астеля, ректора Йенского университета и президента Комитета по расам Тюрингии, для Геберера в 1938 г. была учреждена кафедра по общей биологии и антропологии в Йенском университете, который уже к тому времени приобрел славу «центра расовой гигиены и расовой политики» в немецком университетском ландшафте.

Страстный приверженец Э. Геккеля и неodarвинизма, Геберер пылко и самозабвенно боролся против нападков на эволюционизм со стороны католических национал-социалистических кругов. В журнале «Народ и раса» он защищал селекционный механизм происхождения человека и показывал, что утверждения католиков о недоказанности симиальной теории антропогенеза являются голословными. При этом он подкреплял научные положения политическими доводами: конечная цель критиков дарвинизма состоит в том, чтобы подорвать биологические корни расоведения, так как эволюционное учение является его фундаментом, а расоведение в свою очередь — естественнонаучная основа национал-социалистической идеологии. Спор о происхождении рас человека перенесли на страницы журнала «Биолог», который с 1939 г. был органом «Наследия предков». Геберер с 1936 г. был в нем со-редактором и ответственным за проблемы филогении, но в то же время не мог воспрепятствовать публикации в нем ряда антидарвиновских и антиэволюционных статей. Весь этот комплекс естественнонаучных, социально-политических, идеологических и карьерных соображений, возможно, и побудил Геберера стать инициатором создания коллективного труда по современному дарвинизму, хотя круг его научных интересов явно не укладывался в главное русло идущего эволюционного

синтеза. Ведь Геберер оставался классическим морфологом, далеким от проблем популяционной генетики.

Тем не менее благодаря Г. Гебереру в разгар Второй мировой войны, три года спустя после появления коллективной монографии под редакцией Дж. Хаксли «Новая систематика» (The New Systematics... 1940), в Германии появилась аналогичная книга, которая по значению для эволюционной биологии сопоставима с трудом Хаксли, а по широте затронутых проблем в значительной степени ее превосходит. Коллективная монография «Эволюция организмов» стала реальным основанием «современного синтеза» в Германии. Об истории и мотивах ее возникновения Геберер впервые написал в предпринятом им в 1951 г. издании немецкого перевода монографии Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции». «В то время, в середине войны, оставались для нас неизвестными эти публикации (из Америки и Англии). То, что независимо от них в Германии появился подобный синтетический труд, доказывает, что и здесь существовало стремление к синтетической теории эволюции и признавалась возможность такого синтеза» (Heberer, 1951, S. IV).

В предисловии же к первому изданию «Эволюции организмов» Г. Геберер отмечал, что в конце 1930-х гг. эволюционное учение в Германии оказалось в удивительной ситуации. С одной стороны, экспериментальные генетики стремились разработать основы для каузального понимания филогенеза, в то время как палеонтологи, с другой стороны, с неожиданным изобилием умножали данные о филогении и ее закономерностях. Этот материал, приведенный к общему знаменателю вопреки мировоззренческим проблемам, нужно было теперь интегрировать в общий поток филогенеза. «При таком положении вещей издатель всё более убеждался в необходимости ясной и однозначной интерпретации результатов специальных областей биологии, добываемых только компетентно соответствующими профессионалами, с позиций общей проблематики эволюционного учения. К этому добавлялось, что в течение долгого времени в немецких сочинениях вообще отсутствовало всеохватывающее изложение современной филогенетики. Один ученый, конечно, уже не мог написать такую книгу» (Heberer, 1943a, S. IV). Выход этой книги в разгар ожесточенных боев на Восточном фронте Геберер оценивал как вклад ученых в оборону Германии. Он не забыл подчеркнуть, что многие из соавторов книги, например Б. Ренш и В. Циммерман, находились в это время на фронте, а В. Зюндорф погиб под Сталинградом. Через год самому Гебереру пришлось на фронте доказывать «превосходство» нордической расы.

В монографии впервые была предпринята попытка как-то объединить отдельные области эволюционной биологии, представив их результаты в форме, уравнивающей теоретические и практические исследования. Отдельные статьи и коллективный труд в целом способствовали «современному эволюционному синтезу» в немецком языковом пространстве, который представлялся универсальным и интернациональным, так как в конечном счете тематическая постановка вопросов и контекст их обсуждения ни в коем случае не были только национальной проблемой. Участники монографии также отталкивались от классического труда Ф. Г. Добржанского, опирались на него и использовали его в качестве основы для дальнейших исследований.

Статьи были разделены на несколько разделов: 1) общие основания, принципы и методы; 2) история организмов; 3) причины филогенеза; 4) происхождение

человека, филогения гоминид. Эта структура сохранялась и в последующих изданиях. Авторы коллективной монографии частично опирались на существующие достижения и теории англосаксонского языкового пространства (см. указатели литературы к каждой статье в коллективной монографии), но с другой стороны вырисовывался и собственный контур внутри дискуссий в немецкоязычном пространстве. Среди 19 авторов книги были философ Г. Динглер, антропологи Г. Вайнерт, В. Гизелер, Х. фон Круг, О. Рехе, Г. Геберер, генетики Г. Бауэр, В. Людвиг, Н. В. Тимофеев-Ресовский, зоологи В. Герре, Б. Ренш, В. Франц, ботаники В. Зюндорф, К. Мэгдефрау, Ф. Шванитц, В. Циммерман, палеонтологи И. Вайгельт, Л. Рюгер, этолог К. Лоренц. Список показывает, что к подготовке первого издания были привлечены многие компетентные тогда в Германии представители экспериментальных отраслей биологии, а также натуралисты, палеонтологи и антропологи, за исключением креационистов и убежденных противников «современного синтеза» — палеонтологов О. Г. Шиндевольфа и К. Т. Бойрлена. Естественно, что при таком большом числе авторов издателю было сложно гарантировать и идейное единообразие, и равноценное качество отдельных статей и разделов книги. Детальный анализ их увел бы нас в сторону от обсуждаемой проблемы, требуя особого исследования, которое в значительной степени уже выполнено (Reif, 1999; Reif et al., 2000; Hoßfeld, 1999; 2000; Junker, 2000; 2004; Колчинский, 2007а; Колчинский, Хоссфельд, 2012). Кратко охарактеризуем лишь содержание разделов и отметим некоторые характерные черты монографии.

Первый раздел (S. 3–127) был посвящен философским основаниям и методологии эволюционных исследований. Начинаясь он главой философа Г. Динглера, за которой следовала глава о методах филогенетики, написанная В. Циммерманом, а также главы Б. Ренша о методиках доказательства в эволюционных исследованиях и юного ботаника В. Зюндорфа об идеалистической морфологии и филогенетике. Замыкала раздел новаторская работа будущего лауреата Нобелевской премии К. Лоренца о психологии и филогении. В совокупности эти главы призваны были показать, что формирующийся эволюционный синтез строится на твердом методологическом фундаменте и при его создании используется весь арсенал биологических знаний от сведений об ископаемых до проявления интеллекта у высших животных.

Второй раздел (S. 131–332) охватывал главным образом филогенетические проблемы и доказательства эволюции. С одной стороны, в главах В. Франца и К. Мэгдефрау соответственно излагались истории животных и растений. С другой стороны, приведены данные палеонтологии (И. Вайгельт) и абсолютная геохронология геологических событий (Л. Рюгер).

Центральное место в монографии занимал третий раздел, посвященный причинам эволюции (S. 335–585). Здесь анализировались генетические основы эволюции (Г. Бауэр и Н. В. Тимофеев-Ресовский), а также генетика и эволюция растений (Ф. Шванитц). В. Людвиг предложил математическую модель теории естественного отбора, а сам Г. Геберер попытался проанализировать взаимосвязь процессов микро- и макроэволюции. Весьма характерно и появление в этом разделе главы зоолога В. Герре, который, продолжая традиции классического дарвинизма, использовал новейшие данные по селекции domesticированных животных для обоснования СТЭ.

В последний раздел (S. 589–734) помещены главы о различных проблемах антропогенеза, интерпретация которых в условиях Третьего рейха неизбежно приобретала идеолого-политическое звучание. Ф. фон Круг, будучи скорее политиком, чем антропологом, дал обзор сведений о месте человека в царстве животных. А один из лидеров немецкой антропологии и расологии В. Гизелер, рассматривая филогению человека, доказывал, что шимпанзе и человек являются ближайшими родственниками, чьи генеалогические ветви разошлись в плиоцене, а единым предком для неандертальца и современного человека был питекантроп. Гизелер критиковал воззрения некоторых немецких антропологов, пытавшихся реанимировать представления о том, что обезьяны произошли от человека в процессе его деградации.

Один из наиболее титулованных расовых антропологов, О. Рехе, уверял, что антропогенез и расогенез можно объяснить только с позиций генетики и теории естественного отбора. Приспосабливая положения СТЭ к реалиям нацистской Германии и учению о расах, он писал: «Без генетических различий, отбора и вымирания никогда не могли бы образоваться прогрессивные и деятельные расы и роды, никогда не была бы создана более высокая человеческая культура» (Reche, 1943, S. 705). По его мнению, победителем в борьбе за существование была нордически-фальская раса, в доминировании которой в современном мире он усматривал гарантию дальнейшего прогресса человечества. Как и другие сторонники существования нордически-фальской расы (Ф.-К. Биккер, Г. Ф. К. Гюнтер и Г. Геберер), колыбелью индоевропейцев Рехе называл Северную Европу. Практические приложения антрополого-генетических исследований он усматривал в более осознанной селекции в человеческом обществе с целью сохранения крепкого, генетически здорового и творческого населения. Однако при обсуждении генетически-эволюционных проблем антропологии Рехе воздерживался от радикальных национал-социалистических выражений, сохраняя в целом научный стиль аргументации и изложения.

И, наконец, крупный антрополог Г. Вайнерт, взгляды которого вызывали нарекания со стороны национал-социалистических идеологов, проанализировал основные этапы становления сознания в антропогенезе. Возникновение современного разумного человека неолита он связывал с появлением примитивной металлургии и технических средств, изобретенных, конечно же, арийцами. В предлагаемой им схеме интеллектуальные способности человека эволюционировали параллельно его морфофизиологическому облику (Weinert, 1943).

Из авторов монографии только четверо — Б. Ренш, Л. Рюгер, Н. В. Тимофеев-Ресовский и В. Циммерман — не состояли в нацистских организациях. Из остальных 16-ти некоторые поддержали нацистов еще до прихода их к власти, вступив в НСДАП, СС и СА (Юнкер, Хоссфельд, 1999, с. 115). Однако в целом книга была свободна от высказываний в нацистском духе, которые авторы делали в других своих публикациях. Это, видимо, объяснялось тем, что Г. Геберер, сам активный деятель НСДАП, СС и СА, старался подчеркнуть строго научный характер книги и интернациональный характер эволюционного синтеза. Кроме того, в разгар войны, когда публиковали книгу, идеологизация науки отходила на второй план. Авторы подчеркивали функциональное значение эволюционной теории, пропагандируя коллективный труд как вклад биологов в борьбу Третьего рейха с врагом. В научные издания всё реже включали не только идеологемы национал-социализма, но даже биологические понятия, вошедшие в его язык (отбор, борьба за существование).

В то же время возросла частота использования идеологически нейтральных или даже чуждых терминов (миграция, дрейф генов, гибридизация, макромутации в эволюции и т. д.). Активнее использовали иностранную литературу, забыв о пропаганде «арийской биологии».

Работу готовили в условиях, когда часть немецких биологов, как вскоре показал О. Кун (Kuhn, 1947) еще сомневались в реальности самой эволюции, что и подчеркнул в своем предисловии Г. Геберер. Значительную часть книги посвятили доказательству самого факта эволюции, рассмотрению методологических, мировоззренческих и естественнонаучных аспектов современного селекционизма. В предисловии Геберер писал: «Дело зашло так далеко, что в образованных кругах Германии эволюционное учение рассматривают как опровергнутую и отставленную будто бы с позиций современной биологии гипотезу. И поскольку перед историческим пониманием жизни возникли серьезные трудности, очевидно, что мировоззренческие последствия должны быть особенно значительными» (Heberer, 1943a, S. IV). Такое методологическое и мировоззренческое обоснование теории эволюции было дано в главах, подготовленных В. Циммерманом и Г. Динглером. Геберер был уверен, что вопреки всему эволюционная теория переживает особенно благодарное время, так как успехи генетики позволили понять каузальные механизмы эволюции, в то время как палеонтология накопила громадное количество данных о реальной эволюции.

Авторов «Эволюции организмов» побудило к совместной работе осознание необходимости синтеза современных знаний о проблемах эволюции и понимание невозможности осуществить всеобъемлющий синтез такого знания одному человеку. Учитывая трудности военного времени, когда многие авторы оказались даже на разных фронтах, особенно удивительно, что редактору в конечном счете удалось создать книгу, написанную с единых теоретических позиций. Как объяснял сам Г. Геберер, это стало возможным благодаря готовности участников коллективного труда учитывать замечания редактора и вносить в свои тексты его формулировки. И хотя каждая глава книги может быть рассмотрена как завершенная работа, в целом она вся составлена в виде единой логической цепи и не является простым набором отдельных глав. Эта коллективная монография представляет собой наиболее полный синтез эволюционных знаний того времени, что хорошо сознавал и Геберер, когда писал: «Ее гармоничное строение объединяет результаты теоретиков и практиков, геофизиков и геологов, палеонтологов, зоологов, ботаников, генетиков, антропологов, физиологов и философов, что само по себе говорит достаточно об истинности ее содержания» (Heberer, 1943a, S. V).

Книга была направлена, прежде всего, против ламаркизма, который в те годы рассматривался как эволюционная идеология, чуждая арийскому духу и политически тяготеющая к левым взглядам. В полемике с научными оппонентами, в первую очередь, с неоламаркистами, сторонники СТЭ пытались использовать власть в качестве арбитров. Г. Геберер, Х. фон Крөг, К. Лоренц, Ф. Шванитц и В. Циммерман писали, что в ламаркистских теориях заинтересованы евреи и коммунисты. По мнению Шванитца, широкая популярность ламаркизма в США, с его признанием возможности изменения наследственности под влиянием внешней среды, объясняется далеко зашедшим там смешением кровей разных рас и особенно высоким процентом евреев среди генетиков и эволюционистов (Schwanitz, 1943). Он говорил о типичных «представителях науки США», которые не являются арийцами. Шванитц

связывал свои занятия селекцией и генетикой культурных растений со сценарием генетической деградации народа, типичной для национал-социалистического варианта расовой гигиены, а также с идеологией народничества, с прославлением простых людей, сохранивших расовую чистоту, с пропагандой обычаев древних германцев. Он не заботился о доказательствах своих пророчеств, просто заявляя о соответствии своих рекомендаций современной генетике и эволюционной теории. Вместо представления доказательств он утверждал, что только невежда в этих отраслях знаний или еврей может отрицать их тесную связь с расологией и расовой гигиеной. Однако подобные пассажи как правило не имели последствий. Реально нацисты не преследовали биологов за научные взгляды. Неоламаркист Г. Пржибрам был уничтожен не за научные взгляды, а по расовым соображениям, за пораженческие высказывания погиб зоолог В. Арндт. Ламаркист, профессор А. Яфа, зоолог из Бреслау, специалист по китам, покончил жизнь самоубийством.

Попытки уличить антидарвинистов в мировоззренческих и политических ошибках особого успеха не имели еще и потому, что противники дарвинизма также проявили себя как верные сторонники расовой гигиены². Здесь продолжало существовать мощное направление ламаркизма (Г. Бёкер, Ю. Хармс, Л. Плате) и неокатастрофизма (К. Т. Бойрлен, Э. Даккё, О. Шиндевольф и др.). Причем и неокатастрофист К. Т. Бойрлен, и ламаркодарвинист Л. Плате зарекомендовали себя как убежденные нацисты. Выше уже говорилось о том, что, выступая на страницах журнала «Раса», Г. Бёкер и Л. Плате доказывали, что ламаркизм несколько не противоречит учению национал-социализма о расах. Однако в целом развитие биологии в нацистской Германии характеризовалось антиламаркистской направленностью, что в какой-то мере способствовало отходу ряда исследователей от ламаркизма. Одним из примеров этого служит судьба одного из авторов «Эволюции организмов» Б. Ренша.

В формировании оппозиции сторонников СТЭ сальтационистским теориям особое место занимает концепция филетического типогенеза Г. Геберера, которую он в общих чертах изложил в первом издании «Эволюции организмов» (Heberer, 1943b) и которую позднее назвал аддитивным типогенезом (Heberer, 1948). В ее основе было положение о единстве механизма микро- и макроэволюции, позволившее предпринять одну из наиболее продуктивных попыток преодолеть антиселекционистскую направленность большинства палеонтологических работ в Германии и объяснить факты быстрых эволюционных преобразований механизмами микроэволюции (Колчинский, Хоссфельд, 2012). Практически одновременно с Дж. Г. Симпсоном Геберер попытался «каузальные основы микроэволюции экстраполировать на макрофилогению» (Heberer, 1943b, S. 547), что считали невозможным К. Т. Бойрлен, О. Кун, О. Шиндевольф.

Ключевым в решении этого противоречия Геберер считал понятие о типе. Рассмотрев критически многочисленные гипотезы о двух основных фазах макрофилогенеза, которые он характеризовал как фазы типогенеза и адаптиациогенеза, он

² Были, конечно, и исключения. Например, знаменитый психоаналитик З. Фрейд, эмигрировавший после аншлюса Австрии, напротив, настаивал на унаследовании интеллектуальных норм в филогенезе как на причине современной национальной идентификации евреев (Slavet, 2008).

в конечном счете пришел к выводу, что выделение фазы типогенеза является искусственным. «Периодичность, — подчеркивал Г. Геберер, — существовала многократно, ...однако она вызвана не причинами, постулируемыми в гипотезах чередования трех фаз, а тем, что есть периоды быстрой активной формы, неожиданно сказавшейся очень перспективно... Такое понимание, однако, не требует какого-либо скачкообразного типогенетического особенного процесса...» (Ibid, S. 564). Поэтому он считал, что правильнее говорить о филогенетическом типогенезе, во время которого идет постепенное формирование адаптивных новшеств. Принимая возможность объяснения макрофилогенеза микроэволюционными процессами, Геберер показывал, как данные современной генетики и эмбриологии подтверждают положение о том, что крупные результаты могут быть вызваны незначительным отклонением в процессах морфогенеза. Хорошими примерами быстрой деспециализации форм, по мнению Геберера, могут служить различные явления педоморфоза и неотении. Упомянул он и о явлениях крупных мутаций у растений. Эти взгляды получили дальнейшее развитие в последующих изданиях «Эволюции организмов» (Heberer, 1959b; 1974).

Г. Геберер первым в печати, за год до знаменитой публикации Дж. Г. Симпсона, выступил с развернутым обоснованием взгляда о возможности объяснить данные палеонтологии с позиций современных знаний о генетических факторах эволюции. Он же впервые с позиций СТЭ дал развернутую и аргументированную критику концепций сальтационизма и неокатастрофизма. К несчастью для него, книга «Эволюция организмов» вышла в 1943 г., когда Германия была изолирована от остального научного сообщества. Не случайно в ней учитывались лишь довоенные работы англоамериканских и русских авторов. Повторное издание книги появилось лишь через 16 лет, когда ситуация в эволюционной теории изменилась коренным образом, а в области эволюционной палеонтологии бесспорно господствовали работы Дж. Г. Симпсона. Впоследствии Геберер включил многие соображения Симпсона в свою аргументацию и никогда, насколько мне известно, не претендовал на приоритет.

В отличие от англоамериканских создателей и сторонников СТЭ немецкие ботаники и генетики были уверены, что у растений крупные мутации, затрагивающие общее строение, важнейшие органы и некоторые физиологические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но и превосходят в некоторых отношениях исходную форму, чего не наблюдается у животных. Особую позицию немецких генетиков растений отразил Ф. Шванитц в главе, посвященной особенностям эволюции культурных растений. Автор дал подробный обзор данных о жизнеспособности носителей крупных мутаций, затрагивающих не только видовые признаки, но и признаки, которые считают характерными для более крупных таксономических единиц. Шванитц активно ссылаясь на данные ведущих немецких генетиков растений — Г. Брюхера, Г. Штуббе и Ф. фон Веттштейна, которые показали, что некоторые мутанты львиного зева в измененных условиях превосходят исходную форму по интенсивности роста, высоте стебля, величине листьев, числу цветков и продукции семян. Встречаются мутанты, иммунные к заболеваниям. Шванитц был автором раздела «Генетика и эволюция растений» и в последующих изданиях «Эволюции организмов», внося существенный вклад в формирование частной теории эволюции растений.

Следует отметить, что далеко не все немецкие генетики в то время считали отбор и мутации единственными факторами эволюции и были осторожны в оценке перспектив синтеза популяционной генетики и селекционизма. Например, А. Кюн полагал, что только тщательные биохимические и биофизические исследования генов могут дать ответ, в какой мере закономерности микроэволюции могут быть перенесены на макроэволюционный уровень (Kühn, 1939, S. 156). Ф. фон Веттштейн и Г. Штуббе также считали, что современные знания генетической изменчивости не позволяют сделать окончательный вывод о роли мелких и крупных мутаций в процессах микро- и макроэволюции (Stubbe, Wettstein, 1941; Stubbe, 1942).

Как уже говорилось, среди авторов монографии был К. Лоренц, который в 1973 г. вместе с Н. Тинбергеном и К. фон Фришем получил Нобелевскую премию и труды которого уже более полувека являются одними из наиболее читаемых в мире (Burkhardt, 2005). Благодаря Лоренцу в немецкий вариант СТЭ изначально была включена важнейшая проблема роли поведения в эволюции, особенно в возникновении изолирующих механизмов, которая значительно позже привлекла внимание большинства англоамериканских и российских архитекторов СТЭ за исключением Дж. Хаксли. Уже в середине 1930-х гг. Лоренц доказал, что сложные акты поведения животных и человека являются выполнением генетических программ, которые реализуются целостно в ответ на воздействие пусковых механизмов — факторов внешней среды (Brigandt, 2010). Занимаясь генетическими основами поведения высших животных, Лоренц, пожалуй, больше других биологов имел право рассуждать о биологических основах социальных ролей и поведения человека, его ценностей и норм. И этим правом он воспользовался в максимальной степени, став классическим примером биолога — убежденного сторонника расизма и нацизма (Nisbett, 1976; Kalikow, 1990; Burkhardt, 2001). Даже его ученик Н. Бишоф характеризовал статьи Лоренца нацистского периода как «подстрекательство к погрому» и как «невыносимо раболопный стиль изложения, который далеко превосходил все требования конформизма» (Bischof, 1993, S. 36–37). Лоренц в своих трудах полностью поддерживал и оправдывал расово-гигиенические мероприятия Третьего рейха, приводя всё новые и новые доводы в их пользу. В статьях, опубликованных в журнале «Биолог», Лоренц громил антиэволюционистов и подчеркивал, что критика дарвинизма означала расхождение с национал-социалистической идеологией и практикой.

Лоренц вступил в НСДАП сразу же после аншлюса Австрии и вскоре стал лектором Расово-политического управления НСДАП. Это явно облегчило его карьеру. В 1940 г. Лоренца назначили директором Института сравнительной психологии в Кёнигсбергском университете. Но его сотрудничество с нацистами вряд ли было продиктовано только карьеристскими соображениями. Скорее всего, он делал это искренне, так как созданная им этология совпадала с немецкой биологией во многих пунктах. Геккелевский монизм биологического и общественного Лоренц трансформировал в отождествление поведения животных и человека, а холизм — в целостность поведенческого акта. Разрушение инстинктов животных при одомашнивании он называл дегенерацией, тождественной вырождению человечества под влиянием цивилизации. Он был уверен в генетической обусловленности дегенерации человека, в отражении внутреннего мира человека, его интеллектуальных и духовных способностей во внешнем облике. Лоренц разделял мнение О. Шпенглера о кризисе культуры, генетической дегенерации немецкого народа в результате ослабляющего

воздействия цивилизации, но отрицал его пессимистические выводы. По его мнению, евгеника с жестким отбором способна возродить нацию. Его позиция была радикальным биологизаторством социальных процессов.

С точки зрения К. Лоренца, человек всецело подчиняется биологическим законам, и эволюция животных при одомашнивания может служить моделью воздействия цивилизации на психику человека. Негативными последствиями одомашнивания Лоренц называл количественные изменения в реализации врожденных форм движения. Одомашнированные формы дряблы, малоподвижны, пессимистичны. В то же время он отмечал неотению как важный фактор одомашнивания, указывая на нее как на источник вечного обновления человечества. Потеря жестких структур поведения, по Лоренцу, позволяла до старости сохранять возможность обучения, выработки новых форм поведенческих реакций и свободу действия. Эта свобода ведет к социальным конфликтам, которые, как он считал, можно разрешить только с помощью селективных мероприятий, отсекая формы с асоциальным поведением, вызванным распадом врожденных программ и норм. Нордическую расу Лоренц выводил от классических греков как наиболее интеллектуальных и расово чистых, требуя проведения расовых мероприятий для возвращения к классическим типам арийцев. Правда, его высказывания на этот счет носили довольно общий характер, касаясь лишь необходимости селекции по группам, отличавшимся биологическими чертами. Как и Ф. Шванитц, Лоренц сравнивал расслабляющее воздействие одомашнивания животных с вредным влиянием цивилизации на людей и уверял, что Германия должна разделить население на «ценных» и «низших» индивидов и не давать возможности последним разлагать общество.

Для него эволюционная теория существовала в виде дарвинизма, где главными факторами являются мутации, жесткая борьба за существование и естественный отбор. К. Лоренц подчеркивал неразрывную связь эволюционной теории Дарвина с национал-социализмом и прямо заявлял, что в ламаркистских теориях заинтересованы евреи и коммунисты. Характерно, что в главе Лоренца «Психология и эволюция» в коллективной монографии «Эволюция организмов» нет словословия национал-социализму и расовой политике, а встречаются лишь отдельные высказывания в пользу евгеники. С его точки зрения, одомашнивание способствовало возникновению современного человека, благодаря ей «человек становится человеком».

В это время К. Лоренц, как и многие другие авторы коллективной монографии «Эволюция организмов», например Б. Ренш, В. Циммерман, В. Людвиг, был на фронте. Во фронтовом госпитале, где работал Лоренц, практика национал-социализма, видимо, выглядела уже иначе. Служа в качестве невролога в лазарете в Познани, Лоренц пытался проверить свои выводы о негативных последствиях для психики межрасовых скрещиваний на примере браков немцев и поляков. Проблема чистоты расы и последствий межрасовой гибридизации заняла важное место в его главной монографии «Врожденные формы поведения», законченной в 1942 г. В ней были суммированы идеи о вреде цивилизации, необходимости жесткой селекции, животворящей силе национал-социалистической идеологии и т. д. В 1944 г. Лоренц попал в плен и провел несколько лет в СССР. При освобождении в 1948 г. руководство лагеря для военнопленных характеризовало его положительно, отмечая дисциплинированность, трудолюбие и активное участие в антифашистской работе.

Национальные особенности синтеза в Германии особенно ярко сказались в книге в несоизмеримости генетики и палеонтологии при обсуждении эволюционных проблем, в работах о понятии «тип» и соотношениях причин микро- и макрофилогении, в развитых математических моделях популяционной генетики, в недооценке значения систематики в познании эволюции, в особом внимании к специфике эволюционного процесса у растений, животных и человека и т.д. «Эволюция организмов» хорошо выражала междисциплинарный характер нового синтеза, его коллективистскую сущность, интернациональную направленность и в то же время национальную специфику синтеза в Германии. Между тем даже среди авторов монографии сохранялись серьезные разногласия по таким ключевым проблемам, как соотношение творческой роли мутации и отбора в эволюции, размеры элементарного эволюционного шага, соотношение микро- и макроэволюции и т.д.

Общая установка не мешала тому, что в соответствии со специальностью автора и принадлежностью его к тому или иному направлению их взгляды на механизмы и формы эволюции сильно отличались. Национальные особенности немецкого синтеза проявлялись при обсуждении проблемы «эволюции эволюции», возможности быстрого видообразования за счет размножения «перспективных монстров», с самого начала репродуктивно изолированных от исходного вида (полиплоидия, отдаленная гибридизация, симбиогенез, крупные хромосомные мутации и т.д.) и симпатрического видообразования, в трактовке борьбы за существование и т.д. Взгляды немецких создателей СТЭ на основные факторы эволюции и на удельный вес последних в преобразованиях организмов и популяций, на принцип единства механизмов микро- и макроэволюции были далеки от тождества. В то же время они все существенно отличались от ламаркистских, номогенетических и сальгационистских концепций.

1 апреля 1945 г. Геберер был призван в вермахт, а летом интернирован из американской зоны оккупации и помещен в военную тюрьму в Праге, где находился три года. Во время процедуры денацификации он уверял, что состоял только в НСДАП, а к СА и СС не принадлежал, что в партию вступил, так как это создавало лучшие возможности для занятия антропологией и публикации научных трудов, что не носил униформу СС, а чин гауптштурмфюрера (капитан) получил от рейхсфюрера чуть ли не по ошибке (Hofffeld, 1997, S. 95). После освобождения в 1949 г. и провала попыток заняться прикладной антропологией в КВГ в Далеме и получить профессорскую должность в университете В. фон Гумбольдта в Берлине Геберер оказался в Гёттингенском университете, где ему также не удалось получить кафедру, а педагогическая нагрузка была невелика. И хотя он много сделал для развития и популяризации СТЭ в немецком языковом пространстве в первые послевоенные десятилетия, опубликовал немало статей, книг и коллективных монографий по эволюции, ему не удалось занять видного места в мировом сообществе эволюционистов и получить при жизни признание в качестве одного из архитекторов СТЭ. Как правило, его не приглашали на международные симпозиумы сторонников СТЭ, где безраздельно доминировали ее английские и американские архитекторы, рекламируемые в качестве отцов-основателей современного дарвинизма.

Мировое сообщество долгое время не желало признавать заслуги Геберера в утверждении СТЭ и с прохладцей относилось к книге «Эволюция организмов». Ее первого издания долго не было в открытом доступе в российских библиотеках.

К 100-летию юбилею Ч. Дарвина Гебереру удалось завершить выпуск начатого еще в 1954 г. второго, значительно переработанного и расширенного издания книги, а в конце 1960-х — начале 1970-х гг., уже в трех томах, вышло третье издание, с прекрасными иллюстрациями и очень содержательными статьями. Ниже мы подробнее остановимся на этих изменениях. Здесь же только отметим, что каждое последующее издание существенно отличалось от предыдущего и по составу авторов, и по содержанию, и по объему. В него включались всё новые и новые статьи, написанные, как и прежде, ведущими специалистами в соответствующих отраслях биологии. При этом теоретико-методологический подход использования «четвертичной» схемы, избранный Геберером, был во всех опубликованных томах одним и тем же.

Было выпущено немало и собственных работ Геберера в области эволюционного синтеза: «Общее учение об эволюции» (Heberer, 1949) и «Оправданный Геккель» (Heberer, 1968), а также подготовленный им сборник материалов Ч. Дарвина и А. Р. Уоллеса, связанных с основанием эволюционной теории (Darwin–Wallace Dokumente... 1959), и объемистый сборник «Столетие эволюционных исследований» (Hundert Jahre... 1959), отредактированный Геберером совместно с Ф. Шванитцем. Но их известность также не вышла за пределы немецкоязычного пространства, в котором Геберер на самом деле был олицетворением и реальным лидером эволюционного синтеза. Во всем мире его ценили как высококвалифицированного палеоантрополога. Благодаря Гебереру Гёттингенский университет имел одну из наиболее полных в Германии коллекций ископаемых скульптур периода первобытной культуры человечества. Но средства, выделяемые ему на исследования, были незначительны. Что касается вопроса о месте происхождения и путях культурной экспансии нордической расы индоевропейцев, то в послевоенные десятилетия он оставался предметом многочисленных дискуссий и гипотез антропологов, археологов, палеолингвистов, культурологов. И построения Геберера на их фоне не казались столь уж экзотическими, хотя на их содержание и выводы, несомненно, оказала прямое влияние социально-политическая и идеологическая обстановка Третьего рейха.

Даже после смерти Геберера некоторые не прощали ему активную общественно-политическую деятельность в Третьем рейхе³. Несмотря на два послевоенных переиздания книгу редко цитировали и в англо-, и в русскоязычной литературе, стараясь как-то замолчать ее значение. В коллективной монографии о становле-

³ По моей инициативе в третьем выпуске периодического сборника «История и теория эволюционного учения» был напечатан некролог Г. Гебереру (Памяти... 1975), представлявший собой перевод прощального слова участников монографии «Эволюция организмов» ее инициатору и многолетнему издателю (Gieseler, 1974). Один из ведущих советских биологов-эволюционистов в письме к редактору сборника К. М. Завадскому оценил сам факт публикации двухстраничного текста как крупную политическую ошибку, якобы способную подорвать имидж СТЭ в глазах властей предрежущих. Но особенно удивительна была реакция Н. В. Тимофеева-Ресовского, к которому обратились с просьбой о консультации по развитию эволюционной теории в довоенной Германии. Конечно, он ничего не сказал о возможной негативной реакции ЦК КПСС, но выразил возмущение, что мы собираемся писать об эсэсовском антропологе, да еще посвятили ему некролог. Пришлось ответить, что мы отдали дань уважения не члену СС, СА и НСДАП, а автору концепции аддитивного типогенеза, одному из главных архитекторов СТЭ в Германии, редактору коллективной монографии «Эволюция организмов», в которой участвовал и сам Тимофеев-Ресовский.

нии СТЭ в разных отраслях биологии и разных странах, предпринятой по инициативе Э. Майра и У. Провайна, ничего не говорится о книге «Эволюция организмов», а сам Геберер лишь мимоходом упоминается в статье Б. Ренша о развитии «современного синтетического неодарвинизма в Германии» (Rensch, 1980, p. 284–285, 288, 290, 300). Это выглядит странно, так как и Ренш, и Майр, конечно, прекрасно понимали значение книги «Эволюция организмов». Их учитель Э. Штреземан оценил этот труд как важнейший теоретический вклад в обоснование СТЭ (Stresemann, 1951, S. 281), а сам Ренш был в числе авторов всех трех изданий «Эволюции организмов».

Правда уже вскоре, в книге «Рост биологического знания», Э. Майр поставил книгу «Эволюция организмов» в один ряд с основополагающими трудами главных архитекторов синтеза: «Две коллективные монографии равным образом содействовали синтетической теории: изданная Г. Геберером книга “Эволюция организмов” (1943) и книга Дж. Хаксли “Новая систематика” (1940)» (Maug, 1982a, p. 568). Позднее в книге «К новой философии биологии» в разделе «Исторические перспективы — эволюционный синтез и последствия» Майр отметил, что «“Эволюция организмов” Геберера (1943)... стала наглядным проявлением немецкого синтеза, которое также подтверждает один аспект развития эволюционной биологии в Германии. Со времен Э. Геккеля в Германии в эволюционной биологии главное внимание всегда уделяли филогении, и большинство статей книги Геберера (400 страниц из 735) также посвящены филогении и методологии. К несчастью, те главы, в которых рассматривались причины эволюционных изменений (генетика), за исключением одной, были написаны сотрудниками исследовательских институтов, что не позволило основать особую школу синтетистов...» (Maug, 1988, p. 549–550). На самом деле причины неудачи СТЭ были гораздо серьезнее и длительное игнорирование этого труда было обусловлено общей социально-политической обстановкой в обеих частях послевоенной Германии и тем остракизмом, которому подверглись немецкие биологи после Второй мировой войны.

Коллективный труд Геберера бесспорно представлял собой инновационный и оригинальный вклад в развитие эволюционной биологии не только в Германии. С одной стороны, он задумывался оригинальным как по содержанию, так и в дидактическо-методическом отношении, и тем самым резко отличался от прежних публикаций по эволюции внутри немецкоязычной литературы. С другой стороны, он не сильно отличался по своему общему замыслу и структуре от книги «Новая систематика». Оба труда преследовали одну и ту же цель и тем самым идеально дополняли друг друга. Геберер, установив связь между исследователями микро- и макроэволюции, связал воедино две разные исследовательские (натуралистическая и экспериментальная) традиции (Forschungstraditionen) (Laudan, 1977). Нельзя забывать и о том, что такие неодарвиновские теории, как ортогенез, ламаркизм, идеалистическая морфология и сальтационизм, всё еще отчасти популярные тогда, благодаря статьям коллективной монографии были раскритикованы с позиций новейших данных биологии и в конечном счете по строго научным соображениям покинули и немецкое языковое пространство. И хотя массовый переход немецкоязычных биологов на позиции СТЭ произошел только в 1960–1970-х гг., книга «Эволюция организмов» способствовала восприятию и распространению идей СТЭ.

11.8. Дискуссии с антидарвиновскими и креационистскими концепциями: наука и идеология

Судьбы СТЭ в Германии, России, США и Англии демонстрируют многообразие исследовательских программ, где индивидуальная приверженность определенным темам сложно взаимодействует с идеолого-политическими и социокультурными факторами. Примером может служить судьба неокатастрофизма в Германии. Расцвет циклических сальтационистских концепций в эволюционной теории и палеонтологии в первой половине нашего столетия связан с господствовавшими в Западной Европе, особенно в Германии, представлениями о цикличности культур (Reif, 1999). Его влияние однозначно выявлено в трудах К. Т. Бойрлена, Ф. фон Хюне, Г. Салфелда, К. Берингера, К. Эренберга, А. Нэфа. Оценивая теорию макроэволюции в циклическом неокатастрофизме как особую парадигму XX в., следует учесть, что его сторонники ощущали себя историками органического мира, восприняв методологию биоморфной концепции истории О. Шпенглера.

На позиции мистицизма, финализма и циклического неокатастрофизма перешел в эти годы Э. Даккэ, который вслед за К. Т. Бойрленом стал выделять три основные фазы в развитии каждой таксономической группы. Он полагал, что только с признанием циклического характера любого развития как необходимой формы организации филогенеза «можно ставить вопрос о причинах эволюции и показать различие этих причин на разных фазах цикла» (Dacqué, 1935, S. 114). Первоначально «из одной или нескольких исходных форм (параллельно) скачкообразно или взрывообразно образуются новые специализированные формы, которые далее претерпевают частные, почти незаметные изменения» до тех пор, пока в одной или «во всех этих линиях не повторяется скачко-взрывообразный период и тем самым всё начинается сначала» (Ibid, S. 114). Даккэ, как и другие сторонники автогенетического неокатастрофизма, допускал некоторое участие борьбы за существование и отбора в эволюции, но решающую роль отводил неким глубинным законам жизни и внутренним факторам. Считалось, что борьба за существование и естественный отбор действовали только на второй или третьей фазах филогенетического цикла и приводили либо к незначительным видоизменениям, к «дошлифовке» уже готовой адаптивной формы, либо к вымиранию уже обреченного таксона. И эти высказывания в целом вписывались в культуру Третьего рейха с ее идеологемами «возрождения духа», «революции», «ликвидации слабого и отжившего».

Положения неокатастрофизма наиболее полно отразил О. Г. Шиндевольф (Колчинский, 2012г). В годы Третьего рейха он опубликовал фундаментальный труд «Палеонтология, учение о развитии и генетика», в котором впервые с позиций неокатастрофизма дал современный синтез эволюционной морфологии, эмбриологии, генетики и палеонтологии (Schindewolf, 1936). Вторым произведением подобного рода стала книга «Основы и методы палеонтологической хронологии», в которой он изложил взгляды на факторы эволюции, на автогенетический характер изменений и т. д. (Schindewolf, 1944). Через четыре года вышла небольшая книжка «Сущность и история палеонтологии» (Schindewolf, 1948), а еще через два года — сразу две монографии: «Проблемы палеонтологии» (Schindewolf, 1950a) и «Фактор времени в геологии и палеонтологии» (1950b), которые и стали концентрированным выражением всех теоретических построений и фактических доказательств в пользу

автогенетического неокатастрофизма. По богатству идей и материалов ему нет равных в литературе. Но уже вскоре Шиндевольф разочаровался в своей концепции и стал развивать идеи эктогенетического неокатастрофизма (Schindewolf, 1954; 1963). Эволюция эволюционных воззрений Шиндевольфа не привела его к принятию СТЭ. До конца дней он продолжал указывать на незавершенность ее синтеза, хотя и признавал более соответствующей достигнутому уровню знаний об эволюции по сравнению с альтернативными концепциями (Schindewolf, 1969). Он не дожил буквально несколько месяцев до мощной атаки палеонтологов С. Гоулда и Н. Элдриджа на основы СТЭ (Eldredge, Gould, 1972), после которой число сторонников неокатастрофизма и сальтационизма стало стремительно расти во всех странах.

Важно подчеркнуть, что во всех книгах О. Г. Шиндевольфа, опубликованных во времена Третьего рейха, нет национал-социологической идеологии, хотя бы в виде формальных ссылок на книгу Гитлера «Mein Kampf», которые были обычными в эволюционно-биологических сочинениях большинства палеонтологов и биологов-эволюционистов того времени. В отличие от двух самых крупных палеонтологов Третьего рейха О. Абеля и К. Т. Бойрлена, Шиндевольф свои представления о внутренних факторах эволюции базировал на натуралистических и механистических традициях. В итоге несмотря на возросшую мировую известность как палеонтолога он так и не стал полным профессором в нацистской Германии, так как не поддерживал режим. Только в 1947 г. Шиндевольф стал ординарным профессором палеонтологии в Гумбольдтовском университете, но уже на следующий год переехал в Тюбинген, где до выхода на пенсию в 1964 г. работал директором Института геологии и палеонтологии и заведовал богатейшими коллекциями, которые собирали его выдающиеся предшественники, начиная с Ф. А. Квенштедта, работавшего в первой половине XIX в., а также Э. Кокен, Э. Хенниг и др.

Неудача дискуссии 1929 г. в Тюбингене убедила О. Г. Шиндевольфа в том, что коллективными усилиями невозможно достичь консенсуса палеонтологов, эмбриологов и генетиков. Это побудило его дать собственное видение желаемого синтеза (Schindewolf, 1936), призванного ликвидировать пропасть между генетикой и эволюционной теорией, очертив границы между естествознанием и метафизикой. Основой этого синтеза для него были свидетельства ископаемых, позволяющие восстанавливать ход эволюции и открывать «ее закономерности» (Ibid, S. IV). По его мнению, ни дарвинизм, ни ламаркизм на самом деле ничего не могут сказать о факторах образования крупных таксонов, так как в основном занимаются изучением современных процессов, протекающих внутри вида. Основой эволюционных представлений, по Шиндевольфу, должна стать иерархическая градация планов строения, гомология и тип, который обнаруживают исследователи в разнообразии организмов. Для него тип — характерный облик любой таксономической группы, сумма ее диагностических признаков, нигде в природе не встречающаяся в чистом виде. В то же время типы не представляют собой абстрактные формальные схемы или какие-то отвлеченные прообразы таксономических категорий. Типы — это результаты конкретных эволюционных событий, а следовательно, и некие филогенетические единицы, которые палеонтолог как историк извлекает из документов о прошедших событиях.

Хотя сам О. Г. Шиндевольф стремился отмежеваться от идеалистических морфологов Э. Даккэ и К. Т. Бойрлена, но, отдавая приоритет морфологии над эволюционной теорией, он, как и они, неизбежно шел к скальционизму. В отличие от многих палеонтологов своего времени Шиндевольф не трактовал различия между генотипом и фенотипом как проявление разных способов эволюции. Исследования раковин аммонитов убедили его в том, что существует возможность непосредственно наблюдать изменения в генотипе, носящие якобы скачкообразный характер. Чем раньше в онтогенезе возникают хотя бы маленькие изменения, тем сильнее они воздействуют на взрослые особи. Промежуточных же форм в принципе быть не может, так как новый тип возникает в законченном виде уже в ходе онтогенеза родительской формы. Афоризм о первой птице, вылупившейся из яйца рептилии, он подкреплял анализом археоптерикса, который обладал всем комплексом основных признаков птиц, а не рептилий, и не мог считаться промежуточной формой (Schindewolf, 1936, S. 21, 59). Значительные эволюционные преобразования морфо-физиологической организации, по мнению Шиндевольфа, определялись не отбором мелких мутаций, а крупными перестройками на ранних этапах эмбриогенеза. Вслед за А. Н. Северцовым (Sewertzoff, 1931) Шиндевольф, по существу, разрабатывал представления об активной роли онтогенеза в эволюции, о громадном эволюционном значении изменений на ранних стадиях онтогенеза, обозначая выделенные им корреляции эмбриогенеза и типогенеза как «закон раннеонтогенетического возникновения типов» (Schindewolf, 1936, S. 21).

Возникновение нового типа высокого ранга (в крайнем случае представленного одной особью) идет скачкообразно, взрывообразно, внезапно. Затем происходит спокойное, постепенное формирование многочисленных видов и родов. Если превращение одного типа в другой, более организованный, осуществляется системной мутацией на ранних стадиях эмбриогенеза, то изменения на поздних стадиях онтогенеза приводят только к дошлифовке уже существующего типа. Эволюция на этой фазе протекает стабильно и направленно (Ibid, S. 63) и приводит к переразвитию отдельных органов, к специализации, появлению аномалий и дегенерации и, в конечном счете, к вымиранию типов. Однако процессы регресса, сдвиг полового размножения на ранние стадии онтогенеза, ведущие к ювенализации, создают некоторым группам возможности путем скачка выйти из тупика специализации и дать начало новому типу. Соответственно этим двум способам эволюции О. Г. Шиндевольф выделил в филогенезе типа две фазы: скачкообразное превращение всей организации и последующее ее усовершенствование.

В этой концепции о периодичности эволюции, по собственному заявлению Шиндевольфа, как бы объединялось всё «старое идейное богатство палеонтологии» (altes Gedankengut der Paläontologie) (Schindewolf, 1936, S. 64). И действительно, он уже в середине 1930-х гг. пытался дать синтез всех концепций макроэволюции, предложенных немецкоязычными палеонтологами в конце XIX — начале XX в. (О. Абель, К. Т. Бойрлен, Э. Даккэ, Э. Хенниг, Ф. фон Хюне), но отказывался от идеалистической морфологии, следуя в целом за концепцией Р. Ведекинда о двух фазах филогенеза крупных таксонов.

Обсуждая проблему факторов и механизмов эволюции, О. Г. Шиндевольф пришел к выводу: «Дарвинизм ни в коей мере не является универсальным принципом, объясняющим всю совокупность явлений» (Schindewolf, 1936, S. 66). Дарвиновский

механизм действует лишь на второй эволюционной фазе, когда ничего нового практически не возникает, а идет «спокойная, ортогенетическая реализация потенциалов уже имеющегося плана строения» (Ibid). Дарвинизм не может объяснить процессы скачкообразной перестройки форм, так как во времена создания теории естественного отбора о них ничего не было известно. Никакой роли в параллельном возникновении новых типов и протогенезов не играли и изменения внешней среды, поскольку ведущая роль в эволюции принадлежит автогенетическим факторам, а внешние изменения лишь способствуют реализации потенциалов, уже имевшихся в генотипе организмов. В то же время вновь возникающий тип не является пассивным объектом, неспособным сопротивляться воздействию внешней среды, а напротив, выступает как субъект эволюции и активно ищет подходящий ему ареал и образ жизни. Подчеркивая активность типа в эволюции, Шиндевольф полагал, что задача палеонтологов не столько в уточнении геохронологии, сколько в написании истории жизни.

При внешнем сходстве с работами своих коллег-палеонтологов, авторов разнообразных автогенетических гипотез о периодических циклах в филогенезах крупных таксонов, О. Г. Шиндевольф предложил свой оригинальный синтез ранее высказанных гипотез и положений, критикуя не только дарвинизм, но также неолармаркизм и идеалистическую морфологию. От других работ подобного рода его труд отличался стратегически верными попытками опираться на данные генетики в создании нового синтеза. Практически впервые палеонтолог систематично и последовательно использовал важнейшие понятия генетики (ген, генотип, ненаправленные и случайные мутации, модификации и т. д.), уделяя особое внимание экспериментальным данным Р. Б. Гольдшмидта.

Претензии автора на синтез разных эволюционных учений на базе новейших данных палеонтологии, биологии развития и генетики не остались незамеченными и вызвали немало критических замечаний. Одним из первых на О. Г. Шиндевольфа обрушился К. Т. Бойрлен, который был тогда ключевой фигурой среди палеонтологов, чему способствовал и его высокий административный пост в науке. Своеобразным ответом на книгу Шиндевольфа стал фундаментальный труд Бойрлена «Филогенетические основы эволюционного учения», в котором он подробно излагал свои ортогенетические, циклические и сальтационистские представления и подверг критике центральный пункт концепции Шиндевольфа — гипотезу протогенеза (Beurlen, 1937, S. 208). По мнению Бойрлена, «закон раннеонтогенетического возникновения типов» противоречит не только биогенетическому закону Э. Геккеля — Ф. Мюллера, но и закону К. Э. фон Бэра, подтвержденному всей историей эмбриологии. Он считал невозможным, чтобы в онтогенезе более дифференцированное состояние предшествовало простому.

О. Г. Шиндевольфу возражали и другие палеонтологи. В частности, специалист по ископаемым бесчелюстным и рыбам В. Гросс (Gross, 1943) указывал, что ископаемые не демонстрируют следов возникновения новых форм в результате типогенеза. Так называемые промежуточные формы характеризуются наличием как прогрессивных, так и примитивных черт. Классический пример переходной формы — археоптерикс, на который опирался Шиндевольф, по мнению Гросса, должен быть воспринят как наиболее специализированный отряд рептилий. Г. Геберер также критически отозвался о взглядах Шиндевольфа в статье «Макро- и микрофилогения» (Heberer,

1942) и в главе о филетическом видообразовании в «Эволюции организмов» (Heberer, 1943b). Однако пафос его критических соображений по проблемам макроэволюции в период создания немецкого варианта СТЭ был направлен скорее против К. Т. Бойрлена, Р. Ведекинда, Э. Даккэ, О. Куна и др. сторонников идеалистической морфологии, ламаркизма, сальтационизма и ортогенеза, чем против Шиндевольфа. В то же время он подробно изложил основные результаты палеонтологических исследований аммонитов и кораллов, проведенных Шиндевольфом, показав, однако, что выявленные последним случаи протогенеза, внезапного появления новых типов и цикличности эволюции объяснимы и в рамках дарвиновской градуальной эволюции. Из других авторов «Эволюции организмов» на Шиндевольфа ссылались мимоходом только В. Зюндорф, К. Лоренц, Г. Бауэр и Н. В. Тимофеев-Ресовский.

Критика воззрений О. Г. Шиндевольфа, по-видимому, сначала казалась не слишком актуальной и американским архитекторам СТЭ. Несколько раз к идеям Шиндевольфа обращался Э. Майр, который ценил заслуги его и других немецких палеонтологов в познании закономерностей макроэволюции, в частности ортогенеза (Maup, 1942, p. 292). Однако Майр не согласился с идеей крупных мутаций как главных причин видообразования и макроэволюции, отметив, что такие мутанты могли оставлять потомство только у беспозвоночных животных с бесполом размножением. Как противоречащее данным палеонтологии воспринял Майр утверждение Шиндевольфа о том, что все типы животных возникли скачкообразно в более или менее законченной форме (Ibid, p. 296). В противовес Шиндевольфу Майр оценил археоптерикса как яркий пример переходной формы. Кратко перечислив трудности в сохранении следов быстрой эволюции организмов, протекавшей обычно в малых изолированных популяциях, Майр традиционно приписал разрывы в палеонтологической летописи неблагоприятным условиям тафономии. Он уверял: «Все процессы и феномены макроэволюции и происхождение крупных категорий можно проследить в обратном направлении, вплоть до внутривидовой изменчивости, несмотря на то что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны» (Ibid, p. 298).

Из остальных архитекторов СТЭ только Дж. Г. Симпсон, в книге которого «Темпы и формы эволюции» немало места посвящено критике других немецкоязычных палеонтологов и генетиков (например, об О. Абеле говорится 7 раз, о Р. Б. Гольдшмидте — 10 раз), дважды упомянул Шиндевольфа. Он отметил, что внимательное прочтение книги О. Г. Шиндевольфа 1936 г. убедило его в том, что она скорее опровергает, чем подтверждает выводы Р. Б. Гольдшмидта. В целом в 1944 г. Симпсон считал труд Шиндевольфа «важной и ценной теоретической работой», но полагал, что в «тех местах, где автор приближается к некоторым выводам Гольдшмидта, он сильно расходится с общепринятым мнением палеонтологов и даже с некоторыми работами самого Шиндевольфа» (Цит. по: Симпсон, 1948, с. 100). В другом месте Симпсон ссылкой на Шиндевольфа подкрепил свою позицию о том, что неполнота палеонтологической летописи отражает реальный ход макроэволюции и ее прерывистый характер (там же, с. 157).

В 1937 г. на заседании Палеонтологического общества в Гёттингене председательствовал К. Т. Бойрлен, а приветствие произнес его венский коллега О. Абель (Beurlen u. a., 1937). Как подчеркнул К. Эренберг во вступительном слове, все собравшиеся были убеждены в том, что: 1) только палеонтология располагает

непосредственными доказательствами эволюции; 2) изучение хода эволюции является главной и конечной целью палеонтологии; 3) движущие силы эволюции можно изучать только на базе палеонтологического материала. Оставалось неясно, однако, как при таких единых гносеологических установках в Германии возникло столько же «истинных» эволюционных теорий, сколько было профессоров, занимавшихся ископаемыми. Объясняя этот феномен разнообразия мнений, докладчик помимо чисто научных причин (разрывы в палеонтологической летописи, многообразие форм эволюции у разных групп и особенности личного опыта каждого крупного палеонтолога) назвал и особенности шедшей тогда во всем мире политической и идеологической борьбы за установление единой картины мира. Естественно, генетикам, как и биологам других специальностей, стремившимся к созданию теории, имеющей универсальное значение и базирующейся на экспериментальных данных, нечего было делать на подобных встречах. Тем не менее Эренберг вынужден был признать, что есть еще немало нерешенных проблем эволюции, в том числе и вопрос о соотношении онтогенеза и филогенеза, упомянув в связи с этим и О. Г. Шиндевольфа, и его взгляды на рекапитуляцию и протогенез.

По кратким изложениям содержания как этих, так и других выступлений (Э. Хеннига, Г. Шмидта и К. Хуммеля) видно, что все они защищали собственные концепции эволюции, различавшиеся между собой комбинациями неких общих элементов (циклизм, ортогенез, ламаркизм, сальтационизм и иногда неверно трактуемый селекционизм) (Beurlen u. a., 1937). Были, правда, и «существенные» отличия. Э. Хенниг ратовал за итерацию и уверял, что коршунообразный клюв у динозавров из семейства цератопсид (*Ceratopsidae*) и клюв современных коршунов следует объяснять схожей наследственностью. Г. Шеффен пытался показать, что механизмы эволюции можно свести к двум факторам — «жизненная сила» (*Lebenskraft*) и «жизненное пространство» (*Lebensraum*). Возможно, эти «теоретические находки» в духе идеологии национал-социализма побудили О. Абеля в заключительном слове с удовлетворением отметить, что постановка многих эволюционных проблем была намного острее, чем раньше.

На конференции не было ни одного генетика, что косвенно свидетельствует о том, что поднятая О. Г. Шиндевольфом проблема синтеза генетики, палеонтологии и эмбриологии не казалась ее организаторам и участникам актуальной. Тем не менее выход в том же году книги Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов», а затем ее перевод на немецкий язык (Dobzhansky, 1939), а также публикация годом раньше книги В. Циммермана «Наследование “приобретенных признаков” и отбор» (Zimmermann, 1938), а затем статей Н. В. Тимофеева-Ресовского о факторах микроэволюции (Timofeeff-Ressovsky, 1939a; b) повлияли на умонастроение многих немецкоязычных палеонтологов. Тот же К. Эренберг организовал в Вене зимой 1938—1939 г. серию докладов по эволюционной теории, в которой в числе докладчиков кроме самого инициатора был один из ведущих немецких генетиков, берлинец Ф. фон Веттштейн и венский зоолог В. фон Маринелли. Знаменательно, что палеонтологи проявили интерес к этим докладам, и все они были напечатаны в журнале «Палеобиология» (*Palaeobiologica*), основанном ламаркистом и автором закона филогенетической инерции О. Абелем. Во всех докладах отмечалось, что успехи генетики заставили по-новому взглянуть на проблемы изучения эволюции и ее данные должны учитываться в обобщающих сводках по эволюционной теории.

Знаменательно, что во вступительном слове к серии докладов и в своей лекции, состоявшейся 15 февраля 1939 г., К. Эренберг (Ehrenberg, 1939a; b) заявил, что основные проблемы эволюционной теории стали доступны каузальному анализу благодаря успехам генетики. Ископаемые для него оставались документами эволюции, с которыми палеонтологи работают так же, как историк со своими документами.

Анализ СТЭ и критика ее создателями ламаркизма и неокастрофизма в Германии показывает уязвимость упрощенных трактовок роли социокультурных факторов в предпочтениях тем или иным национальным сообществом определенных концепций.

Немецким сторонникам селекционизма, как правило, не удавалось политическими способами подавить своих конкурентов. Иногда в качестве примера политической расправы с оппонентами приводят случай с йенским профессором, ламаркистом Г. Бёкером, который, получив кафедру накануне прихода Гитлера к власти, зарекомендовал себя активным сторонником нацистской идеологии, вступил в НСДАП и СС и даже написал статью, в которой заверил, что учение о постоянстве расы всецело согласуется с ламаркизмом (Böker, 1934). В 1935–1937 гг. он издал в двух томах «Введение в сравнительную анатомию животных», в котором, опираясь на идеи И. В. фон Гёте, К. Гегенбаура и А. Н. Северцова, пытался продемонстрировать эффективность холизма в синтезе различных отраслей биологии, изучавших организм с позиций ламаркизма. Он рассматривал приспособление как неотъемлемое свойство организма, изменявшегося в адаптациогенезе как единое целое.

Именно холистские взгляды Г. Бёкера, а не его приверженность ламаркизму стали причиной его расхождения с официальными идеологами Третьего рейха, которые в способности организма к активному и целостному преобразованию в соответствии с внутренними целями увидели какую-то угрозу своим претензиям на монополию в постановке задач перед обществом и государством⁴. По мере того, как росло число сторонников Бёкера, среди которых наиболее известным стал А. Мейер-Абих с его идеями сведения всех жизненных процессов к фундаментальным принципам — постоянства массы живого вещества, активного саморазвития организма и т. д., холизм стал подвергаться критическим нападкам со стороны К. Астеля, Г. Брюхера и В. Зюндорфа (Zündorff, 1939; Brücher, 1941;), указывавших на антидарвинистский характер холизма и ламаркизма. «Научной» дискуссии положил конец гауляйтер Ф. Заукель, который сказал, что холизму не место в Тюрингии, и в 1938 г. Бёкер вынужден был покинуть университет.

Этот факт иногда пытаются представить как доказательство того, что победу селекционизма в нацистской Германии обеспечили методы тотального контроля над наукой. Так, У. Хоссфельд и Г. Левит уверяют: «Нацистская идеология, прекрасно уживавшаяся с дарвинизмом, не желала мириться с существованием

⁴ На ход разрешения теоретического спора в биологии между сторонниками идеалистического, холистского мировоззрения и приверженцами материализма и механицизма огромное влияние оказывала расстановка сил в национал-социалистическом руководстве, а точнее, расхождения между Р. Гёссом и Г. Гиммлером. Первый был сторонником холизма, а второй — более прагматического подхода научной политики, базировавшегося на классической генетике, дарвинизме и расовой гигиене (Harrington, 1999, p. 195–197).

альтернативных взглядов на эволюцию и природу живого» (Хоссфельд, Левит, 2003). Идеолого-политическую риторику в борьбе с оппонентами в не меньшей мере использовали как создатели синтеза в немецком языковом пространстве, так и их оппоненты — ламаркисты, сальтационисты и антиэволюционисты. Несмотря на их антидарвиновские филиппики сохранили и упрочили свои профессиональные позиции В. Тролль, К. Т. Бойрлен, О. Шиндевольф, А. Ремане и многие другие. Более того, многие из них демонстрировали усиление склонности к холизму и витализму, как например, знаменитый эмбриолог Г. Шпеман. Характерно, что палеонтолог К. Т. Бойрлен — один из самых убежденных противников Дарвина — с первых дней существования Имперского научно-исследовательского совета и до мая 1945 г. возглавлял в нем отдел наук о Земле.

Конечно, были случаи, когда, используя служебное положение, некоторые сторонники дарвинизма пытались расправиться со своими противниками. В этом отношении характерно поведение ректора университета в Галле, палеонтолога и геолога И. Вайгельта, последователя Э. Геккеля, ученика палеонтолога и эволюциониста И. Вальтера⁵ и убежденного национал-социалиста. Для Вайгельта эволюционное учение было «составной частью немецкого мировоззрения» (Цит. по: Eberle, 2002, S. 101). Организованную им в 1934 г. выставку флоры и фауны центральной Германии в эоцене, построенную на учении Дарвина, Вайгельт пропагандировал как пример «сражающейся науки» (*kämpferische Wissenschaft*). Случай с О. Куном, которого Вайгельт сначала пригласил в Галльский университет, а затем изгнал со скандалом из-за его антиэволюционных взглядов, свидетельствовал о том, что Вайгельт был суров с идейными противниками, находившимися в его подчинении. Рассматривая антидарвинизм как происки католических кругов, Вайгельт добился почти полного изгнания из университетов преподавателей-католиков, обвиняя их в скрытом еврейском происхождении, пацифизме, враждебности к национал-социалистическому мировоззрению и т. д.

Главой католиков-биологов в университете И. Вайгельт пытался объявить антиэволюциониста, ботаника В. Тролля, который еще в 1919 г. заявил о своем разрыве с католицизмом. На сей раз попытка расправы с инакомыслящим знаменитым ученым была тщетной. После обращения Тролля к куратору Галльского университета в РМВЕФБ его оставили в покое. До конца войны Тролля был директором Ботанического института и Ботанического сада в университете. После войны разногласия с Вайгельтом оказались полезными для Тролля, который позиционировал себя как преследуемого нацистами. После короткой проверки с целью денацификации его освободили, и он стал профессором и руководителем Ботанического сада в Майнце.

Еще меньше возможностей у И. Вайгельта было, чтобы контролировать избрание новых членов старейшей в Германии Академии естествоиспытателей Леопольдина (Kaasch, Kaasch, 2011/2012). Ее в годы нацизма возглавлял биохимик и евгеник Э. Абдергальден⁶, безоговорочно одобрявший законы о стерилизации, а вице-президентом был И. Вайгельт. Тем не менее среди вновь из-

⁵ И. Вальтер был иностранным почетным членом АН СССР с 1930 г. О его эволюционных взглядах, далеких от дарвинизма, см.: Колчинский, 2002, с. 242–245.

⁶ Э. Абдергальден был иностранным членом-корреспондентом АН СССР с 1925 г.

бренных при Абдергальдене и Вайгелте членах академии дарвинисты были явно в меньшинстве. К ним с натяжкой можно отнести ведущих деятелей расовой гигиены и расовой антропологии (Э. Рюдин, О. Фишер, О. Ф. фон Фершуер, Ф. фон Ленц, А. Плётц), которые в принципе были сторонниками селекционистской теории как средства улучшения человечества, но не были биологами-эволюционистами. Среди последних из сторонников СТЭ в академию был избран только Н. В. Тимофеев-Ресовский. А вот противников теории Дарвина было гораздо больше. Назовем лишь некоторых из них. Это ламаркисты зоологи Л. Плате и Ю. Хармс, анатом Г. Бёкер, палеонтолог К. Т. Бойрлен. С различных позиций критиковали дарвинизм и другие вновь избранные члены Леопольдины — анатом А. Беннингхоф, филогенетик А. Ремане, зоологи К. Фридрихс, Р. Вольтерек и Я. фон Юкскюль, ботаник В. Тролль, палеонтолог Г. Шмидт, биоценолог А. Тинеман, теоретик биологии и историк науки А. Мейер-Абих и др. Из академии был исключен только один ламаркист и ортогенетик Г. Пржибрам, но не за научные убеждения, а за еврейское происхождение. По той же причине были исключены из членов академии антрополог Ф. Боас, генетик Р. Б. Гольдшмидт, физиолог Ф. Ашер, Й. Эрлангер, Р. Гебер и др. Большая часть из них были далеки от эволюционных проблем.

11.9. «Гонимая» СТЭ

В историко-научной литературе сложилось устойчивое убеждение, что в первые десятилетия после войны Германия представляла собой выжженную пустыню для СТЭ, а на ее просторах под сенью католической идеологии пышным цветом расцвели креационизм и различные антидарвиновские концепции эволюции. На историков науки большое влияние оказали оценочные суждения Э. Майра, долгое время не желавшего признавать достижения протагонистов эволюционного синтеза в Германии (Maug, 1980a; c). Установить, насколько объективна эта оценка, — задача данного раздела.

После краха гитлеровской Германии сторонники недарвиновских концепций эволюции и креационисты с максимальной эффективностью использовали идеолого-политические обвинения в адрес селекционистов для искоренения СТЭ из немецкого языкового пространства. При их поддержке шла агрессивная газетная кампания против эволюционной биологии, родственной «нацистской идеологии»⁷.

⁷ Характерно, что по тому же пути пошли и авторы различного рода сочинений об «эволюции не по Дарвину», «эволюции без Дарвина», «в тени Дарвина» и т. д., расплодившихся в последнее время на постсоветском пространстве. Обвиняя советских сторонников СТЭ в близости коммунистической идеологии, они пытаются вместо нее реанимировать эволюционные концепции, ставшие достоянием истории. Подобный феномен — как раз рецидив прошлых десятилетий, когда идеологические обвинения подменяли содержательный анализ альтернативных концепций. Что же касается попыток конструировать из прошлых трудов некую замену теории естественного отбора, то они безрезультатно предпринимались десятки, если не сотни раз в последарвиновский период. И это не случайно. Развитие науки никогда и нигде не шло пятясь назад, а лишь путем выдвижения новых парадигм, созданных с учетом принципа соответствия, т. е. включения в них апробированных в прошлом положений. Вот почему новый синтез в биологии идет прежде всего на базе учения о естественном

Эту кампанию поддержали клерикальные круги, что нашло отражение в печально знаменитой энциклике папы Пия XII (1950), известного своими тесными связями с руководителями национал-социалистической Германии и фашистской Италии и заявившего о несовместимости дарвинизма с Ветхим заветом. Эту позицию католической церкви пересмотрел только Иоанн Павел II, официально заявивший о том, что эволюционное учение не противоречит догмам католицизма, а в дни дарвиновского юбилея 2009 г. высшие иерархи католической церкви уже признали недопустимым преподавание креационизма в школах ввиду его несовместимости с современной наукой.

В результате этой кампании и ряда обстоятельств (гибель на фронте В. Зюндорфа, арест и репатриация Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, смерть Ф. фон Веттштейна, длительное пребывание К. Лоренца в советском плену, эмиграция К. Пэтау в США) развитие СТЭ в Германии сильно замедлилось. Тимофеев-Ресовский после освобождения из лагеря стал видной фигурой биологического сообщества СССР. Его сотрудник В. Ф. Райниг был призван в вермахт в 1940 г. и в конце войны попал во французский плен, откуда освобожден в августе 1947 г. и уже не вернулся в науку. После освобождения из советского плена в 1948 г. К. Лоренц, уверовавший там в правильность марксизма, забыл об этом, вернувшись в Австрию, но теперь уже считал ослабление отбора и создание цивилизации необходимыми предпосылками для возникновения и развития человека, выработки социальных и этических норм его поведения. Он не настаивал на необходимости сохранения врожденных, видоспецифических основ этических оценок и указывал на их противоречие требованиям сегодняшнего общества. Для него отбор и борьба за существование больше не были главными способами рационального устройства общества.

По-разному складывались судьбы других протагонистов СТЭ в Германии. Вернувшись в университет Мюнстера, Б. Ренш прежде всего монографически оформил свою версию СТЭ в виде книги «Новые проблемы эволюционной теории» (Rensch, 1947), переизданной в 1954 г. Ее английский перевод вышел в год двойного дарвиновского юбилея в 1959 г. Благодаря дружбе с Э. Майром Ренш не был подвергнут остракизму со стороны англо-американских коллег, участвовал в ряде эволюционных симпозиумов, совершал многочисленные исследовательские экспедиции и поездки для докладов почти на все континенты, в том числе в США в 1951 и 1959 гг., в Индию в 1963, в Японию, Малайзию и Индию в 1963–1964, в Восточную Африку в 1968 г. и т. д. Сфера его научных интересов по-прежнему оставалась широкой, но в ней всё большее место занимали проблемы нейрофизиологии и физиологии сознания, психологии, «научной биофилософии» и искусства. В послевоенных трудах он уделял основное внимание двум аспектам: универсальному детерминизму, включая психику, когнитивную и социальную деятельность, а также панпсихическому индентизму. Эти интересы отразились в большинстве его послевоенных трудах — «Homo sapiens. От зверя к полубогу» (Rensch, 1959b), «Биофилософия» (Rensch, 1971), «Универсальная картина мира» (Rensch, 1977), «Проблемы общей детерминированности всех событий» (Rensch, 1988) и др. Ренш был почетным членом

отборе, точнее, его современного варианта (СТЭ) с включением в нее всех достижений молекулярной биологии, биологии развития, экологии, этологии и др. новейших отраслей знания (Воронцов, 1999; Татаринов, 2007; Эволюционный... 2013).

многочисленных научных обществ и считался одним из самых выдающихся мыслителей XX столетия далеко за пределами немецкого языкового пространства, но практически не участвовал в пропаганде и разработке идей СТЭ в ФРГ.

Без особых осложнений сложилась научная судьба другого главного протагониста СТЭ — В. Циммермана. Он работал в Тюбингене и в течение долгого времени не мог получить там должность ординарного профессора ботаники, а занять кафедру ботаники в Карлсруэ (1947) и Грайфсвальде (1948) отказался. Лишь непосредственно перед его уходом на пенсию в ноябре 1960 г. справедливость восторжествовала: Циммерман получил персональную ординатуру по ботанике. Будучи пенсионером, он продолжал преподавательскую деятельность, читал лекции по морфологии и филогении растений, руководил ботаническими экскурсиями, был членом многих научных обществ и организаций и награждался многократно за научные труды. В целом Циммерман эффективно работал после 1945 г., переиздал в переработанном виде главные труды по эволюционной теории: «Филогения растений» (Zimmermann, 1959) и «Наследование приобретенных признаков и отбор» (Zimmermann, 1969), а также дал более детальное изложение своей теории теломы (Zimmermann, 1965). Кроме того, он опубликовал несколько фундаментальных книг по вопросам истории и методологии эволюционной теории, в которых обсуждал соотношение исторического и актуалистического методов, анализировал проблему необходимых и достаточных факторов эволюции и т. д. (Zimmermann, 1948; 1954a; 1968). В послевоенных переизданиях трудов, особенно в книге по истории и философии науки, Циммерман избегал открытой конфронтации с противниками дарвинизма.

Отошел от эволюционно-биологической проблематики ботаник Г. Мелхерс, который в «Эволюции организмов» пытался описать эволюцию растений с точки зрения СТЭ. После смерти своего учителя Ф. фон Ветгштейна Мелхерс возглавил отдел, а затем и Институт биологии Общества Макса Планка в Тюбингене. Теперь он полагал, что еще не пришло время исследовать причины эволюции. После службы в вермахте, американского плена и денацификации Карл Мэгдефрау — третий ботаник в коллективной монографии «Эволюция организмов», — в конечном счете стал ординарным профессором в Институте ботаники в Мюнхене и в последующих работах основной упор делал на сальтационистском механизме эволюции растений.

По-разному вписались в послевоенный научный пейзаж разделенной Германии многие генетики. М. Гартман до 1944 г. заведовал отделом в Институте биологии КВГ, переведенном затем в Гехинген, небольшой город недалеко от Штутгарта. Он всё больше внимания уделял философским проблемам естествознания (Hartmann, 1948), хотя и подготовил второе издание «Общей биологии» (Hartmann, 1952), а также книгу «Сексуальность» (1956). Гартман по-прежнему скептически относился к возможности однозначного познания механизмов эволюции.

К концу войны Г. Бауэр заведовал отделом генетики в Институте биологии КВГ. И хотя он был членом СС, ему удалось сохранить свой пост, так как у него был один из самых высоких индексов цитирования среди биологов Третьего рейха и к тому же он никогда в печати не высказывался в поддержку нацистской идеологии и расовой гигиены (Junker, 2000, S. 332). В 1949 г. он стал руководителем отдела во вновь созданном Институте морской биологии Общества Макса Планка, который возглавил в 1961 г. После войны он не возвращался к эволюционно-генетической проблематике.

Не столь гладок был путь Ф. Шванитца, который, как и Бауэр, в юные годы вступил в нацистские организации СА и НСДАП, но в отличие от последнего в своих трудах активно пропагандировал расистские идеи. После войны ему пришлось покинуть пост руководителя отдела в Институте селекционных исследований КВГ и несколько лет проработать на частной селекционной станции в Нижней Баварии. С созданием Общества Макса Планка он вернулся в Институт селекционных исследований, а затем был доцентом прикладной ботаники в университете Гамбурга, но лишь в 1961 г. ему удалось стать профессором Института ботаники и микробиологии в небольшом городке Юлихе. К тому времени он бесповоротно забыл о своих прежних расовых предпочтениях и рассуждениях, но продолжал активно трудиться в области эволюционной теории, оставаясь одним из главных авторов в последующих изданиях «Эволюции организмов» под редакцией Г. Геберера. Кроме того, он опубликовал две фундаментальные монографии «Индукцированный мутагенез» (1966) и «Эволюция культурных растений» (1967), которые часто цитировались в Германии, но почти никогда — в англоязычной литературе.

В. Людвиг около трех лет провел на фронте, попал в плен, из которого был освобожден в декабре 1945 г. Вскоре он был избран экстраординарным профессором Зоологического института в университете Майнца, а в 1948 г. — ординарным профессором и директором Института зоологии в университете Гейдельберга. Сохранив в целом приверженность СТЭ, Людвиг в послевоенные годы порой высказывался о частичной правоте ламаркизма.

Ганс Штуббе после войны остался в пределах советской зоны оккупации и в 1946 г. был назначен директором Института генетики в Галле. Позднее он возглавил Институт культурных растений Академии наук ГДР в Гатерслебене. Ему удалось успешно противодействовать внедрению лысенкоизма в сельскохозяйственные науки ГДР и продолжить полноценные генетические исследования. Для этого, естественно, пришлось идти на компромиссы с властями, что дало повод для последующих обвинений его в конформизме (Käding, 1999).

Тяжелее всего пришлось тем, кто запятнал себя сотрудничеством с национал-социалистическими лидерами. По политическим мотивам были уволены директор Дома Геккеля в Йене В. Франц и ректор университета в Галле, президент Академии естествоиспытателей Леопольдина И. Вайгельт. Со многими сложностями в трудоустройстве столкнулись антропологи — участники коллективной монографии «Эволюция организмов». Все они были активными членами национал-социалистических организаций, и им пришлось пройти длительную денацификацию, что далеко не всегда означало возвращение прежнего статуса. Х. фон Крог — унтерштурмфюрер СС в годы оккупации Франции, был осужден за военные преступления и освобожден только в 1951 г. Пройдя денацификацию, он работал на временных должностях в Мюнхенском университете. После освобождения из американской тюрьмы в ноябре 1946 г. один из авторитетнейших и старейших немецких антропологов О. Рехе не вернул себе должность профессора антропологии и этнологии в Гамбургском университете и был уволен с государственной службы. В дальнейшем его деятельность протекала в рамках различных антропологических и естественнонаучных обществ. В. Гизелер был также уволен с поста ординарного профессора расовой биологии в Тюбингенском университете в 1945 г. и только в 1955 г. поулучил назначение на должность директора Института антропологии. Счастливее

сложилась судьба другого авторитетного антрополога Г. Вайнерга, который сохранил свою кафедру антропологии в Киле. Этому, видимо, способствовал его известный конфликт с руководителем расово-политического отдела НСДАП В. Гроссом, который запретил Вайнерту проповедовать научные взгляды о происхождении человека и его основных рас, противоречащие идеологии национал-социализма.

Выше уже говорилось о превратностях судьбы в послевоенной Германии Г. Геберера — инициатора и редактора коллективной монографии «Эволюция организмов». Несмотря на высокую профессиональную репутацию как антрополога и эволюционного морфолога, большую научную и общественную активность, Г. Геберер не сохранил позиции в официальной научной элите ФРГ. Он не имел ординарной профессуры, учеников, финансов. Многие ставили ему в вину его политическое прошлое, покровительство рейхсфюрера СС Г. Гимmlера, забывая о том, что практически все биологи Германии искренне или в силу обстоятельств не только приняли идеологию нацизма, но и активно ее пропагандировали. Вместе с тем 1950-е — 1960-е гг. для Геберера были наиболее плодотворными в научном отношении. Он внес существенный вклад в обсуждение важнейшей проблемы макроэволюции, связанной с пониманием механизма типогенеза, сформировал оригинальную концепцию аддитивного типогенеза, опубликовал еще два существенно расширенных и коренным образом переработанных издания «Эволюции организмов», сыгравших огромную роль в продвижении идей СТЭ в ФРГ.

Геберер активно участвовал в обсуждении новейших находок ископаемых гоминид и сформулировал важное понятие «области перехода от животного к человеку» (*Tier-Mensch-Übergangsfeldes*) (Heberer, 1958). Интенсивно работая над созданием филогенетического древа гоминид и участвуя в дискуссиях о возникновении *Homo sapiens sapiens*, Геберер в 1960 г. предложил гипотезу предбрахиаторов, которые стояли у истоков линии гоминид и еще не являлись специализированными понгидами, т. е. не были приспособлены к передвижению только по деревьям, как гиббоны. Позднее он пропагандировал радиационную гипотезу эволюции гоминид как противоположную представлениям о ступенях или фазах гоминизации. В 1968 г. были опубликованы две его книги «Начало человечества» и «Номо — прошлое и будущее», ставшие широко известными.

До сих пор считается, что второе переработанное и расширенное издание «Эволюции организмов» вышло в 1959 г., когда праздновалось столетие со дня рождения Ч. Дарвина (Reif, 2000; Reif et al., 2014). В этом был убежден и я, пока заведующая библиотекой нашего филиала С. В. Ретунская не принесла мне издание 1954 г., на котором написано, что оно второе и к тому же расширенное и переработанное. Таким образом, на самом деле существует не три, а четыре издания этой коллективной монографии. Причем книга 1954 г. отличается как от первого издания 1943 г., так и от издания 1959 г., официально считающегося вторым во всех каталогах. В чем же эти различия?

Прежде всего, эта книга выходила несколькими выпусками с единой пагинацией. В трех выпусках, имеющих в БАН, объемом в 712 страниц, охватывалась в целом проблематика, изложенная в первом издании на 520 страницах. Отсутствовало редакторское предисловие, объясняющее цель нового издания, причины замены авторов и исключения некоторых глав и помещения вместо них других. Тем более что изменения были весьма значительные. Из авторского коллектива выпали

Г. Бауэр, Н. В. Тимофеев-Ресовский, находившийся в заключении, В. Франц, скончавшийся в 1951 г., и погибший под Сталинградом В. Зюндорф, но появились Э. фон Эйкштедт, Г. Фридрих-Фреска, В. Леман, Г. Люерс, А. Ремане, написавшие новые главы на старые темы или на совершенно новые.

Из сборника были исключены две принципиально важные статьи: Б. Ренша (Rensch, 1943b) о доказательствах эволюции и В. Зюндорфа (Zündorf, 1943) об идеалистической морфологии и филогенетике. Скорее всего, Геберер хотел уйти от полемики с креационистами и сторонниками концепций эволюции, базировавшихся на типологическом мышлении и усиливших свое влияние в первые послевоенные годы. По тем же соображениям, возможно, произошли изменения в главе В. Циммермана (1954b) о методах филогении. По объему она увеличилась в два раза, но при обсуждении широкого круга исторических и методологических проблем автор, цитируя труды американских создателей СТЭ, ни слова не сказал о ней самой, зато много внимания уделил классическому дарвинизму, ламаркизму и т. д. Существенно увеличился список использованной литературы, в которую вошли главные труды создателей СТЭ, включая и Н. И. Вавилова, но нет работ Дж. Хаксли, И. И. Шмальгаузена, Н. В. Тимофеева-Ресовского. Статью скончавшегося в 1948 г. И. Вайгеля о значении палеонтологии для познания эволюции Геберер существенно переработал с учетом работ Б. Ренша и Дж. Г. Симпсона и увеличил в два раза. Даже философ Г. Динглер (Dingler, 1954) переработал статью, приблизив ее содержание к задачам монографии и добавив ссылки на эволюционистов М. Гартмана, В. Людвига, Б. Ренша, Дж. Г. Симпсона и др.

В это издание Б. Ренш (Rensch, 1954b) написал совершенно новую статью о соотношении онтогенеза и филогенеза, в которой подверг сомнению биогенетический закон и некоторые другие филогенетические закономерности, построенные на механистических трактовках эволюции. В отличие от В. Циммермана Ренш ссылается в основном на русских и английских авторов, занимавшихся этой же проблемой (Г. де Бир, Дж. Хаксли, А. Н. Северцов), а также на Дж. Г. Симпсона. Он подробно разобрал эволюционное значение основных форм эмбриологических преобразований, уделив особое внимание неотении и протогенезу. Профессор из Тюбингена Г. Фридрих-Фрекса (Friedrich-Frekxa, 1954) также подготовил новую главу о проблеме происхождения жизни и проблеме вида у вирусов, в которой использовал не только новейшие эксперименты по абиогенному получению аминокислот, но и представления о ДНК как носителе генетической информации. В работе также есть ссылки на популярную в то время гипотезу А. И. Опарина.

Вместо В. Франца (Franz, 1943) статью об эволюции животных Г. Геберер пригласил подготовить одного из влиятельнейших немецких зоологов XX в. А. Ремане (Цахос, Хоссфельд, 2012; Rieppel, 2013), взгляды которого будут подробнее рассмотрены ниже. Здесь же отметим только, что его вряд ли можно было отнести к числу сторонников СТЭ. Хотя в этой главе Ремане (Remane, 1954) признал градуалистический характер эволюции, он настаивал на неизменности типов и резко возражал против таких закономерностей эволюции, как ее необратимость, принцип усовершенствования, нарастающая специализация.

Некоторые изменения произошли в статьях, посвященных причинам эволюции. В целом позиция новых авторов главы о генетических основах эволюции животных Г. Люерса из Берлина и Г. Ульриха из Цюриха (Lüers, Ulrich, 1954) не слишком

отличалась от теоретических установок прежних авторов этой главы Г. Бауэра и Н. В. Тимофеева-Ресовского (Bauer, Timofeef-Ressovsky, 1943), но они не столь категорично говорили об единстве макро- и микроэволюции. Ф. Шванитц (Schwanitz, 1954) не педалировал тезис об особом значении макромутаций в эволюции растений и убрал все рассуждения о деградирующей роли цивилизации, а В. Людвиг был более осторожен в трактовке отбора как главной причины эволюции. Наконец, В. Герре из Киля не признал СТЭ достаточной для объяснения эволюции domesticiрованных животных, якобы из-за присущего ей редуccionизма. По его мнению, в ее рамках остаются необъяснимыми направленность и параллелизмы в эволюции.

Серьезной структурной переработке подверглась статья К. Лоренца (Lorenz, 1954) о психологии и эволюции. Она увеличилась почти в два раза. При этом из нее исчез ряд разделов, а также суждения о деградирующем воздействии цивилизации на домашних животных и человека (Lorenz, 1943). Существенно увеличился список литературы, главным образом за счет более активного использования работ английских эволюционных этологов. При оценке будущего человечества Лоренцу теперь стали ближе гуманистические воззрения Дж. Хаксли. По какой-то причине глава о духовных основах становления человека Г. Вайнерта в новое издание не вошла. Ее должна была заменить работа антрополога и расолога Э. фон Эйкштедта «Филогения духа: палеопсихология». А. Х. фон Крог должен был рассмотреть место человека в отряде приматов, а не в классе млекопитающих, как делал это в предыдущем издании.

К сожалению, мне не удалось найти последующие выпуски этого издания и даже узнать, были ли они. Их следов я не нашел ни в одном из электронных каталогов, доступных мне. Вполне возможно, что по какой-то причине издание прекратилось в 1954 г. А в 1959 г. предыдущие выпуски вошли в состав первого тома нового издания, к запланированным разделам которого добавилась лишь глава самого Г. Геберера о предистории человечества. Поэтому Геберер и считал издания 1954 и 1959 гг. стереотипными. Тем не менее в библиотеках лежат три выпуска второго издания 1954 г., которое по составу авторов и по тем главам, которые мне удалось сравнить, почти идентично изданию 1959 г. И значит, оно создавалось в первой половине 1950-х гг. и несет на себе отпечаток того времени. Если сравнивать его с изданием 1943 г., то очевиден не только полный отказ от идеологии Третьего рейха, но и попытка выйти из самоизоляции во внутригерманской дискуссии по поводу авторитета архитекторов и сторонников СТЭ. Существенно возросло число ссылок на Э. Андерсена, Дж. Хаксли, Дж. Г. Симпсона, которые вместе с Ф. Г. Добржанским стали наиболее активно цитируемыми авторами. К тому времени из жизни ушли Г. Динглер, В. Людвиг и Л. Рюгер, и их главы слово в слово совпадают с изданием 1954 г. В двух томах было 1325 страниц, что на 561 страницу больше, чем в первом издании.

В очень кратком предисловии Геберер на этот раз пояснил причины исключения статей Б. Ренша и В. Зюндорфа (Heberger, 1959a). Это было сделано якобы из-за потери актуальности рассматриваемых в них проблем, что спорно с учетом продолжавшихся тогда в Германии дискуссий и особенно популярности креационизма и идеалистической морфологии среди ботаников и палеонтологов (Reif, 1999; 2000).

Хотя глава самого Геберера «Теория аддитивного типогенеза» была помещена в конце раздела «Каузальность эволюции» (Heberger, 1959b, S. 856–916), в ней фактически была выражена квинтэссенция замысла редактора книги и его позиции

по вопросу об отношении микро- и макроэволюции. В примечаниях он отметил: «В ходе современного развития эволюционной теории, которую сегодня лучше всего характеризовать в смысле Симпсона <...> как синтетическую теорию эволюции, так называемая проблема “микро- и макроэволюции” оказалась центральным пунктом теоретических дискуссий» (Heberer, 1959b, S. 875). Он указал на противоречие в трактовке этой проблемы популяционными генетиками, которые исследуют процессы и механизмы эволюции во время возникновения низших таксонов (расы, виды, роды) и считают типогенез результатом внутривидовых событий, и палеонтологами, накопившими огромный материал о появлении крупных таксонов (отряд, класс, тип) внезапно и в четко очерченной форме.

Если в первом издании Геберер гипотезу О. Г. Шиндевольфа, а тем более сальтационистские соображения Р. Гольдшмидта затрагивал вскользь, то теперь их критический анализ занял центральное место. Суть аддитивного типогенеза, по Гебереру, заключается в том, что каждый тип тесно связан с предшествующим, отличаясь от него лишь добавлением одного или нескольких ключевых признаков. Типогенез, по мнению Геберера, можно представить «как непрерывную цепь суммации адаптивных конструктивных новшеств» (Heberer, 1959b, S. 866). Ссылаясь на работы А. Г. Мюллера, Ф. Купера, Дж. Г. Симпсона, Н. Д. Ньюэлла и др. авторов, Геберер демонстрировал отсутствие жесткой связи между крупными геологическими событиями и массовыми вымираниями. Реальная же картина смены фаз расцвета, прогресса, регресса и вымирания таксонов, прослеженная им на уровне таких крупных таксонов, как трилобиты, аммониты, брахиоподы, амфибии, рептилии, оказалась далекой от построений палеонтологов-сальтационистов. Еще хуже укладывается в их построения филогенез мелких таксономических единиц.

Новые находки, согласно Г. Гебереру, также не подтверждали постулата об особых механизмах эволюции, будь то макромутации Р. Б. Гольдшмидта или преадаптации Л. Кено. Будучи уверенным, что неполнота палеонтологической летописи обусловлена отсутствием ископаемых остатков, Геберер этот традиционный вывод дарвинизма подкрепил расчетами возможного количества индивидов в той или иной группе, существовавшей в прошлом, и показал, что из десятков триллионов индивидов до нас доходили в лучшем случае лишь единичные экземпляры. Большая скорость преобразований и мелкие размеры популяций в быстро эволюционирующих группах сводят к минимуму вероятность нахождения промежуточных форм. По его мнению, мозаичный характер эволюции делает вообще бессмысленным поиски переходных форм. Ведь группа может быть продвинута по одним признакам и отставать от близкородственных организмов по другим. Нельзя говорить и о каком-то комплексе признаков, так как у каждой группы можно найти смесь примитивных и прогрессивных черт. В качестве примеров он приводил наличие некоторых признаков рыб и рептилий у ихтиостег, рептилий и амфибий у сеймурий, рептилий и птиц у археоптерикса. Для него археоптерикс — специализированная, а не ранняя группа рептилий. Против типогенеза говорят и непрерывные филогенетические линии лошадей. Все эти примеры, по мнению Геберера, свидетельствуют о непрерывности развития многих филологических групп и отсутствия всякого рода сальтаций.

Для объяснения периодов быстрой адаптивной эволюции, по мнению Г. Геберера, вполне может быть использована гипотеза С. Райта об адаптивном ландшафте

и неустойчивом положении групп в период перехода с одного адаптивного пика на другой. Здесь Геберер по существу повторил аргументацию Дж. Г. Симпсона. Даже если мутации затрагивают ранние стадии онтогенеза, то в результате их возникают отдельные признаки крупных таксонов, но не сами роды, семейства и отряды. Неизвестны мутации, вызывающие целостное преобразование всего организма. В связи с этим он привел разнообразные примеры возникновения сложных структур путем аддитивного типогенеза у животных и указал на возможность различного сочетания у них признаков, характеризующих высшие таксоны (редукция крыльев у дрозофилы и бабочек, появление дополнительных пар крыльев и т. д.). Но и здесь, подчеркивал Геберер, возникают лишь мутации отдельных признаков с сильным фенотипическим эффектом. При этом он ссылаясь на данные о макромутациях, полученные Б. Л. Астауровым, Р. Б. Гольдшмидтом, Е. Левисом, И. Гершковичем.

Г. Геберер не раз подчеркивал, что все мутации дают широкий спектр эффектов от незначительной дисгармонии до леталей. Поэтому с генетической точки зрения «невозможно провести границу между микро- и макроэволюцией» (Heberer, 1959b, S. 899). Он отмечал и известные уже факты о том, что незначительные отклонения в действии гормонов могут вызвать грандиозные изменения в силу аллометрического роста. Таким образом, самые крупные изменения вполне можно объяснить без постулирования каких-то особых мутаций. Геберер показывал также, что многие фундаментальные признаки, в том числе характеризующие типы, классы (например, хорда, легочное дыхание и т. д.) вначале возникали как обычное приспособление и лишь впоследствии в силу адаптивной радиации стали характерными для таксонов более высокого ранга. Вероятность же внезапного появления перспективной мутации по грубым расчетам Геберера равна $1/10^{274}$, и для ее реализации недостаточно было бы времени существования не только Земли, но и всей Вселенной. Неизвестны ему были и случаи одновременного мутирования нескольких генов с общим положительным эффектом. Даже если подобный механизм существовал бы, то по-прежнему остается непонятным механизм синхронного появления таких мутаций у представителей разных полов и обязательность их встречи для размножения. С точки зрения Геберера, в случае возникновения мутации типа «перспективного монстра» это был бы «безнадежный инвалид, и к тому же уникальный» (Ibid, S. 906) и поэтому обреченный на безбрачие.

В то же время он не был склонен упрощать проблему и объяснять макрофилогенез лишь факторами микроэволюции. Признавая типогенез сложным процессом, Г. Геберер подчеркивал большое значение таких факторов в образовании новых типов, как глобальные изменения во внешней среде и преадаптацию. Резюмируя свои выводы, Геберер подчеркивал: «Поэтому фактически только кажется, будто экспериментальная филогенетика, анализирующая ныне действующие механизмы эволюции, вообще раскрыла основы каузальности эволюции. Соответственно, нужна теория аддитивного типогенеза, которая, относясь серьезно к самой проблеме типогенеза и ее решению, претендовала бы на высокую степень истинности. Поэтому нужно признать необходимым полностью отказаться от выражений “микро- и макроэволюция” и “микро- и макрофилогения” и в будущем говорить о филогении и об эволюционных механизмах» (Heberer, 1959b, S. 909–910).

Главы прежних авторов раздела «Филогения человека» (Хр. фон Крога, В. Гизелера и О. Рехе) были не только очищены от прежних идеологических высказываний

в духе расизма и расового учения, но и существенно переработаны с учетом новейших палеоантропологических открытий, последних работ Г. Геберера в этой области. Сильно изменился иллюстративный материал, таблицы, схемы. В два раза увеличился объем главы Гизелера об ископаемых остатках человека, а также главы «Генетика расообразования у человека», где к Рехе добавился соавтор из Киля В. Леман. Авторы подчеркнули, что необходимо признать: антропогенез подчиняется общим факторам (мутации, отбор, изоляция, колебание численности популяции и гибридизация) и специфическим факторам эволюции гоминид и рас человека (Reche, Lehmann, 1959, S. 1144–1145).

Для этого издания Г. Геберер подготовил главу об основных этапах антропогенеза и существования «области перехода от животного к человеку» (Tier-Mensch-Übergangsfeldes) (Heberer, 1959d). В ней были приведены данные о провизорных системах плейстоценовых гоминид и сформулирована гипотеза о предбрахиаторах, которые стояли у истоков линии гоминид и еще не были специализированными понгидами. По мнению Геберера, из этой предковой группы вышли современные человекообразные обезьяны, а также гоминиды, приспособленные к жизни на земле. Он выступил против доминирующей гипотезы о главных этапах линейного становления человека, доказывая, что на каждом этапе шла дивергенция эволюционирующих гоминид.

По внесенным в ряд статей изменениям можно судить, что Г. Геберер и большинство авторов коллективной монографии прямо заявляли о принятии принципов СТЭ. С другой стороны, Геберер должен был считаться с сильным влиянием сторонников неоламаркизма, сальтационизма и идеалистической морфологии в ФРГ, стараясь нейтрализовать их аргументы. По оценке В.-Е. Райфа, в первые послевоенные десятилетия общепризнанными лидерами немецкого биологического сообщества были противники СТЭ: у зоологов — А. Ремане, у палеонтологов — О. Шиндевольф, а у ботаников даже креационист В. Троль (Reif, 2000, S. 364). Это обусловило маргинальное положение современного немецкого эволюционизма в мировой науке, которое еще усугублялось активным продвижением лысенкоизма в ГДР.

Были потери по политическим причинам и среди сторонников недарвиновских концепций эволюции. Как активный пособник национал-социалистов, К. Т. Бойрлен лишился всех академических постов и в течение нескольких лет вынужден был физическим трудом зарабатывать на жизнь, до тех пор пока в 1950 г. Бразильская геологическая служба не пригласила его для проведения стратиграфических и палеонтологических исследований в Панамском бассейне (Rieppel, 2012). Около 10 лет он проработал палеонтологом в одном из бразильских университетов и только в 1969 г. после выхода на пенсию поселился в Тюбингене. До отъезда в Бразилию Бойрлен еще оставался сторонником автогенетического неокатастрофизма (Beurlen, 1949). Вскоре он пересмотрел свои взгляды и прежнюю приверженность финализму и циклизму стал объяснять конформизмом и привычкой «плыть по течению» в соответствии с принятой в палеонтологии модой (Beurlen, 1957). В то же время К. Берингер, ранее высоко ценивший неокатастрофическую концепцию Бойрлена, в небольшой книжке о филогенетике как исторической науке (Beringer, 1941) явно перешел на позиции психоламаркизма и уверял теперь, что первичным по отношению к организму и его функциям является некий имманентный фактор — психе (Beringer, 1953).

В первые годы после краха Третьего рейха многие авторитетные биологи и палеонтологи — сторонники идеалистической морфологии — перешли на позицию фиксизма. Возможно, это объяснялось тем, что ФРГ в первые десятилетия контролировалась христианскими партиями. Например, известный ботаник В. Троль, профессор ботаники университета в Майнце и научный руководитель вновь воссозданного там Ботанического сада, после войны вернулся в лоно католической церкви, которую покинул в 1925 г. По его мнению, трактовка типа в идеалистической морфологии в наибольшей степени соответствует духу немецкого народа и традициям сравнительной морфологии, основанным И. В. фон Гёте (Nickel, 1996). Особое внимание Троль уделял идеям Гёте о метаморфозе растений, сводя происхождение соцветия к листу. В послевоенной Германии Троль наиболее ярко воплотил близость идеалистической морфологии и креационизма.

Во второй половине 1940-х — 1960-х гг. в Германии продолжали работать креационисты: ботаник Э. Бергдольт, философы биологии А. Майер-Абих и Г. Конрад-Мартиус, палеонтологи Э. Даккё и О. Кун, энтомолог И. Иллис, орнитологи О. Кляйншмидт (в ГДР) и А. фон Иорданс, патологоанатом М. Вестенхёфер и др. (Haffer, 1999, S. 125). Все они были авторитетными специалистами в своих областях и оказывали значительное влияние на общее отношение к СТЭ в Германии.

По разным причинам существенно поредели ряды ламаркодарвинистов, включая сторонников стародарвинизма, а откровенных ламаркистов практически не осталось. Э. Штреземан, столь много сделавший для формирования политипической концепции биологического вида, по-прежнему считал себя приверженцем классического дарвинизма и уклонялся от дискуссий вокруг СТЭ. По его мнению, имевшиеся данные позволяли судить только об эволюции на уровне видов и родов, а проблемы макроэволюции, как и раньше, не подлежат научному анализу (Stresemann, 1951).

В немецкоговорящем мире концепция ортогенеза была особенно сильна и устойчива. В 1956 г. в Гамбурге Э. Майр делал доклад об основных принципах СТЭ на ежегодном Филогенетическом симпозиуме, основанном К. Коссвигом, В. Герре и А. Ремане. К его удивлению, все присутствующие за исключением генетика Г. де Латтин выступили против синтеза. Приверженность ортогенезу была частью этой широкой оппозиции СТЭ в немецком языковом пространстве, где доминировала концепция О. Г. Шиндевольфа, имевшего множество учеников и последователей. Его работы были известны во всем мире и широко цитировались как сторонниками СТЭ, так и ее оппонентами.

В конце 1940-х гг. немецкие геологи образовали собственное общество, а возрожденное Немецкое палеонтологическое общество возглавил О. Г. Шиндевольф, который тогда считался одним из главных авторитетов в области эволюционной теории. За период Второй мировой войны и послевоенной разрухи он опубликовал ряд книг и несколько десятков статей, в которых совершенствовал свою версию автогенетического циклического неокатастрофизма, получившую поддержку в Германии и резкую критику со стороны приверженцев классического дарвинизма и СТЭ в Англии, СССР и США. Правда, многие критиковали Шиндевольфа, не читая его книги, так как все прижизненные издания выходили только на немецком языке. Его главная книга «Основные вопросы палеонтологии. Геологическое время, органическая эволюция и биологическая систематика» создавалась в последние годы

войны, подчас в бомбоубежищах Берлина, но из-за послевоенной разрухи впервые появилась на немецком языке в 1950 г., а затем лишь 30 лет спустя, принесла автору славу основного оппонента СТЭ (Schindewolf, 1950a; 1980). Хотя Шиндевольф вставил в книгу некоторые ссылки на англоязычных авторов, например Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Хаксли, но в целом, как правило, он ограничивался формальными ссылками на труды зарубежных архитекторов СТЭ, вышедшие во время войны (Amrein, 2010; Колчинский, 2012г). Второе дыхание книга обрела в начале 1990-х гг. благодаря английскому переводу с предисловием С. Гоулда и В.-Е. Райфа (Schindewolf, 1993). В ней были сконцентрированы все теоретические построения и фактические доказательства в пользу автогенетического неокатастрофизма, наиболее полно было изложено учение о типострофизме и детально проанализированы переломные моменты в истории органического мира.

За два года до публикации этой книги О. Г. Шиндевольф (Schindewolf, 1948) уверял, что палеонтология представляет сейчас целый комплекс дисциплин, где наряду с «биостратиграфией или, лучше сказать, биохронологией» существуют палеоэкология, доисторическая биогеография и биоклиматология, палеогистология, палеопатология, палеоневрология, палеофизиология и палефотобиология (Schindewolf, 1948, S. 100). Объединение их с вариационной статистикой, генетикой, биологией развития и эволюционной теорией составляло суть его синтеза, предпринятого с целью проникновения в причины и закономерности эволюции.

Синтез всех этих наук О. Г. Шиндевольф и пытался осуществить в книге «Главные проблемы эволюции» (Schindewolf, 1950a). Отвергая исключительное право генетиков и экспериментальных эмбриологов судить о каузальных основах эволюции, Шиндевольф по-прежнему считал, что только палеонтология способна сыграть главную роль «в описании истории, индивидуального развития и трансформации конкретного филума, а также перейти к общим законам филогенеза» (Цит. по: Schindewolf, 1993, p. 4). Попытки методами экспериментальной генетики изучать причины филогенеза казались ему «абсурдными, так как прошедшие события всегда были уникальными <...>, генетика неспособна судить об истории форм» (Ibid, p. 5).

Характерной чертой эволюционного синтеза О. Г. Шиндевольфа стал исторический подход к самим факторам и законам эволюции. Обосновывая статус палеонтологии как исторической науки, Шиндевольф подчеркивал, что она изучает не вечные законы природы, действующие всегда и везде, а факторы и законы органической эволюции, проявляющие свое действие только в определенные периоды геологического времени. Позднее он сравнивал органическую эволюцию с движением экипажа, у которого постоянное вращение колеса обеспечивает поступательное движение вперед (Schindewolf, 1964). Поэтому «так называемые законы эволюции» (протогенез, анастрофы, ортогенез, закон специализации, закон необратимости, естественный отбор, аллометрический рост и т. д.) периодически сменяют друг друга в ходе эволюции, кружась в таком же монотонном движении, как спицы колеса. И эта периодическая смена законов обуславливает отсутствие жесткой детерминации эволюции и служит основой для действия ее общих и неизменных законов — необратимости, неравномерности темпов и прогрессивного развития.

О. Г. Шиндевольф решительно возражал против утверждения о неполноте палеонтологической летописи, так как новейшие находки отнюдь не уменьшили, а лишь

увеличили количество наблюдаемых разрывов. Растительные и животные царства, по его мнению, развивались не прямолинейно, не одновременно и по многочисленным, параллельным линиям. Определенные циклы эволюции можно выделить в истории всего органического мира и в каждом из филогенетических стволов. Как и прежде, черпая палеонтологические аргументы из хорошо изученных филогений головоногих моллюсков (*Nautilodea* и *Ammonoidea*) и кораллов (*Anthozoa*), он приводил и данные по плацентарным млекопитающим. В то же время Шиндевольф посвятил специальный раздел дилемме эволюции–творения, в котором его высказывания в пользу эволюции были адресованы прежде всего немецкому читателю.

О. Г. Шиндевольф подробно рассмотрел вопрос о причинах периодически разражающихся крупных изменений флоры и фауны и отдельных филумов и пришел к первоначальному выводу, что ведущая роль в эволюции принадлежит внутренним факторам, заложенным в конституции самих организмов. «Естественноисторическое развитие представляется нам не как случайный, стимулируемый и направляемый условиями среды эктогенез, а как автогенез» (Schindewolf, 1950a, S. 429). Именно этим он объяснял три фазы в филогенезе крупных таксонов (типогенез, типостаза и типоплиз).

Каждый эволюционный цикл, по мнению О. Г. Шиндевольфа, начинался типогенезом, во время которого происходит скачкообразное появление новых форм разного таксономического ранга, названных автором «типами». Типовые признаки, как правило, являются неадаптивными. Типогенетические фазы слишком коротки, чтобы медленно действующий отбор мог оказывать какое-то влияние на ход процессов. Здесь действует закон протогенеза и макромутаций. За типогенезом следует типостаза, во время которого происходит преобразование и дифференциация в рамках устоявшегося типа организации. На этой фазе действовали уже внутренние факторы, определяющие формирование приспособительных признаков. Фаза типостаза значительно длиннее типогенеза и характеризуется скоростями эволюции на несколько порядков ниже. На этой фазе борьба за существование и естественный отбор элиминируют неприспособленные типы организации, а оставшиеся начинают медленно и постепенно преобразовываться, приспособляясь к условиям внешней среды (Ibid, S. 327). Ортогенез, подавляя действие естественного отбора, нередко приводит к сверхспециализации, с которой начинается следующая фаза цикла — типоплиз. На этой фазе наблюдаются различные отклонения в онтогенезе, непропорциональное развитие отдельных органов, гигантский рост, многочисленные признаки дегенерации, ослабление воспроизводительных способностей и т. д. Постулируя для этой фазы «телеологический ортогенез», автор приходит к выводу о неизбежности вымирания таксонов, загнанных в эволюционный тупик неизбежно прогрессирующей специализацией. Это конец цикла. Естественный отбор быстро элиминирует сверхспециализированные или дегенерированные формы.

О. Г. Шиндевольф стремился подтвердить предложенный им синтез знаний об ископаемых данными генетики, эмбриологии и физиологии развития, ссылаясь на работы Р. Б. Гольдшмидта о «многообещающих монстрах», на разграничение Б. Реншем и Дж. Хаксли прогрессивной (анагенез) и расщепляющейся (кладогенез) эволюции или А. Н. Северцовым — ароморфозов и идиоадаптаций. В то же время он вынужден был признать, что постулируемые им механизмы типогенеза и типостаза недоступны проверке.

Разочаровавшись в автогенетических объяснениях эволюции живого, О. Г. Шиндевольф процессы коренных преобразований органического мира попытался объяснить ускорением темпов мутации в результате мощных взрывов космической или солнечной радиации (Schindewolf, 1954; 1963). Преимущество этой гипотезы над другими предположениями об ударных внешних факторах он видел в том, что космические факторы воздействовали одновременно на органическое население всего земного шара, вызывая вымирание представителей многих таксономических групп и в то же время появление новых более прогрессивных форм, возникающих в результате удачных макромутаций. Шиндевольф рассматривал не только прямое действие космических излучений, но также и усиленное образование под их влиянием радиоактивных изотопов, которые, проникая в организм, вызывают макромутационные изменения генетических свойств. При этом Шиндевольф вполне сознавал, что и эта гипотеза не снимала всех трудностей в изучении процессов макроэволюции и представляла собой лишь одно из возможных объяснений ее механизмов. Признавая всю сложность проблемы и слабую обоснованность предлагаемой им гипотезы, Шиндевольф после многолетних поисков причин макроэволюции считал всё же возможным остановиться именно на ней, будучи в конце жизни уверен в необходимости поиска эктогенетических факторов, запускавших в прошлом разработанный им в течение десятилетий механизм макроэволюции.

В отличие от О. Г. Шиндевольфа известность А. Ремане не вышла за границы Германии, в чем, по мнению ряда историков науки, отчасти виновен Э. Майр, характеризовавший Ремане наряду с В. Троллем и О. Шиндевольфом как типичного приверженца идеалистической морфологии, неспособного постичь популяционный стиль мышления (Maug, 1999, S. 24). Другой архитектор СТЭ, Б. Ренш, высоко оценивая эволюционные работы Ремане, также отмечал, что ему не удалось понять, что сложные органы могли появляться в результате суммирования и комбинирования мелких мутаций под действием естественного отбора, воздействующего на все стадии онтогенеза (Rensch, 1980, S. 288). Вместе с тем он полагал, что Ремане правильно оценивал роль генетики в познании механизмов эволюции, хотя и был пессимистично настроен насчет ее возможностей для познания макроэволюции. В любом случае наряду с Шиндевольфом Ремане был ключевой фигурой в немецкоязычном сообществе зоологов, интересовавшихся проблемами эволюции.

Хотя А. Ремане также являлся членом НСДАП и СА и был на несколько лет отстранен от преподавательской должности за сотрудничество с нацистами, в 1948 г. ему удалось вернуться профессором на кафедру зоологии, а в 1963 г. стать председателем Немецкого зоологического общества. В течение нескольких десятилетий для немецких университетов классическими были два его учебника зоологии, переведенные на несколько языков. Большое воздействие на умы немецких биологов оказала и его главная теоретическая книга «Основы естественной системы сравнительной анатомии и филогенетики» (Remane, 1952), переизданная в 1956 г. Как показали Ф. Цахос и У. Хоссфельд (Zachos, Hofffeld, 2001; Цахос, Хоссфельд, 2012), Ремане в теоретических работах пытался дать широкий синтез знаний ряда биологических дисциплин, прежде всего систематики, сравнительной анатомии и морфологии, палеонтологии, а также генетики, гидробиологии, экологии, этологии, биогеографии.

Но за пределами немецкоязычных стран А. Ремане был больше известен открытием интерстициальной фауны (мейофауна в пустотах песка), исследованиями

биологии слабосоленых вод, теорией происхождения целома внутри билатерии и оригинальной классификацией гомологии. Весьма неоднозначно было его отношение к СТЭ. В своих эволюционных трудах он должен был учитывать популярность идеалистической морфологии и быть осторожным в своих высказываниях по поводу макроэволюции. В то же время у него по существу не было возражений против теории микроэволюции, и он не был сторонником дефризовского сальтационизма. Однако Ремане не принял постулат СТЭ о единстве микро- и макроэволюции и искал альтернативные объяснения для закономерностей филогенеза, в том числе и вводя разного рода гипотезы о давлении мутагенеза и т. д.

В 1954 г. Э. Майр посетил Германию и отметил в своих путевых заметках: «Германия — теперь клерикальное государство — антиэволюционное движение особенно сильно... Как Маккарти считает синонимами “либерализм” и “коммунизм”, так и здесь теперь эволюция связывается с типологическим селекционизмом, а биология — с нацистским режимом» (Цит. по: Юнкер, 2013, с. 13). Если верить этому окрашенному горечью замечанию, то противники дарвинизма больше преуспели в искоренении ненавистного им учения в демократическом государстве, чем сторонники теории естественного отбора со своими оппонентами при национал-социалистическом режиме. На самом же деле оценка Майра представляется мне достаточно субъективной.

Несколько иначе ситуация выглядит в воспоминаниях Б. Ренша, считавшего, что уже до 1945 г. в немецкой литературе превалировала неodarвинистская трактовка микроэволюции и видообразования, хотя и сохранялся некоторый скепсис, особенно в вопросах происхождения крупных таксонов (Rensch, 1980, p. 285). В качестве примера он приводил учебники и обобщающие работы, многократно переиздававшиеся: «Общее учение о наследственности» В. Геккера (1921); «Введение в экспериментальное учение о наследственности» Э. Баура (1922), «Введение в учение о наследственности» Р. Б. Гольдшмидта (1923), «Всеобщую биологию» М. Гартмана (1927), «Краткий очерк зоологии» В. Штемпелла (1935), «Общую зоологию» П. Бухнера (1938), «Очерк учения о наследственности» А. Куна (1939), «Учебник ботаники для высшей школы» Г. Р. Фиттинга, Р. Гардера, В. Шумахера, Ф. Фирбаса (1947). Многие авторы поддерживали взгляды Н. В. Тимофеева-Ресовского, В. Циммермана, В. Людвиг и др., изложенные в книге «Эволюция организмов». И после войны они находили немало сторонников, стремившихся вырваться из состояния изоляции немецкой биологии и ориентировавшихся на исследования в англо-американском языковом пространстве.

Критике подвергались и мэтры западногерманских эволюционистов. Например, авторитетный палеонтолог из Фрейберга А. Г. Мюллер проверил графики циклического филогенеза, стратиграфически обработав громадный материал по трилобитам, наутилиям, аммонитам, брахиоподам и рептилиям (Müller, 1955). В итоге он показал, что графически наблюдается только приблизительное сходство с представлениями О. Г. Шиндевольфа. Оказалось, что каждая группа имеет не одну, а множество фаз расцвета, так же как и не раз наступают фазы упадка. По мнению Мюллера, только при большом воображении и схематизации можно представить их как чередование циклов Шиндевольфа. Филогенез более мелких систематических групп еще меньше похож на предлагаемую последним схему. Не усматривал Мюллер и никакой внутренней обусловленности перехода от цикла к циклу. Наступят

ли циклы расцвета, регресса, прогресса или стазиса, зависит не от внутренней детерминации филогенетических событий, а от общего взаимодействия факторов эволюции, действующих в определенной среде. Два года спустя Мюллер (Müller, 1957) опубликовал учебник по палеонтологии, который способствовал снижению популярности неокатастрофизма среди западногерманских студентов.

Конечно, положение сторонников СТЭ в Германии было несколько сложнее, чем в Англии и США. Но оно было намного лучше, чем в СССР. Внутринаучная конкуренция периодически порождала взаимные обвинения в сотрудничестве с нацистами, и иногда этим пользовались для устранения конкурентов и ускорения собственной карьеры. Но в то же время каждый понимал, что это обоюдоострое оружие. Как в годы Третьего рейха, так и в первое послевоенное десятилетие всем было понятно, что нет оснований отождествлять ту или иную эволюционную концепцию с некой арийской биологией, которую пропагандировал Э. Леман. Фактически все сторонники СТЭ, как и их идейные противники — ламаркисты, неокатастрофисты, ортогенетики и холисты — в равной мере старались приспособиться к реалиям Третьего рейха и использовали идеологию нацизма, а иногда и политическую риторику в борьбе со своими профессиональными конкурентами. Но в научных трудах теория эволюции оставалась практически свободной от идеолого-политических фальсификаций. Большинство ученых приспосабливались к социальной среде в той мере, в которой это было необходимо. Даже ученые, в чьих симпатиях к расовой гигиене не приходится сомневаться, были непреклонны в научных рекомендациях, относившихся к их компетенции. Так, Э. Баур критиковал опыты по выведению чистой нордической расы, а Б. Ренш с иронией писал о процветании прачервя.

Та же ситуация сохранялась в ФРГ. Никто не запрещал печатать книги, написанные с позиций СТЭ, а ее сторонники не подвергались административным ограничениям и репрессиям за научные убеждения. Если они привлекались к ответственности, то только за активное сотрудничество с национал-социалистами. Часть из них продолжала делать весьма успешную научную карьеру даже после пребывания в лагере для военнопленных и прохождения процедуры денацификации. Уже в 1947 г. несмотря на тяжелое положение в стране была опубликована книга Б. Ренша «Новые проблемы эволюционной теории». Годом позже увидел свет немецкий перевод книги Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции», подготовленный Геберером и переизданный в 1951 г. В 1950 г. в Германии издали монументальный труд Дж. Хаксли «Человек в современном мире», а в 1956 г. — его книгу «Эволюция жизни», в 1957 — книгу Дж. Г. Симпсона «По следам жизни» и т. д.

Наконец, спустя еще два года появилось первое издание книги В. Хеннига «Принципы теории филогенетической систематики» (Hennig, 1950). Ее перевод на английский язык в 1966 г. принес автору славу величайшего в мире систематика после К. Линнея (Ronquist, 2009, p. 635). Важно подчеркнуть, что сама книга готовилась уже в послевоенные годы, что свидетельствует о сохранении высокого теоретического потенциала в немецкой эволюционной систематике, приведшей, в конечном счете, к так называемой «кладистике». Этому в немалой степени способствовала смена поколений в систематике, связанная с приходом молодых сторонников кладистики, владевших самыми современными молекулярными методами и выдвигавших новые концепции вида: «распознавательную», «когезионную» и т. д. Взамен популяционного мышления в практику систематики было внедрено

«дендрограммное мышление», в котором любые таксоны воспринимаются не как группа популяций, а как минимальные единицы «филогенетической революции», произошедшей в конце 1970-х — начале 1980-х гг. и содействовавшей вытеснению биологической концепции вида из систематики и укоренению там эволюционной концепции вида (Боркин и др., 2004, с. 939).

О степени влияния сторонников и сочувствующих СТЭ достаточно красноречиво говорят данные о новых членах Академии естествоиспытателей Леопольдина, которая хотя и оказалась на территории ГДР, стремилась позиционировать себя как общенемецкое профессиональное объединение биологов, геологов и палеонтологов (Kaasch, Kaasch, 2011/2012, S. 465–466). В 1954 г. в число ее членов был выбран Э. Штреземан — реформатор систематики, биогеографии и экологии птиц, из школы которого вышли два архитектора СТЭ — Э. Майр и Б. Ренш. В 1957 г. членом Леопольдины стал один из авторов «Эволюции организмов» К. Лоренц, а год спустя — Д. Старк, автор классических работ по коэволюции, эволюционной морфологии и анатомии позвоночных, особенно приматов и человека, факторам становления языка и т. д. Наконец, в 1959 г. этой чести был удостоен В. Хенниг как родоначальник филогенетической систематики.

Таким образом, в первое послевоенное десятилетие сторонники СТЭ продолжали конкурировать с приверженцами других концепций эволюции. Никаких гонений на них не было, а большинство продолжали активно работать, публиковаться и играть видную роль в научном сообществе.

11.10. Дарвиновский юбилей 1959 г. в немецкоязычном пространстве

О реальном положении эволюционного синтеза можно судить по празднованию дарвиновского юбилея, который имел свои отличия от аналогичных мероприятий в англоязычном и русскоязычном пространстве. Не случайно эта тема в последние годы стала предметом ряда работ и не раз привлекала внимание немецких историков биологии (Reif, 2000; Reif et al., 2014; Kaasch et al., 2006). Все они считали, что второе издание коллективной монографии «Эволюция организмов» в существенно дополненном и переработанном виде (*Die Evolution... 1959*), о которой мы подробно говорили в предыдущем параграфе, было главным событием юбилейного года. С этим трудно согласиться, так как по крайней мере большая часть этого издания вышла на пять лет раньше, в 1954 г., но книга по-прежнему не цитировалась ни в англоязычной, ни в русскоязычной литературе.

В издании 1959 г. ее редактор Г. Геберер в предисловии подчеркнул, что хотя первое издание книги и готовилось в условиях изоляции биологов Германии от ученых Англии и США, ее цели и задачи лежат в русле создаваемого в те годы синтеза дарвинизма, генетики и экспериментальной филогенетики (Heberer, 1959a, S. VII). Выпячивал он коллективную сущность немецкого варианта синтеза и его более глобальный характер. Но всё было напрасно. Биологи стран антигитлеровской коалиции помнили, что больше половины авторов нового издания книги (И. Вайгельт, Г. Динглер, В. Гизелер, В. Гере, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шванитц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Геберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма (Колчинский, 2007а, с. 507–511). Превращение

биологии в целом и эволюционной теории в частности в главную научную основу идеологии Третьего рейха с его лозунгом «Национал-социализм — это биология на практике» обусловило игнорирование вклада немецких биологов-эволюционистов в СТЭ и их почти 15-летнюю изоляцию от международного научного сообщества. Не любили ссылаться на эту книгу и сторонники недарвиновских концепций эволюции, особенно идеалистической морфологии, сальтационизма и неокатастрофизма, сохранявших в ФРГ до конца 1960-х гг. прочные позиции в немецких научных сообществах зоологов, ботаников и палеонтологов, многие из которых учились по книгам А. Ремане, В. Тролля и О. Шиндевольфа (Reif, 2000). Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в немецком языковом пространстве в пособничестве национал-социализму и стыдливо умалчивая о своем поведении при Третьем рейхе, порой пытались представить учение о естественном отборе как его главную естественнонаучную основу.

Практически незамеченной в мировой литературе осталась и юбилейная публикация книги «Сто лет эволюционным исследованиям» (Hundert... 1960), подготовленная под редакцией Г. Геберера и Ф. Шванитца и состоящая из 17 статей, авторами которых были преимущественно биологи ФРГ. Помещенные в ней статьи Дж. Хаксли «Дарвин и идея эволюции», где дан исторический обзор возникновения и развития дарвиновской теории (Huxley, 1960), и Ф. Г. Добржанского «Причины эволюции» были взяты из вышедшего в Питтсбурге в 1958 г. сборника «Книга, которая потрясла мир» (Dobzhansky, 1960a). Другая статья Ф. Г. Добржанского «Эволюция и внешний мир» представляла собой немецкую версию его доклада в Чикаго в ноябре 1959 г. (Dobzhansky, 1960b). В статьях Добржанского была охвачена практически вся проблематика СТЭ. Публикации в ФРГ двух ведущих биологов-эволюционистов из англоязычных стран были знаковым событием и означали, что «топор войны зарыт» и нацистское прошлое немецких биологов больше не препятствует стремлению поддерживать с ними научные связи. После вступления ФРГ в НАТО она стала союзником Англии и США, и это не могли игнорировать главные архитекторы СТЭ. Как ни странно, среди авторов сборника не было общепризнанного немецкого архитектора СТЭ Б. Ренша.

Во многих статьях сборника обсуждались работы Ч. Дарвина, их воздействие на развитие отдельных областей естественной истории и общества, а также актуальность его идей и концепций 100 лет спустя. Г. Геберер и Ф. Шванитц в предисловии подчеркнули, что «Дарвин в основном оказался прав. Возникновение экспериментальной генетики дало возможность проникнуть в причины эволюции и возродило теорию естественного отбора, будущее которой еще на рубеже веков выглядело весьма проблематично» (Heberer, Schwanitz, 1960, S. VII). Этому способствовало также бурное развитие систематики, морфологии и анатомии, биогеографии, этологии, палеонтологии, а также изучения культурных растений и домашних животных. Не забыли они напомнить о вкладе в развитие дарвинизма Э. Геккеля и А. Вейсмана.

Сами редакторы старались в своих главах не выходить за пределы собственных специальностей: Шванитц — генетики культурных растений (Schwanitz, 1960), а Геберер — палеоантропологии (Heberer, 1960). Оба они уверяли, что в целом дарвиновский взгляд на эти проблемы выдержал испытание временем. И хотя теперь мы больше знаем и об эволюции культурных растений, и об антропогенезе, но принципиальных изменений в этих областях эволюционной биологии не произошло. Ряд

участников сборника также последовали примеру редакторов, представив свои статьи в традиционной юбилейной форме: «Дарвиновская генетика в свете современного учения о наследственности объясняет ботанические сведения» (Vrabec, 1960), «Дарвин как ботаник» (Haustein, 1960), «Дарвин как классик зоогеографии» (De Lattin, 1960), «Чарльз Дарвин как геолог» (Andrée, 1960) и др. Некоторые из них даже не содержали списка использованной литературы. Среди них выделялась глава И. Айбл-Айбесфельда «Дарвин и этология» (Eibl-Eibesfeld, 1960), в которой был дан подробный анализ поведения как фактора эволюции в свете новейших открытий в этой области К. Лоренца, Н. Тинбергена и др.

Функции историко-научного введения к книге и обзора современного состояния дарвинизма, видимо, были возложены на профессора из Фрайберга О. Кёлера. В статье «Дарвин и мы» известный зоолог кратко рассмотрел историю создания теории Дарвина–Уоллеса и ее дальнейшее развитие (Koehler, 1960). Особенное внимание он уделил трудам архитекторов СТЭ Ф. Г. Добржанского и Дж. Хаксли, полагая в то же время, что случайными мутациями и отбором нельзя объяснить возникновение многих сложных органов (Ibid, S. 19). Интересно, что Кёлер в тексте ничего не говорит о коллективной монографии «Эволюция организмов», но приводит в списке литературы второе издание как публикацию 1954–1959 гг. (Ibid, S. 30).

В большой статье В. Циммермана (Zimmermann, 1960), насыщенной разнообразным историко-научным и философско-методологическим материалом, был дан подробный и содержательный анализ развития эволюционной теории, показана динамика идей, рассмотрены различные аспекты микро- и макроэволюции на базе большого массива современной эволюционно-биологической литературы. Вместе с тем он не уделял особого внимания СТЭ как форме современного дарвинизма и новому этапу в познании эволюции. Как и в других своих статьях этого периода, Циммерман жалуется, что в дебатах по проблемам эволюции участвует большое количество ученых и даже не-ученых, которые, будучи дилетантами в области эволюционной биологии, вносят много сложностей для беспристрастного анализа накопленного материала.

Статья В. Людвига (Ludwig, 1960), к тому времени уже скончавшегося, в основном повторяла содержание его главы на эту тему из первого издания «Эволюции организмов». Добавлена была лишь критика концепции макромутаций Р. Б. Гольдшмидта, типострофизма О. Г. Шиндевольфа и генетической ассимиляции К. Уоддингтона. Все их Людвиг охарактеризовал как антидарвинистские, а концепцию Уоддингтона назвал даже псевдоламаркистской. По его мнению, в дарвиновской трактовке причин эволюции подразумевается пять основных факторов: мутации и рекомбинации; отбор; изоляция; дрейф генов; вселение в экологическую нишу, которые необходимы и достаточны для объяснения любого эволюционного процесса. Однако эволюция может совершаться и в пределах одной и той же экологической ниши, и поэтому большинство авторов, обсуждавших проблему основных факторов эволюции, не поддержали Людвига. Неясным оставалось и то, по какому принципу выбраны именно эти пять факторов эволюции.

Далеко не все участники юбилейного сборника рассматривали приведенный материал с точки зрения СТЭ. Например, автор главы об эволюции domesticiрованных животных Б. Клатт, скончавшийся к моменту публикации сборника, заметил, что не видит различий между трактовками направленной эволюции организмов под

влиянием внутренних (ортогенез) или внешних (ортоселекция) факторов (Klatt, 1960, S. 167). Для него ароморфозы и анаморфозы были примерами направленной эволюции. Герпетолог Р. Мертенс (Mertens, 1960, S. 194), рассматривая современную систематику, включая биогеографию и видообразование, ссылается главным образом на филогенетическую таксономию В. Хеннига, отстраняющуюся от биологической концепции вида, которая занимала центральное место в трудах Ф. Г. Добржанского и Э. Майра.

С историко-научной точки зрения не потеряла своей актуальности статья одного из старейших немецких палеонтологов Г. Шмидта из Гёттингена (Schmidt, 1960). Он искренне пытался понять причины отставания немецкой палеонтологии от мирового развития. Он не связывал это с доминированием в Германии авторитета О. Г. Шиндевольфа, а объяснял общим провинциализмом немецкоязычной палеонтологии, обусловленным военными потерями, языковой изоляцией и нацеленностью относительно небольшого научного сообщества на решение биостратиграфических задач. Шмидт пытается показать, как палеонтологи в других странах используют данные генетики для решения проблем макроэволюции. Он показал неудовлетворительность ортогенетических и сальтационистских концепций и, не называя фамилий, подробно разобрал и отверг концепцию типострофизма О. Г. Шиндевольфа, а также его учителя Р. Ведекинда. Считает он неудовлетворительными и разнообразные филогенетические закономерности, выведенные на базе изучения ископаемых.

В то же время Г. Шмидт был склонен объяснять макроэволюцию с позиций неоламаркизма, хотя и критиковал одновременно ортогенетиков за постулирование разного рода законов и дарвинистов за редуccionистские попытки свести всё многообразие эволюции к действию немногих факторов. На самом же деле палеонтология имеет дело с историческим, мультикаузальным процессом, протекающим в соответствии с законами природы. Для него и материалистические, и идеалистические трактовки эволюции являются ошибочными, так как в них в равной степени игнорируются основные исторические характеристики эволюции и ее законов. Он полагает, что каузальное познание эволюции станет возможным в некой будущей «всеобщей теории эволюции» (Ibid, S. 274). В основном статья построена на немецкоязычной литературе, но есть несколько ссылок на палеонтологов из англоязычного пространства, например на «Палеонтологию позвоночных» А. Ромера (1953) и «Темпы и формы эволюции» Дж. Г. Симпсона в немецком переводе 1951 г.

Редакторы юбилейного издания, видимо, не полностью отказались от своих прежних убеждений в духе расовой биологии. Иначе трудно понять публикацию в нем статьи «дедушки расовой генетики», одного из главных вдохновителей расовой политики национал-социализма и лично А. Гитлера Ф. фон Ленца, который до 1955 г. возглавлял кафедру генетики человека в Гёттингенском университете (Lenz, 1960). Благополучно пережив крах Третьего рейха и процедуру денацификации, он по-прежнему доказывал необходимость отбора для процветания общества. Причем эти идеи обосновывались им, как и раньше, в основном с шовинистских, а не с евгенических позиций.

В целом книга продемонстрировала стремление немецких биологов-эволюционистов идти в русле доминировавшего в англосаксонском мире эволюционного синтеза, сохраняя, конечно, традиционные для Германии темы, проблемы и пути

их решения. Об этом можно судить по использованной литературе, в которой подавляющее большинство составляли немецкоязычные работы. В то же время чаще Ф. Г. Добржанского (26), Дж. Г. Симпсона (20) цитируется только Г. Геберер (32). 18 раз ссылаются на Р. Фишера, 16 — на С. Райта, 12 — на Г. Дж. Мёллера, а 11 ссылок на Дж. Хаксли вполне сопоставимы с 12 ссылками на О. Г. Шиндевольфа. Характерно, что из немецких протагонистов эволюционного синтеза помимо Г. Геберера чаще всего ссылаются только на Б. Ренша (22) и К. Лоренца (12), а вот на Н. В. Тимофеева-Ресовского всего 4 раза. 7 ссылок дано на В. Циммермана, три из которых — самоцитирование. Очень редки ссылки на русскоязычных авторов (главным образом это те из них, кто работал в досинтетический период). Из русских архитекторов СТЭ на Н. И. Вавилова — 5, на И. И. Шмальгаузена — 4. Чаще упоминался Т. Д. Лысенко, но всегда исключительно негативно. В целом математическая теория отбора и учение о факторах микроэволюции, разработанные в Англии и США, наиболее ценились немецкими сторонниками дарвинизма на момент 100-летнего юбилея. В то же время до полного единодушия даже среди участников юбилейной книги было далеко.

В 1959 г. в «Зоологическом вестнике» (Zoologischer Anzeiger) были напечатаны материалы «Филогенетического семинара», отразившие отношение ведущих западногерманских биологов и палеонтологов к проблемам селекционизма, градуализма и автогенеза. Большинство участников рассматривали область эволюционных исследований скорее как сферу нерешенных проблем. Молодые исследователи, как правило, воздерживались от теоретизирования. Обсуждая вопросы соотношения генетики и эволюционной теории, современной таксономии, соотношения онтогенеза и филогенеза, направленности эволюции, конвергенций и параллелизмов, гомологии, аналогии и т. д., докладчики ограничивались, как правило, анализом материала, настаивая, что для его объяснения нужны разнообразные программы (Kraus, Hofffeld, 1998). Немногие из них демонстрировали знание западной литературы и высказывали взгляды, близкие к СТЭ. Представители же старшего поколения отстаивали свои прежние теории, указывая на незавершенность эволюционного синтеза, и предостерегали от экстраполяции знаний о современных процессах эволюции на прошлое. Характерно, что сходной точки зрения придерживались и некоторые генетики, подчеркивая уникальность материала, добытого эволюционными палеонтологами, морфологами, эмбриологами, биогеографами (De Lattin, 1959).

В индивидуальных статьях, посвященных дарвиновскому юбилею 1959 г., немецкие историки науки выделяли четыре проблемы: творение или эволюция, селекция; макроэволюция и ламаркизм (Reif, 2000; Reif et al., 2014). По их мнению, реальность эволюции в те годы никто, не подвергал сомнению. Косвенно эта тема затрагивалась в серии статей берлинского зоолога К. Гюнтера (Günther, 1962), обсуждавшего статус таксономии и филогении. Не стала поводом для дискуссии эволюционистов и теологов набиравшая популярность концепция П. Тейяра де Шардена. В книге «Эволюция и библия» (Haag et al., 1962), приуроченной к юбилею, палеонтолог из Базеля, И. Гюрцелер (Hülzeler, 1962) ограничился только декларацией, что для биологии эволюция — установленный факт, но не стоит обсуждать вопрос о ее механизмах, поскольку на сегодняшний день нет окончательного, строго научно обоснованного ответа на этот вопрос.

Наиболее яркие дискуссии, как и прежде, вызывали проблемы макроэволюции. Зоолог из Вильгельмхафена В. Шэфер (Schäfer, 1959) показал ошибочность мнения, что сверхспециализация всегда ведет к вымиранию. По его мнению, переход от преобразований микроэволюционного уровня на макроэволюционный всегда обусловлен приобретением каких-то адаптаций широкого значения, как правило, связанных с движением и питанием. В одном и том же направлении обычно идет параллельная эволюция целых пучков родственных линий, но прочного успеха, ведущего к адаптивной радиации, достигают немногие филы. В качестве примера он приводит неоднократные попытки кистеперых выйти на уровень организации земноводных. Таким образом, и на уровне макроэволюции продвижение идет путем «проб и ошибок», с неравномерным накоплением новшеств в разных ветвях, с разным соотношением узких и широких адаптаций.

В то же время тюрингенский энтомолог Г. Вебер (Weber, 1958) настаивал на приоритете «конструктивной морфологии» при сравнительном анализе морфологически различных стадий преобразований слоновьей вши, которые не были ни постепенными, ни адаптивными. И. Крумбигель, описывая различные примеры рудиментации, уверял, что вся регрессивная эволюция, в особенности исчезновение органов, обусловлена внутренними факторами (Krumbiegel, 1960). За ламаркизм, ортогенез и неокатастрофизм в статьях и книгах в юбилейном году выступали палеонтолог Э. Хенниг, стратиграф В. Симон, зоолог Г. Штаммер и др. (Reif, 2000).

В целом немецкие эволюционисты старались максимально использовать дарвиновский юбилей для прорыва многолетней изоляции после 1945 г. Как отмечал в своих воспоминаниях Б. Ренш, впервые ему удалось заполучить Ф.Г. Добржанского в 1958 г. на дарвиновскую конференцию в Мюнстере в качестве «свадебного генерала» (Rensch, 1979, S. 183). Ренш вместе с Г. Геберером участвовал в представительном симпозиуме «Генетика и дарвинизм XX века», организованном М. Демерецем в Биологической лаборатории Колд Спринг Харбор около Нью-Йорка, который чем-то напоминал конференцию «Генетика, палеонтология и эволюция», состоявшуюся в Принстоне в начале 1947 г., на которой биологи Англии и США заявили о завершении строительства СТЭ как современной версии дарвинизма. Как и в Принстоне, в Колд Спринг Харборе собрались систематики, генетики, экологи, антропологи и палеонтологи. На этом симпозиуме Геберер выступил с докладом о происхождении человека и новейших находках в области антропологии (Heberger, 1959c), а Ф.Г. Добржанский и Э. Майр излагали свое видение становления и перспектив СТЭ, не упомянув при этом ни о первом, ни о втором издании «Эволюции организмов». Среди докладчиков на конференции в Чикаго, ставшей главным событием юбилейных торжеств 1959 г., не было Г. Геберера и В. Циммермана (Smocovitis, 1999, p. 278). Германский эволюционный синтез здесь представлял Б. Ренш, а одну из основных ролей играл Майр, но как представитель синтеза в США.

Другие биологические общества и академии ФРГ и ГДР также пытались использовать дарвиновский юбилей для выхода из изоляции. Здесь особенно следует отметить деятельность Академии естествоиспытателей Леопольдина в Халле (ГДР), которая учредила бронзовую плакетку Ч. Дарвина (Kaasch et al., 2006; 2011/2012). По замыслу ее инициаторов, она должна была стать чем-то вроде немецкого аналога медали Ч. Дарвина Лондонского Королевского общества

и медали Дарвина–Уоллеса Линнеевского общества естествоиспытателей и присуждаться за особые заслуги в прогрессе знаний о происхождении видов, прежде всего благодаря экспериментальной генетике. В своем обращении к членам Биологической секции Леопольдины ее президент, биохимик растений К. Мотес подчеркнул, что при выдвижении кандидатов не надо обращать внимание на их национальность и на членство в Леопольдине.

Однако следовать благим пожеланиям было нелегко. Научное сообщество биологов-эволюционистов не только в Германии, но и во всем мире было расколото. Прежде всего, официальная поддержка лысенкоизма в СССР мешала участию русскоязычных биологов в выдвижении кандидатов, и некоторые предлагаемые номинаторы, как например Н. П. Дубинин, даже не ответили на неоднократные предложения включиться в выдвижение и отбор кандидатов. С другой стороны, номинаторы неизбежно должны были учитывать поведение ученых в Третьем рейхе и их участие в пропаганде расовой биологии.

Среди выдвинутых кандидатур были общепризнанные архитекторы СТЭ — Дж. Хаксли, Ф. Г. Добржанский, Б. Ренш, Дж. Г. Симпсон, Н. В. Тимофеев-Ресовский, И. И. Шмальгаузен, а также ее явные сторонники — Г. Геберер, К. Дарлингтон, М. Демерец, Н. П. Дубинин, В. Людвиг, Г. Дж. Мёллер, В. Н. Сукачёв, А. Л. Тахтаджян, Р. Фишер, Э. Штреземан, Г. Штуббе и др. Называли также миколога О. Реннера, генетика животных Г. Нахтсхайма и многих других немецких биологов, весьма далеких от проблем эволюции. Не были забыты и авторы антидарвиновских концепций, палеонтологи К. Т. Бойрлен и О. Шиндевольф, или даже О. Кун, стоявший на позициях антиэволюциониста. В номинации участвовали и немецкие оппоненты СТЭ. Например, О. Г. Шиндевольф предлагал наградить Г. Штуббе за демонстрацию роли крупных мутаций в эволюции растений. А Карл Фриедерикс — В. Людвиг за то, что тот понимал границы применимости дарвинизма и проявлял здоровый скепсис по отношению к математическим моделям популяционной генетики. Сдержанно к идее учреждения плакетки отнесся А. Ремане, который, признавая заслуги Ф. Г. Добржанского и Дж. Хаксли в экспериментальном изучении эволюции, не был согласен с их односторонними и далеко идущими выводами о решенности главных проблем. Он отдавал предпочтение авторам математических моделей эволюции и однозначно интерпретируемых экспериментов. Очень часто номинаторы предлагали отметить своих коллег по специальности или просто сотрудников учреждений. Всего было выдвинуто около 100 человек, из них большинство из Германии — 30, за ними шли США — 24, СССР и Италия — по 11⁸, Швейцария — 10, Англия и Швеция — 7 и т. д. При этом было выдвинуто более трети из немецкоязычных стран и только двое из Франции.

Получив столь разнообразные предварительные оценки, учредители решили при награждении учесть и такие области эволюционной биологии, как морфология, биогеография, прикладная генетика. Для окончательного решения создали Комиссию во главе с одним из старейших генетиков П. Гертвигом, которой было предложено в максимальной степени отстраниться от национальных и политических пристрастий и добиваться возможной объективности. При этом при выделении русских кандидатов особо весомыми были рекомендации

⁸ Включая скончавшегося в 1943 г. Н. И. Вавилова.

Н. В. Тимофеева-Ресовского. В итоге было решено присудить почетную награду 18 ученым, подчеркивая особую роль в становлении современного синтеза трех центров: англоамериканского (Ф. Г. Добржанский, Р. Фишер, Г. Дж. Мёллер, Дж. Г. Симпсон); русскоязычного (Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. С. Четвериков, И. И. Шмальгаузен); немецкоязычного, включая Австрию (А. Кюн, О. Реннер, Б. Ренш, Э. Шимман, Г. Штуббе, Э. фон Чермак-Зейзенегг), а также Швеции (О. Густафссон, А. Мюнцинг), Голландии (Р. фон Кёнигсвальд) и Японии (Хитоши Кихар) (Kaasch, Kaasch, 2011/2012, S. 471–473)⁹. Не было в этом списке эволюционистов Италии и Франции, чей вклад в создание СТЭ вряд ли был меньше Японии или Швеции.

Награды предполагалось вручить в мае 1959 г. во время ежегодного собрания академии, проходившего под девизом «Время проблем». По замыслу организаторов, это событие должно было четко обозначить место Леопольдины в продолжавшихся дискуссиях и показать неприемлемость лысенкоизма. Приглашая на торжественное вручение награжденных, А. Мотес подчеркнул огромное значение открытия Дарвина для человечества и с гордостью отметил, что Германия оказалась первой страной, где появился перевод «Происхождения видов», а Академия естествоиспытателей Леопольдина — первым зарубежным научным учреждением, избравшим Дарвина своим членом именно за эту книгу. Однако большинство награжденных не смогли прибыть, так как их планы были составлены задолго до этого момента в соответствии с многочисленными юбилейными мероприятиями, проходившими в то время в разных странах.

Конференция шла в условиях Холодной войны, но организаторы данного мероприятия искренне старались обеспечить демократическую процедуру отбора претендентов и присуждения наград без учета национальных, политических и концептуальных предпочтений. Но выполнить задуманное не удалось, хотя награжденные, как это принято, благодарили за оказанную честь. Что думали обойденные — неизвестно. Но спустя полвека бросается в глаза отсутствие среди награжденных Э. Майра, Дж. Л. Стеббинса, В. Циммермана, В. Н. Сукачёва и многих других, особенно Г. Геберера и К. Лоренца, за которых было подано не меньше голосов, чем за некоторых награжденных. Возможно, при этом учитывалось, что Майр и Стеббинс уже были награждены медалью Дарвина–Уоллеса, в то время как Добржанский — нет. Не были ею награждены и все советские ученые, которым присудили плакетку Дарвина. В целом оба списка лишь частично перекрывали друг друга.

Позднее, правда, в 1972 г., Э. Майр и Дж. Л. Стеббинс стали членами Леопольдины. Но еще раньше, в 1964 г., такой чести были удостоены историк эволюционной биологии Г. Ушманн за публикацию воспоминаний Э. Геккеля и молекулярный биолог М. Эйген за исследования начальных этапов предбиологической эволюции. Небесспорно выглядела и мотивация награждения немецких биологов-эволюционистов, часть из которых были далеки от проблем эволюции. А доля их среди награжденных вряд ли отражает реальный вклад немецкоязычных ученых в современный синтез. Подавляющее большинство из них давно не цитируются

⁹ Впоследствии дарвиновскую плакетку вручали только один раз — в 1983 г. шведскому эволюционному палеогенетику, лауреату Нобелевской премии Сванте Паабо; медалью Менделя награждали Н. В. Тимофеева-Ресовского (1970), Э. Майра (1980), Д. Старка (1983).

в мировой литературе. Отсутствие в списке награжденных биологов Германии, запятнавших себя сотрудничеством с нацистами, также продиктовано политическими соображениями.

Большой процент среди награжденных русскоязычных ученых нельзя объяснить месторасположением Леопольдины в ГДР, контролировавшейся СССР. Скорее, это свидетельство некой конфронтационности принятого решения. Всех награжденных русскоязычных авторов в СССР резко критиковали: С. С. Четвериков и Н. В. Тимофеев-Ресовский были даже репрессированы, а Ф. Г. Добржанского в течение десятков лет клеймили в официальной прессе как «невозвращенца», «мухолоба и человеконенавистника». Советским ученым дарвиновские плакетки Леопольдины вручали в посольстве ГДР в СССР и в Отделении общей биологии АН СССР в 1959–1960-х гг. В целом награждение именно их, а также Г. Штуббе, сыгравшего важную роль в том, что лысенкоизм не получил широкого распространения в ГДР, означало, что Академия естествоиспытателей Леопольдина однозначно выразила свою позицию по отношению к «советскому творческому дарвинизму». В то же время она ясно заявила о разрыве с активистами расовой биологии, которые были ее членами. Не получили серьезной поддержки и сторонники недарвиновских концепций эволюции.

А. Мотес, выступая перед сенатом Леопольдины 9 мая 1959 г., накануне вручения наград, подчеркнул, что советские ученые, удостоенные дарвиновских плакеток, не смогли прибыть на торжественное заседание, так как в Москве руководство КПСС вновь встало на путь официальной поддержки лысенкоизма и не могло допустить, чтобы его противники были отмечены столь авторитетной академией за заслуги в развитии учения Дарвина. По разным причинам не приехали и почти все зарубежные и даже половина немецкоязычных ученых. На торжественном вручении присутствовали только О. Густафссон, Б. Ренш, Э. Шимман, Р. фон Кёнигсвальд.

В своей президентской речи на пленарном заседании 10 мая А. Мотес подчеркнул исключительную роль в обосновании дарвиновского учения генетиков, которые вместе с систематиками, палеонтологами и морфологами внесли решающий вклад в формирование современных представлений об эволюции. И хотя, по его мнению, мы еще очень далеки от окончательного познания факторов и хода эволюции, к настоящему моменту заложены краеугольные камни для будущей ее теории. С докладами выступили Б. Ренш («Направления эволюции») и П. Гертвиг («Исследование мутаций и их значение для эволюции»). Оба однозначно высказались в поддержку дарвиновского учения и СТЭ. Так, Ренш заявил: «Гениальная теория естественного отбора, которую Дарвин опубликовал 100 лет тому назад для объяснения эволюции, благодаря генетике, экспериментам по естественному отбору, а также таксономическим, биогеографическим и экологическим исследованиям полностью подтвердилась» (Цит. по: Kaasch, Kaasch, 2011/2013, S. 473). С ним полностью была согласна П. Гертвиг, которая заявила: «Столетние исследования наследственности не только подтвердили дарвиновскую теорию, но и существенно ее уточнили... Этому способствовал, прежде всего, менделизм и мутационные исследования, которые вскрыли материал, лежащий в основе дарвиновского отбора» (Ibid). Таким образом, биологи ФРГ и ГДР были едины в оценке роли генетики для современных представлений об эволюции.

В том же юбилейном году было решено создать в Леопольдине секцию общей биологии. В нее вошли и члены академии, награжденные дарвиновской плакеткой:

Н. П. Дубинин, А. Кюн, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Э. Шимман, Э. фон Чермак-Зейзенегг, Г. Штуббе. Вскоре к ним присоединились другие зарубежные эволюционисты — О. Густафссон, Г. Дж. Мёллер, Ф. Г. Добржанский, Р. Фишер, И. И. Шмальгаузен, но отказалась от членства британский генетик Ш. Ауэрбах, напомнив о годах нацизма, когда из академии были исключены выдающиеся ученые еврейского происхождения. Так что не все еще были готовы забыть прошлое и не обращать внимание на то, что в составе Леопольдины оставались Ф. фон Ленц, О. Фишер и О. Ф. фон Фершюер.

В октябре 1959 г. в Йене состоялась международная конференция по вопросам эволюции, в которой участвовали около 20 биологов, историков и философов науки из ФРГ, ГДР, СССР, Чехословакии, Венгрии, Румынии. Советский Союз представляли директор Главного ботанического сада АН СССР, академик Н. В. Цицин, заведующий кафедрой дарвинизма МГУ Н. И. Фейгисон, бывший журналист, а затем автор «учебника» по «мичуринской генетике» и философ Г. В. Платонов. Из Западной Германии в конференции участвовали ботаник В. Циммерман и историк науки Ф. Фалькенбургер. Странники СТЭ были в меньшинстве, поэтому серьезной научной дискуссии с лысенкоистами из стран восточного блока, где официально поддерживался лысенкоизм, не получилось.

Совещание было приурочено не только к дарвиновскому юбилею, но и к 150-летию со дня выхода в свет книги Ж.-Б. Ламарка «Философия зоологии», а также к 60-летию публикации книги Э. Геккеля «Мировые загадки» и 40-летию со дня его смерти. Организатором мероприятия было Биологическое общество ГДР, основанное в апреле этого же года. Президентом общества стал бывший ректор университета Йены, ботаник О. Шварц, который, открывая совещание, подчеркнул, что главная цель конференции — еще раз показать плодотворность учения Ч. Дарвина для разных отраслей биологии и его соответствие философии марксизма.

Материалы этой дискуссии, в которой явно доминировали советские лысенкоисты и их сторонники из других стран социалистического лагеря, были изданы отдельной книгой под редакцией О. Шварца (*Arbeitstagung... 1960*). Фейгисон выступил с резкой критикой «современного неodarвинизма» и современной генетики и дал марксистскую трактовку учения Дарвина с точки зрения единственно верного учения Т. Д. Лысенко». О диалектико-материалистической сущности учения Ч. Дарвина говорил Н. В. Цицин. Г. В. Платонов, критикуя Ч. Дарвина за метафизику и градуализм, доказывал, что именно «советский творческий дарвинизм» Т. Д. Лысенко является естественнонаучной основой марксизма. Их поддержали лишь некоторые представители восточноевропейских стран. В своем докладе В. Циммерман ограничился кратким изложением своих прежних работ, не вступая в конфронтацию с советскими учеными — сторонниками лысенкоизма, сделал упор на то, что современная теория эволюции является популяционной и градуалистической. Впоследствии в ходе дискуссии он не раз демонстрировал архаичность взглядов оппонентов и незнание ими современной литературы по генетическим и экологическим факторам видообразования. Резко отрицательно о «советском творческом дарвинизме» отзывался В. Циммерман и в других юбилейных публикациях, подчеркивая, что лишь государственной поддержкой можно объяснить существование подобных взглядов в наши дни (Zimmermann, 1960, S. 302).

11.11. Преодоление изоляционизма

Дарвиновский юбилей явно способствовал выходу немецких биологов из длительного периода изоляции. Накануне юбилея вышла книга Ф.Г. Добржанского «Развитие к человеку. Происхождение, эволюция и наследственность» (Dobzhansky, 1958). В том же году Г. Геберер издал материалы, связанные с историей публикации статей Ч. Дарвина и А.Р. Уоллеса в трудах Линнеевского общества (Darwin–Wallace. Dokumente... 1959). В юбилейный год был издан немецкий перевод книги А. Кэйна «Вид и его эволюция» (Cain, 1959), написанной с позиций СТЭ, а вскоре и новая книга Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» (Mayr, 1967). С тех пор практически все его труды, как правило, переводились на немецкий язык. На немецком языке постоянно издавались и издаются труды других зарубежных архитекторов СТЭ — Ф.Г. Добржанского: «Наследственность и облик человека» (Dobzhansky, 1966), «Разум, наследственность и внешний мир» (Dobzhansky, 1967; 1974; 1975); «Наследственность, раса и общество» (Dunn, Dobzhansky, 1970) и др.; Дж. Хаксли: «Эволюционный гуманизм» (Huxley, 1964), «Я вижу будущего человека» (Huxley, 1966), «Удивительный мир эволюции» (Huxley, 1970b); Дж.Г. Симпсона: «Древняя жизнь» (Simpson, 1972a), «Биология и человек» (Simpson, 1972b), «Лошади» (Simpson, 1977), «Ископаемые» (Simpson, 1984b); Дж.Л. Стеббинса «Процессы эволюции: некоторые события в превращении организмов» (Stebbins, 1968); И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (Schmalhausen, 2010). Появлялось всё больше работ немецких биологов и даже палеонтологов, придерживавшихся СТЭ. Так, например, фрайбергский палеонтолог А.Г. Мюллер издал существенно переработанное и расширенное издание книги «Основные процессы филогении», в котором по-прежнему много внимания уделил разбору альтернативных концепций О. Шиндевольфа и Дж.Г. Симпсона в целом с позиций СТЭ, сконцентрировавшись на экологических факторах массовых вымираний животных на границе перми и триаса, а также мела и кайнозоя (Müller, 1961).

Практически сразу после юбилея стало готовиться новое издание книги «Die Evolution der Organismen» (1967–1974), призванное отразить произошедшие изменения в эволюционном ландшафте Германии. На этот раз оно было приурочено к 100-летию выхода в свет книги Э. Геккеля «Общая морфология организмов» (1966). Книга была уже в трех томах, второй том в двух частях, общим объемом 2280с., т.е. за четверть века ее объем увеличился более чем в три раза. И хотя материал по-прежнему был сгруппирован по четырем крупным разделам (общая методология; история организмов; каузальность филогенеза, филогения гоминид), внутри них произошли порой значительные добавления и изменения, в том числе и связанные с изменением положения СТЭ в Германии.

Из двадцати четырех авторов новой публикации только треть участвовали в издании 1943 г. (В. Гизелер, Г. Геберер, В. Герре, К. Лоренц, К. Мэгдефрау, Б. Ренш, Ф. Шванитц и В. Циммерман), и еще трое (Г. Люерс, Г. Ульрих, А. Ремане) в издании 1959 г. Таким образом, состав авторского коллектива и по сравнению с предыдущим изданием обновился более чем наполовину, и большинство в нем составляли биологи и палеонтологи нового поколения. 13 апреля 1973 г., когда в печати были первая часть второго полутома и третий том, ушел из жизни главный инициатор проекта и редактор всех трех изданий Г. Геберер. Именно он на протяжении 30 лет

был душой и мотором этого беспрецедентного коллективного труда, в котором была отражена эволюция эволюционного синтеза в Германии в 1940-х — 1970-х гг., сторонники которого всегда выступали за учет разных точек зрения. Далеко не всех их следует однозначно относить к сторонникам СТЭ, хотя подавляющее большинство авторов третьего издания были близки к англоамериканскому варианту СТЭ.

Как отмечалось в предисловии ко второй части второго тома «Каузальность филогении», вышедшей после смерти Г. Геберера, он до последних дней работал над новым вариантом коллективной монографии и собственных глав о концепции аддитивного типогенеза и о происхождении человека (Gieseler, 1974). На первый взгляд, Геберер в новый вариант теории аддитивного типогенеза внес незначительные изменения в отдельные разделы и абзацы, за исключением 3-го раздела «Проблемы типогенеза в свете палеонтологии» (Heberer, 1974). Но эти изменения отражали укрепление позиции СТЭ в Западной Германии. Главные оппоненты Геберера в Германии, включая О. Г. Шиндевольфа, к тому времени умерли, да и сам он незадолго до смерти отказался от прежних взглядов о комплексных мутациях как причине появления крупных таксонов. Это побудило Геберера не продолжать потерявшую смысл полемику и сильно сократить соответствующие места данного параграфа.

В то же время были сделаны существенные дополнения, связанные с появлением нового направления в палеонтологии — микропалеонтологии, которую Г. Геберер связывал с именем ганноверского палеонтолога Ф. Беттешедта и его учеников. Эта школа возникла в 1950-х гг., и в ее рамках с помощью статистических методов изучения раковин фораминифер было доказано, что эти популяции проявляли сильную изменчивость, которая иногда перекрывала различия между родственными видами. Непрерывный переход от триасовых к юрским аммонитам был продемонстрирован и в трудах И. Виедмана, ставшего преемником Шиндевольфа в Институте палеонтологии в Тюбингене (Wiedmann, 1970, 1988). Эти исследования, по убеждению Геберера, дали дополнительные аргументы против гипотезы типогенеза как особой стадии в макроэволюции, управляемой специфическими механизмами, демонстрируя многочисленные примеры существования промежуточных форм в палеонтологической летописи. Известный немецкий зоолог Л. Кэмпфе в третьем издании коллективной монографии «Эволюция и филогения организмов» писал: «Заслуга Геберера состоит в том, что он благодаря своей концепции аддитивного типогенеза обозначил способ, как благодаря цепи следующих друг за другом малых шагов эволюции возможно преобразование типа и как следует понимать факторы синтетической теории эволюции» (Evolution... 1992, S. 141).

Немногие из авторов прежних изданий «Эволюции организмов» оставили свои главы без существенных изменений. Это Б. Ренш, К. Мэгдефрау, А. Ремане. Например, Ренш в главу о филогенетических преобразованиях онтогенеза добавил лишь пару страниц о методологии исследования и причинах исторических изменений онтогенеза, трактуемых полностью в духе СТЭ (Rensch, 1971b, S. 1–2). Другие авторы стремились дополнить и расширить свои тексты, превратив их по существу в маленькие монографии: например, глава «Методы науки об эволюции» В. Циммермана (Zimmermann, 1967) насчитывала уже 100 страниц, более 100 страниц было в главе В. Герре и Р. Роекса об эволюции домашних животных (Herre, Roehrs, 1971) и около 200 страниц в главе Ф. Шванитца об эволюции культурных растений (Schwanitz, 1971), т. е. по сравнению с первым изданием она увеличилась почти

в пять раз. На этот раз соавторами Г. Люерса по главе «Генетика и эволюция животных» были молодые зоологи К. Шпелинг и Э. Вольф (Lüers, Sperling, Wolf, 1971). Объем их главы составил 125 страниц, а глава Ф. Шванитца (Schwanitz, 1974) о генетике и эволюции растений на этот раз достигла уже 190 страниц, т. е. более чем в два раза превысила объем второго издания и в четыре с лишним раза — первого.

По работам Ф. Шванитца хорошо видно, как существенно менялись акценты в новых изданиях не только благодаря введению новых данных. В главе «Эволюция культурных растений как модель для понимания всего растительного мира» (Schwanitz, 1971) всё выглядело сугубо академически, без всяких аналогий селекции культурных растений с эволюцией человека. Селекцию культурных растений он согласно Н. И. Вавилову определял как «эволюцию, управляемую волей человека» (Ibid, S. 175). Шванитц не ссылается здесь на труды своей молодости, кроме работ о полиплоидии и крупных мутациях как исходном материале для быстрого формирования новых видов.

Объемные главы подготовили новые участники монографии. Философское введение натурфилософа Г. Динглера было заменено историко-научным обзором берлинского зоолога К. Гюнтера (Günther, 1967). Вместо умершего Л. Рюгера В. Симон и Г. Липполт из Гельдерберга подготовили большую главу о геохронологии и филогении (Simon, Lippolt, 1967), а Э. Кун-Шнидер на современном уровне монографически изложил данные об ископаемых позвоночных и основных этапах их эволюции (Kuhn-Schnyder, 1967). Проблему возникновения жизни и ранних этапов эволюции осветил Р. Каплан (Kaplan, 1967) из Института микробиологии во Франкфурте-на-Майне, обращая основное внимание на новейшие гипотезы из биохимии и молекулярной биологии и обсуждая вопросы абиотического синтеза макромолекул, возникновения генетической репликации, механизма взаимодействия генов и белков и т. д.

По какой-то причине глава К. Лоренца о психологии и эволюции была исключена из третьего издания. Возможно, это связано с тем, что он написал главу «Эволюционные основы поведения человека» в разделе «Филогения гоминид». Вместо него В. Виклер из Института поведения Общества Макса Планка подготовил на современном уровне главу «Сравнительные исследования поведения и филогенетика» (Wickler, 1967).

Особо следует отметить главу «Теория отбора» генетика Г.-Й. Белитца (Belitz, 1974), который после смерти Г. Геберера редактировал первую часть второго тома «Причинность филогенеза». Свою главу он назвал так же, как раздел В. Людвига в предыдущих изданиях. Однако их содержание сильно различалось, что было обусловлено прежде всего прогрессом знаний за прошедшие 30 лет. В главе Белитца проанализированы разнообразные модели отбора, взятые из работ по популяционной генетике и микроэволюции. Автор приводит и новые примеры действия естественного отбора в природе, появление резистентных форм, кратко анализирует основные формы отбора, обращает особое внимание на работы К. Уоддингтона о генетической ассимиляции, а также внутриорганизменные формы отбора (отбор гамет, зигот). Принимая основные факторы эволюции, проанализированные архитекторами СТЭ, Белитц вместе с тем отмечает, что в доминирующей модели отбора не учитывается сложная детерминация эволюционных преобразований, где меняются геномы и генофонды, а не частота отдельных аллелей.

Конечно, немецкие эволюционисты были не столь ортодоксальны в своих работах, если их рассматривать с точки зрения архитекторов СТЭ в США, на труды которых они активно ссылались в своих главах. Это прежде всего работы Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, С. Райта. Довольно часто встречались данные из работ советских коллег: Н. И. Вавилова, Н. П. Дубинина, П. М. Жуковского, Б. М. Козо-Полянского, М. А. Розановой, Н. В. Тимофеева-Ресовского (в основном на труды, опубликованные на немецком языке), А. Н. Северцова, Е. Н. Синской, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена. В списках использованной литературы труды архитекторов СТЭ занимают центральное место и наиболее часто цитируются. В то же время авторы недарвиновских концепций, которые еще недавно доминировали в немецкоязычном пространстве, — О. Абель, Л. Плате, К. Т. Бойрлен, Э. Даккэ и др. — или забыты вообще, или упоминаются мимоходом. Исключение составляли труды недавно умершего О. Г. Шиндевольфа, которого, правда, также никто не поддерживал. Но все-таки в списках литературы доминирует немецкоязычная литература последних десятилетий.

Из книги видно, что молодое поколение немецких биологов и палеонтологов приняло представление о микроэволюции и о ведущей роли естественного отбора в адаптивных изменениях популяции и видообразовании. В то же время многие из них осторожно относились к экстраполяции знаний, полученных на современных объектах, в далекое геологическое прошлое. Недавние дискуссии в эволюционной теории, стимулированные, прежде всего, концепцией «прерывистого равновесия» С. Гоулда и Н. Элдриджа, прекрасно показали, сколь мало мы знаем о процессах макроэволюции и сколь осторожными надо быть в использовании актуализма. И с этой точки зрения правильнее не считать СТЭ падчерицей в эволюционно-биологическом сообществе разделенной Германии, а отдать должное тем немецким биологам-эволюционистам, которые сумели сохранить здоровый скептицизм при попытках утвердить один из вариантов эволюционного синтеза как единственно верный. И они были правы.

Еще больше об изменении умонастроений и о взглядах на эволюцию немецких ученых свидетельствует небольшая книжка «О типах в морфологической и филетической биологии» (Schindewolf, 1969), ставшая последней изданной при жизни монографией Шиндевольфа по вопросам эволюции. Видное место в ней занимают труды архитекторов СТЭ (Ф. Г. Добржанского, Г. Геберера, С. Райта, Б. Ренша, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Хаксли и др.), тщательно проработанные и использованные автором для обсуждения проблемы соотношения микро- и макроэволюции, их движущих сил и закономерностей. Крупнейший палеонтолог своего времени, которого долгое время считали главным оппонентом СТЭ, с большим достоинством и юмором отвечал на критику, особенно советских биологов и историков науки, апеллировавших к диалектическому материализму. Тем не менее он отказался от многих прежних ключевых положений и понятий (ортогенез, фазы, циклы), в том числе и от созданных им понятий «протогенез», «типострофа», «типостаз», «типозиз» и т. д. Вместо скачкообразного, внезапного возникновения он говорил отныне об ускорении образования типов (Beschleunigte "Typen"-Bildung) (Ibid, S. 34–52).

Хотя в этой книге значительное место занимает дискуссия со сторонниками СТЭ, Шиндевольф старался доказать, что большинство его представлений

в области макроэволюции по существу не отличается от представлений Дж. Г. Симпсона о квантовой эволюции, неравномерности темпов эволюции и ее ускорении в период возникновения новых типов и их радиации; о разных типах перестроек онтогенеза и их роли в эволюции А. Н. Северцова; о разных направлениях эволюции А. Н. Северцова, Б. Ренша и Дж. Хаксли и многих других; Г. Геберера об аддитивном типогенезе и т. д. Единственное, что он не мог принять, — это постулат об адаптивном характере всякого эволюционного события, особенно приводящего к формированию признаков, характерных для крупных таксонов. Он не находил в палеонтологической летописи доказательств, что такие признаки были когда-то частными приспособлениями к конкретным экологическим условиям, но затем выявилось их более общее значение при завоевании новых адаптивных зон. Для него было непонятно, как можно оценивать тот или иной признак как приспособление к конкретным экологическим условиям, если о среде, в которой он формировался, ничего не известно. Шиндевольф подчеркивал, что ископаемые популяции нам известны не по биоценозам их обитания, а по местам их захоронения, т. е. по тафоценозам (Taphozänosen) или некроценозам (Nekrozänosen) (Ibid, S. 54).

Характерно, что на этот раз свои выводы О. Г. Шиндевольф строил в основном на примерах позвоночных ископаемых, почерпнутых из работ А. Вуда, Г. Л. Дженсена, И. Радинского, А. Ромера, Дж. Г. Симпсона, а об излюбленных своих кораллах и головоногих, за исключением гониатитов (Ibid, S. 57), почти ничего не говорит. Особенно подробно разбирает он происхождение птиц и в свете новейших палеонтологических находок переходных форм между рептилиями и птицами (Ibid, S. 19–28) уже говорит о метафорическом звучании своего крылатого выражения: «Первая птица вылупилась из яйца рептилии» (Ibid, S. 32). Демонстрируя готовность принять основные положения СТЭ и прежде всего учение о микроэволюции, Шиндевольф вместе с тем считал, что методологии и философии СТЭ недостаточно, чтобы полностью описать все стороны эволюции: «Никто сегодня не сомневается в том, что популяция является основной единицей эволюции, и так же вероятно, что из рас и видов возникают группы более высокого ранга, роды, семейства, отряды и так далее. Однако для характеристики этих категорий нам нужна более широкая система понятий; ведь жизнь не предстает перед нами в качестве дикой, безграничной, растекающейся во все стороны популяционной каши. ...Каждый индивид популяции в своей организации воплощает типические принципы общей иерархии, к которой он принадлежит» (Ibid, S. 14). Шиндевольф показал, что Э. Майр был неправ в критике современного типологического мышления, которое отнюдь не связано с признанием неких архетипов, планов строения как реальных категорий в духе платоновских идей. Для него «Типология — это способ мышления и выражения, свойственный морфологии, систематике и филогении» (Ibid, S. 5). Она остается необходимой в этих науках, так как популяционно-генетические представления о биологическом виде не работают при выделении видов ископаемых. С некоторой долей иронии он показывает, что ни Дж. Г. Симпсон, ни сам Э. Майр не могли обойтись без понятия «тип».

О. Г. Шиндевольф признал, что его ранние представления о возникновении ключевых признаков крупных филогенетических групп в результате резкого мутирования отдельных особей сложились в конце 1920-х — начале 1930-х гг. в Берлине (Ibid, S. 69). К настоящему времени они не нашли подтверждения в экспериментальной

биологии. В целом он пришел к тем же выводам, что и большинство генетиков 1960-х гг., и считал свои прежние возражения сторонникам СТЭ по этому вопросу неверными. В то же время Шиндевольф предупреждал, что не следует думать, будто бы «благодаря СТЭ мы можем объяснить всё» (Ibid), и возражал теперь против переноса генетической терминологии в филогенетику. Не видел он смысла и в предложении В. Хеннига создавать экспериментальную филогенетику. В целом в этой книге патриарх немецких палеонтологов проявил уникальную способность на протяжении лет критически относиться к своим прежним взглядам и вносить в них принципиальные изменения в связи с развитием науки. Между первыми его трудами, написанными с позиций неокатастрофизма, и последней книгой, в которой были сделаны важные шаги по синтезу СТЭ и сальтационизма, лежит почти полувековой путь полевых и музейных исследований и скрупулезного анализа разнообразной литературы в поисках надежных фактов и аргументов. И эта интенсивная творческая деятельность одного из крупнейших палеонтологов XX в. наложила отпечаток на дискуссии и контекст становления и развития современного эволюционного синтеза, особенно в немецкоязычном пространстве.

О коренном изменении отношения к идее эволюции в научном сообществе Германии красноречиво свидетельствует серия крупных международных конференций, посвященных эволюции, в том числе и годичное собрание Леопольдины 1973 г. (Evolution... 1975), на которых однозначно доминировали сторонники СТЭ.

Заключительная глава 12
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

**12.1. Еще раз к вопросу об интернациональных, национальных
и дисциплинарных аспектах синтеза**

На протяжении всей книги я старался продемонстрировать, что с середины 1930-х гг. многие ученые в англоамериканском, немецком и русском языковых пространствах признали, что дарвинистское предположение о постепенной поступательной эволюции было правильным и может быть объяснено такими факторами эволюции, как мутации, рекомбинации, изоляция и естественный отбор. 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 благодаря действиям экологических факторов». Английский зоолог Дж. Хаксли в своей книге «Эволюция. Современный синтез» окончательно охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «современный эволюционный синтез». В дальнейшем его принято было обозначать термином «синтетическая теория эволюции», впервые предложенным Н. И. Бухариным в 1932 г. Под СТЭ, или «современным синтезом», обычно понимали и понимают различные попытки ученых разных стран и разных специальностей в конце 1930-х — 1940-х гг. создать градуалистическую, селекционистскую эволюционную теорию, которая была бы способна единым механизмом объяснить как образование видов, так и их дальнейшую дивергенцию, т. е. процессы микро- и макроэволюции.

Несмотря на это создание современного эволюционного синтеза на первый взгляд предстает как дифференцированный и даже раздробленный процесс, в котором участвовали представители разных биологических дисциплин (генетика, систематика, биогеография, этология, сравнительная анатомия, палеонтология, морфология) и разных стран (СССР, США, Англия, Германия), отличавшихся социально-политическим и экономическим устройством. Эти ученые использовали разные методологии и придерживались различных философских систем (позитивизм, диалектический материализм, панпсихизм, механицизм и т. д.). Но результат, т. е. СТЭ, имел довольно целостный характер, прежде всего в англоамериканском языковом пространстве. Этому способствовало единство традиционных научных практик и почти полное отсутствие внешних политико-идеологических факторов, нарушавших процесс создания и расширения синтеза. Целостность определялась единством и неразрывностью логики, в пределах которой ставились и решались исследовательские задачи.

В значительной степени из-за этого именно научно-исследовательские программы, сформулированные архитекторами СТЭ в Англии и США, были с энтузиазмом восприняты в разных отраслях биологии и в разных странах и послужили основой многочисленных эволюционно-биологических исследований. Между тем даже в пределах США этот синтез носил интернациональный характер. Не случайно его

символом для американских авторов служил триумвират, составленный выходцами из разных национальных научных сообществ. Его следующим образом описал Д. Л. Халл: «Добржанский, русский эмигрант, Симпсон, огненно-рыжий американец, красные волосы которого стали белыми в [его] поздние годы, и Майр, квинтэссенция немца, который в восемьдесят всё еще держал шомпол прямо» (Hull, 1988, p. 71). Именно исследования и труды этого «мозгового центра», в который входили также Дж. Л. Стеббинс и Дж. Хаксли, определили характер «эволюционного синтеза» и его результаты в мировом масштабе, много сделав для институционализации СТЭ, ее пропаганды и защиты. Именно в рамках сформулированных ими программы шли эволюционно-биологические исследования в разных странах.

Попытки изоляции от общего тренда, происходившие, как правило, в силу социально-политических и идеологических соображений, неизбежно вели к замедлению прогресса эволюционной теории в той или иной стране, а нередко к ее стагнации и маргинализации. Так произошло в СССР, где власть в 1930-х — 1950-х гг., стараясь изолировать отечественную эволюционную мысль от «пагубного» западного влияния, насаждала вместо СТЭ некий архаичный и нелепый вариант эволюционных построений, названный «советским творческим дарвинизмом». Установление тоталитарных режимов в Германии и России пагубно сказалось на сотрудничестве биологов. В обеих странах власти предприняли попытки создать собственные варианты науки с ярко выраженным националистическим колоритом. В результате свертывались, а иногда и полностью прекращались личные и институциональные контакты, совместные исследования. Долгое время отсутствовали благоприятные условия для развития СТЭ и в других странах континентальной Европы, прежде всего во Франции, но не по политическим причинам, а в силу научных традиций.

Тем не менее было бы ошибочно связывать эволюционный синтез только с работами американских и английских ученых, тогда как труды ученых других стран, прежде всего России и Германии, либо недооценивать, либо вовсе не упоминать. В этих странах также были ученые, которые в силу своих личностных качеств и высокого научного авторитета стремились достичь согласия биологов в синтезе эволюционно-биологических знаний и внесли в него свой специфический вклад. Это я старался доказать на протяжении всей книги, подчеркивая интернациональный характер СТЭ, выделяя при этом лидеров мирового и национального масштаба в его создании.

Роль первопроходца СТЭ в международном масштабе, бесспорно, принадлежит Ф. Г. Добржанскому, успешно соединившему европейские и американские традиции в области эволюционной генетики и систематики. Не случайно его книга «Генетика и происхождение видов» встретила восторженный прием и была отмечена многими положительными рецензиями, написанными учеными разных стран и специальностей. В одной из них говорилось: «Эта книга будет приветствоваться всеми исследователями генетики и эволюции, так как является лучшей из книг, когда-либо написанных на темы, обозначенные в заглавии глав и в заглавии книги в целом» (Cockerell, 1937, p. 472). В дальнейшем эта книга и ее переработанные издания 1941 и 1951 гг. цитировались в качестве одного из основных источников практически во всех ключевых работах (монографиях, коллективных сборниках и статьях) в США, Англии, Германии и даже СССР, где ее автор был объявлен невозвращенцем. При этом биологи разных стран и разных дисциплин находили в трудах Добржанского полезное для себя.

Это проявилось уже в первом междисциплинарном и межнациональном коллективном труде «Новая систематика» (The New Systematics... 1940). Одни ее авторы в теории Добржанского ценили доказательства единства индивидуальной изменчивости и различий между популяциями (Muller, 1940), другие — постепенности усиления генетических различий между видами, возникавших не скачкообразно, а путем аккумуляции малых мутаций (Wright, 1940b). В наиболее цитируемых впоследствии статьях этого сборника (Ford, 1940; Gilmour, 1940; Huxley, 1940; Timofeeff-Ressovsky, 1940a; Wright, 1940b) книга Ф. Г. Добржанского оценивалась как наиболее важная для обсуждения затронутых проблем. Центральное место труды Ф. Г. Добржанского занимают и в других важных эволюционно-биологических работах 1940-х гг. (Mayr, 1942; Huxley, 1942; Die Evolution... 1943; Simpson, 1944; Genetics... 1949; Stebbins, 1950) (см. подробнее: Конашев, 2011, с. 87–90). Везде он на третьем-четвертом месте по цитируемости, уступая соответственно систематикам, ботаникам и т. д., в зависимости от специальности автора, но всегда существенно превышая ссылки на труды других архитекторов СТЭ.

Сравнения разных версий «Генетики и происхождения видов» показывают, что издание 1937 г. было скорее программой будущих исследований, чем синтезом имевшихся фактов и понятий. Большой упор в книге был сделан на значении внутрипопуляционной генетической изменчивости, в то же время доказательства этого пункта были скудны. Почти ничего не было известно о частотах менделевских генетических изменений в природных популяциях, кроме того, что было установлено в результате изучения немногих групп человеческой крови, менделевского морфологического полиморфизма и хромосомных леталей школой Н. П. Дубинина, инверсионного полиморфизма в географических популяциях *Drosophila pseudoobscura*. К серии собственных работ «Генетика природных популяций» Ф. Г. Добржанский приступил только весной 1937 г., проверяя эффективность предложенной модели для изучения генетической изменчивости в природных популяциях: наблюдения временной изменчивости и стабильности полиморфизма, оценки миграции и эффективного размера популяций, доказательство существования селективных различий в природе и, наконец, создание лабораторной модели популяций, в которой отбор мог быть продемонстрирован и оценен (Dobzhansky's... 1981). В «Генетике и происхождении видов» 1951 г. Добржанский уже ссылается на данные, полученные за 15 лет исследований природных и лабораторных популяций, и оценки таких параметров, как отбор, миграция, структура скрещивания. Кроме того, к этому времени было получено большое число данных относительно изменчивости, жизнеспособности и фертильности образцов, взятых в природных популяциях дрозофилы.

Сформулированные Добржанским принципы были распространены на систематику, биогеографию, экологию, этологию, морфологию, эмбриологию, палеонтологию и другие биологические дисциплины, занимающиеся эволюцией, а сама популяционная генетика превратилась в эффективную крупномасштабную экспериментальную науку, исследующую разнообразные виды. В результате потребностей медицины, возникших в ходе Второй мировой войны, огромные достижения были получены в иммунологической генетике, что привело к получению большого объема информации по группам человеческой крови и HLA-полиморфизму.

Вторым по теоретическому вкладу и, безусловно, первым по вкладу организационному был Э. Майр, внесший в традиции американской систематики уникальный

немецкий опыт полевой систематики и биогеографии (Maug, 1942). Дж. Г. Симпсон был первым, кто осуществил последовательный синтез представлений о микроэволюции, сформулированных в трудах Ф. Г. Добржанского и Э. Майра, с палеонтологическими данными, заложив тем самым основы современного учения о макроэволюции. Фактически он был первым палеонтологом-эволюционистом, объединившим описательную таксономию с методами современной генетики и статистическим анализом. Благодаря Симпсону оправданными стали претензии эволюционных палеонтологов на участие в изучении каузальных основ эволюции. Самое удивительное, что он предвосхитил концепцию прерывистого равновесия, и его труды как бы связывают два важных этапа в развитии эволюционного синтеза XX в.

Всё это хорошо понимали уже участники симпозиума «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics... 1949), подчеркивая, что генетики и палеонтологи после многих лет взаимного непонимания пришли к общей точке зрения и системе интерпретаций, которая обещает быть взаимно полезной. По их мнению, в обеих дисциплинах отныне имеется общая теоретическая основа, согласно которой эволюция базируется на естественном отборе преимущественно незначительных вариаций, которые составляют огромный запас наследственных изменений, случающихся в многочисленных направлениях. Эта концепция находится в полной гармонии с теми чертами собственной интерпретации Дарвина, которые отличали его от большинства ранних эволюционистов. Однако отныне дарвиновская концепция стала более отточенной, разработанной и экспериментально подкреплённой палеонтологическими данными.

Общепризнанность СТЭ в англоамериканском языковом пространстве видна и из отношения к альтернативным эволюционным концепциям, выдвинутым в рассматриваемый период. Фактически единственной из них оказалась теория Р. Б. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), встретившая в целом негативную реакцию и не раз подвергавшаяся критике за постулирование резкого различия не только между микро- и макроэволюцией, и даже между расо- и видообразованием, но и за преуменьшение роли популяционно-генетических процессов и отбора.

Вместе с тем американские архитекторы СТЭ изначально стремились превратить ее в международный феномен, подключив к нему, прежде всего, русских биологов-эволюционистов. Добржанский был инициатором издания в США и Канаде книги И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции», в предисловии к которой он поставил его имя рядом с другими главными архитекторами СТЭ (Dobzhansky, 1949a, p. XIV). К числу создателей СТЭ причислял Шмальгаузена и Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1949b), также отозвавшийся положительной рецензией на английский перевод «Факторов эволюции» (Simpson, 1949a). Они всячески пытались помочь российским коллегам в борьбе с лысенкоистами. Об уникальном вкладе Шмальгаузена в СТЭ писал немецкий эволюционист В. Гамбургер, подчеркивая, что Шмальгаузен впервые наметил синтез эмбриологии и генетики, реализация которого в полной мере стала возможна только после возникновения молекулярной биологии и базирующейся на ней биологии развития (Hamburger, 1980).

Сам И. И. Шмальгаузен, насколько мне известно, не пользовался термином СТЭ, предпочитая говорить о современном дарвинизме. Тем не менее список использованных им работ во втором издании учебника «Проблемы дарвинизма» (Шмальгаузен, 1969), а также в подготовленной после его смерти книге «Факторы

эволюции» (Шмальгаузен, 1968а) однозначно свидетельствует, что он рассматривал себя как участника создания СТЭ. Его ученица Р.Л. Берг, готовившая к переизданию эту книгу, в послесловии к ней однозначно говорила о том, что этот труд Шмальгаузена равнозначен вкладу других создателей СТЭ, а «по широте охвата биологического материала и полноте использования достижений генетики» сопоставим только с книгой Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (Берг, 1968, с. 414). В 1968 г. книга Шмальгаузена «Происхождение наземных позвоночных» вышла на английском языке и была отмечена положительными рецензиями ведущих палеонтологов — А. Ромера, Э.К. Олсона и др. Осознавая отсутствие точных критериев для выделения «главных и неглавных архитекторов» СТЭ, я стремился показать, что труды И.И. Шмальгаузена, прокладывавшего дорогу синтезу генетики, морфологии, эмбриологии и теории естественного отбора, играли важную роль в оформлении СТЭ как международного явления в условиях Холодной войны. По существу именно он до начала 1960-х гг. был признанным лидером советских сторонников СТЭ.

Тем не менее, власть сделала всё для изоляции советских биологов-эволюционистов от главного тренда развития мировой науки. Уже в конце 1920-х гг. произошёл массовый выход советских биологов из международных научных обществ. Книги зарубежных авторов для них порой становились малодоступными, нарастала и языковая изоляция. В период формирования СТЭ на русском языке не вышло ни одной книги крупнейших биологов-эволюционистов Германии, да и в библиотеках СССР они были редкостью. Только в ведущих библиотеках были книги английских и американских архитекторов СТЭ, а из их основополагающих трудов на русский язык вскоре после войны были переведены только книги Э. Майра «Систематика и происхождение видов», вышедшая в СССР спустя два года после войны (Майр, 1947), и Дж. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Симпсон, 1948), сыгравшие важную роль в воспитании новых поколений отечественных биологов-эволюционистов в условиях доминирования лысенкоизма. Другим американским и английским архитекторам СТЭ было труднее пробиться к русскоязычному читателю в условиях разделенного мира. Холодная война опустила железный занавес, а августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. надолго изолировала ученых СССР от западных стран. Уже готовый набор книги Дж. Хаксли «Эволюция. Новый синтез» был рассыпан сразу после августовской сессии ВАСХНИЛ, а его изданная на русском языке книга «Удивительный мир эволюции» (Хаксли, 1971) была воспринята как популярная брошюра. После того как в 1930 г. Добржанский не вернулся из командировки и остался в США (У истоков... 2002, с. 406), его труды в 1930-х — 1950-х гг. фактически были под запретом, а многие из них и позднее десятилетиями находились в спецхране (Конашев, 2002). На русском языке не было издано ни одной книги Б. Ренша, а статьи Дж.Л. Стеббинса лишь несколько раз публиковались на русском языке в специализированных ботанических изданиях.

Тем не менее биологи-эволюционисты Англии и США с заинтересованностью и подчеркнутым уважением относились к советским биологам и историкам науки, охотно шли на установление научных контактов, регулярно отвечали на письма, присылали им отписки статей и книги. Хотя не все из них читали порусски, но у них были референты, готовившие обзоры и выдержки из книг, напечатанных на русском языке. По мере сил и возможностей они помогали издавать

труды советских биологов в США. Благодаря их содействию в США вышли книги Л. С. Берга, Г. Ф. Гаузе, И. И. Шмальгаузена. Они признавали вклад в синтез работ Р. Л. Берг, Н. И. Вавилова, С. М. Гершензона, Н. П. Дубинина, П. М. Жуковского, М. С. Навашина, Ю. М. Оленова, М. А. Розановой, Е. Н. Синской, В. Н. Сукачёва и др. советских генетиков и растениеводов, работы которых были опубликованы на английском языке и часто цитировались.

В немецком биологическом сообществе также создавался немецкий вариант «эволюционного синтеза», признание которого в условиях Второй мировой войны и первого послевоенного десятилетия шло за пределами Германии очень сложно, хотя труды Н. В. Тимофеева-Ресовского, Б. Ренша, Г. Геберера, В. Циммермана и О. Г. Шиндевольфа были известны и цитировались. Благодаря деятельности Тимофеева-Ресовского в Берлине и немецкому переводу книги Ф. Г. Добржанского несомненно прямое влияние «русской генетической (биологической) школы» на немецких ученых. Тем более уместно рассматривать «современный синтез» в аспекте единства интернационального и национального, так как в его реализации в разных странах существовали не только сходные тенденции, но и особенности, значимость которых проявилась только со временем.

Благодаря немецким и российским биологам-эволюционистам было сохранено многообразие методологий, подходов и концепций, позволившее эволюционной теории отвечать на вызовы последних десятилетий XX в., когда вновь возникли вопросы о многофакториальности эволюции, разнообразии форм видообразования, специфике причин и закономерностей эволюции в различных крупных таксонах и на разных уровнях организации живого. Исследовательский «манифест», каким являлись труды американских основоположников СТЭ, на протяжении 1940-х гг. привел к образованию в США целой индустрии эволюционных исследований в области генетики, систематики, палеонтологии, экологии и некоторых других биологических наук. Иначе обстояло дело в Германии и СССР, хотя сходных взглядов и в этих странах придерживались многие биологи. По возможности они старались включиться в создание новой динамично развивавшейся эволюционной концепции, быстро расширяющей сферы влияния вопреки разного рода идеологическим и политическим барьерам, возводимым властями. Вопреки внешним и внутренним катаклизмам и долговому сопротивлению со стороны многих биологов учению о естественном отборе, немецкое языковое пространство, впрочем, как и русское, сыграло решающую роль в популяризации современной версии дарвинизма. В СССР, как и в Германии, в конечном счете СТЭ была воспринята, получила широкое распространение и популярность.

Каждая страна и каждая отрасль эволюционной биологии имела свои особенности в усвоении СТЭ, которые, зачастую препятствуя или способствуя ей, воздействовали на ее развитие в соответствующих национальных научных традициях. Нельзя свести труды разнообразных и оригинальных ученых из разных стран к набору нескольких постулатов, как это нередко делают в работах по истории СТЭ, а затем на базе придуманных таким образом общих постулатов СТЭ судят, кто является ее основателем, а кто нет. Единственной общей чертой всех основополагающих трудов по СТЭ был широкий синтез данных различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции, осуществленный на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований.

Доминировавшая в историографии тенденция связывать прогресс эволюционного синтеза только с одним из вариантов СТЭ повредила, прежде всего, ей самой. В результате любые новые данные и теоретические обобщения воспринимались как вызов СТЭ или даже как свидетельство ее кризиса. На самом деле таким образом шел нормальный процесс развития эволюционно-биологического знания со всеми его сложностями и противоречиями, что я постараюсь далее продемонстрировать на некоторых примерах, главным образом из зарубежной литературы.

Восходящее развитие СТЭ продолжалось до начала 1970-х гг., когда новейшие открытия в области молекулярной генетики, биологии развития и палеонтологии, казалось бы, поставили под вопрос правомерность основных постулатов СТЭ. Оживились апологеты и различных форм креационизма (научного креационизма, разумного замысла и т.д.). Более четверти века продолжались ожесточенные атаки на СТЭ, и только в начале третьего тысячелетия пришло осознание ее места в новом синтезе эволюционной биологии.

12.2. Критика СТЭ и «альтернативные» эволюционные теории

В результате успехов молекулярной биологии было сформулировано новое понимание генетических предпосылок протекания эволюции и сделаны попытки объяснить процессы эволюции исключительно молекулярными механизмами. Одним из главных следствий «молекулярного бума» стали сомнения в эффективности СТЭ.

Первой серьезной попыткой ограничить сферу действия синтетической теории эволюции в объяснении макроэволюции и ее темпов была концепция нейтральной (или недарвиновской) эволюции (King, 1965; King, Jukes, 1969; Kimura, 1979). В наиболее полном виде она была сформулирована японским генетиком М. Кимура (Kimura, 1983; рус. пер.: Кимура, 1985), который полагал, что большинство эволюционных изменений на молекулярном уровне, выявляемых при сравнительном изучении аминокислотных последовательностей белков и нуклеотидных последовательностей ДНК, обусловлено не дарвиновским отбором, а случайным дрейфом селективно нейтральных или почти нейтральных мутаций. Сам Кимура, правда, не раз заявлял, что его теория не противоречит главному постулату о естественном отборе как движущей силе морфофизиологических особенностей организма, а лишь раскрывает иную сторону эволюционного процесса, подчеркивая большую роль мутаций и случайного дрейфа генов в эволюции на молекулярном уровне. Но одна из первых статей с изложением этой теории, принадлежавшая американским единомышленникам Кимуры, была провокационно названа «Недарвиновская эволюция» (King, Jukes, 1969). Это вызвало бурные дебаты, в которых участвовали и основатели СТЭ (Майр, 1974; Stebbins, Ayala, 1981).

Разбирая доводы в пользу гипотезы нейтральной эволюции (вырожденность генетического кода, функциональная эквивалентность некоторых аминокислот, замещение аминокислот с постоянной скоростью), Э. Майр (1974, с. 143) высказал ряд сомнений в их значимости для пересмотра основ СТЭ. Во-первых, он указал на отсутствие экспериментальных данных о том, что обратные мутации могут контролировать относительную частоту кодонов, кодирующих одну и ту же аминокислоту. Во-вторых, по его мнению, в ходе развития молекулярной биологии и увеличения наших знаний о роли тех или иных молекул в биохимических процессах и в обеспечении

адаптивности организмов будет уменьшаться число участков в крупных молекулах белка, которые на сегодняшний день считаются не имеющими специфических функций или абсолютно равноценными в адаптивном отношении. В-третьих, Майр подчеркнул адаптивную значимость самого генетического груза, пополняемого нейтральными мутациями, в случае резкого изменения генетической среды.

Но сторонники и последователи теории М. Кимуры в своих работах продолжали настаивать на расхождении между СТЭ и наблюдаемыми фактами. Они обращали внимание на то, что если бы большая часть генетических изменений в природе подпадала под действие естественного отбора, то степень изменчивости должна была бы быть гораздо ниже наблюдаемой, поскольку полезные адаптивные изменения должны сохраняться и распространяться в популяции, а вредные — элиминироваться отбором. Однако масштабы изменчивости в природе намного превышают теоретически предполагаемые. Более того, они так велики, что требуют внесения соответствующей поправки в теорию — введения предположения о том, что подавляющая часть генетических изменений нейтральна, т. е. безразлична для выживания организма. Следовательно, их сохранение в популяции или элиминация является результатом случая, а не отбора.

Со временем произошло сближение позиций. С одной стороны, исследования М. Кимуры и др. авторов подтвердили огромные масштабы генетической изменчивости на молекулярном уровне. С другой стороны, накапливавшийся материал о биохимическом полиморфизме аллелей свидетельствовал о его селективной значимости (Nevo, 1983). Сравнивая популяции, существующие в одинаковых или сходных условиях окружающей среды, эволюционисты показали, что скорость эволюции пропорциональна масштабам генетической изменчивости внутри популяции. В результате разного рода поправок и изменений, внесенных в первоначально альтернативные концепции, теория нейтральной эволюции заняла свое, вполне определенное, но достаточно скромное место в современных эволюционных представлениях. Уже в год публикации русского перевода книги М. Кимуры, Дж. Л. Стеббинс и Ф. Айяла (1985, с. 50) уверяли, что обе теории вполне совместимы, сохраняя «свои основные постулаты в рамках более современной теории, которая, объясняя возникновение генетических изменений, отведет случайным процессам достаточно важную роль». Взаимодополнительность двух теорий с самого начала признавал и М. Кимура (1985, с. 10).

Немного позже Э. Майр, оценивая концепцию нейтральной эволюции как важный шаг в понимании молекулярных основ макроэволюции, утверждал, что каждое молекулярное изменение в конечном счете может повлиять на биохимию, индивидуальное развитие, физиологию или поведение организмов и стать объектом действия отбора. Он считал неверным называть эволюцией всякие изменения на молекулярно-генетическом уровне. В случае неадаптивных замещений кодонов и аминокислот «правильнее говорить не о неदारвиновской эволюции, а о неदारвиновских изменениях во время эволюции» (Мауг, 1991, р. 153). В то же время в начале 1990-х гг. Майр вынужден был признать, что в момент выдвижения концепции нейтральной эволюции он не смог принять утверждений о высокой частоте нейтральных замен нуклеотидов, которые позднее подтвердились.

Другим примером включения в современные дарвиновские достижения молекулярной генетики служат представления о дупликации и дивергенции генетического

материала (Ohno, 1970: рус. пер.: Оно, 1973). Выдвинутые как альтернатива СТЭ, они качественно изменили область теории эволюции, еще теснее связав ее с экспериментальной биологией. Впоследствии они сделали процессы эволюции на молекулярном уровне доступными экспериментальной проверке благодаря методам геномики при изучении современных организмов: существование псевдогенов, доказательство полиплоидии в ходе таксономической дивергенции живых систем, роль мобильных генетических элементов в эволюции геномов и др.

Достижения в области молекулярной биологии позволили лучше понять не только процесс образования генов, но и генетические предпосылки эволюции, природу генетической изменчивости. В то же время «молекулярные вызовы» СТЭ еще раз продемонстрировали, что неоспоримые достижения молекулярной биологии, биофизики и биохимии порождают представление о том, что через выдвигание новых, альтернативных СТЭ эволюционных концепций вот-вот будут решены, причем «окончательно», еще нерешенные проблемы эволюционной биологии. Но события последних десятилетий продемонстрировали иллюзорность подобных надежд, выявив многоуровневость эволюционных преобразований.

Ко второй группе основных проблем, на которых строилась критика «эволюционного синтеза» и СТЭ, относятся проблемы, поставленные перед СТЭ развитием палеонтологических исследований и всего комплекса отраслей биологии, связанных с изучением макроэволюции. Разнообразные и настойчивые попытки открытия и объяснения «недарвиновской эволюции», «недарвиновских законов», «недарвиновских областей», выдвигания «недарвиновских» принципов, понятий и теорий не прекращаются уже на протяжении более чем ста пятидесяти лет. Разнообразные теории макроэволюции в постсинтетический период предполагают наличие особых механизмов макроэволюции, так как микроэволюционные механизмы не в состоянии объяснить большое число макроэволюционных процессов. Наиболее известной среди таких теорий в последние десятилетия XX — в начале XXI в. считается теория прерывистого равновесия.

Первоначально она основывалась преимущественно на данных палеонтологии и частично молекулярной биологии. Ее истоком послужила статья в журнале «Эволюция» палеонтолога Н. Элдриджа из Американского музея естественной истории (Eldredge, 1971), а свое название она обрела в 1972 г. в его совместной публикации с С. Дж. Гоулдом, палеонтологом из Гарвардского университета (Eldredge, Gould, 1972). Изучая эволюцию девонского рода трилобитов в штате Нью-Йорк, они пришли к выводу, что переход между их последовательно сменявшимися друг друга формами происходил не постепенно, а скачками. Вид, существовавший в течение миллионов лет без каких-либо существенных изменений, внезапно исчезал и в вышележащих слоях заменялся новым, с иными морфологическими признаками. Процесс чередования стабильного состояния вида, его стазиса и быстрой смены его новым видом был назван ими «прерывистым равновесием». Как и молекулярные генетики до них, авторы новой концепции стали говорить о «недарвиновских» процессах и механизмах эволюции, якобы опровергающих селекционизм и адапционизм. Это вызвало ожесточенную дискуссию, прежде всего на знаменитой Чикагской конференции в 1980 г. по проблемам макроэволюции, тон на которой задавали сторонники новой теории. Казалось, что по всем затронутым вопросам — неравномерности темпов эволюции, причинам ее направленности, структурным

ограничениям — выявились принципиальные расхождения со СТЭ, оказавшейся, по словам многих, «под огнем» («under fire»). Ход полемики, аргументы противоположных сторон я подробно рассмотрел более 10 лет тому назад (Колчинский, 2002, с. 430–465). Здесь остановлюсь на некоторых возражениях со стороны создателей СТЭ и их приверженцев.

С критическим анализом основных положений теории прерывистого равновесия выступили Дж. Л. Стеббинс и Ф. Айяла (Stebbins, Ayala, 1981), которые отметили некорректность утверждений пунктуалистов о несовместимости их взглядов со СТЭ, которая никогда не была связана с исследованием только градуалистических изменений, уделяя большое внимание быстрым эволюционным процессам, в том числе и видообразованию путем гибридизации, полиплоидии, дрейфа генов и т. д. Но анализировать образование нового вида средствами палеонтологии недостаточно, так как в таком случае выявляются лишь морфологические изменения, причина которых не всегда ясна. Палеонтологический метод имеет свои преимущества, так как получить сведения о направленности эволюции иными средствами практически невозможно. По мнению Стеббинса и Айялы, принимая положение о единстве механизмов микро- и макроэволюции, нельзя забывать, что последняя имеет свою специфику, связанную с тем, что в больших масштабах времени ощутимо влияние факторов, которые практически не имеют никакого значения в изменениях на уровне ниже видового. В этом и только в этом смысле можно говорить о несводимости макроэволюции к микроэволюционным процессам. Видимо, нет серьезных оснований говорить о существовании полиуровневой теории эволюции. Скорее можно рассматривать разные по своему предмету эволюционные концепции, самостоятельность которых имеет не абсолютный, но лишь относительный гносеологический смысл. Относительность противопоставления микро- и макроэволюционных представлений, по мнению Стеббинса и Айялы, особенно заметна на примере СТЭ, которая объединяет в себе и те, и другие.

Схожую точку зрения высказал В. Грант (Grant, 1982), отметив, что дарвинисты допускают и градуалистическое, и прерывистое видообразование, исходя из того, что обе эти формы эволюции объединены широким спектром переходных процессов. Примером такого подхода служит концепция Дж. Г. Симпсона, учитывающая многообразие темпов эволюции. Вообще парадоксален сам факт использования представления, призванного решить частную проблему перерывов в геологической летописи, в качестве универсального ключа для объяснения всех эволюционных проблем.

Обстоятельный анализ теории прерывистого равновесия с точки зрения современных популяционно-генетических представлений был осуществлен эдинбургским биологом-эволюционистом В. Чарлзворфом (Charlesworth, 1982; Charlesworth et al., 1982). Рассмотрев основные проблемы, обсуждаемые в рамках пунктуализма: филогенетический стазис; обязательную связь морфологических изменений с видообразованием; возникновение эволюционных новшеств; направленность макроэволюции, — он убедительно показал, что претензии теории прерывистого равновесия на новизну неосновательны. Генетические механизмы, к которым апеллируют пунктуалисты, либо давно включены в СТЭ и описываются пунктуалистами с применением новой терминологии, либо же очень гипотетичны и нуждаются в серьезном обосновании как в фактуальном, так и в теоретическом плане. С точки зрения

другого английского эволюционного биолога из Оксфорда, Клинтона Ричарда Доукинса (Dawkins, 1982), придерживающегося ультраселекционистской точки зрения, данные, приводимые сторонниками новой концепции, ничем не противоречат СТЭ, а попытки представить систему якобы новых положений на основе дихотомизации старых, как правило, бесплодны. Признавая актуальность проблемы неполноты геологической летописи, американский историк эволюционной теории У. Провайн (Provine, 1982) не согласился с претензией теории прерывистого равновесия на объяснение палеонтологической летописи с иных позиций. По его мнению, СТЭ, опираясь на данные популяционной генетики, делала это весьма успешно, не впадая при этом в крайности, характерные для пунктуализма.

Э. Майр (Mayr, 1982b; c) также отметил, что для провозглашения необходимости нового теоретического подхода нет оснований. Противопоставление быстрых эволюционных изменений и изменений, идущих под контролем естественного отбора, в принципе неверно, так как даже в случае генетического дрейфа и генетической революции именно отбор закрепляет направление изменений, придавая ему устойчивый характер. Совершенно неверно и то понимание адаптации, которое приписывается СТЭ. Отнюдь не каждый признак организма или вида является оптимально адаптированным уже потому, что отбор не отмечает нейтральные признаки. Применительно к видовому отбору Майр показал, что межвидовые взаимодействия очень важны для понимания макроэволюции. Но именно они фактически не учитываются пунктуалистами, которые рассматривают видовой отбор как чисто статистический фактор, накапливающий различия, проистекающие из неравноценности видов с точки зрения их эволюционной перспективности. В такой трактовке он полностью определяется внутренними факторами, с чем Майр не мог согласиться.

Особое внимание, конечно, привлекла проблема неравномерности темпов эволюции. Критика положений теории прерывистого равновесия здесь была особенно обстоятельной. Прежде всего была показана неправомерность абсолютизации роли прерывистых переходов в эволюции. Постепенные изменения аккумулятивного типа — достаточно обычное эволюционное явление. Их можно выявить как на уровне видообразования и последующего дивергентного расхождения видов (Douglas, Avise, 1982), так и на уровне эволюции отдельных признаков (Stringer, Andreus, 1988). Высказано также мнение, что при машинном моделировании эволюционных процессов удобнее использовать градуалистическую методологию, а не представление о случайном характере флуктуации темпов видообразования и вымирания. Был сделан вывод, что СТЭ в состоянии объяснить быстрые эволюционные изменения, не прибегая к надуманным гипотезам (Templton, 1980a; b; 1981; Petry, 1982). Характерно, что справедливость принципов СТЭ была показана на примере эволюции маммалоподобных рептилий (Kemp, 1982), филогения которых часто использовалась как источник данных в пользу пунктуализма.

Была специально рассмотрена и проблема эволюционного стазиса (Schopf, 1981; 1982; 1983). Палеобиолог Т. Дж. М. Шопф, с одной стороны, признал, что устойчивость вида во времени вполне понятна как результат действия нормализующего отбора и выработки морфогенетических механизмов, обеспечивающих независимость онтогенеза от средовых возмущений. С другой стороны, поскольку в теории прерывистого равновесия учитываются исключительно морфологические критерии вида, можно допустить, что в ряде случаев длительность периода стазиса

искусственно увеличивается от 10 до 100 раз, так как в качестве вида диагностируются лишь четко отграниченные друг от друга формы. Как показал П. Гринвуд (Greenwood, 1981) на примере эволюции цихлид, даже у родственных групп видов быстрое видообразование далеко не всегда связано с большой морфогенетической изменчивостью. С обсуждением теории прерывистого равновесия возрос интерес к вопросам, связанным с интерпретацией палеонтологической летописи. Особое внимание привлекала интерпретация отложений бассейна озера Туркана. В результате было подвергнуто серьезному сомнению утверждение П. Вильямсона (Williamson, 1978) о том, что видообразование здесь часто происходит в устойчивой среде. Напротив, оно было приурочено к периодам озерных регрессий. Ошибочное представление о реальных темпах эволюционных процессов часто складывается из-за нарушений условий седиментации.

Вообще основная посылка пунктуализма о полноте палеонтологической летописи была многими признана некорректной. Но даже при принятии предположения о ее полной репрезентативности остается проблема датировки отложений. Без точной датировки процедура внесения временной размерности и измерение скорости невозможно. Это обстоятельство, а также некоторые другие стратиграфические затруднения заставляют усомниться в обоснованности тех посылок, на которых основывается теория прерывистого равновесия.

Поскольку одним из основных принципов пунктуализма стало постулируемое им ограничение филогенеза системой онтогенетических запретов, эта проблема также была рассмотрена специально. Большинство авторов отмечали в связи с этим, что хотя значение морфогенетических механизмов в определении направления эволюции постоянно оговаривается, данные биологии развития пока еще очень мало используются в эволюционной теории. Это вывод актуален и поныне, несмотря на все призывы к решению проблемы «Devo-Evo». Тем самым создается почва для поспешных некритических суждений (Thompson, 1983; Arthur, 1982; O'Grady, 1982).

Роль перестройки системы эпигенетических корреляций в эволюции была рассмотрена П. Алберчем (Alberch, 1982a; b), который высказал предположение о большой роли случайных взаимодействий на клеточном уровне в нарушении существующей системы онтогенетических корреляционных механизмов. В силу этого фенотипическая изменчивость может иметь прерывистый характер. Если она будет закреплена естественным отбором, то окажется, что случайные изменения физико-химических взаимодействий клеток в эмбриогенезе приведут к неслучайному изменению направления эволюции. Представление об онтогенетических механизмах и их эволюционной роли связано с обоснованием «гольдшмидтовской картины», которая возникает в результате фенотипического проявления перестройки системы взаимодействия генов в геноме. Однако, как показал специальный анализ (Fitch, 1982; Rose, Doolittle, 1983) современное знание регуляторных механизмов на генетическом уровне недостаточно развито для того, чтобы на этой основе делать широкие эволюционные выводы. Пока не будут ясны пути замены одного регуляторного генного комплекса или отдельных участков комплекса другим, нужно с большой осторожностью относиться к экстраполяции данных молекулярной биологии, учитывать часто вероятностный характер нашего знания об этом уровне организации живого.

Таким образом, с точки зрения СТЭ были критически рассмотрены основные положения пунктуализма. При этом приводилась аргументация о том, что новая система взглядов не давала преимуществ по сравнению с традиционными, а в ряде вопросов создавала серьезные осложнения. Общий вывод сформулировал С. Райт (Wright, 1982, p. 442), заявивший, что нет необходимости прибегать к причинам, отличным от установленных генетикой или экологией, для понимания палеонтологической летописи. Тем не менее сам С. Гоулд и его единомышленники (Е. Врба, Д. Рауп, Дж. Сепкоский, С. Стэнли, Т. Дж. М. Шопф, Н. Элдридж и др.) в течение нескольких лет продолжали настаивать на начале нового эволюционного синтеза, так как предыдущий был далеко не законченным. Именно так назвал Н. Элдридж свою книгу (Eldridge, 1985), опубликованную в год максимальной популярности концепции прерывистого равновесия. Тогда Гоулд позиционировал себя как радикального противника СТЭ и провозглашал, что разрушил основные ее положения: градуализм, актуализм, селекционизм и адапционизм. Его сторонники также полагали, что произвели революцию в палеонтологии, внедрив количественные методы в полевые исследования, превратив ее из описательной в номотетическую науку (Sepkosky, 2005). Они претендовали на равноправное с генетиками и экологами участие в познании причин эволюции. Впоследствии Гоулд был вынужден признать, что ни в популяционной генетике, ни в теории микроэволюции он не находит принципиальных ошибок, а цель его критики — стремление показать неполноту «эволюционного синтеза».

К тому времени уже выяснилось, что отстаиваемые инициаторами пунктуализма основные концепции и факты, включая периферийное видообразование, иерархичность эволюции, эволюционный стазис, были почерпнуты в трудах С. Райта, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Л. Стеббинса, и, следовательно, никак не противоречат СТЭ (Simpson, 1984a), а С. Дж. Гоулд лишь терминологически модифицировал неodarвинизм. Как указывал Майр в начале 1990-х гг., в основе расхождений Гоулда, Элдриджа и их сторонников с архитекторами СТЭ лежат не столько реальные, сколько семантические проблемы, обусловленные различным пониманием неонтологами и палеонтологами таких понятий, как фенотип, модификации, запрограммированность онтогенеза, генетическая революция, видообразование, мгновенность, темп эволюции и т. д. (Maup, 1993). В конечном счете, Майр концепцию прерывистого равновесия оценивал как стадию в развитии неodarвинизма, связанную с концентрацией внимания на проблемах эволюции видов (*speciational evolution*), а не микроэволюции и ее соотношений с макроэволюцией (Maup, 1991, p. 144).

В целом дискуссия между сторонниками СТЭ и теории прерывистого равновесия завершилась в пользу селекционизма. Сторонники СТЭ не только сумели противостоять натиску конкурентной теории, но и наметить перспективы ее дальнейшего развития. Оказалось, что СТЭ полнее отражает эволюцию, чем претендовавший на новый синтез пунктуализм. Как полагали Дж. Л. Стеббинс и Ф. Айяла (1985, с. 50), избегая нарочитых крайностей и противопоставлений, следует согласиться с расширением рамок СТЭ и включить теорию прерывистого равновесия в ее состав. В то же время архитекторы СТЭ были согласны с тем, что появление таких теорий свидетельствует о наличии пока еще не решенных вопросов (Maup, 1982b; Stebbins, 1982b). Среди выделенных Майром проблем можно назвать следующие: 1) как изменяется генотип в процессе видообразования, особенно в случае

генетической революции; 2) какими факторами обеспечивается целостность генома; 3) какую роль в видообразовании и эволюции играют различные участки ДНК; 4) что ограничивает действие естественного отбора; 5) какая часть вновь возникших видов испытывает полный или частичный стазис; 6) как объяснить мозаичность эволюции, когда значительное изменение части организма не сопровождается заметным изменением других частей. Стеббинс, в свою очередь, полагал, что эти вопросы говорят о необходимости дальнейшего исследования следующих проблем: 1) почему эволюционные линии, связанные общностью происхождения, эволюционируют в разных направлениях и с разной скоростью; 2) каково макроэволюционное значение хромосомных изменений; 3) если мутационный процесс может оказывать значительное влияние на изменение направления эволюции, то как часто это бывает; 4) насколько велики значение и важность мозаичной эволюции, особенно разница в скорости изменения морфологических и биохимических признаков.

Тем не менее авторы теории прерывистого равновесия и в дальнейшем периодически заявляли, что СТЭ не в состоянии объяснить все эволюционные процессы и нуждается в дополнениях, учитывающих данные палеонтологии, которая сама по себе способна дать причинный анализ эволюции. Особенно часто это делал С. Дж. Гоулд, убеждая выйти за пределы эволюционной теории «к палеонтологическим исследованиям подлинных образцов жизни на нашей планете — единственной актуализированной версии среди миллионов вероятных альтернатив, которым не суждено было состояться» (Gould, 1994, p. 86). По его мнению, на молекулярном уровне изменения в ДНК часто нейтральны и потому случайны. На более высоких, чем организменный, уровнях, включая виды и целые фауны, прерывистое равновесие может произвести эволюционные направления посредством отбора видов, основанного на их нормах происхождения и исчезновения, тогда как массовые вымирания стирают существенные части биоты по причинам, не связанным с адаптивной борьбой учредительных видов в «нормальные» времена между такими событиями.

Свои взгляды С. Дж. Гоулд подробно изложил в огромной по объему книге «Структура эволюционной теории» (около 1500 страниц большого формата) (Gould, 2002), плохо структурированной и небрежно оформленной, напечатанной с пропусками десятков страниц, тем не менее оцениваемой автором как итог многолетних исканий. Теория прерывистого равновесия осталась центром нового труда. Она неоднократно в одних и тех же словах и выражениях излагается на протяжении всего текста и, кроме того, является главным предметом резюме в 6 страниц в гл. 1 «Определение и пересмотр структуры эволюционной теории» и отдельной гл. 9 «Прерывистое равновесие и правомерность/легализация макроэволюционной теории» в 280 страниц. «Структура эволюционной теории», опубликованная за несколько месяцев до его смерти, стала второй монографией С. Дж. Гоулда по эволюционной тематике. Вышедшая спустя 25 лет после книги «Онтогенез и филогенез» (Gould, 1977), эта его книга вызвала не только восторженные, но и резко критические отзывы. И хотя в рекламе к книге сказано, что ее следует прочесть или по меньшей мере просмотреть каждому, кто называет себя эволюционным биологом и смотрит на окаменелости как теоретик, вряд ли найдется специалист, прочитавший последний труд Гоулда с начала и до конца. Для понимания самой концепции прерывистого равновесия и степени непоследовательности одного из ее основных творцов гораздо лучше подходит посмертно изданный сборник его основных работ

«Богатство жизни: Сущность Стивена Гоулда» (Gould, 2006). Насколько мне известно, на русском языке выходили лишь отдельные, далеко не главные, а тем не более не программные статьи этого, бесспорно, самого известного эволюциониста последней четверти XX в.

Тем не менее для целей моего изложения важно рассмотреть издание 2002 г., поскольку именно его Гоулд считал главным в своем творчестве. В нем он по-прежнему констатировал расхождения со сторонниками СТЭ, уверяя, что данные, полученные в последней трети XX в., являются вызовом «ортодоксальным формулировкам всех трех ветвей сущностной дарвиновской логики» (Gould, 2002, р. 25–26), возникающих из основной ее магистрали — теории естественного отбора. Злоупотребляя политической терминологией, Гоулд тремя ветвями или «фундаментальными принципами дарвинистской логики» называет «деятельность» (центральная ветвь); «эффективность» (левая ветвь) и «область действия» (правая ветвь) (Ibid, р. 14–15). Естественный отбор, действуя на индивидуальные организмы, производит новые виды (деятельность), которые приспособлены к своим средам (эффективность), вызывая изменения, которые накапливаются через какое-то время (область действия), приводя в течение геологических эр к богатству таксономического разнообразия и увеличивающейся морфологической сложности, проявляющейся в живом мире и в ископаемых останках. Многих авторов, далеких от реальных проблем биологии, привлекало стремление Гоулда дать синтез естественнонаучного и гуманитарного знания. Это особенно отчетливо проявилось в недавно увидевшей свет книге о Гоулде, написанной двумя социологами (York, Clark, 2011).

Суть своих расхождений со СТЭ Гоулд по-прежнему видел в неприятии тезиса о возможности объяснения макроэволюции микроэволюцией, защищая тезис о независимом наборе макроэволюционных принципов. Они расширяют и вместе с тем, по его мнению, переформулируют, гармонично взаимодействуют или дополняются экстраполируемыми и всегда своевременными (но не исключительными, а тем более не доминирующими) силами дарвинистской микроэволюции.

Собственно эволюционная концепция С. Дж. Гоулда представлена во второй части (гл. 8–12) объемом в 749 страниц из 1433, т. е. половине книги, под характерным названием «К пересмотренной и расширенной эволюционной теории» (Gould, 2002, р. 595–1343), и включает рассмотрение свежих и расширенных версий старых и излюбленных гоулдовских тем: иерархический выбор, прерывистое равновесие, исторические структурные ограничения, биология развития, значение времени. Но ее сердцевиной, как и квинтэссенцией всей книги, является утверждение о том, что теория прерывистого равновесия есть современная теория макроэволюции, основные положения которой «угрожали и всё еще угрожают самодовольному статус-кво неodarвинистского синтеза» (DiMichele, 2003, р. 261).

В то же время С. Дж. Гоулд подчеркивал, что концепция прерывистого равновесия не претендовала на новый взгляд на механизмы и формы видообразования и макроэволюции, а, используя модель аллопатрического видообразования Э. Майра, лишь разъясняла ее действие в масштабах геологического времени при участии видового отбора (Gould, 2002, р. 88–89). Он уверял, что его критика никогда не была направлена против дарвинизма и СТЭ как его современной формы, а была вызвана абсолютизацией градуализма и селекционизма в трудах Э. О. Уилсона, Д. Деннета, К. Р. Доукинса, Р. А. Фишера и др., чреватой возвратом к социал-дарвинизму

и расизму (Gould, 2006). Их позицию Гоулд обычно именовал фундаментальным дарвинизмом, или ультра-дарвинизмом.

Несмотря на примирительный тон С. Дж. Гоулда, его бесконечные оговорки и клятвы в верности СТЭ последняя его книга вызвала бурную реакцию и противоречивые оценки и в конечном счете не смогла заменить СТЭ. Его попытка добавить что-то к дарвиновской теории эволюции была оценена как далекая от успешной (Ayala, 2005, p. 98). Указывалось на неверную интерпретацию «внезапных» возникновений новых видов согласно обнаруженным ископаемым останкам, якобы свидетельствующим о необычных генетических механизмах, ошибки в трактовке сущности отбора, адапционизма и т. д. (см., например: Beatty, Desjardins, 2009). Вновь было указано, что последовательность окаменелых форм обусловлена стратиграфией слоев осадкообразования, которые зачастую идут с перерывами в десятки–сотни тысяч лет. В то же время промежуток времени в 100 000 лет охватывает один миллион поколений насекомых типа *Drosophila*, или улиток типа *Cerion* (предмет эмпирических исследований самого Гоулда), и десятков тысяч поколений рыб, птиц, или млекопитающих. Таким образом, события, относящиеся к видообразованию, и морфологические изменения, развернутые в течение тысяч поколений, могут происходить посредством медленных процессов генных замен, хорошо знакомых, изученных в популяционной генетике. Видообразование растягивается на несколько тысяч поколений, хотя может происходить быстро, примером чего служит эволюционное разнообразие *Drosophila* и земляных улиток на Гавайях, сформировавшееся всего за миллион лет. Являются ли образцы морфологической эволюции быстрыми или медленными — определяется экологическими возможностями и давлениями отбора, а высокие темпы могут быть достигнуты постепенным накоплением генных замен. Причем соответствующее объяснение обоих темпов было дано еще в рамках СТЭ в концепции квантовой эволюции Дж. Г. Симпсона и в его учении о бродителических, горотелических и тахителических скоростях эволюции и их смене в пределах одной филогенетической линии. Чередование всплеск быстрого изменения и длительных периодов морфологической стабильности, описанной на основе данных, полученных самим Дж. Г. Симпсоном, оказалось именно тем способом эволюции, которое С. Дж. Гоулд спустя 30 лет назвал прерывистым равновесием.

Некоторые из рецензентов, давших негативную оценку эволюционной концепции «позднего» С. Дж. Гоулда, указывали на то, что вольно или невольно своей критикой С. Дж. Гоулд помог креационистам. В самом деле, креационисты, ссылаясь на С. Дж. Гоулда как на авторитет в области палеонтологии и эволюционной теории, утверждали, что прерывистая эволюция обнаруживает и подтверждает вмешательство Бога в эволюционный процесс. Ведь внезапное появление новых видов указывает на божественные акты их сотворения. Сам Гоулд в «Структуре эволюционной теории», как и прежде, отрицал такую интерпретацию своей концепции. Он не раз отмечал, что говорит о внезапности видообразования в масштабах геологического времени, растягивавшегося по меньшей мере на 5–6 или даже 100–200 тыс. лет. Причем эти «взрывы» видообразования, по Гоулду, вызывались известными в СТЭ причинами, прежде всего мутациями и отбором, ведущим к адаптивному эволюционному изменению. Фактически он принял объяснения внезапного видообразования, данного СТЭ и особенно Дж. Г. Симпсоном.

Причем скачкообразные морфологические изменения, отмеченные Гоулдом и др. исследователями, не включают появления новых образцов тела, радикально различных типов организмов, или новых членов и органов, наподобие крыльев или легких. Скорее они относятся к признакам, проявляющимся в прерывистой эволюции, — таким как плоскостность раковины устриц, нерегулярные образцы скручивания у аммонитов, или конфигурация головных костей у рыб и т. д. Таким образом, непоследовательность и двойственность позиции С. Дж. Гоулда, как и его оценки теоретического значения собственного вклада в теорию эволюции, отчетливо сохранялись и в последней его работе. Что касается его деклараций о неполноте и недостаточности полученных знаний о факторах и механизмах эволюции, то об этом не раз заявляли все создатели СТЭ. В конечном итоге Гоулд вынужден был признать, что ответов на многие вопросы по-прежнему нет, призывая для их поиска соединить историческое (макроэволюцию) с логическим (микроэволюция). Но дальше благих пожеланий он не пошел и ничего не добавил к познанию причин кембрийского взрыва, когда, по его словам, «большинство ранних морфологических экспериментов погибло» (Gould, 1994, p. 89).

К концу XX — началу XIX в. выяснилась несостоятельность аргумента о внезапном появлении основных типов животных на границе фанерозоя и отсутствия переходных форм между ними. Новаторские исследования Б. С. Соколова, открывшего вендскую фауну, получили блестящее подтверждение. Новые находки в Китае, Пакистане и др. странах стали исчисляться сотнями, с огромной скоростью заполняя пробелы в палеонтологической летописи, особенно среди основных классов, отрядов и семейств позвоночных животных. Подробно изучены пути тетраподизации, маммализации, орнитизации, демонстрирующие асинхронно формировавшиеся компоненты ароморфной организации, что обеспечивало временный выигрыш в борьбе близкородственных алломорфных форм.

Достижения последних 25 лет в области молекулярной биологии и палеонтологии коренным образом изменили ситуацию. Расшифровка геномов многих видов, принадлежащих к различным таксонам, дала возможность проверять, уточнять, а иногда и перестраивать филогенетические отношения, опираясь на различия структурных генов. Доступны стали анализу и некоторые геномы ископаемых видов, включая ближайших родственников *H. sapiens* — неандертальцев. Многократно возросла точность датировок ископаемых остатков и точек расхождения филогенетических линий. На базе анализа митохондриальной ДНК и ДНК Y-хромосомы достаточно точно определено время и место появления современного человека, причем молекулярные данные хорошо совпадают с антропологическими находками. Множится число ископаемых видов гоминид, насчитывающих сейчас более 20 видов, относимых к пяти родам.

Не выдержал проверки тезис о независимости от внешней среды чередования периодов преобразования видов и их стазиса. Систематики и экологи фиксируют бурное формообразование и вымирание многих видов под влиянием антропогенных факторов. Многие открытия в области молекулярной биологии и созданные на их базе эффективные лекарства стимулировали мощную вспышку эволюции возбудителей инфекций и их переносчиков. Химические средства борьбы с вредителями привели к появлению ядоустойчивых форм. Этологами были представлены доказательства того, что самые лабильные признаки организма — поведенческие

у животных, — действующих на базе индивидуального опыта и обучения, контролируются естественным отбором. Широкое развитие получили исследования структуры инстинктов, формирования приобретенных компонентов поведения, иерархии внутривидовых отношений и т. д.

В книге с характерным названием «Палеобиологическая революция», вышедшей 5 лет тому назад под редакцией М. Рьюза и Д. Сепкоского, в 26 очерках, написанных самыми авторитетными современными палеонтологами и философами науки, четко показано, что труды С. Дж. Гоулда и его сторонников — лишь одно из звеньев большого количества открытий и теоретических обобщений в палеонтологии, претендовавших в разное время на коренное изменение взглядов на эволюционный процесс (The Paleobiological... 2009). Одна из глав этой книги посвящена соотношению работ Гоулда и Дж. Г. Симпсона. Ее автор Дж. Кэйн убедительно показал, что Гоулд умышленно стремился всячески дискредитировать труды Симпсона, чтобы его собственная версия прерывистой макроэволюции стала основой для идентификации современной палеонтологии (Cain, 2009). Эту идею Кэйн удачно отразил в названии главы «Ритуальное отцеубийство: почему Стивен Гоулд предательски уничтожил Джорджа Симпсона».

Два года тому назад, Д. Сепкоский, сын ученика С. Гоулда и его горячего единомышленника, опубликовал объемную книгу «Переисследуя ископаемые остатки», посвященную становлению концепции прерывистого равновесия и претензиям ее авторов на революцию в палеобиологии (Sepkosky, 2012). По мнению Сепкоского-младшего, широко разрекламированная концепция оказалась лишь новой интерпретацией известных из литературы палеонтологических данных и обобщений. Он вновь подчеркивал непреходящее значение трудов Дж. Г. Симпсона для формирования современных взглядов на проблемы макроэволюции.

Мировое значение приобрела дискуссия по проблемам социобиологии, стимулированная американским мирмекологом Э. О. Уилсоном (Wilson, 1975), который в течение более чем 30 лет претендует на создание нового эволюционного синтеза, находя широкую поддержку и суровую критику. В книге «Социобиология. Новый эволюционный синтез», опубликованной почти одновременно с теорией прерывистого равновесия, Уилсон попытался объяснить такие типы социального поведения животных, как альтруизм, агрессия и т. д. при помощи эволюционных механизмов. Хотя книга была построена на биологическом материале, прежде всего на результатах изучения самим Уилсоном поведения муравьев, в последней главе он остановился на поведении людей, полагая, что изучение животных становится ключом к познанию наиболее характерных черт поведения человека. Позднее Э. О. Уилсон написал сам или в соавторстве несколько книг о биологических основах поведения (Lumsden, Wilson, 1982; Wilson, 1984), в том числе книгу «О природе человека» (Wilson, 1978), удостоенную в 1979 г. Пулитцеровской премии. Второй раз Пулитцеровскую премию он получил в 1991 г. за книгу «Муравьи», написанную совместно с немецким энтомологом Б. Хёлдблером (Hölldobler, Wilson, 1990). Труды Уилсона многократно издавались и переиздавались во многих странах на разных языках, за исключением русского. Он в течение почти 40 лет остается, пожалуй, наиболее известным в мире биологом-эволюционистом. Благодаря ему социобиология превратилась во влиятельное междисциплинарное направление, а приемы эволюционно-биологических исследований, прежде всего генетики, этологии и экологии,

были использованы для объяснения социального поведения не только животных, но и людей.

Под социобиологией Э. О. Уилсон понимал систематическое исследование биологических основ общественного поведения. Исходным пунктом ее построения он считал выполненный им анализ внутривидовых коммуникаций в сообществах животных как детерминированных, организованных и биологически целесообразных. Для Уилсона организация любого сообщества животных базируется на информационном взаимодействии его членов, где каждый член вносит свой вклад в дело противостояния с конкурентами и с неблагоприятными обстоятельствами. Он, конечно, понимал, что реальные способы социальных взаимодействий у общественных животных видоспецифичны и достаточно лабильны, завися от соотношения врожденных и приобретенных способов поведения, от распределения пищевых ресурсов, давления со стороны хищников, взаимоотношений с конкурентами, специфики соотношения полов, внутригрупповой иерархии и распределения социальных функций. Вместе с тем он выделил изоморфные элементы социальных коммуникативных систем у представителей очень далеких друг от друга животных, что позволило прийти к выводу об универсальности некоторых типов социальной организации. Различные способы взаимоотношений организмов Уилсон предложил считать социальными классами и поведение подразделял на альтруистическое, эгоистическое, агрессивное, половое. Э. Уилсон предложил выделять животных, ведущих «одиночный образ жизни», а также «семисоциальных», «парасоциальных», «квазисоциальных» и наконец «эусоциальных». Он попытался свести многообразие контактов между членами популяции к трем основным стратегиям: взаимное притяжение, ведущее к кооперации; нейтральные, т.е. безразличные для партнеров; негативные, отталкивающие акции агрессии, приводящие к рассредоточению. Эффективно организованное сообщество, основанное на подвижном балансе таких контактов или стратегий, он и назвал социумом. Уилсон проследил ранее выделенные формы социальной организации в различных таксонах животных. Но истинная социальность, по мнению Уилсона, отчетливо проявляется у общественных насекомых.

Этот подход получил поддержку известных генетиков, экологов, этологов, систематиков, философов — Р. Александера, У. Гамильтона, К. Д. Дарлингтона, Д. Деннета, К. Р. Доукинза, Р. Трайверса, Ч. Ламсдена, Дж. Майнарда-Смита и др. Их трудами были сформулированы концепции: совокупной приспособленности; альтруистического поведения; эволюционной стабильной стратегии; эгоистического гена. В соответствии с первой из них в каждое последующее поколение вносят вклад не только родительские особи, но и ближайшие родственники, которые способствуют сохранению генотипа популяции (Hamilton, 1964; 1975). Термин «альтруистическое поведение», введенный еще Дж. Б. С. Холдейном, был поддержан частью сторонников социобиологии, прежде всего Р. Трайверсом (Trivers, 1971), который предполагал, что оно приобретает важную роль в эволюции, если ему следует значительная часть популяции: в этом случае польза от него для популяции перевешивает вред для индивида-альтруиста. При эволюционно стабильной стратегии преобладающие в популяции формы поведения не могут быть заменены другими, если им следует большая часть особей. В итоге поведение члена популяции, отклоняющееся от общепринятых норм и не имеющее полезных для популяции свойств, в популяции не закрепляется (Maynard Smith, 1982). Суть предложенной

К. Р. Доукинзом концепции эгоистичного гена заключалась в том, что эволюция — это прежде всего эволюция генов (Dawkins, 1976), и соответственно отбор на уровне особей и популяций всегда предопределен отбором генов.

Используя данные эволюционной и популяционной биологии, социобиология анализировала прежде всего организацию сообществ и стратегию размножения. Сообщества рассматриваются в ней как объединения особей, максимизирующие их индивидуальную приспособленность. Для объяснения эволюции форм общественного поведения насекомых были выдвинуты гипотеза отбора родителей (У. Гамильтон), кооперации особей (мутуализм Ч. Д. Миченера), родительского контроля (Р. Д. Александер) и т. д. Впоследствии к ним добавились различные гипотезы эволюции секса, становления индивидуальности, происхождения стратегии полового поведения человека, причин возникновения оргазма и т. д. (Buss, 1987; 1998; Lloyd, 2005).

Для социобиологов различные стратегии размножения были лишь способами особей максимизировать свою приспособленность к окружающей среде. Они находят свое выражение в конкуренции между самцами, во вкладе родителей в выращивание потомства, в выборе самцов самками, в способности самки к формированию длительных пар, в конфликте между родителями и потомками и воздействии родителей на потомство. Объединение селективной теории эволюции и теории игр позволило рассмотреть организацию сообществ, различные стратегии размножения и формы общественного поведения, в частности эволюцию альтруизма — от простейших форм симбиоза до взаимного альтруизма человека. Было выявлено, что интенсивность коммуникаций в сообществе прямо пропорциональна разнообразию «социальной» организации, достигаемого максимума при небольшом количестве членов особей в объединениях млекопитающих с разумным способом поведения.

Самым упорным и непреклонным противником социобиологии был С. Дж. Гоулд. Начиная с книги «Онтогенез и филогенез» (Gould, 1977; 2000b; d; Gould, Lewontin, 1979) он критиковал Э. О. Уилсона, прежде всего по идеолого-политическим и морально-нравственным соображениям, нередко апеллируя к марксизму за аргументами. В социобиологии Гоулд видел прежние попытки объяснить все основные черты человека, его общественное сознание, мораль, религию и т. д. процессами биологической эволюции, оправдывая тем самым социальное неравенство, расизм и т. д. Против социобиологии резко выступила группа биологов, антропологов и медиков, опубликовав коллективное письмо, в котором указывала на научную несостоятельность и социально-политическую опасность стремления объяснить всё поведение человека и этические нормы факторами биологической эволюции (Allen et al., 1975). Пародией на дарвинизм назвал претензии Э. О. Уилсона Р. Левонтин — один из ближайших учеников Ф. Г. Добржанского и бывший сотрудник Э. О. Уилсона (Lewontin, 1976). Критики отвергали неоредукционизм и самого Э. Уилсона, и К. Р. Доукинза, связанный с признанием генов главными единицами естественного отбора. Другие, напротив, не принимали холизм, якобы приводящий к абсолютизации целостности надындивидуальных систем и группового отбора. Для Н. Эдриджа был неприемлем ультрадарвинизм Уилсона и его сторонников.

В целом Э. О. Уилсону не удалось убедить мировое сообщество биологов-эволюционистов в преимуществах предлагаемого им синтеза по сравнению со СТЭ. В то же время важные положения социобиологии, как и теорий нейтральной эво-

люции и прерывистого равновесия, вошли в состав современной эволюционной теории. Выдвинутые социобиологами идеи и концепции до сих пор обсуждаются в десятках, если не в сотнях книг и статей (см., например: Calcott, 2008; Haufe, 2008; Roughgarden, 2009; Stegmann, 2010).

К поднятым социобиологами темам в немалой степени апеллируют авторы книг «Эпигенетическая наследственность и эволюция: ламарковский аспект» и «Эволюция в четырех измерениях: генетическая, эпигенетическая, поведенческая и символическая изменчивость» (Jablonka, Lamb, 2005a; b), которые претендовали на опровержение главной догмы неodarвинизма со времен А. Ф. Л. Вейсмана, доказывая, что многие эволюционные преобразования идут помимо генетического уровня, и вспоминая наследование приобретенных признаков по Ж.-Б. Ламарку. По их мнению, все типы негенетической изменчивости (эпигенетической, поведенческой и символической) играют самостоятельную роль, а порой помимо отбора оказывают влияние на мутационный процесс, придавая ему направленность в соответствии с требованиями среды.

Такая трактовка известных фактов об активной роли фенотипа в эволюции и о соотношении генетической и эпигенетической изменчивости вызвала резкую дискуссию, преимущественно на страницах журналов по истории и философии биологии. Большинство участников дискуссий не увидели в трудах израильского генетика Е. Яблонки и английского генетика Дж. Лэмба реального опровержения неodarвиновской модели, так как сама эпигенетическая изменчивость — результат эволюции, а ее формы и возможности в конечном счете контролируются геномом (Haig, 2007). Один из критиков назвал свою статью иронически-недоумевающей: «Это революция?» (Godfrey-Smith, 2007). Не менее язвительной была реакция Мари Вест-Эбелхард, охарактеризовавшей позицию Яблонки и Лэмба так: «Танцует с ДНК и флиртует с духом Ламарка» (West-Eberhardt, 2007). Тем не менее дискуссии на эту тему продолжаются, вселяя надежду на скорый реванш у немногочисленных поклонников Ж.-Б. Ламарка во всем мире и Т. Д. Лысенко в России. Отвечая критикам, авторы «нового» ламаркизма смягчили свою позицию, подчеркнув, что они отнюдь не собирались опровергать дарвинизм и лишь подчеркивали необходимость расширить синтез (Jablonka, Lamb, 2007), включая в него сальтационизм и неоламаркизм. В пользу расширяющегося синтеза, по их мнению, говорят как новые данные о природе генетической изменчивости, так и данные о влиянии онтогенеза на их появление.

Однако против необходимости расширения синтеза давно никто уже не возражает. Более того, подобное признание уже стало общим местом в работах практически всех сторонников СТЭ. Об этом с начала 1970-х гг. говорили не только ее архитекторы, но и более молодые селекционисты разных стран и специальностей, в том числе ботаник К. Никлас (Niklas, 1997), зоологи Н. Н. Воронцов (1999) и У. Кучера (Kutschera, 2001), палеонтолог Л. П. Татаринев (2005; 2007). Этой задаче была посвящена недавно вышедшая книга, в которой ученые Германии, России и США попытались оценить перспективы и границы будущего синтеза (Эволюционный... 2013). Все они убеждены, что современные процессы в разных отраслях биологии продолжают расширять наше понимание эволюции и соответственно «эволюция эволюционной теории остается в наши дни столь же животрепещущим и здоровым явлением, как и ранее» (Кучера, Никлас, 2013, с. 65). Построение новой системы

можно называть по-разному: «постсинтезом», «новым синтезом», «незаконченным синтезом», «расширенным синтезом» и т. д., но происходящее стало возможным благодаря тому, что СТЭ, возникшая в известной мере через преодоление ультраселекционизма, свойственного неодарвинизму, оказалась открытой исследовательской программой, которая обречена на постоянное обновление и усовершенствование путем расширения арсенала методик, методов, методологий, подходов, концепций с непрерывной проверкой их эффективности и перспективности. Поэтому, на мой взгляд, современное состояние эволюционной теории лучше всего было бы обозначить как «расширяющийся синтез». А каковы его перспективы и тем более границы, на самом деле никто сказать не может.

Можно сказать, что недолгая история СТЭ есть не что иное, как интеллектуальный отбор инструментариев исследования, а также понятий, идей и постулатов. Начиная с широко дискутируемого предложения Д. Халла (Hull, 1988) описывать сам процесс развития науки по аналогии с процессом эволюции, управляемой отбором, идея преноса понятий и представлений эволюционной теории, включая отбор, коэффициент селекции, дрейф генов, нишу, адаптивный ландшафт и т. д., всерьез анализируется в работах многих биологов-эволюционистов, историков и методологов науки (Gavrilets, 2004; Wilkins, 2008; Wilkins, Godfrey-Smith, 2009 и др.).

Опыт концепций, выдвинутых в постсинтетический период истории эволюционной теории, свидетельствует о том, что их «выживаемость» в немалой степени зависела от умения их авторов встроиться в уже принятую систему знания, включающую дарвиновские представления об эволюции. Приведенные примеры могут быть умножены. Основные тезисы СТЭ сохраняются в современном синтезе, который достиг существенного прогресса в познании многих проблем: форм и скоростей эволюции, массовых вымираний и видового отбора, полового отбора и альтруизма, эндосимбиоза и становления эукариот, фенотипической пластичности и эпигенетической изменчивости, эволюции генома и биоинформации и др. (Margulis, 1993; Ioannidis, 2008; Bostanci, Calvert, 2008; Кучера, Никлас, 2013).

Следует отметить, что многие из альтернативных концепций уже в самом своем названии несли указание на некую ущербность и неполноценность СТЭ. Такова, например, книга «Эволюционная теория: незаконченный синтез» (Reid, 1985), автор которой, сравнительный физиолог, под впечатлением от «биохимического консерватизма» эволюции вместо СТЭ, неспособной, по его мнению, объяснить этот консерватизм, предлагал концепцию, призванную обеспечить «средство объединения информации относительно изменчивости и ее эволюционных последствий в целостной манере, которая отличается от *специального* подхода отбора». Почти тождественна по названию книга Н. Элдриджа «Незаконченный синтез: биологические иерархии и современная эволюционная мысль», больше половины которой тем не менее посвящено изложению классических работ СТЭ Ф. Г. Добржанского, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона, а также обзору последующего развития СТЭ (Eldredge, 1985). На основе этого изложения автор и делает заключение о том, что синтез неполон и нуждается в дополнении теорией двойной иерархии (одна — экологическая, другая — генеалогическая), поскольку парадигма «неодарвинизма» не в состоянии дать адекватное описание макроэволюции.

Еще более радикально настроены были авторы коллективных монографий, названных достаточно претенциозно — «По ту сторону неодарвинизма. Введение в но-

вую эволюционную парадигму» (Beyond... 1984) или «Эволюционная теория: Путь в будущее» (Evolutionary... 1984). Однако путь этот оказался очень коротким, и будущее не состоялось. После короткой дискуссии все эти теории ушли в небытие. Недолго привлекала внимание и другая коллективная монография «Энтропия, информация, эволюция. Новые перспективы физической и биологической эволюции» (Entropy... 1988).

Еще печальнее судьба отечественных недарвиновских гипотез, выдвинутых за последние два десятилетия. Ни одной из них не удалось преодолеть национальные границы, да и в пределах национальных границ их популярность весьма невелика. Их авторы — профессиональные и высококвалифицированные биологи, понимающие сложность задачи, — как правило, ограничились лишь декларациями и манифестами о необходимости создания нового синтеза (Воронцов, 1999; Гродницкий, 1999; 2001; Корочкин, 2002). В этом отношении показательны взвешенные суждения Е. В. Кунина в работе «Логика случая» (2014), оцененной в ряде рецензий как достижение искомого синтеза геномики, биоинформатики и системной биологии для решения фундаментальных проблем эволюции. Однако сам автор скромнее в оценке достигнутого, резонно полагая, что создание нового синтеза — «дело как минимум двух научных поколений. Слишком много еще остается неясного...» (там же, с. 6).

Правда, есть и такие, как правило, историки и философы, которые или апеллируют к концепциям вековой давности типа теорий Л. С. Берга и А. А. Любищева, или так или иначе исходят из представлений «советского творческого дарвинизма», строя очередные «натурфилософские концепции», объявляя их «новейшими эволюционными теориями», окончательно опровергнутыми и СТЭ, и самого Дарвина.

Сама СТЭ смогла выжить и приобрести современный вид благодаря способности отвечать на вызовы новых открытий и обобщений и находить им место в общей системе знаний о факторах и путях эволюции. К сожалению, перспективные направления ее усовершенствования последние несколько десятилетий формировались вне рамок русскоязычного пространства. Падение «железного занавеса», как ни странно, не только не способствовало включению русских ученых в мировое сообщество биологов-эволюционистов, но скорее привело к нарастанию периферийности и маргинальности в попытках осуществить современный синтез в пределах русскоязычного пространства. Однако и в зарубежных странах не так уж всё просто.

12.3. Эволюционизм или креационизм: «или–или» или «и–и»

Успехи СТЭ в англоамериканском языковом пространстве в 1950-х гг., казалось, положили конец противостоянию дарвинизма и христианства. Снизилась активность движения за запрет преподавания теории эволюции в школах, зародившегося в США в начале XX в. и приобретшего мировую известность после судебного процесса над учителем Дж. Скопсом в штате Теннесси в 1925 г. Преподавание эволюционной теории стало частью обязательного образования в развитых странах, включая США, что в свою очередь вело к возникновению мощного антиэволюционного движения, подпитываемого протестом части общества против вмешательства государства в школьное образование (Shapiro, 2008).

Католические иерархи высказывались за размышления и дискуссии по поводу эволюции. С ними солидаризировалась часть православных богословов. Иную

позицию заняли баптисты. Книга теолога Дж. Уиткомба и инженера-гидравлика Г.М. Мориса «Библейский поток» ознаменовала рождение «научного креационизма» и стимулировала создание в США Общества и Института креационных исследований, развернувших активную пропагандистскую и публикационную деятельность с целью придать креационизму статус нормальной научной теории. Со временем книги «научных» креационистов, в которых перепечатавали одни и те же картинки, цитаты, примеры и фразы, надоели публике (Numbers, 2006, 2011), и на смену этому движению в 1984 г. пришел более рафинированный вариант креационизма — концепция «разумного замысла». Ее истоком стала книга «Тайна происхождения жизни», написанная учеными-протестантами: химиком Ч. Б. Тэкстоном, инженером У.Л. Брэдли и геохимиком Р.Л. Олсеном (Thaxton et al., 1984).

Ее выход был одобрительно встречен рядом философов и социологов, ратующих за синтез креационизма и эволюционизма и освобождение от догматического дарвинизма. Среди них оказался один из самых популярных современных социологов Стив Фуллер (Fuller, 2008), который весьма путано пытался доказать, что концепция «разумного замысла» лучше соответствует традициям науки, чем агностицизм Ч. Дарвина. Были и попытки данными палеонтологией подкрепить новый вариант креационизма. Большую известность получила книга М. Дж. Бехе «Черный ящик Дарвина» (Behe, 2006), апеллирующая к данным биохимии, которые якобы не соответствуют редукционистской методологии современного дарвинизма, оказавшегося неспособным объяснить возникновение сложных комплексных систем. Сходной позиции придерживается и В. Демский, представивший подробные математические расчеты о том, что случайность не может обеспечить создание биологических систем и для объяснения их возникновения нужна математическая теория оптимизации, названная автором метафорически «Not Lunch Free» («Несвободный от ланча») (Dembski, 1998; 2002). А. Мейнец также полагает, что современный эволюционизм не может объяснить три главных события в истории жизни: появление бактерий, формирование эукариотной клетки и возникновение многоклеточного организма (Meinesz, 2008), и предлагает искать возможности объединить креационизм и эволюционизм.

Всё это вызывало противодействие со стороны научного сообщества, и появилось немало работ, опровергающих подобные построения (Pennock, 2001; Häggström, 2007; Olofsson, 2008). Национальная академия наук США оценила попытки внедрить креационизм в школьные и университетские программы как угрозу не только науке, но и обществу. В 1984 г. вышла небольшая книга «Наука и креационизм. Точка зрения Национальной академии США», в которой в сжатой форме был дан критический анализ аргументов в пользу креационизма и эволюционизма (Science... 1984). Общий вывод был однозначен: только эволюционная теория базируется на данных современной науки. Спустя 15 лет этот вывод был подтвержден в новой редакции книги, предисловие к которой написал президент Академии Альберт Брюс в 1993–2005 гг. — крупный молекулярный биолог, уделяющий много внимания научной политике и научному образованию (Science... 1999). Брюс подчеркнул, что научное сообщество однозначно отрицает креационизм «из-за отсутствия в нем доказательств» (Bruce, 1999, p. 8). Более того, у его сторонников нет оснований ссылаться на данные современной науки, а сам креационизм нельзя даже «классифицировать как научную гипотезу» (Ibid). К сказанному надо добавить,

что второе издание «Наука и креационизм. Точка зрения Национальной академии США» готовилось под эгидой специального комитета «Наука и креационизм», в состав которого входит 20 наиболее выдающихся генетиков, экологов, биохимиков, палеонтологов, геологов и т. п. Многие из них приверженцы разных конфессий, их трактовки ключевых проблем теории эволюции сильно отличаются. Еще большее количество ученых самого высокого ранга из ведущих университетов и учреждений США были привлечены для составления обзоров соответствующих проблем, начиная с раздела «Происхождение Вселенной, Земли и жизни» и кончая разделом «Эволюция человека».

Под влиянием достижений эволюционной биологии папа Иоанн Павел II 23 октября 1996 г. в послании «Истина не может противоречить истине» признал, что в свете новых знаний теория эволюции перестала быть просто одной из гипотез, и стимулировал тем самым поиск приемлемых для католической церкви интерпретаций эволюции (Калашников, 2009). Дебатам сторонников «разумного замысла» и дарвиновского эволюционизма было посвящено много конференций и книг (Debating... 2004; Why Intelligent... 2004; Shanks, 2004; Ruse, 2005; Scott, 2005; Intelligent... 2006).

Западное научное сообщество, ведущее в течение многих десятилетий дискуссии с креационистами, встретило атаку сторонников разумного замысла жестко и успешно ей противодействовало (Numbers, 2006). Им удалось добиться решения суда в Пенсильвании, запретившего преподавать креационизм в школах, так как в противном случае не соблюдались бы нормы конституции об отделении церкви от государства. Правда, многие сторонники концепции разумного замысла само это решение представили как победу, оценив его как доказательство неспособности эволюционистов противостоять им в открытой дискуссии, для чего прибегающих к цензуре и административным запретам. В Европе и в США все попытки законно внедрить концепцию «разумного творения» в школьные программы не закончились ничем. Хотя в США их поддерживал бывший президент Дж. Буш, Верховный суд окончательно запретил преподавать в общественных школах любые концепции, построенные на религиозных, а не на научных доктринах.

Несмотря на активную пропаганду различных вариантов креационизма дарвинизм, эволюционизм в целом и селекционизм в частности, по-прежнему доминирует в странах с сильными научными традициями. Согласно опросам общественного мнения даже в США, где позиции фундаменталистов особенно прочны, около 63% считают себя скорее креационистами, но из них категорически отвергают учение Ч. Дарвина только 30%¹. В Европе и Японии около 80% процентов принимают концепцию эволюции. Особенно сильны позиции теории естественного отбора в Англии и Франции, где более половины населения выступают убежденными сторонниками дарвинизма и только 10% относят себя к его твердым противникам, а 12% склоняются к идее «разумного замысла» как варианту теологической концепции эволюции. Антидарвинизм в России стал основой для объединения части поклонников Т. Д. Лысенко, сторонников «шестоднева» — ортодоксальных фундаменталистов и особенно ярких неофитов, поспешивших забыть о своем коммунистическом мировоззрении с обязательным атеизмом. Правда, большую популярность

¹ http://msv.newsvine.com/_news/2009/; <http://eco.rian.ru/info/20090212/161936706.html>

приобрела и невиданная раньше форма сочетания коммунизма с православным фундаментализмом.

В 2006 г. в России сторонников Дарвина и учения о «божественном» происхождении человека было поровну — по 24 % процента. 35 % считают, что разобраться в этом вопросе не под силу ни науке, ни религии. При этом 56 % респондентов выступали за сохранение теории Дарвина в школьной программе, а за ее изъятие — 20 % (Теория... 2007; Нестеров, 2014). При этом многие россияне черпают «сенсационные» сведения из книг и статей псевдопопулярного толка, не утруждая себя долгим изучением сложных концепций современной науки. Многочисленные ошибки в трудах креационистов они, не будучи биологами, просто не в состоянии заметить, но, опираясь на сведения, полученные от авторов, выдающих концепции прошлого за якобы придуманные ими новые парадигмы, всерьез заявляют, что «Дарвин опровергнут». Мэр г. Казани И. Метшин, по специальности юрист, всю жизнь занимавший административные должности, тем не менее, выступая 24 августа 2014 г. на городской конференции работников образования, заявил, что теории происхождения людей от обезьян не место в школьной учебной программе и что, рассказывая о ней детям, учителя их обманывают. В этом он усмотрел «оторванность учебного процесса от реальности», так как читал «в научной литературе, что выдающимися учеными давно доказано, что одинаковых клеток у обезьяны и человека нет» (Мэр... 2014). Его единомышленник в Законодательном собрании Санкт-Петербурга В. В. Милов также категорически против преподавания в школах теории «гуся и поросся», под которой он подразумевает эволюционное учение Дарвина (Гармажалов, 2012).

По мере того как дискуссии по реальным проблемам эволюции на Западе стали исчезать со страниц научно-популярных периодических изданий и вестись на языке, понятном и интересном лишь для специалистов, во всех странах неуклонно увеличивается число сторонников креационизма. И хотя ученые США обеспокоены складывающейся ситуацией, они редко публикуют работы с критикой концепции разумного замысла, которая «пропагандируется исключительно в книгах, написанных для широкой публики» (Scott, 2009, p. 381). Вопреки широко распространенному убеждению о глубокой религиозности западного человека, на самом деле идет всё ускоряющаяся секуляризация общества. Даже в США, где 90 % граждан считают себя верующими, большинство из них под этим понимает не принятие церковных канонов, а верность морали, преданность стране и обществу.

В соответствии с духом времени значительная часть американских эволюционистов, например Ф. Айяла — католик и бывший монах-доминиканец, уверяет, что эволюционные убеждения лучше совместимы с христианской верой, чем аргументы атакующих их сторонников разумного замысла. Полагая, что именно Дарвин указал путь к преодолению противостояния науки и религии, Айяла назвал одну из своих книг «Дарвиновский подарок науке и религии» (Ayala, 2007). Православным прихожанином был учитель Айялы Ф. Г. Добржанский, уверявший, что изучение эволюционной теории способствует укреплению веры в Бога (Конашев, 2011; 2012а). Более 40 лет многократно повторяется фраза Добржанского: «Ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции». Не все знают, что это название его статьи в журнале для американских преподавателей биологии (Dobzhansky, 1973). В ней инициатор и создатель СТЭ не только доказывал духовную потребность каждого христианина знать эволюционную теорию, но и утверждал, что отрицание

эволюции неизбежно ведет к кощунству. По его мнению, Бог реализовал проект по созданию жизни не в виде многократных актов творения, что трудно представить в свете знаний о существовании миллионов только современных видов, но как развертывавшийся сценарий нарастающего биоразнообразия.

Особая ситуация сложилась в России. Многолетнее господство официально-атеизма привело к потере иммунитета к креационизму и порой побуждает даже профессиональных биологов, включая некоторых членов РАН, ратовать за отказ от идеи эволюции. В то же время приводимые в первой главе данные опроса ВЦИОМ однозначно свидетельствуют об отсутствии жесткой корреляции между религиозными убеждениями, креационизмом и дарвинизмом (Дарвинисты... 2009). Из респондентов, позиционирующих себя как верующие, только чуть больше половины в 2009 г. принимали концепцию божественного происхождения человека (52%), в то время как более трети (36%) были уверены в существовании общего предка человека и обезьяны. И в этом отношении Россия остается ближе к европейским странам, Японии и Китаю, чем к США и мусульманскому миру.

Неоднозначна ситуация и в Русской православной церкви. В 2002–2004 г. Синодальная богословская комиссия РПЦ приняла несколько специальных решений о необходимости знакомства богословов с современной эволюционной теорией, которая, по мнению многих из них, совместима с православным вероучением (Доклад... 2004). Наряду со сторонниками буквального толкования Библии в ней сформировалась активная группа священнослужителей, получивших естественнонаучное образование и признающих достижения современной биологии, включая положение об эволюции организмов, естественном отборе как ее главной движущей силе и наличии общих предков у человека и современного шимпанзе. Среди них протоиерей Кирилл Копейкин — секретарь ученого совета Санкт-Петербургской духовной академии (СПбДА), директор Научно-богословского центра междисциплинарных исследований факультета искусств СПбГУ, настоятель храма святых апостолов Петра и Павла при СПбГУ, протоиерей Александр Борисов — настоятель храма Космы и Дамиана в Москве, протоиерей Роман Братчик — настоятель Успенского храма города Курчатова Курской области и др. (Борисов, 2007; Дарвин — это голова, 2007; Копейкин, 2010; 2014 и др.).

Всё чаще проходят круглые столы и конференции, на которых богословы, генетики, историки науки стараются найти точки соприкосновения в трактовке проблем биологии, имеющих мировоззренческое значение. Примером может служить открытая дискуссия между учеными и представителями разных конфессий, состоявшаяся 31 октября 2014 г. в Казанском университете. Ее название «Адам или обезьяна: чьи мы дети?» привлекло внимание около 600 человек, в течение нескольких часов внимательно слушавших и активно реагировавших на аргументы участников (Левина, 2014). Традиционными становятся совместные конференции богословов и эволюционистов не только по вопросам антропологии, но и по проблемам происхождения жизни, движущих сил эволюции и т. д.

Обскурантизм, мистика и лженаука надоели ученому сообществу, отечественные биологи начали осознавать необходимость противостоять им. Особенно важно, что с ними солидарна и часть богословов. 28–30 апреля 2010 г. в Санкт-Петербургском государственном университете и Санкт-Петербургской духовной академии проходила конференция «Происхождение мира и человека: научный и богословский взгляд»,

на которой выяснилось, что в вопросах эволюции противостояние идет не между верующими и атеистами, а между ортодоксами и фундаменталистами с одной стороны и теми, кто стремится, чтобы церковь учитывала современную науку, внося дополнения и исправления в традиционные толкования священных текстов. Оказалось, что часть иерархов РПЦ принимают и дарвиновскую теорию эволюции, и даже происхождение человека как представителя животного царства от обезьяноподобных предков. Расхождения начинаются лишь при определении происхождения причин духовных и интеллектуальных свойств человека, но на этот счет и эволюционная теория ничего вразумительного сказать не может. 23–24 мая 2011 г. в университете прошла конференция «Наука и религия в глобализирующемся мире» и круглый стол на тему «Модернизация России в постсекулярную эпоху». О совместимости дарвинизма с верой и раньше говорили видные православные священники и богословы (протоиерей Александр Мень, архиепископ Михаил (Мудьюгин), профессор Московской духовной академии А. И. Осипов и др.), но соборного мнения церкви по вопросу креационизма и эволюционизма до сих пор нет².

В интервью протоиерей Владимир Шмалий — секретарь Комиссии по вопросам богословия Межсоборного присутствия РПЦ, проректор Общецерковной аспирантуры и докторантуры — не раз подчеркивал, что с 2012 г. на курсах повышения квалификации преподавателей духовных школ видные ученые читают лекции в области эволюции без всяких адаптаций к Библии (В Общецерковной... 2012). В течение нескольких лет генетик Г. Муравник читает авторский курс «Богословие эволюционной биологии» в Свято-Филаретовском православно-христианском институте, в основу которого положена идея двух неразрывно связанных сторон единого процесса познания и человека, и окружающего мира. С моей глубоко агностической точки зрения, это верная позиция, направленная на преодоление затянувшегося размежевания, принесшего множество страданий обеим сторонам. Вопрос только в том, насколько прочным может стать это терпимое отношение оппонентов друг к другу.

12.4. Дарвиновский двойной юбилей 2009 г.

200 лет со дня рождения Ч. Дарвина и 150 лет со дня выхода в свет его книги «Происхождение видов» научные сообщества разных стран единодушно отметили как событие огромного значения для всей науки и системы образования (см. подробнее: Колчинский, 2009а; б; в). На пяти континентах прошли десятки крупных международных конференций и симпозиумов. Многие университеты, научные общества и академии Австралии, Англии, Германии, Канады, Франции, Швейцарии, США и других западных стран посвятили целый год, а порой и несколько лет дарвиновской тематике. В отличие от юбилеев 1909 и 1959 гг. трудно сказать, какой симпозиум, фестиваль, выставка или публикация были центральным событием в юбилее 2009 г.

В Англии юбилей отмечали как величайший национальный праздник (Колчинский, 2009б). В местах, связанных с его именем, — Шрусбери, Кембридж, Лондон,

² *Кураев А.* Православие и эволюция // http://www.netda.ru/belka/text_mil/evolution_r_ext.htm

Даун, и во многих других городах состоялось более трехсот мероприятий — фестивали, выставки, фильмы, музыкальные концерты, спектакли, чтение стихов и поэм, экскурсии, богослужения, конференции, дискуссии, лекции, презентации новых книг и т.д. Была организована международная экспедиция по маршруту корабля «Бигль», воссозданного в первоначальном виде. В Кембриджском университете 12 февраля 2009 г. открыт памятник Дарвину (скульптор А. Смит), а в Фитцвиллиамском музее работала роскошная выставка «Бесконечные формы: Ч. Дарвин, естествознание и изобразительное искусство». В Лондонском музее естественной истории прошла громадная выставка «Большой идее — большая выставка». Обе выставки демонстрировались с успехом и в США. 5–10 июля в Кембридже прошел грандиозный фестиваль под названием «Что Дарвин сделал для меня?» Ко дню юбилея были выпущены марки и памятные монеты. В 2008 г. состоялось третье присуждение медали Дарвина–Уоллеса. На этот раз обладателями наград стали Н. Бартон, М. Чейз, Б. Кларк, Дж. Фельзенштейн, С. Гоулд, Ф. и Р. Грант, Дж. Маллет, Л. Маргулис, Дж. Майнард-Смит, М. Ноор, Г.А. Опп и Л. Патридж. С 2010 г. эту награду решено присуждать ежегодно ввиду огромного значения эволюционных исследований. В результате опроса общественного мнения англичан Дарвина включили в число пяти самых знаменитых людей Великобритании за всю ее историю. Его портрет украшает банкноту в 10 фунтов, заменив на ней недавно Ч. Диккенса.

Подавляющее большинство международных общенаучных, историко-научных и биологических журналов, включая «Nature», «Science», «Science News», «Isis», «Biology and Philosophy» и др., посвятили юбилею целые номера. Подробный обзор десятков книг, выпущенных к дарвиновскому юбилею и посвященных современному состоянию эволюционной биологии, ее мировоззренческому и культурному значению, был дан мной раньше (Колчинский, 2009в). К ним следует добавить сильно переработанное и расширенное издание фундаментального труда «Эволюционная энциклопедия» под названием «Мир Дарвина» Р. Милнера (Milner, 2009). Примерно в 600 статьях отражены основные события в жизни Дарвина, его главные труды, круг родных, друзей и коллег, ближайших последователей и единомышленников, эволюционистов последующих поколений, основные понятия и проблемы современной эволюционной теории, ее влияние на философию, религию, искусство, литературу, право и т.д. В ста новых статьях рассказывается о поведении попугая, гориллы и карликового шимпанзе, о последних находках ископаемых гоминид. Книга прекрасно иллюстрирована редкими рисунками и фотографиями, но, к сожалению, в ней практически не отражен вклад российских биологов в развитие эволюционной теории.

Характер энциклопедического справочника носит и труд Р. Мура и М. Декера «Больше чем Дарвин: Люди и места противостояния эволюционизма и креационизма» (Moore, Decker, 2009). Многовековая дискуссия эволюционистов и их противников дана как через призму биографических очерков более чем о 500 ученых, политиков, философов, теологов, юристов, так и посредством примерно 600 статей о научных обществах, лабораториях и академиях, государственных учреждениях и конфессиях, вовлеченных в этот конфликт.

Весь год и сам Ч. Дарвин, и его идея, а также юбилейные мероприятия находились в центре внимания средств массовой информации, объективно освещавших юбилейные мероприятия и, как правило, признававших значение дарвиновской

революции для развития человечества. Лишь некий турецкий фундаменталист А. Октар назвал Дарвина в эти дни «бичом сатаны». Вторым исключением стало российское телевидение, предпринявшее попытки очернить самого Ч. Дарвина и в ложном свете представить судьбу его идей. 20 января 2009 г. на телеканале «Культура» прошла передача «Эволюционные битвы, или Страсти по Дарвину», в которой всячески стремились дискредитировать теорию эволюции как недоказанную гипотезу. 12 февраля 2009 г., когда весь мир отмечал 200-летие со дня рождения создателя теории эволюции, Центральное российское телевидение показало мешанину бессвязных идей и высказываний — фильм «Обвиняется Ч. Дарвин». Обе передачи стали объектом критики в пятом выпуске сборника «В защиту науки» (2009), издаваемом Комиссией по борьбе с лженаукой и фальсификацией научных исследований РАН.

В сложившейся ситуации в России была особенно важна огромная работа Дарвиновского государственного музея, организовавшего серию выставок об эволюции. Специальные выпуски юбилею Дарвина посвятили журнал «Природа», «Информационный вестник ВОГиС», «Онтогенез», а Вавиловское общество генетиков и селекционеров — свою ежегодную конференцию. Как и их зарубежные коллеги, российские докладчики были единодушны в признании основополагающего значения концепции Ч. Дарвина в становлении эволюционной биологии.

На фоне этих мероприятий странно выглядел семинар «Современное христианство и естественные науки», состоявшийся 3–4 ноября 2009 г. в г. Кировске Мурманской обл. на базе Полярно-Альпийского ботанического сада-института РАН. Выступившие на нем представители церкви заклеямили «дарвинизм как антихристианское учение», назвали «светскую науку сборником жалких истин», добытых «по наущению дьявола», и уподобили ее «ядовитому дьяволу, которому надо отрубить хвост и туловище» (Войтеховский, 2009, с. 23–24). Эти призывы, судя по взрыву комментариев в Интернете, открыли многим суть пропагандируемого креационистами «союза» науки и религии.

Дарвиновский юбилей в России показал, что вопреки всем трудностям российские ученые остаются на уровне мировой науки, а разного рода претенциозные заявления о создании каких-то «новейших теорий эволюции», исходящие от специалистов околобиологических наук, носят маргинальный характер. Юбилей пробудил огромный интерес к проблемам эволюции. В СПбГУ был организован дискуссионный клуб по проблемам эволюции, на заседаниях которого регулярно присутствуют около 100 человек, большинство которых составляют студенты и аспиранты.

В целом дарвиновский юбилей в России проводился исключительно по инициативе части биологического сообщества при негативном отношении к теории естественного отбора большей части средств массовой информации и значительной части населения. Тем не менее устроителям торжеств удалось вернуть дискуссию эволюционистов и общества в нормальное русло.

Юбилей показал, что в мировом научном сообществе сегодня нет эволюционных концепций, претендующих на вытеснение теории естественного отбора, а дискуссии идут в рамках научно-исследовательской программы, у истоков которой стоял Дарвин. Вместе с тем стало ясно, что пора навсегда забыть о практике апелляции к его трудам и идеям, высказанным более 150 лет тому назад и опиравшимся на научные ресурсы того времени. Немногие в этот год вспоминали о двухсотлетнем

юбилее выхода в свет «Философии зоологии» Ж.-Б. Ламарка, в котором еще 50 лет тому назад многие видели реальную альтернативу учению о естественном отборе. Тем не менее в Иерусалиме в рамках 23-го Международного рабочего совещания по истории и философии науки состоялась конференция «Трансформации ламаркизма: 200 лет «Философии зоологии»». В ней участвовали около сорока биологов разных специальностей, а также историки и философы биологии из Израиля, Великобритании, Германии, Италии, Канады, России, США и др., которые пытались переосмыслить различные труды Ламарка в свете данных современной науки (Transformations... 2011). В России также была проведена конференция, посвященная в юбилейном году и Ч. Дарвину, и Ж.-Б. Ламарку. Она состоялась в Зоологическом музее МГУ в Москве 16 декабря 2009 г. (Эволюция и систематика... 2009).

В дни юбилея католическая церковь официально заявила о совместимости Библии и дарвинизма и о неприемлемости концепции разумного замысла с точки зрения науки и теологии. Глава папского совета по культуре архиепископ Жан-Франко Равази отметил, что эволюционизм не противоречит христианской вере и восходит своими корнями к учению Св. Августина и Св. Фомы Аквинского. Он пояснил: «То, что мы подразумеваем под эволюцией, — это мир, созданный Богом» (цит. по: Медведев, 2009). Бог при создании и формировании человека мог использовать в своих замыслах и промыслах «естественный эволюционный процесс». На конференции в Ватикане в марте 2009 г. споры шли лишь о том, когда Бог вложил душу в предков человека — на стадии австралопитека или неандертальца.

Англиканская церковь также дистанцировалась от христианских фундаменталистов, но пошла дальше Ватикана в переоценке своих отношений с дарвинизмом. Глава ее отдела по связям с общественностью М. Браун по случаю приближения юбилея от имени церкви принес извинения Ч. Дарвину «за непонимание и первую неверную реакцию на его теорию, вызвавшую впоследствии ее неприятие во всем религиозном мире» (Церковь... 2009). Он заверил верующих, что с позиций англиканской церкви «в идеях Дарвина нет ничего, что бы противоречило учениям христианской церкви» (там же). Многие богословы разных конфессий согласны в том, что Дарвин продемонстрировал модель хорошего научного метода, развивая теорию на базе фактов и доказательств, добытых в результате долгого наблюдения за процессами природы. По их мнению, благодаря Дарвину удалось расширить и углубить наше понимание мира. Как подчеркнул Браун, в этом Дарвин реально следовал заветам Христа, поскольку «сам Иисус побуждал людей наблюдать окружающий мир и размышлять. Хорошей религии нужна хорошая наука. Появится ли новая теория эволюции и новая картина мира — покажет время» (там же). Руководство Англиканской церкви заверило, что статья Брауна отражает ее позицию.

В целом мировое биологическое сообщество сумело эффективно использовать дарвиновский юбилей для пропаганды достижений эволюционной теории и закрепления ее статуса. Конференции, дискуссии и коллективные публикации демонстрируют продуктивность совместной работы биологов, историков, искусствоведов, философов и теологов в изучении естественнонаучного, социального и культурного значения трудов Дарвина и их влияния на различные отрасли современной науки. Они показали, что вопреки мнению, часто выражаемому в средствах массовой информации и в изданиях креационистского толка, теория эволюции остается прочной основой современной биологии. В то же время это бурно развивающаяся

отрасль знаний, открытая для новых фактов, гипотез и обобщений. Сейчас наши знания в несколько сотен раз превышают интеллектуальные ресурсы дарвиновского времени. Поэтому можно говорить лишь о сохранении преемственности в рамках сформулированной Дарвином программы и созданной им парадигмы.

12.5. Когда ждать нового синтеза?

По мнению большинства исследователей истории СТЭ, синтез 1930–1940-х гг., объединив всё лучшее в генетике популяций, систематике, палеонтологии в одну великую теорию, не только облегчил преодоление междисциплинарных барьеров, но и в течение почти 40 лет обеспечивал «нормальную науку», по терминологии Т. Куна, в области эволюционных исследований. Вместе с тем доминирование СТЭ в англоамериканском языковом пространстве привело к тому, что некоторые основные теоретические проблемы были оставлены прежде, чем были решены, и полвека спустя СТЭ стала перерастать собственные рамки (Татаринов, 2005). Трансформация СТЭ шла как на основе выполнения исследовательской программы, сформулированной ее архитекторами, так и трудами критиков, выдвигавших собственные эволюционные теоретические программы или концепции. Было немало и тех, кто напрямую не участвовал в дискуссиях по эволюционным проблемам, но, работая в области генетики, молекулярной биологии, геномики, биоинформации и т. д., способствовал прогрессу знаний в понимании процессов эволюции. Это хорошо показано в книге М. Д. Голубовского (2000), посвященной рассмотрению основных проблем генетики, и в книге М. Линча «Происхождение архитектуры генома» (Lynch, 2007). обстоятельный обзор дебатов между приверженцами и частичными или полными, а часто и непримиримыми противниками СТЭ, мог бы стать предметом отдельного рассмотрения и составил бы объемистую книгу.

Вместе с тем нельзя отрицать, что программа эволюционных исследований, предложенная прежде всего американскими основателями СТЭ, вскоре встретилась с трудностями. Первоначальные ее исследования проводились на хромосомной изменчивости, а не на изменениях в определенных локусах с четко выраженным физиологическим или онтогенетическим эффектом. Инверсионный полиморфизм, выбранный для изучения, не давал реальной информации о внутривидовой изменчивости в целом, о ее адаптивном или неадаптивном характере, что, казалось, было главным для СТЭ. Метод электрофореза, внедренный в лабораторные и полевые исследования следующим поколением американских эволюционистов, позволил выявлять значительные фракции изменчивости в большей части локусов, но опять же без учета ее физиологических и онтогенетических последствий.

«Гордиев узел» эволюционной генетики был отчасти разрушен, когда установили отсутствие однозначного соответствия между последовательностью ДНК и аминокислотной последовательностью протеинов. Вырожденность кода, существование интронов (это уже нуклеотидный полиморфизм), считываемых, но не расшифрованных ДНК показали существование в пределах одного и того же маленького генетического района групп нуклеотидов с весьма различными отношениями к физиологии и онтогенезу организма. Изучение различных образцов генетической изменчивости из этих различных классов могло затем обеспечить новое доказательство кумулятивного действия отбора, который мог работать по-разному с разными

классами, противоположными силам миграции, популяционной структуры и рекомбинации, и который в равной степени затрагивал все классы изменчивости.

После того как стало возможным при исследовании последовательности ДНК обнаруживать слабые селекционные различия, центральная проблема эволюционной генетики, казалось, вновь была разрешена. Популяционно-генетические исследования на уровне нуклеотидов показали, что селективные различия существуют для всех классов нуклеотидных замен, включая так называемые «молчащие» позиции кодона, интроны и т. д. В образцах гаплотипов удалось установить следы миграции среди популяций и различия, вызванные в изменчивости различными количествами рекомбинаций. Изучение нуклеотидной изменчивости, казалось, позволяло ставить новые вопросы в рамках программы СТЭ, но оказалось, что практически невозможно выработать представления об адаптивной изменчивости в природе, затрагивающей различные свойства организма. В итоге по-прежнему было невозможно доказать, что генетическая дифференциация произошла посредством естественного отбора, хотя исследования различных видов молекулярной изменчивости засвидетельствовали воздействие отбора. Доказательство наличия адаптивной дифференциации популяций и адаптивной дивергенции между видами может быть осуществлено посредством установления избытка аминокислотных замещений по сравнению с молчащими дивергенциями между ними. В принципе нет ограничений для того, чтобы большая часть генома исследовалась посредством выбора особых генов или генных участков и их последовательностей в пределах видов и между ними. Затем для любой совокупности популяций или родственных видов можно оценить, какая часть их дифференциации произошла посредством селективных чисток внутри популяций и селективных дивергенций между видами. На этом пути вторая фаза теоретической «программы» СТЭ вполне может быть реализована.

Некоторые другие успехи или неудачи СТЭ были предопределены тем, как в СТЭ определялся процесс происхождения видов. Все проблемы естественного отбора в отношении к адаптации согласно классикам СТЭ уже заключены в проблеме адаптивной популяционной дивергенции. Конечная стадия видообразования закономерно стала генетикой репродуктивной изоляции, к которой фактически свели процесс видообразования. Но при этом осталось неясным, как изучать видообразование у асексуальных организмов. Пытаясь дать ответ на этот вопрос, Ф. Г. Добржанский допускал, что такие организмы также не распределены в фенотипическом и генотипическом пространстве непрерывно, а обитают в форме чем-то различающихся биотипов, которые группируются вокруг неких адаптивных пиков, обладая определенными генетическими комбинациями, а их кластеры построены в иерархическом порядке, аналогичном встречаемому у половых форм. Но всё же они не являются биологическими видами. Добржанский не смог ничего сказать о том, почему все организмы занимают фенотипически определенное пространство в иерархически кластрированном образце, половом или не половом. Для определения механизмов и сути видообразования важно также выяснение того, как организмы приобретают новые и подчас совершенно отличные от прежних способы существования, освоения «жизненного пространства».

Сама постановка этих вопросов и поиск ответов на них, как показала история развития СТЭ и в особенности дебаты с авторами и приверженцами альтернативных СТЭ эволюционных теорий, стали со времен «эволюционного синтеза» лишь

еще более актуальными и привели к формированию различных концепций вида: эволюционной, филогенетической, распознавательной, когезионной и т.д. (Hennig, 1950; 1966; Simpson, 1953; Paterson, 1985; Lambert et al., 1987). В целом все эти концепции были направлены не столько на изживание биологической концепции вида в систематике, сколько на преодоление ее недостатков. Новые концепции отнюдь не альтернативны друг другу, а по сути являются дальнейшим развитием идей эволюционной систематики несмотря или вопреки декларируемому расхождению с ней. Все они являются эволюционными и даже биологическими, так как на первый план выдвигают генетические основы эволюции. Следует согласиться с утверждением: «Эволюционная концепция, не говоря о распознавательной или когезионной, на практике включает в себя всё ценное, что разработано в биологической концепции вида, оставаясь при этом более широкой концептуально» (Боркин и др., 2004, с. 939).

Если широкое применение политипической концепции вида привело к резкому сокращению числа видов среди насекомых, птиц и млекопитающих путем сведения многих форм, признаваемых ранее как виды, в подвиды, то эволюционная или филогенетическая концепция привела к их резкому увеличению. Использование молекулярных методов в систематике выявило большую гетерогенность видов, чем это предполагалось ранее при изучении морфологических признаков. Взамен популяционного мышления в практику систематики внедрено «дендрограммное мышление», в котором любые таксоны воспринимаются не как группа популяций, а как минимальные единицы филогенеза. В целом СТЭ оказалась более успешной во внедрении своих концепций о виде в экологию и генетику, чем в систематику. Представления архитекторов СТЭ об отсутствии полиплоидии у бисексуальных видов животных, особенно позвоночных, а также о редкости симпатрических видов-двойников среди них устарели вскоре после выхода их основополагающих книг.

Трудности в реализации «программы» СТЭ в области эволюционной генетики и систематики, однако, не привели к отказу от нее. Более того, в первые десятилетия после «эволюционного синтеза» шла «экспансия» СТЭ как «внутри» биологии, так и за ее пределы, начиная с ряда смежных областей. Главной из таких областей, пожалуй, являлась антропология, так как почти все создатели СТЭ, и прежде всего Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Г. Симпсон, И. И. Шмальгаузен и особенно, Г. Геберер, уделяли много внимания эволюции человека. Подобное вторжение вызывало и продолжает вызывать неоднозначную реакцию. Но СТЭ в целом оказала существенное влияние на развитие эволюционной антропологии, фактически включенной в ее состав. Значительное влияние СТЭ оказала также на формирование так называемого глобального эволюционизма и на трактовку различных гуманитарных аспектов эволюции, философии и биологии.

Произошедшая трансформация СТЭ выразилась не только в «доставивании» и «надстраивании» недостававших в ней теоретических блоков, в уточнении, корректировке, а часто и в переопределении некоторых ее основных положений и принципов, но и в открытии целых новых областей эволюционных исследований, в разработке, введении и «обкатке» новых исследовательских гипотез и программ, новых методов и объектов исследований, в структурной и функциональной перестройке теории, в ее общем усложнении и, в конечном счете, повышении ее устойчивости

и гибкости, адаптивности к интеллектуальной среде конца XX — начала XXI в. Являясь «открытой» теорией и отвечая принципам и критериям, предъявляемым к теории философами и методологами науки, СТЭ оказалась восприимчивой к критике и сохранила способность к развитию и совершенствованию. Будучи открытой нововведениям, она прошла проверку на прочность, ответив на вызовы, брошенные альтернативными концепциями. Значительная часть критики СТЭ, как показано мной выше, основывалась на ошибочном ее понимании или недостаточном с ней знакомстве, особенно с классическими трудами ее основателей. Не случайно после очередной атаки с целью свержения или ограничения СТЭ рассерженные авторы альтернативных концепций, как правило, находили возможность заняться поисками соответствия собственных взглядов СТЭ.

Характерно, что практически никто из критиков не отрицал важности предлагаемых ею объяснений определенных эволюционных процессов и их механизмов, их применимость к микро- и макроэволюции. Сторонники СТЭ в свою очередь всякий раз констатировали, что при соответствующей «подгонке» эти концепции вполне совместимы со СТЭ, пусть и в ее расширенной, модернизированной версии. В итоге большинство эволюционистов по-прежнему считают СТЭ наилучшим объяснением эволюционных процессов. Более того, именно ей они отводят центральное место в современной эволюционной биологии.

В значительной степени это связано с тем, что СТЭ оказалась способной ассимилировать не только эмпирические данные, привлекавшиеся в альтернативных концепциях в качестве экспериментальных и иных оснований, но и их отдельные идеи и принципы. Возможности объяснения, которыми располагает СТЭ, как было показано, были и остаются такими, что фактически все установленные факты в живой природе могли быть проинтерпретированы с ее позиций, что делало излишним обращение к конкурирующим теориям. СТЭ, как и теория эволюции Ч. Дарвина, изначально возникла как «открытая теория», т. е. как теория, «сконструированная» для своего перманентного достраивания. Иначе говоря, «эволюционный синтез» не закончился в 1940-х гг. и, в определенном смысле, продолжается поныне. Фактически теория Дарвина, СТЭ и современная эволюционная теория — это стадии развития единой дарвиновской парадигмы, становление и усовершенствование которой постоянно детерминируется порожденными ею же сложнодифференцированными отраслями эволюционной биологии.

Все предсказания о «третьем синтезе» пока не сбылись и в ближайшие годы вряд ли сбудутся. В конце прошлого столетия Н. Н. Воронцов (1999, с. 608) утверждал, что новейший синтез, создание целостной концепции эволюции, которая сможет заменить синтетическую теорию эволюции, «пока что дело будущего». Уже в начале XXI в. один из отечественных авторов вслед за американскими коллегами утверждал: «Контуров нового эволюционного синтеза в действительности уже давно появились. Но теория эволюции непрерывно изменяется и охватывает всё новые области биологии. И завершить новый синтез практически невозможно» (Татаринов, 2005, с. 40). Один из камней преткновения состоял в том, что синтез должен быть тем, чем он называется, т. е. действительно синтезом. Поэтому всем спешащим объявить миру об очередном крахе дарвинизма и грядущем новом синтезе следует помнить восточную мудрость: «Если ты очень ждешь своего друга, не принимай удары своего сердца за стук копыт его коня».

На сегодняшний день СТЭ остается ядром современной эволюционной теории. Вместе с тем накоплен гигантский эмпирический материал, лишь отчасти вошедший в современную версию СТЭ, но не полностью ею ассимилированный. Пока неясно, потребует ли грядущий синтез отказа от основных принципов СТЭ или их кардинального пересмотра, в том числе и ревизии «устаревшей» дарвиновской идеи естественного отбора как важнейшего, хотя и не единственного, фактора эволюции. Но при этом надо помнить, что все подлинные революции в науке, включая и дарвиновскую, оказываются успешными лишь в том случае, если вписываются в ландшафт существующего знания (Bowler, 2005).

В то же время было бы нелепо отрицать, что в последнее десятилетие предпринимаются интенсивные усилия по созданию нового эволюционного синтеза, связанного с объединением молекулярной генетики, геномики и биоинформатики с биологией развития, палеонтологией, антропологией и теорией естественного отбора. Как и ранее, синтез создается усилиями биологов и других ученых разных стран и разных дисциплин. Его контуры очерчены в ряде публикаций (Coyne, Orr, 2004; Genes... 2006; Татаринов, 2007; Barton et al., 2007; Lynch, 2007; Современные... 2008; Малахов, 2009; Coyne, 2009; Evolution, 2009; Evolution: Molecular Landscape, 2009; Experimental... 2009; Чарльз Дарвин... 2010; Koonin, 2011; Современные... 2014 и мн. др.).

Расшифровка геномов многих видов позволяет проверять, уточнять и перестраивать филогенетические отношения. Сравнительная геномика доказала, что все современные организмы происходят из небольшого числа анцестральных форм и, возможно, от одного протоорганизма. Установлено, что жизнь на Земле возникла 3,8 млрд лет тому назад и более 2 млрд лет существуют эукариоты. Опровергнута идея о магистральной линии прогрессивной эволюции как следствии совершенствования адаптаций. В пределах крупных групп организмов невозможно выявить тенденцию к повышению уровня организации. С точки зрения геномики и биоинформатики человек не может считаться ни венцом творения, ни вершиной филогенетического древа, а лишь одной из ветвей в эволюции млекопитающих. Неясны соотношения размеров генома с адаптированностью вида у многоклеточных. Повышение сложности и размера генома у многоклеточных, связанное с увеличением избыточной ДНК, возможно, есть следствие неэффективности отбора. В пределах прокариот стало бесполезно строить филогенетические схемы в виде древ, учитывая огромные отличия геномов у клонов даже одного вида. Для описания эволюции прокариот лучше подходит сеть или лес с переплетенными ветвями, а филогенетические древа используют для графического изображения отдельных генов и родственных групп организмов.

Материалом для отбора могут служить случайные наследственные вариации — не только точечные мутации, но крупные перестройки генома, частичные или полные дубликации, потери генов, инвазии мобильных генов, горизонтальные переносы генов и геномов и т.д. Механизмом формирования генома служит нормализующий отбор последовательностей полинуклеотидов, предшествующий дарвиновскому классическому отбору по фенотипу. Он отмечает вредные и сохраняет нейтральные мутации, способные стать основой формирования крупных инноваций, подобно гену FOXP2, ответственному за вербальные способности. Оказалось, что на основе сходного набора генов в ходе эволюции возникало удивительное разнообразие форм и функций, и это 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. Из общих белков шимпанзе и человека 80 % отличаются хотя бы одной аминокислотой, что обусловлено различиями в последовательности нуклеотидов у 20 000 генов из 25 000, установленных у человека. У человека есть еще около 1400 генов, которых нет у шимпанзе. Тем самым подтверждена важная роль отбора мелких генетических изменений в процессах видообразования. 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.

Важно подчеркнуть, что в настоящее время не только эволюционный синтез, но и все исследования носят ярко выраженный коллективистский характер. В настоящее время практически немислим обобщающий труд, созданный одним исследователем. Один из наилучших обобщающих трудов нашего времени, «Эволюция» (Barton et al., 2007), наглядно свидетельствует, как далеко ушла современная эволюционная мысль в теоретических построениях и в доказательной базе от сравнительно недавних трудов архитекторов СТЭ. Англоамериканский авторский коллектив во главе с генетиком Николасом Бартоном создал один из наиболее удачных на сегодняшний день обобщающих трудов по эволюционной теории, задуманный как учебник для аспирантов. В нем традиционные представления об эволюции элегантно интегрированы с концепциями современной молекулярной биологии, геномики, биологии и генетики человека. В книге участвовали также палеонтолог Д. Бриггс, американский специалист в области геномики и микробиологии Дж. Исен, эмбриолог Н. Пэтел и генетик человека Д. Голдштейн. Книга была высоко оценена мировым научным сообществом, вызвала десятки положительных откликов и не раз переиздавалась. В 2009 г. Бартон, как уже говорилось, был удостоен медали Лондонского Линнеевского общества. В 2011 г. медалью Б. Франклина был награжден Д. Бриггс.

Эта книга является подтверждением того, что, как и 150 лет тому назад, эволюционное знание может успешно развиваться только в форме синтеза. Первым грандиозным синтезом интеллектуальных ресурсов середины XIX в. для обоснования гипотезы эволюции стали труды самого Дарвина, получившие название дарвиновской революции. Но и альтернативные ему концепции, как правило, тоже строились на синтезе разных теоретических конструктов и данных из различных отраслей естествознания. Комплексный анализ развития эволюционной теории в разных социально-культурных контекстах с учетом национальных особенностей научных практик, традиций и школ, а также международных и социальных сетей в условиях противостояния национал-социализма, коммунизма и либерализма в 1920–1945 гг., а затем «Запада и Востока» в годы Холодной войны позволил установить следующее. Начиная с первого десятилетия XX в. и до конца 1940-х гг. ученые разных стран, разных специальностей и разных национальных исследовательских традиций параллельно и частично создавали и утверждали «второй дарвиновский синтез» в Англии, США, СССР и Германии. Реконструируя сложный и противоречивый характер формирования общебиологической парадигмы в трактовке механизмов

и закономерностей эволюции, я главное внимание уделял формированию у биологов разных стран сходных эволюционных концепций и парадигм, а также сходных социально-культурных феноменов: «эволюционного синтеза», «эволюционно-биологического сообщества», «эволюционного этоса», «эволюционного образования» и т. д.

Тенденция к синтезу знаний об эволюции живого, доминировавшая в биологии на протяжении всего XX в., в 1920–1940-х гг. одновременно сходным образом реализовалась в странах с различным политико-экономическим устройством и идеологией. В результате появился целый спектр концепций, претендовавших на объяснение микро- и макроэволюции, их взаимосвязи и взаимозависимости (номогенез Л. С. Берга, неокатастрофизм и сальтационизм Д. Н. Соболева, О. Г. Шиндевольфа, Р. Б. Гольдшмидта, неоламаркизм Г. Ф. Осборна, СТЭ и др.). Особое внимание я постарался уделить национальной специфике эволюционного синтеза в решении проблем механизмов и форм видообразования, удельного веса различных факторов эволюции, соотношения адаптивных и неадаптивных преобразований, микроэволюции и макрофилогенеза, эволюции в природе и при доместикации, а также в использовании тех или иных дисциплин (систематики, генетики, экологии, морфологии, палеонтологии и т. д.). Полномасштабная и сбалансированная картина истории становления эволюционного синтеза в биологии XX в., объединившего некогда противостоявшие друг другу модели эволюции, позволила установить, что в разделенном мире, где эволюционная теория была одной из наиболее идеологизированных наук, она продолжала играть важную роль в сохранении единства мирового сообщества биологов и, развиваясь в разных политико-идеологических и экономических условиях, дала сходный набор альтернативных концепций (неодарвинизм, неоламаркизм, неодарвинизм, неокатастрофизм и ортогенез).

В то же время следует признать, что в силу ряда обстоятельств идеолого-политического характера создатели СТЭ в англоамериканском языковом пространстве наиболее полно реализовали возможности познания эволюции, возникшие в этот период, и способствовали экспансии СТЭ в разные страны и в разные сферы биологического знания. Именно здесь в последние десятилетия XX в. наиболее интенсивно шло выдвижение альтернативных концепций, готовящих Третий эволюционный синтез. Изучение синтеза в международном аспекте позволяет установить как параллели, так и существенные различия в развитии СТЭ в разделенном мире.

Основные положения и методы СТЭ формировались одновременно и при национал-социализме, и при коммунизме, и при либерализме. Это еще раз доказывает, что в споре между приверженцами «социального конструктивизма» и их противниками каждая из сторон может почерпнуть немало аргументов в истории эволюционных теорий во второй трети XX в., а сам спор еще очень далек от завершения.

ЛИТЕРАТУРА

- 70 лет со дня смерти Чарлза Дарвина // Вест. АН СССР. 1952. № 6. С. 116–121.
- Авдеев В.Б. Расология. Наука о наследственных качествах людей. М.: Белые альбы, 2005. 528 с.
- Аверьянова Т.М. Популяционные исследования в прикладной ботанике. Л.: Наука, 1975. 129 с.
- Агаев М.Г., Сазонова Л.В., Филатенко А.А. Евгения Николаевна Синская // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 508–524.
- Агол И.И. Диалектический метод и эволюционная теория. М.; Л.: Госиздат, 1927. 148 с.
- Академия наук в решениях Политбюро ЦК РКП(б) – ВКП(б) – КПСС: 1922–1952 / Сост. В.Д. Есаков. М.: РОССПЭН, 2000. 591 с.
- Алексеев В.А. Основы дарвинизма (историческое и теоретическое введение). М.: Изд-во МГУ, 1964. 440 с.
- Алпатов В.В. Изменчивость и низшие систематические категории // Рус. зоол. журн. 1924. Т. 4. Вып. 2. С. 227–244.
- Алпатов В.В. Биометрическая характеристика среднерусской и украинской пчелы // Зоол. журн. 1927. Т. 7. Вып. 4. С. 31–74.
- Алпатов В.В., Тюнин Ф.А. К познанию изменчивости пчелы // Рус. зоол. журн. 1925. Т. 5. Вып. 4. С. 102–108.
- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissenidae Евразии. СПб.: Тип. М. Меркушева, 1897. IV, 676 с.
- Аникин В.П. Некоторые биологические наблюдения над ракообразными из рода *Artemia*. Томск: Тип. П.И. Макушина, 1894. 48 с.
- Антонович М.А. Теория происхождения видов в царстве животном // Современник. 1864. Т. 1. № 3. С. 63–101.
- Антонович М.А. Ч. Дарвин и его теория. СПб.: А.К. Томашевский. 1896. XVI, 353 с.
- Арнольди К.В. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков *Tentyria notas Pall.* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 6. № 4. С. 33–66.
- Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения гальтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 1–61.
- Астауров Б.Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда: экспериментальное исследование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 240 с.
- Аутрум Г.-И. В памяти немецкого физиолога // Природа. 1995. № 12. С. 97–99.
- Бабков В.В. Перечитывая Четверикова (Полвека эволюционной генетики) // Вопр. филос. 1977. № 1. С. 126–137.
- Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.
- Бабков В.В. Медицинская генетика в СССР // Вест. РАН. 2001. Т. 71. № 10. С. 928–937.
- Бабков В.В., Сакалян Е.С. Николай Тимофеев-Ресовский / Отв. ред. Б.С. Соколов. М.: Памятники исторической мысли, 2002. 672 с.

- Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Генетическое строение популяций *Drosophila*. 1. Генетический анализ Звенигородских (Московской области) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda. // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 1. С. 81–106.
- Баранский Д. И. Экологическая пластичность и ее роль в процессе «перерождения» сорта-смеси // Одеська крайова сільськодосвідна станія. Відділ селекційний. Короткий звіт за роботу 1924–1925 року. Одесса, 1926. Вып. 2. С. 81–91.
- Баранский Д. И. Ячмени Одесской области // Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930. Т. 4. С. 41–48.
- Баткис Г. А. Евгеника // БСЭ. Т. 23. М.: ОГИЗ РСФСР, 1931. С. 812–819.
- Баур Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. СПб., 1913. VI, 342 (Тр. Бюро по прикл. ботанике).
- Бах А. Н., Келлер Б. А., Коштяниц, Х. С. и др. Лжеученым не место в Академии наук // Правда. 1939. № 11 (7696). 11 января. С. 4.
- Бекетов А. Н. География растений // Вест. Рус. геогр. о-ва. 1856. Исследования и материалы. Ч. 16. С. 45–92; С. 161–208; Ч. 17. С. 121–166.
- Бекетов А. Н. Гармония в природе // Рус. вест. 1860. Т. 30. Ноябрь. Кн. 1. С. 197–241; Декабрь. Кн. 1–2. С. 534–558.
- Бекетов А. Н. Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? // натуралист. 1865. № 14. С. 262–267.
- Бекетов А. Н. О борьбе за существование в органическом мире // Вест. Европы. 1873. № 10. С. 558–593.
- Бекетов А. Н. География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. С особыми прибавлениями по Европейской России... СПб.: Тип. В. Демакова, 1896. 358 с.
- Белозеров О. П. Феногенетика Валентина Геккера и становление генетики развития в СССР // Русско-немецкие связи в биологии и медицине. Вып 2 / Отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Борей-Арт, 2001. С. 132–141.
- Белозерский А. Н., Медников Б. М. Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М.: Знание, 1972. 48 с.
- Бёльше В. Любовь в природе. Популярная история возникновения и развития любви в живом мире. М.: Ненашев, 1902. X, 572 с.
- Бёльше В. Прогресс дарвинизма. СПб.: Вест. знания, 1905. 88 с.
- Бёльше В. Мир: его прошлое, настоящее и будущее. СПб., 1906–1911 (Приложение к «Неделе Вестника знания»). Т. 1–2.
- Бёльше В. Эрнст Геккель. Его жизнь и учение. СПб.: Прогресс, 1910. 92 с.
- Беляев Д. К., Трут Л. Н. Пове́дение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения с временем размножения и плодовитостью // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964а. Т. 69. Вып. 3. С. 5–19.
- Беляев Д. К., Трут Л. Н. Пове́дение и воспроизводительная функция животных. II. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964б. Т. 69. Вып. 4. С. 5–14.
- Беляев М. М. Основы эволюционного учения. Учебник для средн. школы. 9-й год обуч. М.: Гос. учеб.-педагог. изд-во, 1933. 144 с.
- Беляев М. М. Ламарк. Его жизнь и учение. М.: Учпедгиз, 1936. 56 с.
- Беляева В. Н. Изменчивость жилкования крыла в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1946. Т. 54. № 7. С. 633–636.
- Беляева В. Н., Ромашов Д. Д. Об отборном значении различных изменений жилкования в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1946. Т. 54. № 8. С. 729–732.
- Берг Л. С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг.: Госиздат, 1922. 306 с.
- Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. Отд.-ние мат. и естеств. наук. 1934. № 5. С. 711–732.

- Берг Л. С.* Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Берг Р. Л.* Доминирование вредных мутаций в популяциях *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1942. Т. 36. № 7. С. 228–235.
- Берг Р. Л.* Место теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена в современных эволюционных воззрениях // Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. С. 411–417.
- Берг Р. Л.* Суховей: Воспоминания генетика. New York: Chalidze, 1983. 335 с.
- Бердяев Н. А.* Истоки и смысл русского коммунизма. М.: Наука, 1990. 220 с.
- Берман З. И., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Полянский Ю. И.* История эволюционных учений в биологии. М.; Л.: Наука, 1966. 324 с.
- Берман З. И., Зеликман А. Л., Завадский К. М., Парамонов А. А., Полянский Ю. И.* Современные проблемы эволюционной теории / Ред. В. И. Полянский, Ю. И. Полянский. М.: Наука, 1967. 489 с.
- Бетнер Р. Г.* О засоряющих озимые и яровые посеы воробейниках (*Lithospermum arvense* L.) // Тр. Бюро по прикл. бот. 1917. Т. 10. № 2 (99). С. 203–219.
- Бианки В. Л.* Вид и подчиненные ему таксономические формы // Рус. зоол. журн. 1916. Т. 1. Вып. 9–10. С. 287–297.
- Биохимия культурных растений. Т. 1–8 / Общ. ред. Н. Н. Иванов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936–1948.
- Благовещенский А. В.* Биохимическая эволюция растений в связи с изменениями качества ферментов // Усп. совр. биол. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 320–339.
- Бляхер Л. Я.* Курс общей биологии с зоологией и паразитологией. М.: Медгиз, 1944. 484 с.
- Бляхер Л. Я.* Проблема наследования приобретенных признаков. История априорных и эмпирических попыток ее решения. М.: Наука, 1971. 274 с.
- Богданов А. П.* Зоология и зоологическая хрестоматия. М.: Тип. Грачева и Ко, 1862–1865. Т. 1. Вып. 1–3. 909 с.
- Богданов Е. А.* Менделевизм или теория скрещивания (Новое направление в изучении наследственной изменчивости). М.: МСХИ, 1914. 308 с.
- Борисов А.* Алексей Константинович Толстой и его «Послание к М. Н. Логинову о дарвинизме». 2007 (http://www.damian.ru/Pravoslavie_i_nauka/borisov_o_darvinizme.html, дата обращения 24 сент. 2014 г.).
- Борисяк А. А.* Палеонтология и дарвинизм // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1. № 1. С. 25–36.
- Борисяк А. А.* Избранные труды. М.: Наука, 1973. 357 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В.* О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936–960.
- Бронн Г. Г.* Руководство к зоологии / Пер. А. П. Богданова. М.: А. И. Глазунов, 1860–1868. Т. 1: 356 с.; Т. 2: 330 с.
- Бронн Г. Г.* Общее введение в естественную историю. Вып. 1 / Пер. А. Крылова. М.: И. Белоусович, 1867. 108, IV с.
- Бубликов М. А.* Биологические беседы. Научно-популярное систематическое изложение всех отделов биологии. Пг.: «Сеятель» Е. В. Высоцкого, 1923. XVI, 200 с.
- Бубликов М. А.* Борьба за существование и общественность. Дарвинизм и марксизм. М.: «Сеятель» Е. В. Высоцкого, 1926. 240 с.
- Бугаев И. И.* Фитосоциология и фитоценология // Естествознание и марксизм. 1929. № 1. С. 76–92.
- Бухарин Н. И.* Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм / Ред. П. И. Валескалн, Б. П. Токин. М.: Партиздат, 1932. С. 34–61.
- «В советскую биологию вовлечена идеология...» (Некоторые документы к истории VII Международного генетического конгресса) / Публ., предисл. и комм. М. Е. Раменской, Г. А. Савиной, И. В. Полумордвиновой // ВИЕТ. 2005. № 4. С. 3–63.

- В Общецерковной аспирантуре впервые проходят курсы по современному естествознанию для преподавателей духовных школ // Церковный вестник. 2012. 31 янв. (http://e-vestnik.ru/news/v_obshchetserkovnoy_aspiranture_4280, дата обращения 24 сент. 2014).
- 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.* Центры происхождения культурных растений. Л.: Тип. Гуттенберга, 1926. 248 с.
- Вавилов Н.И.* Проблема происхождения культурных растений в современном понимании // Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, в Ленинграде 10–16 января 1929 г. Т. II. Генетика. Л., 1929. С. 5–18.
- Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н.И.* Роль Дарвина в развитии биологических наук // Природа. 1932. № 6–7. С. 511–526.
- Вавилов Н.И.* Ботанико-географические основы селекции. Учение об исходном материале в селекции. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935а. 60 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд., перераб. и расш. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935б. 56 с.
- Вавилов Н.И.* Гуго де Фриз // Соц. растениеводство. 1936. № 17. С. 5–15.
- Вавилов Н.И.* Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Советская наука. 1940. № 2. С. 55–75.
- Вавилов Н.И.* Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 438 с.
- Вавилов Ю.Н.* В долгом поиске. Книга о братьях Николае и Сергее Вавиловых. М.: ФИАН, 2003. 335 с.
- Вагнер А.* Новый курс в биологии. К принципиальному обоснованию учения Ламарка / Пер. с нем. Г.А. Котляра. СПб.: Образование, 1911. [2], 162 с.
- Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 643 с.
- Введенский Н.Е.* Возбуждение, торможение и наркоз. СПб.: Тип. М.М. Стасюлевича, 1901. IV, 111 с.
- Вейсман А.* Этюды к десцендентной теории происхождения видов // Уоллес А. Естественный подбор. Contributions to the theory of natural selection. СПб.: Тип. Ф. Суцинского, 1878. С. 464–483.
- Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории / Пер. с нем. В. Елпатьевского и Г. Риттера. Ч. 1. М.: М. и С. Сабашниковы, 1905. XVI, 505 с.
- Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории, читанные в Университете в Фрейберге (в Брейсгау) / Пер. с 3-го нем. перераб. изд. магистранта зоологии В.М. Шиц. Сер. 1. Пг.: А.Ф. Девриен, 1918. XVI, 359 с.
- Вейсман А., Спенсер Г.* Естественный подбор. СПб.: Тип. Ю.Я. Римана, 1894. 57 с.
- Вернадский В.И.* Записка об изучении живого вещества с геохимической точки зрения // Изв. Рос. АН. Сер. 6. 1921. Т. 15. № 1–8. С. 120–123.
- Вернадский В.И.* Ход жизни в биосфере // Природа. 1925. № 11–12. С. 26–38.
- Вернадский В.И.* Биосфера. Л.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. 146 с.
- Вернадский В.И.* Очерки геохимии. М.; Л.: Гос. изд-во, 1927. 368 с.
- Вернадский В.И.* Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1928. № 3. С. 227–250.
- Вернадский В.И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 338 с.
- Вернадский В.И.* Размышления натуралиста. М.: Наука, 1977. Кн. 2: 191 с.
- Веселов Е.А.* Дарвинизм. М.: Учпедгиз, 1960. 503 с.
- Вишер Д.* Экологическая идеология без мифов // Вопр. филос. 1995. № 5. С. 82–97.
- Виноградов А.П.* Геохимия живого вещества. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 67 с.

- Виноградов А. П.* Химический элементарный состав организмов моря. Ч. 1–3 // Тр. Биогеохим. лаб. 1935. Т. 3. С. 53–278; 1937. Т. 4. С. 5–226; 1944. Т. 6. С. 5–273.
- Войтеховский Ю. Л.* Обзор событий // Тиетта. 2009. Т. 4. № 10. С. 20–26.
- Волгин В. В.* Рекуррентный отбор в селекции растений // Масличные культуры. Науч.-технич. бюл. ВНИИ масличных культур. 2012. Вып. 1 (150). 12 с.
- Вольтман Л.* Политическая антропология. Исследование о влиянии эволюционной теории на учение о политическом развитии народов / Пер. с нем. Г. Г. Оршанского (1905 г.). СПб.: О. Н. Попова, 2005. 336 с.
- Вольф К. Ф.* Предметы размышлений в связи с теорией уродов. Л.: Наука, 1973. 313 с.
- Воробьева Э. И.* О концепции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 2. С. 117–127.
- Воробьева Э. И.* Эволюционный синтез и эволюционная морфология // Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка, 1991. С. 244–261.
- Воробьева Э. И.* Проблема целостности организма и ее перспективы // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 530–540.
- Воробьева Э. И.* Evo-Devo и концепция эволюции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. Вып. 2. С. 141–148.
- Воролицев Н. Н.* Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 9. С. 1289–1305.
- Воролицев Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс–Традиция, 1999. 639 с.
- Гайсинович А. Е. К. Ф.* Вольф и учение о развитии организмов (В связи с общей эволюцией научного мировоззрения). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 548 с.
- Гайсинович А. Е.* У истоков советской генетики. Борьба с ламаркизмом (1922–1927) // Генетика. 1968. Т. 4. № 6. С. 158–175.
- Гайсинович А. Е.* Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 422 с.
- Галл Я. М.* Борьба за существование как фактор эволюции. СПб.: Наука, 1976. 155 с.
- Галл Я. М.* Исследование по естественному отбору // 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. С. 221–252.
- Галл Я. М.* Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб.: Наука, 1993. 141 с.
- Галл Я. М.* Джулиан Сорелл Хаксли. СПб.: Наука, 2004. 293 с.
- Галл Я. М.* Адаптивные модификации и естественный отбор (эволюционно-биологическое наследие Е. И. Лукина) // Вест. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 4. С. 534–540.
- Галл Я. М.* Георгий Францевич Гаузе. СПб.: Нестор-История, 2012а. 233 с.
- Галл Я. М.* Эволюционный синтез Джулиана Хаксли // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012б. С. 346–398.
- Галл Я. М., Гаузе Г. Ф.* Экспериментальное изучение борьбы за существование // 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. С. 203–221.
- Галл Я. М., Георгиевский А. Б., Колчинский Э. И.* Дарвинизм: история и современность // Биология в школе. 1983. № 1. С. 13–21.
- Галл Я. М., Голубовский М. Д.* Р. Гольдшмидт и Дж. Хаксли: творческие параллели // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 6. С. 510–518.
- Галл Я. М., Колчинский Э. И.* Синтетические концепции эволюции и проблемы макроэволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту: Институт зоологии и ботаники; Тарт. гос. ун-т, 1980. С. 12–17.
- Галл Я. М., Колчинский Э. И.* И. И. Шмальгаузен: генетика, эмбриология, морфология, кибернетика и эволюционный синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 688–721.

- Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов» // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 74–84.
- Галл Я. М., Конашев М. Б. Джулиан Хаксли в советской Академии наук // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Вып. XV. СПб.: Политехника-сервис, 1999. С. 40–41.
- Галл Я. М., Лукин А. Е. Е. И. Лукин: развитие теории естественного отбора, проблемы макроэволюции // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 688–721.
- Галл Я. М., Рубцова З. М. Проблемы эволюционной теории на страницах «Journal of the History of Biology» // История и теория эволюционного учения. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1975. Вып. 3. С. 205–222.
- Галл Я. М., Старобогатов Я. И. Комментарий // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь: Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Сост. Я. М. Галл; отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб.: Наука, 1991. С. 420–447.
- Гармажалов А. Защитим обезьян от депутатов // Новая газета в Санкт-Петербурге. 2012 (<http://novayagazeta.spb.ru/articles/7296/>, дата обращения 16 февр. 2015 г.).
- Гартман Э. фон. Истина и заблуждения в дарвинизме (критическое изложение органической теории развития). СПб.: М. М. Гутзаца, 1906. 175 с.
- Гаузе Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1934а. Т. 43. Вып. 1. С. 69–87.
- Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. 1934б. Т. 13. Вып. 1. С. 18–26.
- Гаузе Г. Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14. Вып. 2. С. 243–270.
- Гаузе Г. Ф. Естественный отбор у животных // Зоол. журн. 1939а. Т. 18. Вып. 4. С. 557–571.
- Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солености среды // Зоол. журн. 1939б. Т. 18. Вып. 4. С. 631–641.
- Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода *Euplotes* // Зоол. журн. 1940а. Т. 19. Вып. 3. С. 363–378.
- Гаузе Г. Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 1. С. 105–120.
- Гаузе Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. 1941а. Т. 2. № 2. С. 193–209.
- Гаузе Г. Ф. Экологическая приспособляемость // Усп. совр. биол. 1941б. Т. 14. Вып. 2. С. 227–242.
- Гаузе Г. Ф. Борьба за существование у микробов на службе лечения ран // Усп. совр. биол. 1943. Т. 16. Вып. 5. С. 530–552.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория / Отв. ред. Я. М. Галл. Л.: Наука, 1984. С. 5–105.
- Гаузе Г. Ф., Смарядова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки *Fruticicola lantzi* // Зоол. журн. 1939. Т. 18. Вып. 2. С. 154–160.
- Гвоздев В. А., Кайданов Л. З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей *Dr. melanogaster* // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 1. С. 51–63.
- [Геккель] Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов. Сост. по соч. Эрнста Геккеля «Generelle morphologie» / Ред. И. Мечников. СПб.: А. Заленский, 1869. IV, 175 с.
- Геккель Э. Современные знания о филогенетическом развитии человечества / Пер. с нем. В. Вихерского. СПб.: А. Ермолаева, 1899. 72 с.

- Геккель Э. Мировые загадки. Общедоступные этюды по монистической философии. М.: Д. П. Ефимов, 1907. 476 с.
- Геккель Э. Происхождение человека. Пг.: Петрогр. сов. раб. и красноарм. деп., 1919. 32 с.
- Гексли Дж. Теория полового отбора в свете новейших данных // Усп. совр. биол. 1940. № 13. С. 306–322.
- Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л.: Наука, 1974. 147 с.
- Георгиевский А. Б. Вклад С. А. Северцова в эволюционно-экологический синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 749–776.
- Георгиевский А. Б. Эволюционное творчество Л. С. Берга. СПб.: Нестор-История, 2013. 152 с.
- Георгиевский А. Б., Хахина Л. Н. Развитие эволюционной теории в России. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН, 1996. 237 с.
- Гентиер В. Г. Столетие дарвинизма и книга Э. Майра // Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. С. 5–13.
- Гертвиг О. фон. Развитие биологии в XIX столетии. Современное положение дарвинизма / Пер. с нем. В. Грацианова. М.: Кн. маг. «Наука», 1910. 63 с.
- Гертвиг Р. фон. Пятьдесят лет дарвинизму // Журнал естествознания и географии. 1909. № 3. С. 21–37.
- Гершензон С. М. Экспериментальное исследование естественного отбора в мутантной популяции *Drosophila virilis* // Журн. общ. биол. 1941а. Т. 2. № 3. С. 395–415.
- Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941б. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.) // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 2. С. 97–130.
- Гершензон С. М., Захарченко И. Л., Скарбан М. К. Судьба мутантных особей в природной популяции *Drosophila fasciata* // ДАН СССР. 1940. Т. 28. № 6. С. 531–533.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
- Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. Исследование причин и условий завоевания земли покрытосеменными растениями в середине мелового периода. М.: Наука и просвещение, 1927. 101 с.
- Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий (историко-научные очерки). СПб.: Борей-Арт, 2000. 262 с.
- Голубовский М. Д. С. С. Четвериков — основатель генетики популяций // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012а. С. 111–125.
- Голубовский М. Д. Рихард Гольдшмидт — генетик и эволюционист XX века // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012б. С. 884–906.
- Голубовский М. Д., Галл Я. М. Гольдшмидт и Хаксли: концептуальные и экспериментальные параллели // Вест. ВОГиС. 2003. № 23. С. 11–18.
- Голубовский М. Д., Ермолаев А. И., Колчинский Э. И. Тимофеев-Ресовский и ландшафт эволюционной биологии // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 321–345.
- Гольдшмидт Р. Основы учения о наследственности в двадцати лекциях для естественников, медиков и сельских хозяев / Пер с нем. П. Ю. Шмидта. СПб.: А. Ф. Девриен, 1913. VI, 428 с.
- Гольдшмидт Р. Механизм и физиология определения пола / Пер. с нем. П. Г. Живаго. Ред. Н. К. Кольцов. М.; Пг.: Гос. изд, 1923. 296 с.

- Гольдшмидт Р. Введение в науку о жизни (аскарида). 3-е изд. / Пер. с нем. С. Л. Соболя. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. 333 с.
- Гончаров Н. П. Государственная организация аграрной науки в России (к 175-летию РАС-ХН) // Историко-биологические исследования. 2012. Т. 4. № 3. С. 10–32.
- Горощенко Ю. Л. Юрий Александрович Филипченко — основатель отечественной генетической школы // Исследования по генетике. 1994. Вып. 11. С. 12–22.
- Гранин Д. Зубр. М.: Известия, 1987. 238 с.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Гродницкий Д. Л. Критика неodarвинизма // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 5. С. 488–509.
- Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 2. С. 99–109.
- Гульбе Д. Г. Дарвинизм и теория мутаций с точки зрения диалектического материализма // Под знаменем марксизма. 1924. № 8–9. С. 157–166.
- Гурев Г. А. Дарвинизм и марксизм. Гомель: Гомельский рабочий, 1924. 420, 10, [2] с.
- Давиденков С. И. Эволюционно-генетические проблемы невропатологии. Л.: Тип. им. Володарского, 1947. 382 с.
- Давиташвили Л. Ш. Дарвинизм и проблема вымирания // Усп. совр. биол. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 267–287.
- Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 263 с.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 576 с.
- Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционной теории на Западе. М.: Наука, 1966. 243 с.
- Даккэ Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение // Новые идеи в биологии. СПб.: Образование, 1915. Сб. 8. С. 40–72.
- Данилевский Н. Я. Дарвинизм: Критическое исследование. СПб.: М. Е. Комаров, 1885. Т. 1. Ч. 1: X, 519 с.; Ч. 2: XVI, 530 с.; 1889. Т. 2: 200 с.
- Дарвин — это голова // Нескучный сад. 2007. 11.10. (<http://www.nsad.ru/articles/darvin-eto-golova>, дата обращения 24 сент. 2014 г.).
- Дарвин Ч. О происхождении видов в царствах животном и растительном путем естественного подбора родичей, или О сохранении усовершенствованных пород в борьбе за жизнь / Пер. С. А. Рачинского. СПб.: А. И. Глазунов, 1864. XIV, 399 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного подбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь / Полн. пер. с последнего (6-го) англ. изд. М. Филиппова: В 3 вып. Вып. 1–3. СПб.: Паровая скоропечатня А. Пороховщикова, 1895–1896. [4], X, 327, [3] с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов / Пер. К. А. Тимирязева. СПб.: О. Н. Попова, 1896. XII, 327, 3 с.
- Дарвин Ч. Избранные письма / Сост., пер. и авт. примеч. А. Е. Гайсинович; ред. и авт. предисл. Н. И. Фейгисон. М.: Изд-во иностр. лит., 1950. 392 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь: Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Сост. Я. М. Галл; отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб.: Наука, 1991. 539 с. (2-е изд.: 2003).
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб.: Наука, 2001. 568 с.
- Дарвинизм и марксизм. Сборник статей / Ред. и авт. предисл. М. Равич-Черкасский. Харьков: Госиздат Украины, 1923. 2, 9, 253 с. (2-е изд.: Киев, 1925).
- Дарвинизм: история и современность / Отв. ред. Э. И. Колчинский, Ю. И. Полянский. Л.: Наука, 1988. 232 с.

- Дарвинисты среди нас, или Кто создал человека и был ли всемирный потоп? // Пресс-выпуск ВЦИОМ. 2009. 27.11. № 1372 ([/http://wciom.ru/novosti/press-vypuski/press-vypusk/single/12813.html](http://wciom.ru/novosti/press-vypuski/press-vypusk/single/12813.html)., дата обращения 11 янв. 2015 г.).
- Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у ящериц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1974. Т. 53. С. 335–348.
- Дворянкин Ф.А. Дарвинизм. М.: Изд-во МГУ, 1964. 447 с.
- Де Фриз Г. Племенное растениеводство (сортоводство). СПб.: Сельский вест., 1910. 302 с.
- Де Фриз Г. Мутации и периоды мутаций при происхождении видов. СПб.: М.И. Семенов, 1912. 45 с.
- Джонстон У.М. Австрийский Ренессанс. Интеллектуальная и социальная история Австро-Венгрии 1848–1938 гг. М.: Моск. школа политич. исследований, 2004. 634 с.
- Добржанский Ф.Г. Наследственность и мутации // Человек и природа. 1924а. № 5–6. С. 417–426.
- Добржанский Ф.Г. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Рус. энтомол. обозрение. 1924б. Т. 18. № 4. С. 201–212.
- Добржанский Ф.Г. Мутации и видообразование // Природа. 1926а. № 5–6. С. 31–44.
- Добржанский Ф.Г. Обзор генетических исследований видов рода *Drosophila* // Тр. по прикл. бот. и селекции. Л., 1926б. С. 45–56.
- Добржанский Ф.Г. К вопросу о наследовании приобретенных признаков // Преформизм или эпигенезис? Дискуссионный сборник. Вологда: Северный печатник, 1926в. С. 27–47.
- Догель В.А. Ход развития видов и семейств Ophryoscolecidae // Рус. архив протистол. 1923. Т. 2. С. 89–104.
- Доклад Митрополита Минского и Слуцкого Филарета, Патриаршего Экзарха всея Беларуси, Председателя Синодальной Богословской комиссии. Архирейский Собор Русской Православной Церкви 3–8 октября 2004 года (<https://mospat.ru/archive/7756.html>, дата обращения 16 фев. 2016 г.).
- Дорошенко А.В., Разумов В.И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим распространением // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1929. Т. 22. № 1. С. 219–276.
- Дубинин Н.П. Генетика и неоламаркизм // Естествознание и марксизм. 1929. № 4. С. 75–89.
- Дубинин Н.П. О некоторых основных проблемах генетики // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 2. С. 112–146.
- Дубинин Н.П. Дарвинизм и генетика популяций // Усп. совр. биол. 1940а. Т. 13. Вып. 1. С. 276–305.
- Дубинин Н.П. Генетика и «Происхождение видов» Чарлза Дарвина // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 1. С. 37–74.
- Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 743 с.
- Дубинин Н.П. Вечное движение. М.: Политиздат, 1973. 447 с.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А., Демидова З.А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig (syn. — *melanogaster* Meig.) // Биол. журн. 1937а. Т. 6. Вып. 2. С. 311–354.
- Дубинин Н.П., Соколов Н.Н., Тияков Г.Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость // Биол. журн. 1937б. Т. 6. Вып. 5–6. С. 1007–1054.
- Дубинин Н.П., Тияков Г.Г. Естественный отбор в экспериментах с популяционными инверсиями // ДАН СССР. 1946. Т. 51. № 9. С. 715–718.
- Дубинин Н.П., Тияков Г.Г. Миграция и естественный отбор в опыте с природными популяциями // ДАН СССР. 1947. Т. 55. № 6. С. 541–544.

- Дубовский Н.В. К вопросу о сравнительной мутабельности у *Drosophila melanogaster* линий различного происхождения // ДАН СССР. 1935. Т. 4. № 1–2. С. 89–91.
- Дучинский Ф.Ф. Дарвинизм и теория мутаций // Под знаменем марксизма. 1925. № 3. С. 128–139.
- Дучинский Ф.Ф. Дарвинизм, ламаркизм и неodarвинизм // Под знаменем марксизма. 1926. № 7–8. С. 101–121.
- Дучинский Ф.Ф. Эволюционное учение. Рабочая книга для школы. М.; Л.: Госиздат, 1928. 253 с.
- Ежиков И.И. Соотношение онтогенеза и филогенеза // Усп. совр. биол. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 215–239.
- Ермолаев А.И. История генетических исследований в Казанском университете. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2004. 176 с.
- Ермолаев А.И. Сьюэл Райт и история эволюционной генетики // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 126–164.
- Есаков В.Д. Новое о сессии ВАСХНИЛ 1948 года // Репрессированная наука / Ред. М. Г. Ярошевский. Л.: Наука, 1991. С. 57–82.
- Есаков В.Д. Николай Иванович Вавилов: Страницы биографии. М.: Наука, 2008. 287 с.
- Жиров В.К. Человек и биологическое разнообразие: православный взгляд на проблему взаимоотношений // Вест. Мурман. гос. технич. ун-та. 2008. Т. 11. № 4. С. 609–626.
- За «железным занавесом». Мифы и реалии советской науки / Ред. М. Хайнеманн, Э.И. Колчинский. СПб.: Дмитрий Буланин, 2002. 527 с.
- Завадовский Б.М. Дарвинизм и ламаркизм и проблема наследования приобретенных признаков // Под знаменем марксизма. 1925. № 10–11. С. 79–114.
- Завадовский Б.М. Дарвинизм и марксизм. М.: Госиздат, 1926а. 113 с.
- Завадовский Б.М. Дарвинизм и марксизм: доклад и прения // Вест. Комакадемии. 1926б. № 14. С. 226–274.
- Завадский К.М. Влияние густоты насаждения на изменение численности и рост кок-сагыза: Тез. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Тип. ЛГОЛУ, 1947. 3 с.
- Завадский К.М. О причинах выпадения растений в гнездовых посевах различной плотности в зависимости от размеров гнезд и условий минерального питания // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 4. С. 515–544.
- Завадский К.М. Перенаселение и его роль в эволюции (К дискуссии в Ботаническом журнале) // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 3. С. 426–449.
- Завадский К.М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 79–120.
- Завадский К.М. Учение о виде. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 254 с.
- Завадский К.М. Теория эволюции и ее преподавание // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 6. С. 731–743 [с «Программой по дарвинизму для университетов». С. 739–743].
- 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-ры, 1971. С. 4–30.
- Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л.: Наука, 1973. 423 с.
- Завадский К.М., Берман З.И. Об одной из форм антидарвинизма [По материалам изданий, выпущенных каф. дарвинизма МГУ] // Вест. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1966. № 9. Вып. 2. С. 5–22.
- Завадский К.М., Георгиевский А.Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // 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. 236 с.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т.* Главные этапы развития эволюционной теории // 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. С. 8–43.
- Завадский К. М., Хахина Л. Н.* Структура вида у растений и ее значение для эволюции // 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. С. 306–323.
- Завадский К. М., Шапоренко К. К.* Haldane J. V. S. The Causes of Evolution. London: December, 1932 (Холден Д. Причины эволюции) // Сов. ботаника. 1934. № 2. С. 151–159.
- Заленский В. В.* О биогенетическом законе // Зап. Новорос. ун-та. 1884. Т. 40. С. 1–26.
- Захаров И. К., Шумный В. К., Жимулёв И. Ф., Дубинина Л. Г.* К 50-летию «письма трехсот» // Вест. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 1. С. 12–33.
- Зеликман А. Л., Гейнрих А. К.* К вопросу о влиянии плотности популяции на смертность и развитие ее компонентов у циклопов (*Copepoda, Cyclopidae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 125–139.
- Иванов А. В.* Происхождение многоклеточных животных: Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванов С. Л.* Физиологические признаки растений, их изменчивость и отношение к эволюционной теории // Сообщение Бюро по частному растениеводству. Пг., 1914. Вып. 2. С. 3–31.
- Иванов С. Л.* Влияние климатических факторов на физико-химические признаки растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1924. Т. 13. № 2. С. 483–491.
- Иванов С. Л.* Климатическая изменчивость химического состава растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 6. С. 1789–1800.
- Каганович Б. С.* Сергей Федорович Ольденбург. Опыт биографии. СПб.: Феникс, 2006. 249 с.
- Кайданов Л. З.* Популяционно-генетические исследования факторов эволюции // 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. С. 138–155.
- Калабухов И. И.* Изменчивость и массовое размножение // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. Вып. 3. С. 381–394.
- Калабухов И. И.* Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 6. С. 417–434.
- Каммерер П.* Общая биология. М.; Л.: Госиздат, 1925. XII, 447 с.
- Каммерер П.* Загадка наследственности: Основы общей теории наследственности. М.; Л.: Госиздат, 1927. VIII, 236 с.
- Камишилов М. М.* Доминирование и отбор // ДАН СССР. 1939а. Т. 22. № 6. С. 360–363.
- Камишилов М. М.* Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // ДАН СССР. 1939б. Т. 23. № 4. С. 361–364.
- Камишилов М. М.* Корреляции и отбор // Журн. общ. биол. 1941а. Т. 2. № 1. С. 109–128.
- Камишилов М. М.* К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биол. 1941б. Т. 2. № 2. С. 211–229.
- Канаев И. И.* Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Наука, 1966. 230 с.
- Капранова Т. И.* О концепции «биотехнического прогресса» (по работам В. Франца) // Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: ЛО ИИЕТ, 1972. С. 186–195.
- Карпеченко Г. Д.* Межродовые гибриды *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. // Науч.-агротехн. журн. 1924. Т. 1. № 5–6. С. 390–410.
- Карпеченко Г. Д.* Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1927. Т. 17. № 3. С. 305–410.

- Карпеченко Г.Д. К синтезу константного гибрида из трех видов // Тр. I Все-союз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930. Т. 2. С. 277–294.
- Кашкаров Д.Н. Экология в современной зоологии (от формального статического изучения к динамическому) // Журн. экол. и биоценол. 1931. Т. 1. № 1. С. 111–132.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество. М.: Гос. мед. изд., 1933. 242, [2] с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М.; Л.: Медгиз, 1938. 602 с.
- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? // Зоол. журн. 1939. Т. 17. Вып. 1. С. 31–43.
- Кашкаров Д.Н., Коровин Е.П. Опыт анализа путей расселения флоры и фауны Средней Азии // Журн. экол. и биоценол. 1931. Т. 1. № 1. С. 28–87.
- Келлер Б.А. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда // Димо Н.А., Келлер Б.А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов: Саратовск. губ. земство, 1907. С. 1–215.
- Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж: Ред. изд. ком. Наркомзема РСФСР, 1923. Вып. 1. [4], XII, 183 с.
- Кёлликер А. О дарвиновской теории творения // Отеч. зап. 1864. № 10–11. С. 932–948.
- Кесслер К.Ф. О законе взаимопомощи // Тр. С.-Петербур. о-ва естествоиспыт. 1880. Т. 11. № 1. С. 124–136.
- К итогам работы Комакадемии за первую пятилетку // Вест. Ком. академии. 1933. № 6. С. 100–105.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.
- Кирпичников В.С. Роль ненаследственных изменений в процессе естественного отбора // Биол. журн. 1935. Т. 4. Вып. 5. С. 775–801.
- Кирпичников В.С. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1. № 1. С. 121–152.
- Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции // Усп. совр. биол. 1972. Т. 74. Вып. 2 (5). С. 231–246.
- Ковалевский А.О. История развития *Anchiphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lubricum*. СПб.: Тип. И. Тиблена и Ко (Н. Неклюдова), 1865. 47 с.
- Ковалевский В.О. Остеология *Anchitherium aurelianence*. Сув. как формы, выясняющей генеалогию типа лошади *Equus*. Киев: Унив. тип. 1873. [2], 86 с.
- Ковалевский В.О. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных (*Entelodon* и *Celocus Aumardi*) // Ковалевский В.О. Собр. науч. трудов: В 3 т. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 145–226.
- Кожанчиков И.В. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Deg. (Coleoptera, Chrysomediae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 6. № 4. С. 16–32.
- Кожанчиков И.В. Биологические формы ивового листодея (*Lochmaea capreae* L.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1946. Т. 8. № 1. С. 7–42.
- Козо-Полянский Б.М. Симбиогенезис в эволюции растительного мира // Вест. опытно. дела. 1921. № 4. С. 1–24.
- Козо-Полянский Б.М. Последнее слово антидарвинизма. Изложение и критический разбор теории номогенеза, нового учения об эволюции органического мира. Краснодар: Буревестник, 1923. [2], VIII, [2], 129, [2] с.
- Козо-Полянский Б.М. Новый принцип биологии: Очерк теории симбиогенеза. Л.; М.: Пучина, 1924. 147 с.
- Козо-Полянский Б.М. Дарвинизм или теория естественного отбора. Схема. Вологда: Сев. печатник, 1925. 133 с.
- Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Тип. изд-ва «Коммуна», 1937. 253 с.

- Колбановский В. Спорные вопросы генетики и селекции (Общий обзор совещания) // Под знаменем марксизма. 1939. № 11. С. 86–126.
- Колесник Н. Н. Правило Бергмана в географическом изменении домашних животных // Зоол. журн. 1948. Т. 27. Вып. 3. С. 389–402.
- Колчинский Э. И. Изменение законов эволюции с повышением уровня организации живых систем (По работам Г. Спенсера) // Организация и эволюция живого. Л.: Наука, 1972. С. 196–199.
- Колчинский Э. И. Несостоявшийся «союз» философии и биологии // Репрессированная наука / Ред. М. Г. Ярошевский. Л.: Наука, 1990а. С. 34–70.
- Колчинский Э. И. Эволюция биосферы: историко-критические очерки исследований в СССР. Л.: Наука, 1990б. 236 с.
- Колчинский Э. И. Диалектизация биологии (дискуссии и репрессии в 20-е — начале 30-х гг.) // ВИАТ. 1997. № 1. С. 39–64.
- Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х — 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. Академия наук и становление естественной истории в России // Академическая наука в Санкт-Петербурге в XVIII–XX веках. Исторические очерки / Отв. ред. Ж. И. Алфёров. СПб.: Наука, 2003. С. 83–118.
- Колчинский Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 149 с.
- Колчинский Э. И. Биология Германии и России–СССР в условиях социально-политических кризисов первой половины XX века. СПб.: Нестор-История, 2007а. 637 с.
- Колчинский Э. И. История биологических исследований в Обществе кайзера Вильгельма при национал-социализме (обзор новейшей литературы) // ВИАТ. 2007б. № 2. С. 167–184.
- Колчинский Э. И. Основные юбилейные мероприятия дарвиновского года // Историко-биологические исследования. 2009а. Т. 1. № 2. С. 181–194.
- Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в Англии // ВИАТ. 2009б. № 4. С. 3–26.
- Колчинский Э. И. Обзор юбилейных публикаций дарвиновской тематики // Историко-биологические исследования. 2009в. Т. 1. № 1. С. 166–173.
- Колчинский Э. И. П. С. Паллас: креационист или додарвиновский эволюционист? (Многолетний спор об эволюционных взглядах Палласа) // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3. № 3. С. 21–41.
- Колчинский Э. И. Культурная революция в СССР (1929–1932) и первые атаки на школу Н. И. Вавилова // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012а. Т. 16. № 3. С. 502–538.
- Колчинский Э. И. Э. Майр — архитектор, пропагандист и адвокат синтетической теории эволюции // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012б. С. 399–464.
- Колчинский Э. И. Дж. Г. Симпсон и учение о макроэволюции // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012в. С. 502–556.
- Колчинский Э. И. Синтетическая теория макроэволюции О. Шиндewolfфа // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012г. С. 943–993.
- Колчинский Э. И. Кирилл Михайлович Завадский. 1910–1977. СПб.: Нестор-История, 2013. 319 с. (Серия «Научно-биографическая литература»).
- Колчинский Э. И., Конашев Б. М. Как и почему «Правда» учила «Ботанический журнал» // ВИАТ. 2003. № 4. С. 49–74.

- Колчинский Э.И., Манойленко К.В., Ермолаев А.И. Н.И. Вавилов как протагонист широкого эволюционного синтеза // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 165–202.
- Колчинский Э.И., Орлов С.А. Философские проблемы биологии (20-е — начало 60-х гг.). Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1990. 97 с.
- Колчинский Э.И., Полянский Ю.И. Эволюция движущих сил эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Коллективная монография / Ред.-сост. Э.И. Колчинский; отв. ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука, 1983. С. 277–295.
- Колчинский Э.И., Сытин А.К., Смагина Г.И. Естественная история в России (очерки развития естествознания в России в XVIII веке). СПб.: Нестор-История, 2004. 240 с.
- Колчинский Э.И., Хоссфельд У. Герхард Геберер и эволюционный синтез в немецком языковом пространстве // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 465–501.
- Кольман Э.Я. Черносотенный бред фашизма и наша медико-биологическая наука // Под знаменем марксизма. 1936. № 11. С. 64–72.
- Кольцов Н.К. Взгляды Лотси на эволюцию организмов // Природа. 1915. Октябрь (№ 10). С. 1253–1264.
- Кольцов Н.К. Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журн. 1933. Т. 2. Вып. 4–5. С. 475–500.
- Комаров В. Флора Маньчжурии. СПб.: Типо-лит. «Герольда», 1901. Т. I. 560 с. (Труды Имп. С.-Петербур. бот. сада. Т. XX / Ред. В.И. Липский.)
- Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии. 2. Монография рода *Caragana*. СПб., 1908. Вып 1. 179 с. (Труды Имп. С.-Петербур. бот. сада. Т. XXIX).
- Комаров В.Л. Смысл эволюции // Дневник I Всерос. съезда русских ботаников. Пг., 1921. № 5. С. 45.
- Комаров В.Л. Ламарк. М.; Л.: Госиздат, 1925. 144 с.
- Конашев М.Б. Развитие в США учения о микроэволюции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ротапринт ВИТР, 1984. 29 с.
- Конашев М.Б. Несостоявшийся переезд Н.В. Тимофеева-Ресовского в США // На переломе. Вып. 1 / Отв. ред. Э.И. Колчинский. СПб.: Альманах, 1997. С. 94–106.
- Конашев М.Б. Редкое сочетание мужества, таланта и беззаветного служения науке и родине. Юрий Александрович Филипченко (1882–1930) // Выдающиеся отечественные биологи / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Вып. 2. СПб.: б/и, 1998а. С. 51–62.
- Конашев М.Б. Ученый в разделенном мире: Ф.Г. Добржанский и становление биологии в начале века // Науковедение. 2000. № 3. С. 209–224.
- Конашев М.Б. Холодная война, генетика и «спецхран» // За «железным занавесом»: мифы и реалии советской науки. СПб.: Дм. Буланин, 2002. С. 437–452.
- Конашев М.Б. Ю.А. Филипченко, Ф.Г. Добржанский и проблема экспериментального изучения видовой изменчивости // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 3 / Ред. Я.М. Галл, Э.И. Колчинский; сост. А.В. Полевой. СПб.: Нестор-История, 2005. С. 129–147.
- Конашев М.Б. Взаимодействие ленинградской и американской генетических школ в 1920–1930 гг. как одна из предпосылок эволюционного синтеза // Санкт-Петербург — Соединенные Штаты Америки. 200 лет дипломатических отношений. СПб.: Европейский Дом, 2009. С. 413–428. (Серия «Санкт-Петербург и мир»).
- Конашев М.Б. Международные генетические конгрессы и советские генетики // Историко-биологические исследования. 2010. Т. 2. № 2. С. 9–24.
- Конашев М.Б. Становление эволюционной теории Ф.Г. Добржанского. СПб.: Нестор-История, 2011. 280 с.

- Конашев М. Б. Эволюционисты и религия. СПб.: Нестор-История, 2012а. 200 с.
- Конашев М. Б. Ф. Г. Добржанский и эволюционный синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012б. С. 205–260.
- Конашев М. Б., Полевой А. В., Ретунская С. В. Библиография трудов Ч. Дарвина на русском языке // Историко-биологические исследования. 2009. Т. 1. № 1. С. 161–165.
- Кондрашин В. В. Голод 1932–1933 годов. Трагедия российской деревни. М.: РОСПЭН, 2008. 520 с.
- Копейкин К. Наука и религия на рубеже III тысячелетия: противостояние или синергия // Журн. Московской Патриархии. 2010. Т. 4. С. 72–80.
- Копейкин К. Что есть реальность. Размышления над произведениями Эрвина Шрёдингера. СПб.: Изд-во С.-Петербурга, 2014. 38 с.
- Копелевич Ю. X. «Рай для ученых»?.. (о судьбах первых российских академиков) // ВИЕТ. 1999. № 1. С. 47–68.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка, 1982. 264 с.
- Коржинский С. И. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1891. Т. 22. № 6. С. 1–201.
- Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношении. Томск: Типо-лит. В. В. Михайлова и П. И. Макушина, 1892. [2], 227 с.
- Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. Предварительное сообщение // Изв. Имп. Акад. наук. 1899а. Т. 10. № 3. С. 255–268.
- Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Имп. Акад. наук. 1899б. Т. 9. № 2. С. 1–94.
- Коровин Е. П. Род *Scaligeria D. C.* (Umbelliferae) и его филогения. Опыт приложения экологии к филогении мелких таксономических групп // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. 86. 1928. Вып. 2. С. 1–92.
- Коровин Е. П. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula L.* // Растение и среда. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 272–274.
- Коровичинский В. М. Творение, эволюция и креационизм (<http://www.spbda.ru/lib/a-3416.html>, дата обращения 7 апр. 2014 г.).
- Корочкин Л. И. Связь онто- и филогенеза в генетическом освещении. Проблема макромутаций (морфологический и молекулярный аспекты) // Генетика. 2002. № 6. С. 727–738.
- Корочкин Л. И. Что такое эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1156–1164.
- Корренс К. Э. Новые законы наследственности / Пер. с нем. А. Ф. Вержбицкого. М.: Тип. П. П. Рябушинского, 1913. X, 118 с.
- Котс А. Ф. Этюды по теории эволюции. Вып. 1. Ламарк и Дарвин как историки в естествознании. Страница прошлого идеи эволюции в оценке исторического метода. М.: Тип. В. И. Воронова, 1914. 22 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. 139 с.
- Крашенинников С. П. Описание редких трав, сочиненное адъюнктом Степаном Крашенинниковым // Содержание ученых рассуждений Академии наук. 1748. Т. 1. С. 77.
- Кременцов Н. Л. «Американская помощь» в советской генетике // ВИЕТ. 1996. № 3. С. 15–42.
- Кременцов Н. Л. Советская наука и война // Наука и кризисы / Ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Дмитрий Буланин, 2003. С. 830–907.
- Крестьянский В. И. Переход от ведущей роли естественного отбора к ведущей роли труда // Усп. совр. биол. 1941. Т. 14. Вып. 3. С. 356–371.
- Крисаченко В. С. Зарождение эволюционной экологии животных в СССР (работы С. А. Северцова) // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 226–231.

- Кропоткин П. А.* Взаимная помощь как фактор эволюции / Пер. с англ. В. П. Батурина под ред. автора. Единственное изд., разреш. для России автором, пересмотр. и доп. им. СПб.: Знание, 1907. 352 с.
- Куайн У. В. О.* С точки зрения логики: 9 логико-философских очерков / Пер. с англ. В. А. Ладова и В. А. Суровцева. М.: Канон, 2010. 272 с.
- Кузнецов Н. И.* К вопросу о происхождении видов: вариации или мутации // Прот. О-ва естествоисп. при Юрьевск. ун-те. 1906. Т. 15. № 1. С. 21–25.
- Кулешов Н. Н.* Сортовой состав полей Украины в 1923–1924 гг. // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1926. Т. 16. Вып. 4. С. 3–90.
- Кунин Е. В.* Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Центрополиграф, 2014. 760 с.
- Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 288 с.
- Куприянов А. В.* Дарвин: пора прощаться? // Информ. вест. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 440–447.
- Кучера У., Никлас К.* Современная теория биологической эволюции: расширенный синтез // Эволюционный синтез: границы, перспективы, альтернативы / Отв. ред.-сост. Г. Левит, Э. И. Колчинский, У. Хоссфельд, У. Кучера, Л. Олсон. СПб.: Роза ветров, 2013. С. 19–75.
- Кювье Ж.* О переворотах или изменениях на поверхности Земного шара в естествоописательном и историческом отношении. Одесса: Гор. тип., 1840. [8], 226, XVI с.
- Кювье Ж.* Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М.: Биомедгиз, 1937. 268 с.
- Лайус Ю. А.* Биологическая океанография, рыбохозяйственная наука и рыбная промышленность: возникновение новых взаимоотношений при советской власти // За «железным занавесом»: мифы и реалии советской науки. СПб.: Дмитрий Буланин, 2002. С. 297–312.
- Ламарк Ж.-Б.* Философия зоологии. М.: Наука, 1911. LXXX, 313 с.
- Ламарк Ж.-Б.* Философия зоологии. М.: Полиграфкнига, 1935. Т. I. CLX, 330 с.; 1937. Т. II. LXXXVIII, 483 с.
- Лебедев Н. В.* Курс лекций по дарвинизму. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 342 с.
- Леваковский Н. Ф.* О влиянии некоторых внешних условий на форму корней // Уч. зап. Казан. ун-та. 1868. Т. 4. С. 395–460.
- Леваковский Н. Ф.* К вопросу о вытеснении одних растений другими. I. Отношение семян растений к влаге // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1871. Т. 1. № 2. С. 35–52.
- Леваковский Н. Ф.* К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян подземных частей, находящихся в почве // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1873. Т. 2. С. 19–31.
- Левина Е. С.* Вавилов, Лысенко, Тимофеев-Ресовский... Биология в СССР: история и историография. Москва: АЙРО-XX, 1995. 157, [2] с.
- Левина Э.* Адам или обезьяна: чьи мы дети? // Троицкий вариант. 2014. 18 нояб. № 167. С. 1–2.
- Левит Г., Хоссфельд У.* Психонтогенез и психофилогенез: Бернхард Ренш (1900–1990) и его селекционистский переворот в свете панпсихического идентизма // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 557–598.
- Левит Г., Хоссфельд У.* Забытый «старо-дарвиновский» синтез: эволюционная теория Людвиг Г. Плате // Эволюционный синтез: границы, перспективы, альтернативы / Отв. ред.-сост. Г. Левит, Э. И. Колчинский, У. Хоссфельд, У. Кучера, Л. Олсон. СПб.: Роза ветров, 2013. С. 162–189.
- Левит С. Г.* Проблема конституции в медицине и диалектический материализм // Медицина и диалектический материализм: Тр. кружка врачей-материалистов 1-го МГУ за 1925–1926 гг. М.: Изд-во Комакадемии, 1927. Вып. 2. С. 5–32.
- Левитский Г. А.* Материальные основы наследственности. Киев: Госиздат Украины, 1924. [8], 166 с.

- Левитский Г.А. Карио- и генотипические изменения в процессе эволюции // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1925. Т. 15. № 5. С. 3–28.
- Левитский Г.А. Цитологические основы эволюции // Природа. 1939. № 5. С. 33–44.
- Лепёхин И.И. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепёхина по разным провинциям Российского государства. Ч. 1–4. СПб.: При Имп. АН, 1771–1805.
- Летопись Российской академии наук. Т. 4. (1901–1934) / Гл. ред. Ю.С. Осипов; отв. ред. Э.И. Колчинский, Г.И. Смагина; сост. К.Г. Большакова, В.И. Васильев, Э.И. Колчинский, А.В. Кольцов, Г.И. Смагина, И.В. Черказьянова, Т.В. Чумакова. СПб.: Наука, 2007. 1051 с.
- Лукин А.Е. Контуры жизни и творчества зоолога Е.И. Лукина // Природа. 2005. № 4. С. 67–75.
- Лукин Е.И. Про класифікацію явищ мінливості // Учен. зап. Харьков. ун-та. 1935. Кн. 4. С. 73–79.
- Лукин Е.И. Про причини заміни в процесі органічно еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору // Учен. зап. Харьков. ун-та. 1936. № 6–7. С. 199–209.
- Лукин Е.И. Про географічну мінливість величини деяких комах // Праці Зоол.-біол. ін-ту при Харків. ун-ті. 1939а. Вип. 6. С. 74–82.
- Лукин Е.И. Про локальну і сезонну мінливість *Pyrrhocoris apterus* // Праці Зоол.-біол. ін-ту при Харків. ун-ті. 1939б. Вип. 6. С. 57–73.
- Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 312 с.
- Лукин Е.И. Адаптивные ненаследственные изменения организмов и их судьба в эволюции // Журн. общ. биол. 1942. Т. 3. № 4. С. 235–261.
- Лукин Е.И. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 8. С. 1105–1120.
- Лукин Е.И. Проблема типов животного мира и теория ароморфозов // Проблемы эволюции. Т. II / Ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука, 1972. С. 124–143.
- Лукин Е.И. Закономерности географических изменений организмов // 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. С. 175–188.
- Лукина Т.А. Карл Бэр о борьбе за существование и естественном отборе // История и теория эволюционного учения. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1975. Вып. 3. С. 91–100.
- Луначарский А.В. Как возник сценарий «Саламандра» // Сов. экран. 1929. 1 января. № 1. С. 4.
- Лункевич В.В. Старое и новое в эволюционной теории // Рус. богатство. 1910. Вып. 1. С. 133–156; Вып. 2. С. 100–123.
- Любименко В.Н., Щеглова О.А. О фотопериодической адаптации // Журн. Рус. бот. о-ва. 1927. Т. 12. № 1–2. С. 113–162.
- Любищев А.А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1925. Т. 4. Вып. 4. С. 137–153.
- Мазинг Р.А. Различная жизнеспособность мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталлям // ДАН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 834–837.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Малахов В.В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–54.
- Малиновский А.А. Закономерности наследственности в свете учения об отборе // Усп. совр. биол. 1941. Т. 14. Вып. 1. С. 171–176.
- Манойленко К.В. За и против: отношение к чествованию памяти Чарльза Дарвина в 1909 г. // Историко-биологические исследования. 2009. Т. 1. № 1. С. 104–107.

- Манойленко К.В.* А. С. Фаминцын и эволюционный синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 45–79.
- Манойленко К.В., Хахина Л.Н.* Из истории развития эволюционной теории в Академии наук и вклад академика А. С. Фаминцына // Журн. общей биол. 1984. № 2. С. 308–314.
- Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции. М.: Мир, 1983. 351 с.
- Маргулис Л.* Симбиогенез. Новый принцип эволюции: восстановление приоритета Б. М. Козо-Полянского // Чарльз Дарвин и современная биология / Отв. ред. Э.И. Колчинский; ред.-сост. А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 34–48.
- Марков А.В.* Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации // В защиту науки: Бюл. 2009. № 6. С. 24–30.
- Маркс К., Энгельс Ф.* Соч. 2-е изд. М.: Госполитиздат, 1963. Т. 30. XXVIII, 756 с.
- Матвеев Б.С.* Жизнь и творчество академика А.Н. Северцова // Зоол. журн. 1937. Т. XVI. Вып. 2. С. 38–54.
- Матвеев Б.С., Дружинин А.Н.* Жизнь и творчество А.Н. Северцова // Памяти академика А.Н. Северцова / Отв. ред. И.И. Шмальгаузен. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. I. С. 7–30.
- Машковцев А.А.* Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбриологического развития в онтогенезе и филогенезе // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 5. С. 945–997.
- Машковцев А.А.* Морфо-физиологические закономерности в развитии позвоночных животных // Памяти академика А.Н. Северцова / Отв. ред. И.И. Шмальгаузен. М.; Л.: 1939. Т. 1. С. 383–438.
- Машталер Г.А.* Академик И.И. Шмальгаузен. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии // Сов. наука. 1938. № 4. С. 187–192.
- Машталер Г.А.* Роль фенотипической и генотипической изменчивости в эволюции организмов (Эволюция приспособлений). Одесса: Одесский ун-т, 1940. 212 с.
- Медведев Ж.А.* Взлет и падение Лысенко. История биологической дискуссии в СССР (1929–1966). М.: Книга, 1993. 347 с.
- Медведев Н.Н.* Юрий Александрович Филипченко. М.: Наука, 1978. 103 с.
- Медведев Ю.* Дарвину отпустили грехи // Российская газета. 2009. 18 февр. (<http://www.rg.ru/2009/02/18/darvin.html>), дата обращения 24 сент. 2014 г.).
- Мейен С.В.* О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 3. С. 353–364.
- Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами / Пер. К. Фляксбергера // Тр. Бюро по прикл. бот. 1910. Т. 3. № 11. С. 481–529.
- Мендель Г.* Исследования над гибридами растений / Пер. С. Егуновой. СПб.: СПб. биол. лаб. П. Ф. Лесгафта, 1912. 42 с.
- Мензбир М.А.* Орнитологическая география Европейской России. Ч. 1. М.: Университетская тип. (М. Катков). 1882. [4], 524 с.
- Мензбир М.А.* Успехи биологии и близких к ней наук // Рус. мысль. 1885. Кн. 4. С. 37–80.
- Мензбир М.А.* Главнейшие представители дарвинизма в Западной Европе // Рус. мысль. 1900. № 6. С. 1–17.
- Мензбир М.А.* Мнимый кризис дарвинизма // Рус. мысль. 1902. № 11. С. 189–201.
- Мензбир М.А.* За Дарвина. М.; Л.: Гос. изд-во, 1927. 234, [2] с.
- Мережковский К.С.* Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Типо-лит. Имп. ун-та, 1909. 102 с.
- Местергази М.М.* Эпигенез и генетика: доклад и прения // Вест. Комакадемии. 1927. № 19. С. 187–222.
- Местергази М.М.* Основные проблемы органической эволюции. М.: Госиздат РСФСР, 1930. 157 с.
- Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1984. 196 с.

- Мечников И. И. Иммунитет. СПб.: П. П. Сойкин, 1898. 75 с.
- Мечников И. И. Чествование Дарвина в Кембридже // Мечников И. И. Страницы воспоминаний. М.: Изд-во АН СССР, 1946. 279 с.
- Микулинский С. Р. Развитие общих проблем биологии в России: Первая половина XIX века. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 450 с.
- Мицкевич М., Токин Б. Эволюционную науку на службу соцстроительства // Учение Дарвина и марксизм–ленинизм. М.: Партиздат, 1932. С. 122–134.
- Мишустин Е. И. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий // Природа. 1939. № 4. С. 27–36.
- Мишустин Е. Н. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. М.; Л.: АН СССР, 1947. 328 с.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. СПб., 1912. 83 с.
- Морозов Г. Ф. Дарвинизм в лесоводстве // Лесн. журн. 1913. № 5. С. 3–14.
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. XI, 250 с.
- Музрукова Е. Б. Т. Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т. Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия. М.: Дом «Грааль», 2002. 310 с.
- Музрукова Е. Б. Юлиус Шаксель: Жизнь и судьба // Историко-биологические исследования. 2013. Т. 5. № 3. С. 72–80.
- Музрукова Е. Б., Чеснова Л. В. Советская биология в 30-е – 40-е годы: кризис в условиях тоталитарной стемы // Репрессированная наука. Вып. II / Отв. ред. М. Г. Ярошевский. СПб.: Наука, 1994. С. 45–56.
- Муретов Г. Д. Физиологические мутации и динамика генного состава популяций *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1939. Т. 24. № 3. С. 481–486.
- Мэр Казани призывает запретить теорию Дарвина // Православие и мир. 2014. 25 авг. (<http://www.pravmir.ru/mer-kazani-prizyivaet-zapretit-teoriyu-darvina>, дата обращения 11 янв. 2015 г.).
- Навашин М. С. Морфология клеточного ядра у видов *Crepis* в связи с вопросом видообразования // Сборник имени Сергея Гавриловича Навашина. М.: Северный печатник, 1928. С. 171–186.
- Навашин М. С. Кариотипическая изменчивость и ее значение // Усп. совр. биол. 1934. Т. 3. Вып. 1. С. 3–26.
- Навашин М. С. Хромосомная изменчивость и видообразование // Памяти К. А. Тимирязева / Ред. П. П. Бондаренко, Б. П. Токин, Е. Е. Успенский. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. С. 257–281.
- Надсон Г. А., Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (Mycogaseae) // Вест. рентген. и радиол. 1925. Т. 3. Вып. 6. С. 305–310.
- Надсон Г. А., Филиппов Г. С. Об образовании новых рас дрожжевых и плесневых грибов под влиянием рентгеновых лучей // Журн. Рус. бот. о-ва. 1928. Т. 13. № 1–2. С. 221–239.
- Наука и кризисы / Ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Дмитрий Буланин, 2003. 1040 с.
- Наука, техника и общество России и Германии во время Первой мировой войны / Ред. Э. И. Колчинский, Д. Байрау, Ю. А. Лайус. СПб.: Нестор-История, 2007. 504 с.
- Неймайр М. Корни животного царства. Введение в науку о происхождении животных / Пер. М. В. Павловой. М.: Тип. А. Г. Кольчугина, 1898. 228, II, I с.
- Неймайр М. Корни животного царства. Введение в науку о происхождении животных / Пер. М. В. Павловой с предисл. А. П. Павлова. М.: М. и С. Сабашниковы. 1919. 298, II с.
- Некоторые итоги дискуссии по проблеме вида и видообразования // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 2. С. 202–223.
- Нестеров А. И. Социально-биологические основы мещанства // Усп. совр. естествозн. 2014. № 1 (<http://www.rae.ru/use/?section>, дата обращения 24 сент. 2014 г.).
- Никитин С. Н. Дарвинизм и вопрос о виде в современной палеонтологии // Мысль. 1881. № 8. С. 144–170; № 9. С. 229–245.

- Никольский А. М. География животных. Харьков: Рус. типо-лит., 1909. 8, 263 с.
- Нуждин Н. И. Дарвин и мичуринская биология // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1952. № 3. С. 6–29.
- Овчинников П. Н. Социологическая ботаника // Зап. Науч. о-ва марксистов. 1928. № 2 (10). С. 147–155.
- Окен Л. Всеобщая естественная история для всех состояний. Т. 5. СПб.: Тип. Х. Гинце, 1836. 387 с.
- Оленов Ю. М. Естественный отбор в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1937. Т. 15. № 2. С. 97–101.
- Оленов Ю. М. Борьба за существование между расами дрожжевых грибов в кишечнике *Drosophila melanogaster* // Вест. рентгенол. и радиол. 1940. Т. 22. С. 217–220.
- Оленов Ю. М. Ненаследственная изменчивость и эволюция // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 2. С. 251–282.
- Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Муретов Г. Д. Факторы, обуславливающие генный состав природных популяций *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1939. Т. 24. № 5. С. 476–480.
- Оловников А. М. Биологическая эволюция на основе случайной изменчивости, регулируемой организмами // Биохимия. 2009. Т. 74. № 12. С. 1722–1728.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
- О положении в биологической науке: Стенографический отчет сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина. 1 июля – 7 августа 1948 г. М.: ОГИЗ–СЕЛЬХОЗГИЗ, 1948. 536 с.
- Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965. 497 с.
- Паавер К. Л. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин: Валгус, 1973. 245 с.
- Павлов А. П. О некоторых малоизученных факторах вымирания // Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг.: Гос. изд-во, 1924. С. 89–130.
- Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг.: Гос. изд-во, 1924. 130 с.
- Паллас П. С. Мемуар об изменчивости животных (Mémoire sur la Variation des Animaux) / Пер. А. В. Самокиш // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3. № 3. С. 72–87.
- Памяти Герарда Хеберера // История и теория эволюционного учения. Вып. 3. Л.: ИИЕТ АН СССР, 1975. С. 233–235.
- Памяти Дарвина. М.: Научное слово, 1910. 221 с.
- Памяти проф. П. Каммерера // Вест. Комакадемии. 1926. № 17. С. 3–10.
- Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М.: Сов. наука, 1945. 432 с.
- Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса // Современные проблемы эволюционной теории / Отв. ред. В. И. Полянский, Ю. И. Полянский. Л.: Наука, 1967. С. 341–342.
- Парамонов А. А. Дарвинизм. Киев: Вища школа, 1982. 272 с.
- Пачоский И. К. Херсонская флора. I. Херсон: Паровая тип. С. Н. Ольховикова и С. Н. Ходушина, 1914. [6], LXXX, 548 с.
- Перчёнок Ф. Ф. Академия наук на «великом переломе» // Звенья (исторический альманах). М.: Прогресс, 1991. Вып. 1. С. 163–235.
- Перчёнок Ф. Ф. «Дело Академии наук» и «великий перелом» в советской науке // Трагические судьбы: репрессированные ученые АН СССР. М., 1995. С. 201–235.
- Пилипчук О. Я. Иван Иванович Шмальгаузен // Биобиблиография ученых Украинской ССР. Киев: Наукова думка, 1984. 98 с.
- Писарев В. Е. Перерождение пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1923. Т. 13. № 1. С. 59–68.

- Писарев Д.И. Прогресс в мире животных и растений // Рус. слово. 1864. Апрель. С. 1–52; Май. С. 43–70; Июнь. С. 233–274; Июль. С. 1–46; Сентябрь. С. 1–46.
- Писарева Л.В. Слепков Василий Николаевич // Возвращенные имена: документальные очерки. Казань: Татар. кн. изд-во, 1990. С. 171–176.
- Плате Л. Эволюционная теория / Пер. Н. С. Компанейц. М.; Л.: Госиздат, 1928. 228 с.
- Плеханов Г.В. Основные вопросы марксизма // Плеханов Г. В. Избранные философские произведения. М.: Госполитиздат, 1957. Т. III: 784 с.
- Поздняков А.А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 5. С. 383–395.
- Полани М. Личностное знание. М.: Прогресс, 1986. 344 с.
- Полевой А.В. Джордж Ледьярд Стеббинс и эволюционный синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 599–622.
- Поляков И.М. Современная эволюционная теория. Харьков: Научная мысль, 1928. 190 с.
- Поляков И.М. Курс дарвинизма. Ч. 1. М.: Учпедгиз, 1941. 408 с.
- Поляков И.М. Дарвинизм и проблема мимикрии // Усп. совр. биол. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 288–319.
- Полянский Ю.И. Некоторые генетические аспекты проблемы структуры вида и видообразования у агамно размножающихся простейших // Кариология и генетика простейших. Л.: Наука, 1976. Вып. 1. С. 5–18.
- Полянский Ю.И., Колчинский Э.И., Орлов С.А. Надо ли возвращаться к креационизму? // Биология в школе. 1991. № 4. С. 7–18.
- Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Экспериментальное исследование изменчивости некоторых Ophryoscolecidae // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1938. Т. 16. С. 44–134.
- Попов Е.Б. Развитие и применение математических методов корреляционного анализа в эволюционной теории // История и теория эволюционного учения. Вып. 1 / Отв. ред. К.М. Завадский. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1973. С. 75–86.
- Поповский М. Дело академика Вавилова. М.: Книга, 1991. 304 с.
- Презент И.И. За дарвинизм в генетике // Яровизация. 1936. № 5 (8). С. 45–68.
- Презент И.И. Рец. на кн.: Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946 // Агробиология. 1947. № 3. С. 135–140.
- Промттов А.Н. Эволюционное значение миграций птиц // Зоол. журн. 1933. Т. 13. Вып. 3. С. 409–436.
- Промттов А.Н. Биология дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) в связи с вопросом о расселении видов птиц // Зоол. журн. 1934а. Т. 13. Вып. 3. С. 523–539.
- Промттов А.Н. Об экологических факторах изоляции у птиц // Зоол. журн. 1934б. Т. 13. Вып. 4. С. 616–628.
- Промттов А.Н. Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц // Биол. журн. 1936. Т. 5. Вып. 6. С. 1001–1010.
- Против механистического материализма и меньшевистствующего идеализма в биологии / Ред. П.П. Бондаренко, В.С. Брандгендлер, М.С. Мицкевич, Б.П. Токин. Л.: Гос. мед. изд-во, 1931. 104 с.
- Работнов Т.А. К биологии порезника промежуточного (*Libanotis intermedia*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 3. С. 221–228.
- 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. 614 с.
- Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Т. 1–4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947–1959.
- Райков Б.Е. Из истории дарвинизма в России // Тр. ИИЕТ. 1957. Т. 16. Вып. 3. С. 3–34.
- Райков Б.Е. Генрих Бронн и его отношение к эволюционной теории // ВИЕТ. 1965. Вып. 18. С. 126–128.

- Райков Б. Е. Германские биологи-эволюционисты до Дарвина. Л.: Изд-во АН СССР, 1969. 232 с.
- Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: МОИП, 1941. 60 с.
- Рассекреченный Зубр. Следственное дело Н. В. Тимофеева-Ресовского / Сост. Я. Г. Рокитянский, В. А. Гончаров, В. В. Нехотин. М.: Academia, 2003. 576 с.
- Расширять и углублять творческую дискуссию по проблеме вида и видообразования // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 5. С. 206–216.
- Резель Р. Э. Селекция с научной точки зрения // Тр. Бюро по прикл. бот. 1912. Т. 5. № 11. С. 425–623.
- Резель Р. Э. К вопросу о видообразовании // Тр. Бюро по прикл. бот. 1917. Т. 1. С. 157–181.
- Резник С. Е. Дорога на эшафот. Париж; Нью-Йорк: Третья волна, 1983. 127 с.
- Репрессированная наука / Ред. М. Г. Ярошевский. Л.: Наука, 1991. 559 с.
- Розанова М. А. Современные методы систематики растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Прил. 41. 1930. С. 5–184.
- Розанова М. А. Опыт аналитической монографии consp. *Ranunculus auricomus* Korsh // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1932. № 8. С. 19–148.
- Розанова М. А. Ягодование и яговодство. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 302 с.
- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с.
- Рокитянский Я. Г. Н. В. Тимофеев-Ресовский в Германии и на Лубянке // Рассекреченный Зубр. Следственное дело Н. В. Тимофеева-Ресовского / Сост. Я. Г. Рокитянский, В. А. Гончаров, В. В. Нехотин. М.: Academia, 2003. С. 6–162.
- Ролле Ф. Карла Дарвина учение о происхождении видов в царстве растений и животных, примененное к истории миротворения. СПб.: М. О. Вольф, 1864. [4], XXXII, 320 с.
- Ролле Ф. Учение Дарвина о происхождении видов. СПб.: А. А. Глазунов, 1865. [8], 256 с.
- Романовский С. И. «Притащенная» наука. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. 348 с.
- Роменс Дж. Дж. Наследственность. Критическое изложение теории Вейсмана Д. Д. Роменсом / Пер. В. А. Холодковского; под ред. Н. А. Холодковского. СПб.: М. М. Ледерле и Ко, 1894. 219 с.
- Рубцова З. М. Развитие эволюционной цитогенетики растений. Л.: Наука, 1975. 172 с.
- Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса: историко-критическое исследование. Л.: Наука, 1989. 153 с.
- Рулье К. Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям. М., 1852. 121 с.
- Русская расовая теория до 1917 года. Сборник оригинальных работ русских классиков / Ред. В. Б. Авдеев. М.: ФЭРИ-В, 2004. Вып. 1: 704 с.; Вып. 2: 683 с.
- Русско-немецкие связи в биологии и медицине. СПб.: Борей-Арт. Вып. 1. 2000. 203 с.; Вып. 1. 2002. 182 с.; Вып. 3. 2002. 244 с.; Вып. 4. 2003. 178 с.
- Савина Г. А. Чистые линии (В. И. Вернадский и Н. И. Вавилов) // Трагические судьбы: репрессированные ученые АН СССР. М., 1995. С. 7–45.
- Савинов А. Б. Проблема новой эволюционной парадигмы (философский, системный и общепрограммный аспекты) // XXI Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: Ульяновск. гос. пед. ун-т, 2007. С. 60–72.
- Савинов А. Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 4. С. 284–301.
- Самойлов Я. В. Биолиты. Посмертный сборник статей. М.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1929. 140 с.
- Самокиш А. В. Чарльз Дарвин и Императорская Академия наук. Документальные свидетельства // Историко-биологические исследования. 2009. Т. 1. № 1. С. 95–103.
- Самокиш А. В. Преподавание эволюционной теории в средней школе в России и в СССР // Чарльз Дарвин и современная биология / Отв. ред. Э. И. Колчинский, ред.-сост. А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 650–657.

- Савегин А. А.* Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта-смеси // Тр. Одесск. с.-х. селекционной станции. 1922. Т. 6. С. 42–43.
- Сафонов В. А.* Ламарк и Дарвин. М.: Молодая гвардия, 1930. 78, [2] с.
- Северцов А. Н.* Эволюция и эмбриология. Речь, произнесенная на соединительном заседании XII съезда русских естествоиспытателей и врачей и Общества испытателей природы 3 янв. 1910 г. М.: Тип. Моск. ун-та, 1910. 16 с.
- Северцов А. Н.* Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев: Тип. Ун-та св. Владимира, 1912. VI, 330 с.
- Северцов А. Н.* Современные задачи эволюционной теории. М.: Наука, 1914. 155 с.
- Северцов А. Н.* Эволюция и психика. М.: М. и С. Сабашниковы, 1922. 54 с.
- Северцов А. Н.* Главные направления эволюционного процесса (Прогресс, регресс и адаптация). М.: Тов-во А. В. Думнова и Ко, 1925. 84 с.
- Северцов А. Н.* Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. 2-е изд., изм. и доп. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 150 с.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А. С. А. Н. Северцов и закономерности макроэволюции // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 80–110.*
- Северцов С. А.* Материалы к познанию биологии размножения (глухарей и тетеревов) в Башкирском заповеднике в 1930–1931 гг. методом количественного учета // Зоол. журн. 1932. Т. XI. Вып. 3. С. 140–159.
- Северцов С. А.* Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 5. С. 895–944.
- Северцов С. А.* Дарвинизм и экология // Зоол. журн. 1937. Т. 16. Вып. 4. С. 591–613.
- Северцов С. А.* О конгруэнциях как новом типе корреляционных зависимостей и понятии целостности вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1940а. Т. IX. № 5–6. С. 97–103.
- Северцов С. А.* Хищник и жертва // Тр. Ин-та эвол. морф. М., 1940б. Т. 2. Вып. 1. С. 5–67.
- Северцов С. А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С. А.* О целостности вида и новых типах внутривидовых корреляционных зависимостей // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. 1943. С. 1–64.
- Северцов С. А.* О конгруэнциях и внутривидовых отношениях у животных // Фонды Ин-та эвол. морфол. АН СССР. Т. 1. 1946. С. 1–34.
- Северцов С. А.* Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Семёнов-Тян-Шанский А. П.* Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. ИАН. Сер. 8. 1910. Т. 25. Вып. 1. С. 1–29.
- [*Сенковский*] Литературная летопись // Библиотека для чтения. 1837. Т. 14. С. 74–76.
- Серебровский А. С.* Происхождение видов в свете последарвиновского изучения изменчивости и наследственности // Происхождение животных и растений / Ред С. А. Зернов. М.: Гос. изд-во, 1924. С. 42–78.
- Серебровский А. С.* Теория наследственности Моргана и Менделя и марксизм // Под знаменем марксизма. 1926а. № 3. С. 98–117.
- Серебровский А. С.* Хромосомы и механизм эволюции // Усп. экспер. биол. 1926б. Т. 5. Вып. 1. С. 49–75.
- Серебровский А. С.* Генетический анализ популяций домашних кур горцев Дагестана // Журн. экспер. биол. 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 62–124; Вып. 3–4. С. 125–146.
- Серебровский А. С.* Опыт качественной характеристики процесса органической эволюции // Естествознание и марксизм. 1929. № 2. С. 53–72.
- Серебровский А. С.* Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.

- Серебровский П. В.* Роль климата в эволюции птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 34. С. 375–415.
- Серебровский П. В.* Старый и новый дарвинизм // Зап. Науч. о-ва марксистов. 1927. № 7 (1). С. 172–173.
- Серебровский П. В.* Дарвинизм и учение об ортогенезе // Теория номогенеза. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Сб. критических статей / Ред. Б. М. Козо-Полянский. М.: Северный печатник, 1928. С. 87–158.
- Сеченов И. М.* Рефлексы головного мозга. СПб.: Типогр. К. В. Трубникова, 1863. 179 с.
- Сеченов И. М.* Рефлексы мысли. М.: Журн. «Научное слово», 1903. 125 с.
- Симпсон Дж. Г.* Темпы и формы эволюции. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Синская Е. Н.* Масличные и корнеплоды сем. *Cruciferae* // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1928. Т. 19. № 3. С. 3–648.
- Синская Е. Н.* К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1931. Т. 25. № 2. С. 1–97.
- Синская Е. Н.* Экологическая система селекции кормовых растений // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Прил. 62. 1933. С. 1–44.
- Синская Е. Н.* Видообразование у люцерны // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Прил. 73. 1935. С. 1–130.
- Синская Е. Н.* Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений // Усп. совр. биол. 1938. Т. 9. Вып. 1. С. 1–15.
- Синская Е. Н.* Проблема популяций у высших растений // Усп. совр. биол. 1939. Т. 10. Вып. 3. С. 446–470.
- Синская Е. Н.* О растительной конституции и определяющих ее признаках // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 2. С. 147–160.
- Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 527 с.
- Синская Е. Н.* Современное состояние вопроса о популяциях высших растений // Проблема популяций у высших растений. Л.: ВИР, 1961. С. 3–53. (Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства. Вып. 1).
- Синская Е. Н.* Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира // Бюл. Всес. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1979. Вып. 91. С. 7–24.
- Синская Е. Н.* Воспоминания о Н. И. Вавиллове. Киев: Наукова думка, 1991. 205 с.
- Скворцов А. К.* Лидер эволюционной биологии // Природа. 2004. № 9. С. 69–70.
- Слепков В. Н.* Наследственность и отбор у человека // Под знаменем марксизма. 1925. № 4. С. 102–122.
- Смарагдова Н. П.* Географическая изменчивость параметрий и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 71–84.
- Смирнов Г. В.* Конфликт в советской биологии // Кононков П. Ф. Два мира — две идеологии. О положении в биологических и сельскохозяйственных науках в России в советский и постсоветский период. М.: Луч, 2014. С. 6–43.
- Смирнов Е. С., Вермель Ю. М., Кузин Б. С.* Очерки по теории эволюции. М.: Красная новь, 1924. 202 с.
- Соболев Д. Н.* Наброски по филогении гониатитов // Изв. Варшав. политех. ин-та. 1914. Вып. 1. С. 1–191.
- Соболев Д. Н.* Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины, 1924. 203 с.
- Соболев Д. Н.* Земля и жизнь. II. Эволюция и революция в истории органического мира. Киев: Книгоспілки, 1927. 37 с.
- Соболев Д. Н.* Земля и жизнь. III. О причинах вымирания организмов. Киев: Книгоспілки, 1928. 74 с.
- Советско-германские научные связи времени Веймарской республики / Отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Наука, 2001. 367 с.

- Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007. М.: Изд-во Гос. Дарвиновского музея, 2008. 403 с.
- Современные проблемы биологической эволюции. Материалы международной конференции. 11–14 марта 2014. Москва. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007. М.: Изд-во гос. Дарвиновского музея, 2014. 447 с.
- Современные проблемы эволюционной теории // Ред. В. И. Полянский, Ю. И. Полянский. Л.: Наука, 1967. 489 с.
- Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. 996 с.
- Сойфер В.* Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. М.: Лазурь, 1993. 706 с.
- Сойфер В.* Сталин и мошенники в науке. М.: Добросвет, 2012. 503 с.
- Соколов В. А.* Эволюционный синтез Ледярада Стеббинса // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 1. С. 188–201.
- Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений / Ред. В. А. Драгавцев, Д. В. Лебедев и др. СПб.: ВИР, 1994. 615 с.
- Сочинения Дарвина: В 9 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935–1959.
- Спенсер Г.* Основания биологии. СПб.: Изд-ние Н. А. Полякова, 1870. 440 с.
- Спенсер Г.* Недостаточность естественного отбора. СПб.: Научное обозрение, 1894. 65 с.
- Спорные вопросы генетики и селекции. Работы 4-й сессии Академии 19–25 дек. 1936 г. / Отв. ред. О. М. Таргульян. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. 476, [3] с.
- Сталин И. В.* Анархизм или социализм? // Сталин И. В. Сочинения. Т. 1. М.: ОГИЗ; Гос. изд-во полит. лит., 1946. С. 307–309.
- Сталин И. В.* Речь на VIII съезде ВЛКСМ 16 мая 1928 г. // Сталин И. В. Сочинения. М.: ОГИЗ; Гос. изд-во полит. лит., 1949. Т. 11. С. 66–77.
- Сталин И. В.* Новая обстановка — новые задачи. Речь на совещании хозяйственников 23 июня 1931 г. // Сталин И. В. Сочинения. М.: ОГИЗ; Гос. изд-во полит. лит., 1955. Т. 13. С. 51–80.
- Станчинский В. В.* Материалы по экологической географии птиц. Задачи и методы эколого-географических исследований орнитофауны. I. Внутренние факторы // Науч. изв. Смолен. ун-та. 1923. № 1. С. 41–69.
- Станчинский В. В.* Материалы по экологической географии птиц. II. Внешние факторы распространения птиц // Науч. изв. Смолен. ун-та. 1926. № 3. С. 65–81.
- Станчинский В. В.* Птицы Смоленской губернии. Ч. I // Науч. изв. Смолен. ун-та. 1927а. Т. 4. № 1. С. 1–216.
- Станчинский В. В.* Экологическая эволюция и формирование фауны // Тр. Смолен. о-ва естествоиспыт. и врачей. 1927б. № 11. С. 189–204.
- Стеббинс Дж., Айяла Ф.* Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 38–50.
- Стебут А. И.* Сортоводство (селекция сельскохозяйственных растений). Сборник статей по сортовыведению и семенному делу. Харьков: Южно-рус. с.-х. газ., 1911. VIII, 220 с.
- Степанов Д. Л.* Развитие основных идей палеонтологии // Современная палеонтология. М.: Наука, 1988. Т. 1. С. 26–79.
- Страхов Н. Н.* Полное опровержение дарвинизма // Рус. вест. 1887. № 1. С. 9–62; № 2. С. 98–129.
- Страхов Н. Н.* Предисловие // Данилевский Н. Я. Дарвинизм. СПб.: М. Е. Комаров, 1889. Т. 2. С. 1–48.
- Стрелкова О. С.* Памяти Марии Александровны Розановой (17 VIII 1885 — 27 XI 1957) // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1502–1509.
- Строгонов Б. П.* Академик А. С. Фаминцын — ученый и гражданин // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л.: Наука, 1981. С. 6–37.
- Струнников В. А.* Шелковый путь. М.: Наука, 2004. 276 с.

- Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД: Биографический очерк. Документы / Сост.: Я. Г. Рокитянский, Ю. Н. Вавилов, В. А. Гончаров. 2-е изд., испр. и доп. М.: Academia, 1999. 552 с.
- Судиловская А. М. О соотношении экотипов и экологических рас *Leptopoeile sophiae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. № 5. С. 253–261.
- Сукачёв В. Н. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1925. Вып. 2. С. 174–186.
- Сукачёв В. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину / Ред. А. А. Ячевский. Л.: Гос. Рус. бот. о-во, 1927. С. 195–219.
- Сукачёв В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1935. № 15. С. 69–86.
- Сукачёв В. Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие // ДАН СССР. 1941. Т. 30. № 8. С. 752–755.
- Сукачёв В. Н. Проблема борьбы за существование в биоценологии // Вест. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1946. № 2. С. 27–39.
- Сукачёв В. Н. Доклад на конференции по проблемам дарвинизма в 1948 г. (Конференция по проблемам дарвинизма в МГУ) // Вест. Моск. ун-та. 1948. № 4. С. 118, 122–123.
- Сукачёв В. Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 35–46.
- Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин: Валгус, 1977. 139 с.
- Сутулов А. Н. О виде *Polygonum*, засоряющем посевы льна (*P. linicola mihi*) // Изв. семенной контр. станции МОСХ. 1914. Т. 1. Вып. 2. С. 1–12.
- Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции // Новые идеи в биологии. Пг.: Образование, 1915. Вып. 8. С. 1–39.
- Сушкин П. Л. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. 1922. № 3–5. С. 3–32.
- Сытин А. К. Петр Симон Паллас — ботаник. М.: КМК Scientific Press, 1997. 338 с.
- Сытин А. К. Ботаник Петр Симон Паллас. М.: Т-во науч. изданий «КМК», 2014. 456 с.
- Талиев В. И. Биологические идеи второй половины XIX века // Деятнадцатый век. СПб.: Сойкин, 1900. С. 270–278.
- Талиев В. И. Чарльз Дарвин. К 100-летию юбилею со дня рождения и к 50-летию юбилею со дня выхода в свет «Происхождения видов». Харьков: б. и., 1910. 62 с.
- Талиев В. И. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе. Ч. 1. Тип. Харьков: М. Х. Сергеева, 1915. 277, [3] с.
- Талиев В. И. Организм, среда, приспособление. М.; Л.: Госиздат, 1926. 160 с.
- Танасийчук В. С. Аресты на Мурманской биологической станции в 1933 году / Предисл., примеч., послесл. В. Н. Танасийчук // Репрессированная наука. Вып. 2. СПб.: Наука, 1994. С. 306–318.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Татаринов Л. П. Рец.: Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 1. С. 85–88.
- Татаринов Л. П. Контуры современной теории эволюции // Вест. РАН. 2005. Т. 75. № 1. С. 36–40.
- Татаринов Л. П. Очерки по эволюции рептилий. М.: ГЕОС, 2006. 232 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Вып. 290).
- Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Татаринов Л. П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. Вып. 291. М.: ГЕОС, 2009. 377 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН).

- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Этюды по эволюционной морфологии // Тр. Ереван. ун-та. 1943. Т. XXII. С. 71–176.
- Тахтаджян А.Л. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению происхождения зародыша однодольных // ДАН Арм. ССР. 1945. Т. III. № 2. С. 49–53.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 215 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Теория номогенеза. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Сборник критических статей проф. А.М. Никольского, П.В. Серебровского и акад. В.М. Шимкевича / Ред. Б.М. Козо-Полянский. М.: Северный печатник, 1928. VIII, 159 с.
- Теория эволюции Чарльза Дарвина: за и против. 22 февр. 2007 г. (<http://sbio.info/page.php?id=398>. Дата обращения 24 сент. 2014 г.).
- Терентьев П.В. О законе параллельных рядов у *Amphibia* // Тр. I Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Пг.: Тип. Рос. гидролог. ин-та, 1923. С. 33–35.
- Тимирязев К.А. Книга Дарвина, ее критики и комментаторы // Отеч. записки. 1864. Т. 155. С. 880–912; Т. 156. С. 650–685; Т. 157. С. 659–682.
- Тимирязев К.А. Краткий очерк теории Дарвина. СПб.: Тип. А.А. Краевского, 1865. [4], 2, [2], 90 с.
- Тимирязев К.А. Опровергнут ли дарвинизм? // Рус. мысль. 1887. Кн. 5. № 2. С. 145–180; Кн. 6. № 2. С. 1–14.
- Тимирязев К.А. Бессильная злоба антидарвиниста // Рус. мысль. 1889. Кн. 5. № 2. С. 17–62; Кн. 6. № 2. С. 65–85; Кн. 7. № 2. С. 58–78.
- Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии // Рус. мысль. 1892. Кн. VIII. Отд. II. С. 83–99; Кн. X. Отд. II. С. 142–163.
- Тимирязев К.А. Растение и солнечная энергия. М.: Гросманн и Кнебель, 1897. 98 с.
- Тимирязев К.А. Первый юбилей дарвинизма // Памяти Дарвина. М.: Научное слово, 1910. С. 38–48.
- Тимирязев К.А. Отбой мендельянцев (Из научной летописи за ужасный год) // Вест. Европы. 1913. Кн. 5. С. 267–283.
- Тимирязев К.А. Ч. Дарвин и К. Маркс // Пролетарская культура. 1917. № 9–10. С. 20–24.
- Тимирязев К.А. Солнце, жизнь и хлорофилл. Сборник исследований, речей и лекций. 1868–1920. М.; Пг.: Госиздат, 1923. 322 с.
- Тимирязев К. Ч. Дарвин и К. Маркс // Проблемы марксизма. Сб. 3: Дарвинизм и марксизм. Киев: Гос. изд-во Украины, 1925. С. 35–40.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1925. Т. 1. Вып. 3–4. С. 93–142.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Влияние температуры на образование поперечных жилок на крыльях одной геновариации у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1928. Т. 4. Вып. 3–4. С. 199–214.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды / Ред.: О.Г. Газенко, В.И. Иванов. М.: Наука, 2009. 512 с. (Памятники отечественной науки XX века).
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Глозов Н.В. Сергей Сергеевич Четвериков // Выдающиеся советские генетики. М.: Наука, 1980. С. 69–76.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М. О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование // Генетика. 1967. Т. 3. № 10. С. 152–166.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тимофеева-Ресовская Е.А., Циммерман К.М. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina* // Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. 1965. Вып. 44. С. 27–63.

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземан Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая–хохотунья–клуша // Тр. Уральск. отд. МОИП. 1959. Т. 2. С. 99–115.
- Тиняков Г. Г. Высокомутабильная линия из дикой популяции *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1939. Т. 22. № 9. С. 615–618.
- Тихомиров А. А. Судьба дарвинизма. I. Что дали зоологии последние 30 лет. II. Животные и человек. СПб.: Книгопечатня Шмидта, 1907. 82 с.
- Тихомиров А. А. В области биологии. К чему ведет безверие в науке и философии. М.: Тип. В. А. Жданович, 1909. 47 с.
- Тихомиров А. А. Вина науки (Спинозизм и дарвинизм). М.: Комиссия по устройству чтений фаб.-зав. рабочим, 1910. 48 с.
- Тихомиров А. А. Основной вопрос эволюционизма в биологии. СПб.: Сенат. тип., 1911. 75 с.
- Тихомиров А. А. Допустимо ли предположение о животном происхождении человека? М.: А. А. Левенсон, 1912. 71 с.
- Тихомиров А. А. Самообман в науке и искусстве (Ч. Дарвин и гр. Толстой). М.: Воин и пахарь, 1914. 42 с.
- Турбин Н. В. Дарвинизм и новое учение о виде // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 6. С. 798–818.
- У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге / Ред.-сост. М. Б. Конашев; отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Наука, 2002. 558 с.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.
- Уолкер М. Наука в Веймарской Германии // Науковедение. 2000. № 2. С. 143–157.
- [Уоллес А.] Теория естественного подбора. Очерки Альфреда Росселя Валласа. Автор «Малайского архипелага». СПб.: Тип. Г. Е. Благосветлова, 1876. [4], VI, [6], 407 с.
- [Уоллес А.] Естественный подбор. Contributions to the Theory of Natural Selection. СПб.: Тип. Ф. Сущинского. 1878. XVI, 580, XVI с.
- Ураинов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. С. 77–92.
- Фаминцын А. С. Данилевский и дарвинизм. Опровергнут ли дарвинизм Данилевским? // Вест. Европы. 1889. Т. 1. Кн. 2. С. 616–643.
- Фаминцын А. С. О психической жизни простейших представителей живых существ // Тр. VIII съезда русских естествоиспытателей и врачей. Общий отд. СПб., 1890. С. 32–39.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Имп. Акад. наук. 1907а. Сер. 8. Т. 20. № 3. С. 1–14.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. С.-Петербур. о-ва естествоиспыт. 1907б. Т. 38. Вып. 1. Пр. заседания. № 4. С. 141–143.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. АН. Сер. 6. 1912а. Т. 6. № 1. С. 51–68.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. АН. Сер. 6. 1912б. Т. 6. № 11. С. 707–714.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Петрогр. биол. лаб. 1916. Т. 15. Вып. 3–4. С. 3–4.
- Фаминцын А. С. Что такое лишайники? // Природа. 1918. Апрель–май. С. 266–282.
- Федотова А. А. Борьба за существование и Гармония в Природе: восприятие дарвинизма в российской геоботанике // Чарльз Дарвин и современная биология / Отв. ред. Э. И. Колчинский; ред.-сост. А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 609–615.
- Федотова А. А., Гончаров Н. П. Бюро по прикладной ботанике в годы Первой Мировой войны. СПб.: Нестор-История, 2014. 267 с.
- Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки / Пер. А. Л. Никифорова. М.: Прогресс, 1986. 543 с.
- Фельдер Б. Расовая гигиена в России: Евгений Алексеевич Шепиловский (1857–1920) и зарождение евгеники в Российской империи // Историко-биологические исследования. 2012. № 2. С. 39–60.

- Фельдман Г.Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. 197 с.
- Филатов Д.П. Об историческом подходе к явлениям механики развития и его значении // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 3–18.
- Филипченко Ю.А. Очерки по вопросам эволюции и наследственности // Рус. богатство. 1913. № 1. С. 113–133; № 2. С. 109–126.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и эволюция. Пг.; М.: Изд-во А. С. Панафидиной, 1915. 90 с.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: М. и С. Сабашниковы, 1923. 288 с. (3-е изд.: М.: Наука, 1977. 227 с.).
- Филипченко Ю.А. Евгеника. Л.: Госиздат, 1924. 190 с.
- Филипченко Ю.А. Наследственность приобретенных свойств // Наследственны ли приобретенные признаки. Л.: Сеятель, 1925. С. 9–58.
- Финкельштейн Е.А. Жизнь как диалектический процесс. Харьков: Научная мысль, 1928. 150, [2] с.
- Фотт К. Человек и место его в природе. Публичные лекции. Т. 1–2. СПб.: П. А. Гайдебуров, 1863–1865.
- Фотт К. Человек. Место его в мироздании / Пер. А. Кашина. Вып. 1–4. СПб.: М. О. Вольф, 1864. [4], 4, 440 с.
- Фролов И. Т. Генетика и диалектика. М.: Наука, 1968. 360 с.
- Фролов И. Т. Философия и история генетики: Поиски и дискуссии. М.: Наука, 1988. 414 с.
- Фудзикоа Цуеши. Зачем лысенковщина появилась? Плод и срыв диалектизации биологии. Токио, 2010. 282 с. (на яп. яз.).
- Фуко М. Археология знания. СПб.: Гуманитарная академия, 2004. 412 с.
- Хаксли Дж.С. Удивительный мир эволюции. М.: Мир, 1971. 110 с.
- Харахоркин Л.Р. Чарльз Дарвин и царская цензура // Тр. ИИЕТ. 1960. Т. 31. Вып. 6. С. 81–102.
- Хахина Л.Н. Проблемы симбиогенеза / Отв. ред. К. М. Завадский. Л.: Наука, 1979. 156 с.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Холтон Дж. Тематический анализ науки. М.: Прогресс, 1981. 382 с.
- Холодковский Н.А. Теория Дарвина, ее критика и дальнейшее развитие // Рус. богатство. 1888. № 1. С. 123–147; № 2. С. 37–64.
- Холодковский Н.А. Биологические очерки. М.; Пг.: Гос. изд-во, 1923. 355 с.
- Хоссфельд У. Захват немецкими фашистами генного материала Вавиловских институтов в 1943 г. // На переломе. Вып. 2. Отечественная наука в первой половине XX века / Отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб.: Альманах, 1999. С. 244–259.
- Хоссфельд У. Морфология после Эрнста Геккеля: филэмбриогенез А. Н. Северцова (1931) и биологический прогресс В. Франца // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. СПб.: СПбФ ИИЕТ, 2000. С. 53–72.
- Хоссфельд У., Левит Г. Альтернативные теории в эволюционной биологии и Йенский университет // В тени дарвинизма. СПб.: Fineday press, 2003. С. 71–81.
- Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э.И. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // ВИЕТ. 2000. № 1. С. 69–95.
- Хохлов С.С. Бесполосеменные растения // Учен. зап. Саратов. гос. ун-та. 1946. № 16. С. 3–74.
- Цахос Ф.Е., Хоссфельд У. Адольф Ремане (1898–1976): его взгляды на систематику, гомологию и современный синтез // Создатели современного эволюционного синтеза. Коллективная монография / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012б. С. 928–942.
- Церковь признала теорию Дарвина // Наука и технологии России. 2009. 12.02. (http://www.strf.ru/material.aspx?CatalogId=221&d_no=17827#.VCMAv-N_tI4, дата обращения 24 сент. 2014 г.)
- Цингер Я.В. О засоряющих посеvy льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении // Тр. Бот. музея АН. 1909. Т. 6. С. 1–303.

- Цингер Я. В. Подвиды *Alectorolophus major*, живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем отбора // Тр. Тифлис. бот. сада. 1913. Т. 12. Кн. 2. С. 179–190.
- Чадов Б. Ф. Новый этап в развитии генетики и термин «эпигенетика» // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1261–1275.
- Чайковский Ю. В. О Дарвине между строк // ВИЕТ. 1983. № 2. С. 108–119.
- Чайковский Ю. В. «Происхождение видов». Загадки первого перевода // Природа. 1984. № 7. С. 88–96.
- Чайковский Ю. В. Первые шаги дарвинизма в России // Историко-биологические исследования. 1989. Вып. 10. С. 121–141.
- Чарльз Дарвин и современная биология // Отв. ред. Э. И. Колчинский; ред.-сост. А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2010. 820 с.
- Чернавин В., Чернавина Т. Записки «вредителя»: Побег из Гулага. СПб.: Канон, 1999. 490, [5] с.
- Чернышевский Н. Г. Происхождение теории благотворности // Рус. мысль. 1888. Сентябрь. С. 79–114.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54. (То же в кн.: Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 133–170.)
- Чуксанова Н. А. Мария Александровна Розанова // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 477–487.
- Чураев Р. Н. Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1276–1296.
- Шахсель Ю. Биологические теории и общественная жизнь. М.; Л.: Госиздат, 1926. [4], 89 с.
- Шати́ро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида // Зоол. журн. 1938. Т. 17. № 4. С. 592–601.
- Шати́ро Н. И., Игнатьев М. В. Эволюция мутабельности // Усп. совр. биол. 1945. Т. 20. Вып. 3. С. 325–344.
- Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтотомол. обозрение. 1966. Т. 45. Вып. 1. С. 3–25.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1959. 131 с. (Тр. Ин-та биологии. Вып. 11).
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1969. 197 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 65).
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шенников А. П. Дарвинизм и фитоценология // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 6–18.
- Шенников А. П. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями // Президенту АН СССР, академику Владимиру Леонтьевичу Комарову к семидесятилетию со дня рождения и сорокалетию научной деятельности [Сб. статей. Редколлегия: Б. К. Шишкин, А. И. Смирнов, В. А. Энгельгардт]. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 754–779.
- Шепард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 214 с.
- Шимкевич В. М. К теории мутаций // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1906. Т. 35. Вып. 4. С. 28–62.
- Шимкевич В. М. О закономерностях биологических явлений // Экскурсионное дело. Пг., 1921. № 2–3. С. 214–240.
- Шимкевич В. М. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма // Экскурсионное дело. 1922. Пг., 1923. № 4–6. С. 288–300.
- Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 1. С. 38–54.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.

- Шмальгаузен И.И.* Непарные плавники рыб и их филогенетическое развитие. Киев: Изд-во Кочак-Новинского, 1913. 252 с. (Зап. Киевск. о-ва естествоисп. Т. 23. Вып. 2).
- Шмальгаузен И.И.* Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. Отд-ние ест.-ист. М.: Печатня А. Снегиревой, 1915. Т. 37. IV, 263 с.
- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных: Руководство для вузов. М.; Пг.: Госиздат, 1923. 425 с.
- Шмальгаузен И.И.* Ріст організмів. Харків; Київ: Медвидав, 1932. 80 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 138 с. (2-е изд.: М.: Наука, 1982. 383 с.)
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939а. 231 с. (2-е изд.: М.: Наука, 1983. 360 с.)
- Шмальгаузен И.И.* Научная деятельность академика А. Н. Северцова как теоретика-эволюциониста // Памяти академика А. Н. Северцова: 1866–1936 / Отв. ред. И.И. Шмальгаузен. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939б. Т. 1. С. 55–65.
- Шмальгаузен И.И.* Борьба за существование и расхождение признаков // Журн. общ. биол. 1940а. Т. 1. № 1. С. 9–24.
- Шмальгаузен И.И.* Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 4. С. 509–528.
- Шмальгаузен И.И.* Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. I. Стабилизация форм и механизм стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. 1941а. Т. 2. № 3. С. 307–330.
- Шмальгаузен И.И.* Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. II. Значение стабилизирующего отбора в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1941б. Т. 2. № 3. С. 331–354.
- Шмальгаузен И.И.* Темп эволюции и факторы, его определяющие // Журн. общ. биол. 1943. Т. 4. № 5. С. 253–285.
- Шмальгаузен И.И.* Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. 1945а. Т. 6. № 1. С. 3–25.
- Шмальгаузен И.И.* Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой // Журн. общ. биол. 1945б. Т. 6. № 6. С. 363–380.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Изд-во АН СССР, 1946а. 396 с. (2-е изд., доп.: М.: Наука, 1968а. 451 с.)
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Пособие для вузов. М.: Сов. наука, 1946б. 528 с. (2-е изд., перераб. и доп.: Л.: Наука, 1969. 493 с.)
- Шмальгаузен И.И.* Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964а. 271 с.
- Шмальгаузен И.И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Изд-во АН СССР, 1964б. 132 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблема приспособления у Дарвина и у антидарвинистов // Философские проблемы современной биологии. Л.: Наука, 1966. С. 14–18.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968б. 224 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции – снижение энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1972. С. 5–24.
- Шмальгаузен И.И.* Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы // История и теория эволюционного учения / Отв. ред. К. М. Завадский. Л.: ЛО ИИЕТ АН СССР, 1974. Вып. 2: Эволюционные взгляды И.И. Шмальгаузена: К 90-летию со дня рождения. С. 5–9.
- Шмальгаузен И.И.* Вопросы дарвинизма: неопубликованные работы / Ред.-сост. И. М. Медведева, отв. ред.: А. В. Иванов, Э. И. Воробьева. М.: Наука, 1990. 157 с.
- Шмальгаузен И., Формозов А., Сабинин Д., Юдинцев С.* Наши возражения академику Т. Д. Лысенко // Лит. газета. 1947. № 59 (2374). 29 ноября. С. 4.

- Шмальгаузен О.И.* Иван Иванович Шмальгаузен. М.: Наука, 1988. 255 с. (Серия «Научно-биографическая литература»).
- Шманкевич В.И.* Некоторые ракообразные соляноозерных и пресных вод и отношение их к среде // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. 1875. Т. 3. Вып. 2. С. 1–391.
- Шмидт Г.А.* Проблема отбора в антропогенезе // Уч. зап. МГУ. 1948. Вып. 115. С. 80–132.
- Шноль С.Э.* Герои и злодеи российской науки. М.: КРОН-пресс, 1997. 463 с.
- Шноль С.Э.* Герои, злодеи и конформисты российской науки. М.: Либроком, 2001. 720 с.
- Штилле Г.* Избранные труды. М.: Мир, 1964. 887 с.
- Щенкова М.С.* Географическая изменчивость и центры происхождения кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1932. Т. 9. № 1. С. 183–253.
- Щепотьев А.С.* Биохимические основы эволюции // Новые идеи в биологии. 1914. № 5. С. 1–58.
- Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 50. М.: Т-во науч. изд. «КМК», 2009. 366 с.
- Эволюционный синтез: границы, перспективы, альтернативы / Отв. ред.-сост. Г. Левит, Э.И. Колчинский, У. Хоссфельд, У. Кучера, Л. Олсон. СПб.: Роза ветров, 2013. 374 с.
- Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.
- Юнкер Т.* Синтетическая теория эволюции в Германии: пример удавшегося русско-немецкого сотрудничества // Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. Вып. 2. СПб.: СПФ ИИЕТ РАН, 2000. С. 73–81.
- Юнкер Т.* Бернхард Ренш и ламаркизм — наука и политика // Русско-немецкие связи в биологии и медицине. Вып. 2 / Отв. ред. Э.И. Колчинский. СПб.: Борей-Арт, 2001. С. 163–169.
- Юнкер Т.* Что такое синтетическая теория эволюции // Эволюционный синтез: границы, перспективы, альтернативы / Отв. ред.-сост. Г. Левит, Э.И. Колчинский, У. Хоссфельд, У. Кучера, Л. Олсон. СПб.: Роза ветров, 2013. С. 9–18.
- Юнкер Т., Хоссфельд У.* Синтетическая теория эволюции и фашизм // Науковедение. 1999. № 3. С. 151–163.
- Юнкер Т., Хоссфельд У., Левит Г.С.* Эрнст Майр (1904–2005) in memoriam // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 2. С. 139–144.
- Юнкер Т., Хоссфельд У.* Открытие эволюции. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. 219 с.
- Яковлев Н.Н.* Вымирание животных и его причины по данным геологии // Изв. Геол. комиссии. 1922а. Т. 41. № 1. С. 17–31.
- Яковлев Н.Н.* Вымирание и его причины как основной вопрос биологии // Мысль. 1922б. № 2. С. 1–22.
- Яффе Г.* Философские основы неодарвинизма // Под знаменем марксизма. 1932. № 7–8. С. 196–237.
- A Century of Darwin / Ed. S.A. Barnett. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1958. 1958. XVI, 376 p.
- Abel O.* Grundzüge der Palaobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart: Schweizerbart, 1912. XV, 708 S.
- Abel O.* Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena: Fischer, 1922. VII, 743 S.
- Absolute Ernst Haeckel / Hrsg. U. Hoßfeld. Freiberg: Orange-press, 2010. 107 S.
- Academia in Upheaval. Origins, Transfers, and Transformations of the Communist Academic Regime and East Central Europe / Eds. M. David-Fox, G. Péteri. Westport (Connecticut); London: Bergin and Garvey, 2000. XI, 334 p.
- Adams M.B.* The Foundary of Population Genetics: a Contribution of the Chetvericov School. 1924–1934 // J. Hist. Biol. 1968. Vol. 1. № 1. P. 23–40.
- Adams M.B.* Towards a Synthesis: Population Concepts in Russian Evolutionary Thought, 1925–1935 // J. Hist. Biol. 1970. Vol. 3. № 1. P. 107–130.
- Adams M.B.* Severtsov and Schmalhausen: Russian Morphology and the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1980a. P. 193–225.

- Adams M.B.* Sergei Chetverikov, the Koltsov Institute, and the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1980b. P. 242–278.
- Adams M.B.* Towards a Comparative History of Eugenics // The Welborn Science. Eugenics in Germany, France, Brazil and Russia. New York et al.: Oxford Univ. Press, 1990. P. 217–232.
- Adams M.B.* Preface // The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1994a. P. VII–X.
- Adams M.B.* Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America // The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1994b. P. 3–28.
- Agassiz L.* Prof. L. Agassiz on the Origin of Species // Amer. J. Science and Art. 1860. Vol. 30. P. 142–154.
- Akiba T., Koyama K., Ishiki Y., Kimura S., Fukushima T.* On the Mechanism of the Development of Multiple-drug-resistant Clones of Shigella // J. Microbiol. 1960. Vol. 4. P. 219–227.
- Alberch P.* The Generative and Regulatory Roles of Development in Evolution // Environmental Adaptation and Evolution: Theoretical and Empirical Approach / Eds. D. Mossakowski, G. Rot Stuttgart. New York: G. Fisher, 1982a. P. 19–26.
- Alberch P.* Developmental Constrains in Evolutionary Processes // Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development, Berlin, 1981, May 10–15 / Ed. J. T. Bonner. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1982b. P. 313–332.
- Albrecht H., Hermann A.* Die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft im Dritten Reich // Forschung im Spannungsfeld von Politik und Gesellschaft-Geschichte und Struktur der Kaiser-Wilhelm / Max-Planck-Gesellschaft / Hrsg. R. Vierhaus, B. Brocke. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt, 1990. S. 356–406.
- Allen G.E.* Thomas Hunt Morgan and the Problem of Natural Selection // J. Hist. Biol. 1968. Vol. 1. № 1. P. 113–140.
- Allen G.E.* Hugo de Vries and the Reception of the «Mutation Theory» // J. Hist. Biol. 1969a. Vol. 2. № 1. P. 55–87.
- Allen G.E.* T. H. Morgan and the Emergence of a New American Biology // Quart. Rev. Biol. 1969b. Vol. 44. № 2. P. 168–188.
- Allen G.E.* Morgan Thomas Hunt // Dictionary of Scientific Biography / Ed. Ch. C. Gillispie. New York: Scribner, 1974. Vol. IX. P. 515–526.
- Allen G.E.* The Introduction of *Drosophila* into the Study of Heredity and Evolution, 1900–1910 // Isis. 1975. Vol. 66. № 233. P. 322–333.
- Allen G.E.* The Transformation of a Science: T. H. Morgan and the Emergence of a New American Biology // The Organization of Knowledge in Modern America, 1860–1920 / Eds. A. Oleson, J. Voss. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1979a. P. 173–210.
- Allen G.E.* Naturalists and Experimentalists: the Genotype and the Phenotype // Stud. Hist. Biol. 1979b. Vol. 3. P. 179–209.
- Allen G.E.* Pact with the Embryo: Viktor Hamburger, Holistic and Mechanistic Phylosophy in the Development of Neuroembriology // J. Hist. Biol. 2004. Vol. 37. P. 421–475.
- Allen G.E., Beckwith B., Beckwith J., Culver D. et al.* Against «Sociobiology» // The New York Review Books. 1975. 13 November.
- Allen J.A.* The Evolution of Species Through Climatic Conditions // Science. 1905. Vol. 22. № 569. P. 661–668.
- Allen J.A.* Heredity and Subspecies // Science. 1906. Vol. 23. № 578. P. 142–145.
- Allen J.A.* Another Aspect of the Species Question // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 501. P. 592–600.
- Amrein M.* Der Vogel aus dem Reptilienei. Eine Untersuchung von Otto H. Schindewolfs Evolutionstheorie. Bern: Bern Studies in the History and Philosophy of Sciences, 2010. 140 S.
- Anderson E.* The Species Problem in *Iris* // Ann. Missouri Bot. Garden. 1936. Vol. 23. P. 457–509.
- Anderson E.* Introgressive Hybridization. New York: Wiley, 1949. IX, 109 p.
- Anderson E.* Variation and Evolution in Plants // Bull. Torrey Bot. Club. 1951. Vol. 78. P. 170–171.

- Anderson E., Sax K.* A Cytological Monograph of the American Species of *Tradescantia* // Bot. Gazette. 1936. Vol. 97. P. 433–456.
- Andrée K.* Darwin als Geologe // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 277–289.
- Antonovich J.* The Evolutionary Synthesis: Which Bottle for Which Wine? // Amer. Natur. 1987. Vol. 129. P. 321–331.
- Arbeitstagung zu Fragen der Evolution zum Gedenken an Lamarck–Darwin–Haeckel (20. bis 24. Okt. 1959 in Jena). Jena: Fischer, 1960. VIII, 232 S.
- Aristokratie des Geistes als Lösung der sozialen Frage. Ein Grundriss der natürlichen und der vernünftigen Zuchtwahl in der Menschheit. Leipzig: W. Friedrich, 1883. VIII, 168 S.
- Arthur W. A.* Developmental Approach to the Problem of Variation in Evolutionary Rates // Biol. J. of the Linnean Soc. 1982. Vol. 18. №3. P. 243–261.
- Arthur W. A.* The Emerging Conceptual Framework of Evolutionary Developmental Biology // Nature. 2002. Vol. 415. P. 757–764.
- Ash M.* Wissenschaft und Politik als Ressourcen für einander // Wissenschaft und Wissenschaftspolitik: Bestandsaufnahmen zu Formationen, Brüchen und Kontinuitäten im Deutschland des 20. Jahrhunderts / Hrsg. R. von Bruch, B. Kaderas. Stuttgart: Steiner, 2002. 476 S.
- 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. J.* «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution» (Theodosius Dobzhansky: 1900–1975) // J. Heredity. 1977. Vol. 68. P. 3–10.
- Ayala F.* Introduction. Ernst Mayr and the Theory of Evolution // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. №21. P. 3–12.
- Ayala F. J.* The Structure of Evolutionary Theory: on Stephen Jay Gould's Monumental Masterpiece // Theology and Science. 2005. Vol. 3. №1. P. 97–117.
- Ayala F. J.* Darwin's Gift to Science and Religion. Washington, DC: Joseph Henry Press, 2007. XI, 237 p.
- Baader G.* Auf dem Weg zum Menschenversuch im Nationalsozialismus. Historische Vorbedingungen und der Beitrag der Kaiser-Wilhelm-Institute // Die Verbindung nach Auschwitz. Biowissenschaften und Menschenversuche an Kaiser-Wilhelm-Instituten. Dokumentation eines Symposiums / Hrsg. C. Sachse. Göttingen: Wallstein, 2004. S. 195–257.
- Babcock E. B.* The Role of Mutations in Evolution // Amer. Natur. 1918. Vol. 52. №614. P. 116–128.
- Babcock E. B.* Cytogenetics and the Species-concept // Amer. Natur. 1931. Vol. 65. №696. P. 5–18.
- Babcock E. B., Stebbins G. L.* The American Species of *Crepis*: Their Interrelationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis. Washington: Carnegie Inst., 1938. 198 c. (Publication №504).
- Baer K. E. von.* Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Th. 1. Königsberg: Bornträger, 1828. XXII, 271 S.
- Baer K. E. von.* Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. Bd. 1. St.-Petersburg: Schmitzdorff, 1864. VI, 296 S.
- Baer K. E. von.* Zum Streit über den Darwinismus // St.-Petersburg Zeitung. 1873. №119.
- Baer K. E. von.* Über den Zweck in den Vorgängen der Natur. Erste Hälfte. Über Zweckmassigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt // Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinen Aufsätze vermischten Inhalts. Bd. II. St.-Petersburg: Schmitzdorff, 1876. S. 49–105.
- Bailey L. H.* Some Recent Ideas on the Evolution of Plants // Science. 1903. Vol. 17. №429. P. 441–454.
- Bailey L. H.* Systematic Work and Evolution // Science. 1905. Vol. 21. №536. P. 532–535.
- Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N.* Evolution. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.

- Bateson B.* William Bateson, Naturalist. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1928. IX, 473 p.
- Bateson W.* Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species. London: Macmillan, 1894. XV, 598 p.
- Bateson W.* Mendelism and Evolution // *Nature*. 1914. Vol. 93. P. 635–642.
- Bateson W., Saunders E.K.* Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Reports to the Evolution Committee of the Royal Society. Report I. London: Harrison and Sons, 1902. 160 p.
- Baur E. von.* Einführung in der experimentelle Vererbungslehre. Dritte und vierte Neubearb. Aufl. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1919. XII, 430 S.
- Baur E. von.* Untersuchungen über das Wesen der Entstehung und der Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus* // *Bibliotheca genetica*. 1924. Bd. 4. S. 1–170.
- Baur E. von.* Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem // *Zs f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. 1925. Bd. 37. S. 107–115.
- Baur E. von.* Artengrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinumstratum* // *Zs. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. 1932. Bd. 63. S. 256–302.
- Baur E. von, Fischer E., Lenz F. von.* Grundriß der menschlichen Erblchkeitslehre und Rassenhygiene. Menschliche Erblchkeitslehre. München: Lehmann, 1921. Bd. 1: VI, 305 S.; Bd. II: VI, 251 S.
- Bauer H.* Rezension zu Dobzhansky's «Genetics und 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.
- Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N. W.* Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren // *Die Evolution der Organismen* / Hrsg. G. Heberer. Jena: Gustav Fischer, 1943. S. 335–429.
- Bayertz K.* Darwinismus und Freiheit. Politische Aspekte der Darwinismus-Rezeption in Deutschland. 1863–1873 // *Science*. 1983. Vol. 118. P. 267–281.
- Bayertz K.* Darwinismus als Politik. Zur Genese des Sozial-Darwinismus in Deutschland 1860–1900 // *Welträsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen* / Hrsg. E. Aesch, G. Aubrecht, E. Krauß. Linz, 1998. S. 229–288.
- 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.
- Beatty J., Desjardins E.* Natural Selection and History // *Biol. Phil.* 2009. Vol. 24. P. 211–246.
- Beck N.* Enrico Ferri's Scientific Socialism: A Marxist Interpretation of Herbert Spencer's Organic Analogy // *J. Hist. Biol.* 2005. Vol. 38. P. 301–325.
- Behe M.J.* Darwin's Black Box: Biochemical Challenge to Evolution. New York: Free Press, 2006. XII, 329 p.
- Bekennnis der Professoren an der Deutschen Universitäten und Hochschulen zu Adolf Hitler und dem nationalsozialistischen Staat. Dresden: Limpert, 1933. 136 S.
- Belitz H.J.* Die Selektionstheorie // *Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre* / Hrsg. G. Heberer. 3. Aufl. Bd. II/1. Stuttgart: Fischer, 1974. S. 364–444.
- Beljajeff M.M.* Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung // *Biol. Zbl.* 1927. Bd. 47. H. 2. S. 24–38.
- Bell G.* Selection: the Mechanism of Evolution. New York: Chapman and Hall, 1997. XIX, 378 p.
- Bell G.* The Evolution of Evolution // *Heredity*. 2005. Vol. 94. P. 1–2 (<http://www.nature.com/index>).
- Ben-David J.* The Scientists Role in Society. A Comparative Study. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 1984. XXVI, 209 p.
- Berg R.L.* In Defence of N.V. Timofeeff-Ressovsky // *Quart. Review of Biol.* 1990. Vol. 65. № 4. P. 457–479.
- Beringer C.* Stammesgeschichte als historische Naturwissenschaft. Jena: Fischer, 1941. 40 S.

- Beringer C.* Gedanken über eine Psychologie fossiler Tiere (Paläopsychologie) // Neues Jb. Geol. u. Paläontol. 1953. Bd. 97. S. 1–19.
- Bessey C.E.* The Taxonomic Aspect of the Species Question // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 496. P. 218–224.
- Beurlen K.* Funktion und Form in der organischen Entwicklung // Naturwissenschaften. 1932. Bd. 20. S. 73–80.
- Beurlen K.* Das Gesetz der Überwiderkeit des Todes in der Biologie. Breslau: Borgmeyer, 1933a. 114 S.
- Beurlen K.* Vom Aussterben der Tiere // Natur und Museum. 1933b. H. 1. S. 1–8; H. 2. S. 55–62; Hf. 3. S. 102–106.
- Beurlen K.* Der Aktualismus in der Geologie // Zbl. f. Min., Geol. u. Paläont. Abt. B. 1935. Hf. 12. S. 521–526.
- Beurlen K.* Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena: Fischer, 1937. VIII, 264 S.
- Beurlen K.* Urweltleben und Abstammungslehre. Stuttgart: Schwab, 1949. 180 S.
- Beurlen K.* Die ammonitischen Nebenformen. Überlegungen zur Frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale // Zs. Deutsch. Geol. Gesel. 1957. Bd. 108. Th. 2. S. 194–202.
- Beurlen K. et al.* Die gegenwärtige Stellung der Paläontologie zu den Hauptproblemen der Stammesgeschichte // Paläontologische Zs. 1937. Hf. 2. S. 167–176.
- Beyond Neo-Darwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm / Eds. Ho Mae-Wan, P. Saunders. London: Academic Press. 1984. XIV, 376 p.
- Beyrau D.* Bildungsschichten unter totalitären Bedingungen: Überlegungen zu einem Vergleich zwischen NS-Deutschland und der Sowjetunion unter Stalin // Archiv f. Sozialgeschichte. 1994. Bd. 34. S. 36–41.
- Beyrau D.* Einleitung // Im Dschungel der Macht. Intellektuelle Professionen unter Stalin und Hitler / Hrsg. D. Beyrau. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 2000. S. 9–42.
- Bielka H.* Die Medizinisch-Biologische Institut Berlin-Buch. Berlin et al.: Springer, 1997. 207 S.
- Biologismus im XIX Jahrhundert / Hrsg. G. Mann. Stuttgart: Enke, 1973. 162 S.
- Biology as Society, Society as Biology: Metaphors / Eds S. Maasen, E. Mendelsohn, P. Weingart. Berlin: Springer Netherland, 1995. 368 p.
- Bischof N.* «Gescheiter als alle die Laffen»: Ein Psychogramm von Konrad Lorenz. München, Zürich: Piper, 1993. 175 S.
- Black E.* War Against the Weak. Eugenics and America's Campaign to Create a Master Race. New York; London: Four Walls Eight Windows, 2003. XXVIII, 550 p.
- Blakeslee A.F.* The Genetic View-point // Science. 1931. Vol. 73. № 1900. P. 571–577.
- Bock W.* The Role of Adaptive Mechanisms in the Origin of Higher Levels of Organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. P. 288–306.
- Bock W.J.* Ernst Mayr. Naturalist: His Contribution to Systematic and Evolution // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 267–327.
- Bock W.* Towards a New Metaphysics: The Need for an Enlarged Philosophy of Science // Biol. Phil. 2000. Vol. 15. № 4. P. 604–619.
- Bock W.J.* Ernst Mayr at 100: a Life Inside and Outside of Ornithology // The Auk. A Quarterly J. of Ornithology. 2004. Vol. 121. № 3, July. P. 637–651.
- Boesiger E., Dobzhansky Th.* Essais sur l'évolution. Paris: Masson et Cie, 1968. X, 182 p.
- Böker H.* Begründung einer biologischen Morphologie // Zs. f. Morphologie u. Anthropologie. 1924. Bd. 24. S. 1–22.
- Böker H.* Rassenkonstanz – Artenwandel // Rasse. Monatsschrift der Nordischen Bewegung. 1934. Bd. 1. S. 250–254.
- Böker H.* Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 2 Bd. Jena: Fischer, 1935–1937.

- Bolley H.L.* Observations Regarding the Constancy of Mutants and Questions Regarding the Origin of Disease Resistance in Plants // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 495. P. 171–183.
- Bölsche W.* Das Liebesleben in der Natur; eine Entwicklungsgeschichte der Liebe. Jena: Diederich, 1895. X, 402 S.
- Bölsche W.* Vom Brazillus zum Affenmenschen. Leipzig: Diederich, 1900. 343 S.
- Bölsche W.* Die Abstammung des Menschen. Stuttgart: Franckh, 1904. 99 S.
- Bölsche W.* Menschen der Vorzeit. Bd. 1–2. Leipzig: Kosmos, 1909–1911.
- Borello M.E.* Evolutionary Restraints. The Contensious History of the Group Selection. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 2010. 240 p.
- Bostanci A., Calvert J.* Invisible Genomes: the Genomics Revolution and Patenting Practice // Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 2008. Vol. 39. P. 109–119.
- Boto L., Doadrio I., Diogo R.* Prebiotic World, Macroevolution, and Darwin's Theory; a New Insight // Biol. Phil. 2009. Vol. 24. P. 119–128.
- Boulter M.* Darwin's Garden. Down House and The Origin of Species. London: Constable, 2009. 250 p.
- Bowler P.* Fossils and Progress: Paleontology and the Idea of Progressive Evolution in the Nineteenth Century. New York: Science History Publisher, 1976. VIII, 191 p.
- Bowler P.* The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1983. XI, 291 p.
- Bowler P.* The Non-Darwinian Revolution. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1988. X, 238 p.
- Bowler P.* Charles Darwin. The Man and His Influence. Oxford: Blackwell, 1990. XII, 250 p.
- Bowler P.* Revisiting the Eclipse of Darwinism // J. Hist. Biol. 2005. Vol. 38. P. 19–32.
- Bowler P.* Darwin Deleted: Imagining a World Without Darwin. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2013. IX, 318 p.
- Box J.F.* R. A. Fisher: The Life of a Scientist. New York: Wiley, 1978. XII, 512 p.
- Brabec F.* Darwins Genetik in Lichte der modernen Vererbungslehre erläutert an botanischen Beispielen // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg.: G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 99–122.
- Bradley B.S.* Darwin's Sublime: The Contest Between Reason and Imagination in on the Origin of Species // J. Hist. Biol. 2011. Vol. 44. P. 205–232.
- Brainerd E.* The Evolution of New Forms in Viola Through Hybridism // Amer. Natur. 1910. Vol. 44. № 520. P. 229–236.
- Bridges C.B., Morgan T.H.* The Second-Chromosome Group of Mutant Characters // Carnegie Inst. of Washington Publ. 1919. № 278. P. 123–304.
- Bridges C.B., Morgan T.H.* The Third-Chromosome Group of Mutant Characters of *Drosophila melanogaster* // Carnegie Inst. 1923. № 327. X, 251 p.
- Brigandt I.* The Instinct Concept of the Early Konrad Lorenz // J. Hist. Biol. 2010. Vol. 38. P. 571–608.
- Brinkman P.* Charles Darwin's Beagle Voyage, Fossil Vertebrate Succession, and «The Gradual Birth and Death of Species» // J. Hist. Biol. 2010a. Vol. 43. P. 363–399.
- Brinkman P.* The Second Jurassic Dinosaur Rush: Museums and Paleontology in America at the Turn of the Twentieth Century. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2010b. XIV, 312 p.
- Britton N.L.* The Taxonomic Aspect of the Species Question // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 496. P. 225–242.
- Brocke B. von.* Die Kaiser-Wilhem Gesellschaft im Kaiserreich // Geschichte und Struktur der Kaiser-Wilhelm. Max-Planck-Gesellschaft: Forschung im Spannungsfeld von Politik und Gesellschaft / Hrsg. R. Vierhaus, B. v. Brocke. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt, 1990. S. 17–162.
- Bronn H. G.* Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der organischen Welt während der Bildungszeit unserer Erd-Oberfläche. Stuttgart: Schweizerbart, 1858. X, 502 S.
- Bronn H. G.* On the Laws of Evolution of the Organic World During the Formation of the Crust of the Earth // Ann. and. Mag. Natur. Hist. 3rd series. 1859. Vol. 4. P. 81–90, 175–184.

- [*Bronn H. G.*] Rezension von Charles Darwin «On the Origin of Species» (London, 1859) // Neues Jb. f. Mineralogie, Geognosie, Geologie u. Petrefakten-Kunde. 1860. S. 112–116 (reprinted: *Hull D. L.* Darwin and His Critics. The Reception of Darwin's Theory of Evolution by the Scientific Community. Chicago; London. 1973. P. 120–124).
- Brooks D. R.* What's Going on in Evolution? // Canadian J. Zool. 1983. Vol. 61. P. 2637–2645.
- Brooks W. K.* The Law of Heredity: A Study of the Cause of Variation and the Origin of Living Organisms. Baltimore: Murphy, 1883. XII, 336 p.
- Brown A. E.* Ontogenetic Species and Convergent Genera // Science. 1906. Vol. 23. № 578. P. 146–147.
- Browne J.* Charles Darwin. Voyaging. Biography. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1995. 605 p.
- Browne J.* Darwin in Caricature: A Study in the Popularization and Dissemination of Evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 2001. № 4. P. 494–509.
- Browne J.* Charles Darwin. Vol. II of a Biography. The Power of Place. London: Random House, 2003. 591 p.
- Browne J.* Darwin's Origin of Species: a Biography. London: Atlantic Books, 2006. X, 174 p.
- Browne J.* Birthday to Remember // Nature. 2008. Vol. 456. P. 324–325.
- Bruce A.* Preface // Science and Creationism. A View of National Academy of Science. 2nd ed. Washington, DC: National Academy Press. 1999. P. 7–8.
- Bruce H., Pugesek I., Tower A.* The Bumpus House Sparrow Data: a Reanalysis Using Structural Equation Models // Evol. Ecol. 1996. Vol. 10. P. 387–404.
- Bruch R. von.* A Slow Farewell to Humboldt. Stages in the History of German Universities, 1810–1945 // German Universities. Past and Future: Crisis or Renewal / Ed. M. Ash. Oxford et al.: Berghahn, 1997. P. 3–27.
- Brush S.* Choosing Selection: The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930–1970. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. VIII, 183 p.
- Brücher H.* Ernst Haeckels Blut und Geistes-Erbe. Eine Kulturbioologische Monographie. München: Lehmann, 1936. 186 S.
- Brücher H.* Okkultismus in der Naturforschung // Der Biologe. 1941. Bd. 10. Hf. 7–8. S. 265–266.
- Bucharin N. I.* Darwinismus und Marxismus // Darwinismus und/als Ideologie / Hrsg. U. Hoßfeld, R. Brömer. Berlin: VMB, 2001. S. 127–156 (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 6).
- Bülow K.* Gedankengängen Cuvier in der Geologie der Gegenwart // Forsch. u. Forsch. 1959. Bd. 33. Hf. 9. S. 261–264.
- Bumpus H. C.* The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow *Passer domesticus* // Biol. Lect. Woods Hole Mar. Biol. Sta. 1897. № 1. P. 1–15.
- Bumpus H. C.* The Elimination of the Unfit as Illustrated by the Introduced Sparrow, *Passer Domesticus* // Biol. Lect. Woods Hole Mar. Biol. Sta. 1899. № 6. P. 209–226.
- Burian R.* Challenges to the Evolutionary Synthesis // Evol. Biol. 1988. Vol. 23. P. 247–269.
- Burian R.* The Influence of the Evolutionary Paradigm // Evolutionary Biology at the crossroads / Ed. M. K. Hecht. New York: Queens College, 1989. P. 149–166.
- Burkhardt R. W.* Lamarckism in Britain and the United States // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980. P. 343–352.
- Burkhardt R. W.* Ernst Mayr: Biologist-Historian // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 359–371.
- Burkhardt R. W.* Konrad Zacharias Lorenz (1903–1989) // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. 2. München: C. H. Beck, 2001. S. 422–441.
- Burkhardt R. W.* Patterns of Behaviour; Konrad Lorenz, Niko Tinbergen and Founding of Ethology. Chicago: Chicago Univ. Press, 2005. 636, XII p.
- Bush G. L.* Goldschmidt's Follies // Paleobiology. 1982. Vol. 8. P. 186–193.

- Bush V.* Science — the Endless Frontier: A Report to the President on a Program for Postwar Scientific Research. Washington: National Science Foundation, 1960. XXVI, 220 p.
- Buss L.M.* The Evolution of Individuality. Princeton: Princeton Univ. Press, 1987. XV, 203 p.
- Buss L.M.* Sexual Strategies Theory: Historical Origins and Current Status // J. Sex. Researches. 1998. Vol. 35. P. 19–31.
- Cain A.* Die Tierarten und ihre Entwicklung. Jena: Fischer, 1959. VIII, 230 S.
- Cain J.* Common Problems and Cooperative Solutions. Organizational Activity in Evolutionary Studies, 1936–1947 // Isis. 1993. Vol. 84. № 1. P. 1–25.
- Cain J.* Ernst Mayr as a Community Architect: Launching the Society for the Study of Evolution and the Journal «Evolution» // Biol. Phil. 1994. Vol. 9. № 3. P. 387–429.
- Cain J.* For the «Promotion» and «Integration» of Various Fields: First Years of Evolution, 1947–1949 // Arch. Natural History. 2000. Vol. 27. P. 231–259.
- Cain J.* Epistemic and Community Transition in American Evolutionary Studies: the Committee on Common Problems of Genetics, Paleontology, and Systematics (1942–1949) // Stud. Hist. Phil. Biol. and Biomed. Sci. 2002. Vol. 33. P. 283–313.
- Cain J.* Rethinking the Synthesis Period in Evolutionary Studies // J. Hist. Biol. 2009a. Vol. 42. № 4. P. 621–648.
- Cain J.* Mayr, Ernst Walter (1904–2005) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009b. P. 724–727.
- Cain J.* Ritual Patricide: Why Stephen Jay Gould Assassinated George Gaylord Simpson // The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology / Eds. D. Sepkoski, M. Ruse Chicago: Univ. of Chicago Press, 2009c. P. 346–363.
- Cain J.* Simpson, George Gaylord (1902–1984) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009d. P. 858–861.
- Calcoat B.* The Other Cooperation Problem: Generating Benefit // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 179–203.
- Camerini J.* The Alfred Russell Wallace Reader; a Selection of Writings from the Field. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2002. XIX, 219 p.
- Carlson E.A.* Mutation: The History of an Idea from Darwin to Genomics. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2011. VIII, 145 p.
- Carroll S.* Endless Forms Most Beautiful. The New Synthesis of Evo-Devo. New York; London: Norton and Co, 2005. 550 p.
- Cassata Fr.* The Italian Communist Party and the ‘Lysenko Affair’ (1948–1955) // J. Hist. Biol. 2012. Vol. 45. P. 469–498.
- Castle W.E.* The Mutation Theory of Organic Evolution from the Standpoint of Animal Breeding // Science. 1905. Vol. 21. № 536. P. 521–525.
- Castle W.E.* The Inconstancy of Unit-Characters // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 546. P. 352–362.
- Castle W.E.* Bateson’s Address: Mendelism and Mutation // Science. 1915. Vol. 41. № 1046. P. 94–98.
- Castle W.E.* Piebald Rats and Selection, a Correction // Amer. Natur. 1919a. Vol. 53. № 627. P. 370–375.
- Castle W.E.* Studies of Heredity in Rabbits, Rats, and Mice. Washington: Carnegie Inst. 1919b. № 288. 58 p.
- Castle W.E., MacCurdy H.* Selection and Cross-Breeding in Relation to the Inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea-pigs. Washington: Carnegie Inst., 1907. № 70. 49 p.
- Castle W.E., Philips J.C.* Piebald Rats and Selection. An Experimental Test of the Effectiveness of Selection and of the Theory of Gametic Purity in Mendelian Crosses. Washington: Carnegie Inst., 1914. № 195. 576 p.
- Castle W.E., Wright S.* Two Color Mutation of Rats Which Show Partial Coupling // Science. 1915. Vol. 42. № 1075. P. 193–195.

- Castle W.E., Wrighth S.* Studies of Inheritance in Guinea-pigs and Rats. Whashington: Carnegie Inst., 1916. № 241. IV, 192 p.
- Chamberlain H. S.* Lebenswege meines Denkens. München, Bruckmann, 1919. VIII, 412 S.
- Chambers R.* Vestiges of the Natural History of Creation. London: J. Churchill, 1844. VI. 390 p.
- Chancellor G., Wyhe J. van.* Charles Darwin's Notebooks from the Voyage of the Beagle. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. 580 p.
- Charles Darwin: The Beagle Letters / Ed. Fr. Burkhardt. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. 544 p.
- Charles Darwin und seine Wirkung / Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 2009. 466 S.
- Charles Darwin's Natural Selection; Being the Second Part of His Big Species Book Written from 1856 to 1858 / Ed. R. Stauffer. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975. XII, 692 p.
- Charles Darwin's Notebooks, 1836–1844. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. VIII, 747 p.
- Charlesworth B.* Neo-Darwinism – the Plain Truth // New Sci. 1982. Vol. 84. № 1301. P. 133–137.
- Charlesworth B., Lande R., Sladkin M.* A Neo-Darwinian Commentary on Macroevolution // Evolution. 1982. Vol. 36. № 3. P. 474–498.
- Churchill F.* Weismann's Continuity of Germ-Plasma in Historical Perspective // Freiburger Universitätsblätter. 1985. Bd. 24. H. 87/88. S. 107–121.
- Churchill F.* August Weisman Embraces the Protozoo // J. Hist. Biol. 2010. Vol. 43. P. 767–800.
- Clark B. C.* Edmund Brisco Ford // Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society of London. 1995. Vol. 41. P. 147–168.
- Clark H. L.* Biotypes and Phylogeny // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 543. P. 139–150.
- Clark K.* Petersburg, Crucible of Cultural Revolution. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1995. XII, 377 p.
- Clausen J.* Studies on the Collective Species *Viola tricolor L* // Botanisk Tidsskrift. 1921. Vol. 37. № 1. P. 205–221; № 2. P. 363–416.
- Clausen J.* Stages in the Evolution of Plant Species. Ithaca (New York): Cornell Univ. Press, 1951. VII, 206 p.
- Clements F. E.* An Ecological View of the Species Conception // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 496. P. 253–264.
- Cockereill T. D. A.* The Species Problem // Science. 1937. Vol. 86. № 2238. P. 472–473.
- Coen D. R.* Living-Precisely in fin de Siècle Vienna // J. Hist. Biol. 2006. Vol. 39. P. 393–523.
- Conklin E. G.* The Mutation Theory from the Standpoint of Cytology // Science. 1905. Vol. 21. № 536. P. 525–529.
- Conklin E. G.* Problems of Evolution and Present Methods of Attacking Them // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 543. P. 121–128.
- Conn H. W.* Baldwin's Development and Evolution // Science. 1902. Vol. 16. № 412. P. 819–821.
- Conn H. W.* Charles Darwin and the Origin of Species // Science. 1910. Vol. 31. № 794. P. 424–425.
- Connelly J.* Captive University: The Sovietization of East German, Czech and Polish Higher Education, 1945–1956. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 2000. XVIII, 432 p.
- Cook O. F.* A Kinetic Theory of Evolution // Science. 1901. Vol. 13. № 338. P. 969–978.
- Cook O. F.* The Nature of Evolution // Science. 1906. Vol. 24. № 610. P. 303–307.
- Cook O. F.* The Mendelian Inheritance of Mutations // Science. 1908. Vol. 28. № 707. P. 86–88.
- Cook O. F.* Pure Strains as Artifacts of Breeding // Amer. Natur. 1909. Vol. 43. № 508. P. 241–242.
- Cook R.* Lysenko's Marxist Genetics: Science or Religion? // J. of Heredity. 1949. Vol. 40. P. 169–202.
- Cope E. D.* On the Origin of Genera // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1868. Vol. 20. P. 242–300.
- Cope E. D.* The Origin of the Fittest: Essays on Evolution. New York: D. Appleton and Co, 1887. XIX, 467 p.
- Cope E. D.* The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago: Open Court Publ., 1904 (1st ed. 1896). XVI, 547 p.

- Cosans Cr. E.* Owen's Ape and Darwin's Bulldogs: Beyond Darwinism and Creationism. New York: Springer, 2009. XXI, 166 p.
- Cox Ch. F.* Charles Darwin and the Mutation Theory // *Amer. Natur.* 1909. Vol. 43. № 506. P. 65–91.
- Coyne J. A.* Why Evolution is True? Oxford: Oxford Univ. Press, 2009. 309 p.
- Coyne J. A., Orr H. A.* Speciation. Sunderland (Mass.): Sinauer, 2004. XIII, 545 p.
- Cowles H. C.* An Ecological Aspect of the Conception of Species // *Amer. Natur.* 1908. Vol. 42. № 496. P. 265–271.
- Cravens H.* The Triumph of Evolution: American Scientists and the Heredity-Environmental Controversy, 1900–1941. Philadelphia: Univ. of Pennsylvania Press, 1978. XVI, 351 p.
- Creationism in Twentieth-Century America: A Ten-Volume Anthology of Documents. 1903–1961 / Ed. R. Numbers. New York; et al.: Harland Publ., 1995.
- Crook D. P.* Darwinism, War and History. The Debate over the Biology of War from the «Origin of Species» to the First World War. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. XII, 306 p.
- Crow J., Kimura M.* An Introduction to Population Genetics Theory. New York: Harper and Row, 1970. XIV, 591 p.
- Cuénot L.* L'évolution des théories transformistes // *Rev. Gén. Sci.* 1901. T. 12. P. 264–269.
- Cuvier G.* Discours sur les révolutions de la surface du globe et sur les changements qu'elles ont produits dans le règne animal. Paris: Dufour, 1825. II, 400 p.
- Dacqué E.* Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1921. VIII, 777 S.
- Dacqué E.* Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1935. VII, 476 S.
- Dahrendorf R.* Society and Democracy in Germany. New York: Anchor Books, 1969. XVI, 457 S.
- Dalqué A.* L'apport de l'embryologie causale au problème de l'évolution // *Port. Act. Biol.* 1949. Vol. Jub. Prof. Goldschmidt. P. 307–340.
- Dall W. H.* On a Provisional Hypothesis of Saltatory Evolution // *Amer. Natur.* 1877. Vol. 11. P. 135–137.
- Darlington C. D.* Recent Advances in Cytology. London: J. and A. Churchill, 1932. XVIII, 559 p.
- Darlington C. D.* Evolution of Genetic Systems. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. X, 149 p. (2nd ed.: 1958).
- Darlington C. D.* Taxonomic Species and Genetic Systems // *The New Systematics* / Ed. J. S. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 137–160.
- Darlington C. D.* The Evolution of Genetic Systems: Contribution of Cytology to Evolutionary Theory // *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology* / Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1980. P. 70–80.
- Darwin Ch.* Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der verkommenen Rassen im Kampf ums Dasein / Übersetz. von H. S. Bronn. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1860. VIII, 520 S.
- Darwin Ch.* Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der verkommenen Rassen im Kampf ums Dasein / Übersetz. von H. G. Bronn. Nach der 4. engl. sehr verm. Ausg. durchges. u. berichtigt von J. V. Carus. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1867. X, 571 S.
- Darwin Ch. R.* The Autobiography of Charles Darwin. 1809–1882. With the Original Omissions Restored / Ed. N. Barlow. London: Collins, 1958. 223 p.
- Darwin and Modern Science; Essays in Commemoration of the Centenary of the Birth of Charles Darwin and of the Fiftieth Anniversary of the Publication of the Origin of Species / Ed. A. C. Seward. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. 575 p.
- Darwin celebration, Cambridge, June, 1909. Speeches Delivered at the Banquet Held on June 23th / Eds. G. Darwin, Fr. Darwin. Cambridge: Cambridge Daily News, 1909. 24 p.
- Darwin Centenary: the Portraits, Prints and Writings of Charles Robert Darwin, Exhibited at Christ's College. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. 47 p.

- Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd 1–2 / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München: C. H. Beck, 2001. Bd. I: 552 S.; Bd. II: 574 S.
- Darwin, Haeckel und die Folgen. Monismus un Vergangenheit und Gegenwart / Hrsg. A. E. Lenz, V. Mueller. Neustadt an Rügenberg: Angelika Lenz, 2006. 359 S.
- Darwin's Notebooks on Transmutation of Species. № 1–6 / Ed. G. De Beer // Bull. of the British Museum (Natural History): Hist. ser. 1960–1961. Vol. 2. № 2–6. P. 27–200.
- Darwinismus und/als Ideologie / Hrsg.: U. Hoßfeld, R. Brömer. Berlin: VMB, 2001. 387 S. (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 6).
- Darwin – Wallace. Dokumente zur Begründung der Abstammungslehre vor 100 Jahren: 1858/59 – 1958/59 / Hrsg. G. Heberer. Stuttgart: Fischer, 1959. 71 S.
- Davenport Ch. B. De Vries's Species and Varieties // Science. 1905. Vol. 22. № 560. P. 369–372.
- Davenport Ch. B. The Mutation Theory in Animal Evolution // Science. 1906. Vol. 24. № 618. P. 556–558.
- Davenport Ch. B. Light Thrown by the Experimental Study of Heredity upon the Factors and Methods of Evolution // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 543. P. 129–138.
- Davenport's Dream. 21st Century Reflexions on Heredety and Eugenics / Eds J. A. Witkowski, J. R. Inglis. Cold Spring Harbor; New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2009. XI, 298 p.
- Davidson J. The Bone Sharp: The Life of Edward Drinker Cope. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1997. X, 237 p.
- Davis B. M. Genetical Studies on *Oenothera*. I. Notes on the Behavior of Certain Hybrids of *Oenothera* in the First Generation // Amer. Natur. 1910. Vol. 44. № 518. P. 108–115.
- Davis B. M. Genetical Studies on *Oenothera*. II. Some Hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that Resemble *O. lamarckiana* // Amer. Natur. 1911. Vol. 45. № 532. P. 193–233.
- Davis B. M. Genetical Studies on *Oenothera*. III. Further Hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that Resemble *O. lamarckiana* // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 547. P. 377–427.
- Davis B. M. Genetical Studies on *Oenothera* // Amer. Natur. 1913. Vol. 47. № 560. P. 449–476; № 561. P. 547–571.
- Davis B. M. Gates on the Mutation Factor in Evolution // Science. 1915. Vol. 42. № 108. P. 648–651.
- Davis B. M. *Oenothera neo-lamarckiana*, Hybrid of *O. franciscana bartlett* x *O. biennis linnaeus* // Amer. Natur. 1916. Vol. 50. № 599. P. 688–696.
- Dawkins C. R. Selfish Gen. London: Oxford Univ. Press, 1976. IX, 224 p.
- Dawkins R. The Necessity of Darwinism // New Scientist. 1982. Vol. 94. № 1301. P. 130–131.
- Dawson G. Darwin, Literature and Victorian Respectability. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. 298 p.
- Dawson J. W. The Story of the Earth and Man. London: Hodder and Stoughton, 1873. XIII, 403 p.
- Dawson J. W. Modern Ideas of Evolution. New York: Prodist, 1977. XXV, 240 p.
- De Beer G. R. Embryology and Evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1930. 116 p.
- De Lattin G. Diskussionsbemerkung // Zool. Anzeiger. 1959. Bd. 162. S. 237–239.
- De Lattin G. Darwin als Klassiker der Tiergeographie // Hundert Jahre der Evolutionsforschung / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 203–233.
- De Vois J. Receiving an Ancestor in the Phylogenetic Tree Neanderthal Man, *Homo erectus* and *Homo floresiensis*: L'histoire se Répète // J. Hist. Biol. 2009. Vol. 42. № 2. P. 361–379.
- De Vries H. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. Leipzig: Veit. Bd. 1. 1901. XII, 648 S.; Bd. 2. 1903. XIV, 752 S.
- De Vries H. Species and Varieties: Their Origin by Mutation. Chicago: P. Kegan, T. Truber and Co. 1904. XVIII, 847 p.
- De Vries H. Arten und Varietäten in ihre Entstehung durch Mutation. Berlin: Bomträger, 1906. XII, 530 S.
- De Vries H. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Beruchsicksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin: Bomträger, 1913. VII, 365 S.

- De Vries H.* The Principles of the Theory of Mutation // Science. 1914. Vol. 40. № 1020. P. 77–84.
- De Vries H.* Mass Mutation in Zea Mays // Science. 1918. Vol. 47. № 1219. P. 465–467.
- De Jong-Lambert W.* The Cold War Politics of Genetic Research: An Introduction to the Lysenko Affair. New York: Springer, 2012. XXII, 185 p.
- De Jong-Lambert W., Kremetsov N.* On Labels and Issues: Controversy and the Cold War // J. Hist. Biol. 2012. Vol. 45. P. 469–498.
- Death of Science in Russia. The Fate of Genetics as Described in «Pravda» and «Elsewhere» / Ed. C. Zirkle. Philadelphia: Univ. of Pennsylvania Press, 1949. XIV, 319 p.
- Debating Design. From Darwin to DNA / Eds. W. Dembski, M. Ruse. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. 405 p.
- Deichmann U.* Biologen unter Hitler. Vertreibung. Karrieren, Forschung. Frankfurt am Main u. a.: Campus, 1992. 370 S.
- Deichmann U.* Die biologische Forschung an Universitäten und Kaiser Wilhelm-Instituten 1933–1945 // Naturwissenschaft, Technik und Nationalsozialismus. Kontinuität und Diskontinuitäten / Hrsg. C. Meinel, P. Voswinkel. Stuttgart: Verlag f. Geschichte der Naturwissenschaften u. Technik, 1994. 332 S.
- Deichmann U.* Flüchten, Mitmachen, Vergessen. Chemiker und Biochemiker in der NS-Zeit. New York; Weinheim; Chichester; u. a.: Wiley-VCH, 2001. XII, 596 p.
- Deichmann U., Müller-Hill B.* Biological Research at Universities and Kaiser Wilhelm Institutes in Nazi Germany // Science, Technology and National Socialism / Hrsg. M. Renneberg. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. IX, 422 p.
- Delisle R. C.* The Uncertain Foundation of Neo-Darwinism: Metaphysical and Epistemological Pluralism in the Evolutionary Synthesis // Stud. Hist. Phil. Biol. and Biomed. Sci. 2009a. Vol. 40. P. 119–132.
- Delisle R. C.* Les philosophies du néo-darwinisme. Paris: Presees Universitaires de France, 2009b. X, 411 p.
- Delisle R. C.* What Was Really Synthesized During the Evolutionary Synthesis? // Stud. Hist. Phil. Biol. and Biomed. Sci. 2011. Vol. 42. P. 50–59.
- Dembski W.* The Design Inference: Eliminating Chance Through Small Probabilities. Cambridge. Cambridge Univ. Press, 1998. 264 p.
- Dembski W.* No Free Lunch: Why Specified Complexity Cannot Be Purchased Without Intelligence. Oxford: Rowman and Littlefield, 2002. XXV, 404 p.
- Dennett D.* Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life. New York: Simon and Shuster, 1995. 587 p.
- Denton M.* Evolution: a Theory in Crisis. Bethesda; Md.: Adler & Adler, 1986. 368 p.
- Depew D.J., Weber B.H.* Darwinism Evolving: System Dynamics and the Genealogy of Natural Selection. Cambridge (Mass.); London: Bradword Book, 1995. XIII, 588 p.
- Der «Generalplan Ost». Hauptlinien der national-sozialistischen Plannungs- und Vernichtungspolitik / Hrsg. M. Rössler, S. Schleiermacher. Berlin: Akademie Verlag, 1993. 378 S.
- Der Nationalsozialismus als politische Religion / Hrsg. M. Ley, Ju. Schoeps. Bodenheim: Philo, 1997. 280 S.
- Descended from Darwin: Insight into the History of Evolutionary Studies, 1900–1970. Proceedings of the conference held October 22–23, 2004, in Philadelphia in Honor of Frederick H. Burkhardt / Eds. J. Cain, M. Ruse // Trans. of the Amer. Philos. Society; 2009. Vol. 99. Pt. 1. XXVI, 360 p.
- Desmond A., Moore J.* Darwin. Evolutionist. London; New York; et al.: Penguin Group, 1991. 807 p.
- Desmond A., Moore J.* Darwin's Sacred Cause. Race, Slavery and the Quest for Human Origins. London; New York; et al.: Penguin Group, 2009. 485 p.
- Deutsche im Zarenreich und Russen in Deutschland: Naturforscher, Gelehrte, Ärzte und Wissenschaftler im 18. und 19. Jahrhundert / Hrsg. D. von Engerlhardt, I. Käsner. Bd. 1–12. Aachen: Shaker, 1993–2005.

- Developmental Biology: A Comprehensive Synthesis / Ed. S. Gilbert. New York: Plenum Press, 1991. XX, 891 p.
- Di Gregorio M.A.* From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith. Göttingen: Vandenhoeck and Ruprecht, 2005. 637 S.
- Dice L.* Fertility Relationships between Some of the Species and Subspecies of Mice in the Genus *Peromyscus* // J. Mammol. 1933. Vol. 14. P. 298–305.
- Dice L.* Ecological and Genetic Variability within Species of *Peromyscus* // Amer. Natur. 1940. Vol. 74. P. 212–221.
- Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution. Vol. 1–3 / Ed. 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. Berlin: VMB, 1999. 380 S. (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 2).
- Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. Jena: Fisher, 1943. 774 S.
- Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. 712 S.
- Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 2 Bde. Stuttgart: G. Fischer, 1959. XVI, 1236 S.
- Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3, völlig neu bearb. u. erw. Aufl. 3 Bde. Stuttgart: G. Fischer, 1967–1974. (Bd. 1. 1967. XVI; 754 S. Bd. 2/1. Die Kausalität der Phylogenie. 1974. IX, 476; Bd. 2/1I. Die Kausalität der Phylogenie. 1971; VII, 349 S.; Bd. 3. Phylogenie der Homoniden. 1974. VIII, 661 S.).
- Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert / Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995. 448 S.
- Diener C.* Paläontologie und Abstammungslehre. Leipzig: Göschen, 1910. 140 S.
- Dietrich M.R.* Richard Goldschmidt's 'Heresies' and the Evolutionary Synthesis // J. Hist. Biol. 1995. Vol. 28. P. 431–461.
- Dietrich M.R.* On the Mutability of Genes and Geneticists: The «Americanization» of Richard Goldschmidt and Victor Jollos // Perspect. Sci. 1996. № 4. P. 321–345.
- Dietrich M.R.* From Hopeful Monsters to Homeotic Effect: Richard Goldschmidt's Integration of Development, Evolution and Genetics // Amer. Zool. 2000a. Vol. 40. № 3. P. 28–37.
- Dietrich M.R.* From Gene to Genetic Hierarchy: Richard Goldschmidt and the Problem of the Gene // The Concept of the Gene in Development and Evolution: Historical and Epistemological Perspectives. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000b. P. 91–114.
- Dietrich M.R.* Goldschmidt: Hopeful Monster and Other Heresies // Nature Reviews Genetics. 2003. Vol. 4. № 1. P. 68–74.
- Dietrich M.R.* Reinventing Richard Goldschmidt: Reputation, Memory and Biography // J. Hist. Biol. 2011. Vol. 44. № 4. P. 693–712.
- Dimensions of Darwinism. Themes and Counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory / Ed. M. Grene. Cambridge; Paris Cambridge Univ. Press and Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, 1983. IX, 336 p.
- DiMichele W.A.* A Season with Steve Gould // Amer. J. Sci. 2003. Vol. 303. № 3. P. 259–261.
- Dingler H.* Die Begründung des Descendenztheorie // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. Aufl. 1. Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1959. S. 3–24.
- Discussion of the Species Question // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 496. P. 272–281.
- Diskurse und Entwicklungspfade: Der Gesellschaftsvergleich in der Geschichts- und Sozialwissenschaften / Hrsg. H. Kälble, J. Schriewer. Frankfurt am Main; New York: Campus, 1999. XIII, 446 S.

- Disseminating Darwinism: The Role of Place, Race, Religion and Gender / Ed. R. L. Numbers. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. 312 p.
- Dobzhansky Th.* Über der Bau des Geschlechtsapparats einigen Mutanten von *Drosophila melanogaster* Meig // Zs. f. induct. Abstammungs und Vererbungslehre. 1924. Bd. 34. S. 245–248.
- Dobzhansky Th.* The Origin of Geographical Varieties in Coccinellidae // Trans. Fourth Int. Cong. Entomology, Ithaca. Vol. 2. 1928. P. 563.
- Dobzhansky Th.* Geographical Variation in Lady-Beetles // Amer. Natur. 1933. Vol. 67. P. 97–126.
- Dobzhansky Th.* A Critique of the Species Concept in Biology // Philos. Sci. 1935. Vol. 2. P. 344–355.
- Dobzhansky Th.* Studies on Hybrid Sterility. II. Localization of Sterility Factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids // Genetics. 1936. Vol. 21. P. 113–135.
- Dobzhansky Th.* Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia Univ. Press, 1937a. 321 p.
- Dobzhansky Th.* Genetic Nature of Species Differences // Amer. Natur. 1937b. Vol. 71. P. 404–420.
- Dobzhansky Th.* Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena: Fischer, 1939. VIII, 253 S.
- Dobzhansky Th.* Speciation as a Stage in Evolutionary Divergence // Amer. Natur. 1940a. Vol. 74. P. 312–321.
- Dobzhansky Th.* Catastrophism versus Evolutionism // Science. 1940b. Vol. 97. P. 356–358.
- Dobzhansky Th.* Scientific Books: Rules of Geographic Variation. E. I. Lukin. «Darwinism and geographic regularities in variation of organisms». Academy of Sciences of USSR. Moscow–Leningrad. 1940. 311 pp. (In Russian) // Science. 1944. Vol. 99. № 2563. P. 127–128.
- Dobzhansky T.* Genetics of Macroevolution: Review of Tempo and Mode in Evolution // J. Hered. 1945. Vol. 36. P. 113–115.
- Dobzhansky Th.* Lysenko's «Genetics» // J. Hered. 1946a. Vol. 37. P. 5–9.
- Dobzhansky Th.* The New Genetics in the Soviet Union // Amer. Natur. 1946b. Vol. 80. P. 649–651.
- Dobzhansky Th.* Foreword // Schmalhausen I. I. Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection. Philadelphia; Toronto: Blakiston Co, 1949a. P. IX–XVI.
- Dobzhansky Th.* «The Suppression of a Science» // Bull. of the Atomic Scientists. 1949b. Vol. 5. P. 144–146.
- Dobzhansky Th.* Genetics and the Origin of Species. 3rd revised ed. New York; London: Columbia Univ. Press, 1951. 446 p.
- Dobzhansky Th.* Die Entwicklung zum Menschen: Evolution, Abstammung, Vererbung. Ein Abriß. Hamburg: Parey, 1958. 406 S.
- Dobzhansky Th.* Die Ursachen der Evolution // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960a. S. 32–44.
- Dobzhansky Th.* Evolution und Umwelt // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960b. S. 81–98.
- Dobzhansky Th.* Vererbung und Menschenbild. München: Nymphenburger, 1966. 204 S.
- Dobzhansky Th.* Intelligenz, Vererbung und Umwelt. München: Moderne Verl., 1967 (2 Aufl.: 1974, 3 Aufl.: 1975). 144 S.
- Dobzhansky Th.* Pierre Teilhard de Chardin as a Scientist // Chardin, Teilhard de 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.* Teilhard de Chardin and the Orientation of Evolution // Process theology / Ed. E. F. Cousins. New York: Newman Press., 1971. P. 229–248.
- Dobzhansky Th.* Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution // The American Biology Teacher. 1973. Vol. 35. P. 125–129.
- 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, 1980a. P. 229–242.
- Dobzhansky Th.* Morgan and His School in the 1930s // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980b. P. 445–452.

- Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins G., Valentine J.* Evolution. San Francisco: W. H. Freeman and Co, 1977. 572 p.
- Dobzhansky's Genetics of Natural Populations I–XLIII / Eds. R. Lewontin, J. A. Moore, W. B. Provine, B. Wallace. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 942 p.
- Doderlein L.* Elemente Paläontologie. Bd. 1–2. Leipzig: W. Engelmann, 1888–1890. XIX, XI, 848 S.
- Dodson E. O.* Evolution: Process and Product. New York: Reinhold Publishers, 1960. XVI, 352 p.
- Doebley J., Lukens L.* Transcriptional Regulators and the Evolution of Plant Form // Plant. Cell. 1998. Vol. 10. P. 1075–1082.
- Dorfmeister G.* Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Warmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge // Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark. 1865. Hf. 2. S. 99–108.
- Dorr G. M.* Segregation's Science: Eugenetics and Society in Virginia. Charlottesville: Univ. Virginia Press, 2008. XI, 297 p.
- Douglas M. E., Avise J. C.* Speciation Rates and Morphological Divergence in Fishes: Tests of Gradual Versus Rectangular Modes of Evolutionary Change // Evolution. 1982. Vol. 36. № 2. P. 224–232.
- Driesch H.* Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig: Barth, 1905. X, 246 S.
- Driesmans H.* Eine Kulturgeschichte der Rasseninstinkte. Th 2. Die Wahlverwandschaften der deutschen Bluttmischung. Leipzig: Diederichs, 1901. XII, 208 S.
- Dubinin N. P., Sidorov B. N.* Relation between the Effect of a Gene and its Position in the System // Amer. Natur. 1934. Vol. 68. № 717. P. 377–381.
- Dubinin N. P., Sokolov N. N., Tiniakov G. G.* Occurrence and Distribution of Chromosome Aberrations in Nature // Nature. 1936. Vol. 138. P. 1035–1036.
- Dubinin N. P., Tiniakov G. G.* Seasonal Cycle and the Concentration of Inversions of Population of *Drosophila funebris* // Amer. Natur. 1945. Vol. 79. P. 570–572.
- Dunn L., Dobzhansky Th.* Vererbung, Rasse und Gesellschaft. Frankfurt am Main: Fischer, 1970. XIII, 150 S.
- Dupree A. H.* Asa Gray. Cambridge (Mass): Belknap press, 1959. X, 505 p.
- Dürken B., Salfeld H.* Die Phylogenesen: Fregestellung zu ihrer exakten Erforschung. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1921. 59 S.
- Earl D., Deem M.* Evoluability is a Selectable Trait // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101. P. 11531–11536.
- East E. M.* A Mendelian Interpretation of Variation that is Apparently Continuous // Amer. Natur. 1910a. Vol. 44. № 518. P. 65–82.
- East E. M.* The Role of Hybridization in Plant Breeding // Pop. Sci. Mon. 1910b. P. 342–354.
- East E. M.* The Genotype Hypothesis and Hybridization // Amer. Natur. 1911. Vol. 45. № 531. P. 160–174.
- East E. M.* The Mendelian Notation as a Description of Physiological Facts // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 551. P. 633–655.
- East E. M., Hayes H. K.* A Genetic Analysis of the Changes Produced by Selection in Experiments with Tobacco // Amer. Natur. 1914. Vol. 48. № 565. P. 5–48.
- East E. M., Jones D.* Inbreeding and Outbreeding: their Genetic and Sociobiological Significance. Philadelphia; London: Lippincott, 1919. 285 p.
- Eberle H.* Die Martin-Lüther-Universität in der Zeit des Nationalsozialismus 1933–1945. Halle: Mitteldeut. Verlag, 2002. 539 S.
- Eddinger K., Gutmann W., Weingarten M.* Evolution ohne Anpassung. Frankfurt am Main: Kramer, 1991. 92 S.
- Edreva A.* The Destroying of an Eminent Genetics // Историко-биологические исследования. 2013. Т. 5. № 1. С. 54–62.
- Ehrenfels Ch. von.* Die kontinuierliche Venderblichkeit der Monogamie // Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1907. № 4. S. 801–814.

- Ehrehfels Ch. von.* Leitziele zur Rassenbewertung // Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1911. № 1. P. 59–71.
- Ehrenberg K.* Der heutige Stand der Abstammungslehre. Vorbemerkung // Palaeobiologica. 1939a. Bd. 7. S. 153–154.
- Ehrenberg K.* Paläozoologie, Stammesgeschichte und Abstammungslehre // Palaeobiologica. 1939b. Bd. 7. S. 196–211.
- Eibl-Eibesfeld I.* Darwin und die Ethologie // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 355–367.
- Eichler W.* Zum Gedenken an N. V. Timofeeff-Ressovsky (1900–1981) // Deut. Entomolog. Zs. 1982. Bd. 29. S. 287–291.
- Eichler W.* Timofeeff-Ressovsky — ein genialer Biologe voller Menschlichkeit // Biol. in d. Schule. 1987. Bd. 36. S. 345–348.
- Eichwald K. E. von.* Ideen zu einer systematischen Oryktologie oder über verhändert und unverhändert ausgegrabene Thiere. Miteau: Steffenhagen, 1821. 48 p.
- Eichwald K. E. von.* Zoologia Specialis. Pars 1–3. Vilnae: Zawadzki, 1829–1831.
- Eidenbenz M.* «Blut and Boden». Zu Funktion und Genese der Metaphern des Agrarismus und Biologismus in der nationalistischen Bauernpropaganda P. W. Darré. Bern et al.: Lang, 1993. 230 S.
- Eimer Th.* Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachsens. Th. I. Jena: Fisher, 1888. XII, 461 S.
- Eimer Th.* Orthogenesis der Schmetterlinge. Th. II. Leipzig: W. Engelmann, 1897. X, XVI, 513 S.
- Eldredge N.* The Allopatric Model and Phylogeny in Paleozoic Invertebrates // Evolution. 1971. Vol. 25. № 1. P. 156–167.
- Eldredge N.* Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. VII, 237 p.
- Eldredge N.* Macroevolution Dynamics. New York, St. Louis; San Francisco: McGraw-Hill Publishing Company, 1989. 228 p.
- Eldredge N.* Confessions of a Darwinist: An Essay // Virginia Quart. Rev. 2006. Vol. 82. № 2. P. 33–53.
- Eldredge N., Gould S. J.* Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism // Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman Cooper, 1972. P. 82–115.
- Elena S. F., Cooper V. S., Lenski R. E.* Punctuated Evolution Caused by Selection of Rare Beneficial Mutations // Science. 1996. Vol. 272. P. 1802–1804.
- Elena S. F., Lenski R. E.* Evolution Experiments with Microorganisms: the Dynamics and Genetic Bases of Adaptation // Nat. Rev. Genet. 2003. Vol. 4. P. 457–469.
- Ellegard A.* Darwin and the General Reader: The Reception of Darwin's Theory of Evolution in the British Periodical Press, 1859–1872. Chicago; et al.: Univ. of Chicago Press, 1990. 340 p.
- Emerson A.* Speciation // Ecology. 1937. Vol. 18. P. 152–154.
- Emerson A.* A Critical Review of New Systematics (Mimeographed, Circulated with First Newsletter of the Society for the Study of Speciation). 1940a. P. 17–29.
- Emerson A.* Review of New Systematics // Bot. Gazette. 1940b. Vol. 102. P. 412.
- Emerson A.* [Notice] in «Evolution News» // Amer. Natur. 1941. Vol. 75. P. 86–89.
- Endless Forms, Charles Darwin, Natural Science and the Visual Arts / Eds. D. Donald, J. Munto. Cambridge; New Haven; London: Fitzwilliam Museum, 2009. 344 p.
- Engels E.-M.* Charles Darwin und seine Bedeutung für die Wissenschaften. Tübingen: Attempto Verlag, 2011. 291 S.
- Engelhardt D. von.* Historische Bewußtsein in der Naturwissenschaft von der Aufklärung bis zum Positivismus. Freiburg: Karl Alber, 1979. 260 S.
- Entropy, Information, and Evolution. New Perspectives on Physical and Biological Evolution / Eds. B. H. Weber, D. J. Depew, J. D. Smith. Cambridge (Mass.): MIT Press, 1988. X, 376 p.

- Epigenetic Mechanisms of Gene Regulation / Ed. V.E.A. Russo. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1996. X, 692 p.
- Ernst Mayr at 100: Ornithologist and Naturalist / Eds. W.J. Bock, M.R. Lein. Washington, D.C.: American Ornithologists' Union, 2005. VII, 108 p.
- Eugenics and the Welfare State. Sterilization Policy in Denmark, Sweden, Norway and Finland / Eds. G. Broberg, N. Roll-Hansen. East Lansing: Michigan State Univ. Press, 1996. 294 p.
- Evolution After Darwin / Eds. S. Tax, Ch. Callender. Chicago: Univ. of Chicago Press., 1960. Vol. 1: 629 p.; Vol. II: 473 p.; Vol. III: 1960. 310 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: Selected Letters of Charles Darwin 1860–1870 / Eds. F. Burkhardt, A. Pearn, S. Evans. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. 336 p.
- Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009. 979 p.
- Evolution und Stammesgeschichte der Organismen / Hrsg. L. Kampfe. Jena: Fischer, 1992. 523 S.
- Evolution. Vorträge anlässlich der Jahresversammlung vom 11. bis 14 Oktober 1973 zu Halle (Saale) / Hrsg. J.-H. Scharf. Leipzig: Barth, 1975. 668 S.
- Evolutionary Theory. Paths into Future / Ed. J.W. Pollard. Chishester; New York, J. Wiley and Son. 1984. XXII, 271 p.
- Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. Rupke. Berlin: VWB, 2000. 425 S. (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 4).
- Experimental Evolution. Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments / Eds. T. Garland, Jr. Rose, M.R. Rose. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. of California Press, 2009. 730 p.
- Fagan M. Wallace, Darwin and the Practice of Natural History // J. Hist. Biol. 2007. Vol. 40. P. 601–635.
- Faulenbach B. Deformationen der Geschichtswissenschaft unter Hitler und Stalin // Im Dschungel der Macht. Intellektuelle Professionen unter Stalin und Hitler / Hrsg. D. Beyrau. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 2000. S. 260–274.
- Fay J. C., Wyckoff G.J., Wu C.-I. Testing the Neutral Theory of Molecular Evolution with Genomic Data from *Drosophila* // Nature. 2002. Vol. 415. P. 1024–1026.
- Federley H. Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? // Zs f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1930. Bd. 54. S. 20–50.
- Fick R. Bemerkung über einige Vererbungslehren // Die Naturwissenschaften. 1925. Bd. 13. S. 524–529.
- Fifty years of Darwinism / Ed. E. Poulton. New York: Holt, 1909. 274 p.
- Fischer E. von. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen: antropologische und ethnographische Studien am Rehobother Bastardvolk in Deutsch-Südwest-Afrika. Jena: Fischer, 1913. VII, 327 S.
- Fischer E. Der völkischen Staat, *biologisch* betrachtet. Rede bei der Feier's Erinnerung an der Stifter der Berliner Universität. König Friedrich Wilhelm III. Berlin: Junker und Dünnhaupt, 1933. 23 S.
- Fischer K. Identification of Emigration – Induced Scientific Change // Forced Migration and Scientific Change: Emigré German-speaking Scientists and Scholars after 1933 / Eds. M. Ash, A. Söllner. Washington; Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. P. 23–42.
- Fischer K. Repression und Privilegierung: Wissenschaftspolitik im Dritten Reich // Im Dschungel der Macht. Intellektuelle Professionen unter Stalin und Hitler / Hrsg. D. Beyrau. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 2000. S. 188–190.
- Fisher R.A. On the Dominance Ratio // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1922. Vol. 42. P. 321–341.
- Fisher R.A. Statistical Methods for Research Workers. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1925. VIII, 239 p.

- Fisher R.A.* On Some Objections to Mimicry Theory: Statistical and Genetic // Trans. Entomol. Soc. London. 1927. Vol. 75. P. 269–278.
- Fisher R.A.* The Possible Modification of the Response of the Wild Type to Recurrent Mutations // Amer. Natur. 1928a. Vol. 62. № 679. P. 115–126.
- Fisher R.A.* Two Further Notes on the Origin of Dominance // Amer. Natur. 1928b. Vol. 62. № 683. P. 571–574.
- Fisher R.A.* The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930a. 273 p.
- Fisher R.A.* The Evolution of Dominance in Certain Polymorphic Species // Amer. Natur. 1930b. Vol. 64. № 694. P. 385–406.
- Fisher R.A.* Professor Wright on the Theory of Dominance // Amer. Natur. 1934. Vol. 68. № 717. P. 370–374.
- Fisher R.A.* Has Mendel's Work Been Rediscovered? // Annals of Science. 1936. Vol. 1. P. 115–137.
- Fisher R.A.* The Life of Scientist. New York: Wiley, 1978. XII, 512 p.
- Fitch W.M.* The Challenges to Darwinism Since the Last Centennial and the Impact of Molecular Studies // Evolution. 1982. Vol. 36. № 6. P. 1133–1143.
- Fitzpatrick Sh.* Power and Culture Front in Revolutionary Russia. Ithaca; London: Cornell Univ. Press, 1992. XX, 264 p.
- Flitner M.* Sammler, Räuber und Gelehrte: die politischen Interessen an pflanzengenetischen Ressourcen 1895–1995. Frankfurt am Main; New York: Campus, 1995. 336 S.
- Forber P.* Introduction. A Primer on Adaptationism // Biol. Phylos. 2009. Vol. 24. P. 155–159.
- Forber P.* Confirmation and Explaining how Possible // Stud. Hist. Phil. Biol. and Biomed. Sc. 2010. Vol. 41. № 1. P. 32–40.
- Ford E.B.* The Theory of Dominance // Amer. Natur. 1930. Vol. 64. № 695. P. 560–566.
- Ford E.B.* Mendelism and Evolution. London: Methuen, 1931. 119 p.
- Ford E.B.* Polymorphism and Taxonomy // The New Systematics / Ed. Ju. S. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 493–514.
- Ford E.B.* Ecological Genetics. London: Methuen, 1964. XV, 335 p.
- Ford E.B.* Some Recollections to the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980. P. 334–342.
- Ford E.B., Huxley J.* Mendelian Genes and Rates of Development in *Gammarus chevreuxi* // Brit. J. Exp. Biol. 1927. Vol. 5. P. 112–134.
- Forman P.* Weimar Culture, Causality and Quantum Theory, 1918–1927: Adaptation by German Physicists and Mathematicians to a Hostile Intellectual Environment // Historical Studies in the Physical Sciences. 1971. Vol. 3. P. 1–115.
- Forsdyke D.R.* The Origin of of Species Revisited: A Victorian Who Anticipated Modern Developments in Darwin's Theory. Kingston; Monreal: McGill-Queen's Univ. Press, 2001. X, 275 p.
- Forschung im Spannungsfeld von Politik und Gesellschaft-Geschichte und Struktur der Kaiser-Wilhelm / Max-Planck-Gesellschaft / Hrsg. R. Vierhaus, B. von Brocke. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt, 1990. XII, 1010 S.
- Francis M.* Herbert Spencer and the Invention of Modern Life. Stocksfeld: Acumen Publishing, 2007. XIV, 434 p.
- Franz V.* Über Hoch und Niedrig im Tierreiche // Aus der Natur. 1907. № 3. S. 243–249.
- Franz V.* Was ist ein «hoherer Organismus»? // Biol. Zbl. 1911. Bd. 31. Hf. 1. S. 1–41.
- Franz V.* Protobiologie und Organisationstufen. Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie // Abhandl. zur theor. Biologie. 1920a. Hf. 6. S. 1–36.
- Franz V.* Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz. Jena: G. Fischer, 1920b. VI, 138 S.
- Franz V.* Geschichte der Organismen. Jena: G. Fischer, 1924. XII, 948 S.
- Franz V.* Ontogenie und Phylogenie // Abhandl. zur Theorie der organischen Entwicklung. 1927. H. III. S. 1–51.

- Franz V.* Die stammesgeschichtliche zunehmende Arbeitersparnis beim Akkomodationsapparat des Wirbeltierauges. Ein Baustein zur Vervollkommnung der Organismen // *Biol. Zbl.* 1934a. Bd. 54. Hf. 7/8. S. 403–418.
- Franz V.* Das heutige geschichtliche Bild von Ernst Haeckel. Rede bei der Gedächtnisfeier der Universität Jena zu Haeckels 100. Geburtstag... 16 Februar 1934. Jena: Fischer, 1934b. 26 S.
- Franz V.* Der biologische Fortschritt. Die Theorie der organismen-geschichtlichen Vervollkommnung. Jena: G. Fischer, 1935. 82 S.
- Franz V.* Aufsteigende Entwicklung // *Rasse.* 1936. Bd. 3. S. 61–76.
- Franz V.* Die Fortschritts- oder Vervollkommnungstheorie, der Aufbau auf Haeckels Stammesgeschichte // *Archiv für Rassen-und Gesellschaftsbiologie.* 1937a. Bd. 31. Hf. 4. S. 281–295.
- Franz V.* Entwicklungsgeschichtliche Vervollkommnung und Rassenpflege // *Rasse.* 1937b. Bd. 4. S. 257–264.
- Franz V.* Geschichte der Tiere / Hrsg. G. Heberer. Die Evolution der Organismen. Jena: G. Fischer, 1943. S. 219–296.
- French C.S.* Jens Christian Clausen // *Biogr. Memoirs Natl. Acad. Sci. USA.* 1989. Vol. 58. P. 75–107.
- Friedrich-Freksa Y.* Die Stammesgeschichtliche der Virusarten Urkundenforschung // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 2. 2. Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. S. 278–301.
- From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution / Eds. M. D. Laubichler, Ja. Maienschein. Cambridge (Mass). MIT Press, 2007. VII, 569 p.
- Früh D.* Wilhelm Weinberg, Armeeartzt und Populationsgenetiker // *Biol. Zbl.* 1996. Bd. 115. S. 111–119.
- Fujioka Tsuyoshi.* Ruisenko shugi wa naze shutsugen shitaka: seibutsugaku no benshōhōka no seika to zasetsu [Зачем лысенковщина появилась? Плод и срыв диалектизации биологии. Токио, 2010. 282 с. (на япон. яз.)]; Tokyo: Gakujutsushuppankai, 2010. 283 p. (на яп. яз.).
- Fujioka Tsuyoshi.* The Japanese Lysenkoism and the Historical Backgrounds // Историко-биологические исследования. 2013. Т. 5. № 1. P. 7–17.
- Fuller S.* Dissent versus Descent. Intelligent Design's Challenge to Darwinism. Cambridge: Icon Books, 2008. 272 p.
- Futuyma D.J.* «Sturm und Drang» and the evolutionary synthesis // *Evolution.* 1988. Vol. 42. P. 217–226.
- Futuyma D.J.* *Evolutionary Biology* (3rd edn). Sunderland (Mass.): Sinauer, 1998. XVIII, 763.
- Gager C.S.* De Vries's Mutation Theory // *Science.* 1910. Vol. 31. № 802. P. 740–743.
- Gaisinovich A.* The Origin of Soviet Genetics and the Struggle with Lamarckism (1922–1929) // *J. Hist. Biol.* 1980. Vol. 13. № 1. P. 1–51.
- Galton F.* Hereditary Talant and Character // *Macmillans's Magazine.* 1865. P. 157–166; 318–327.
- Galton F.* Hereditary Genius: an Inquiry into Its Laws and Consequences. London: Macmillan, 1869. VI, 390 p.
- Galton F.* Experiments in Pangenesis by Breeding from Rabbits of Pure Variety, into Whose Circulation Blood Taken from other Varieties Had Previously Been Largely Transfused // *Proceed. Roy. Soc. London.* 1871. Vol. XIX. P. 393–410.
- Galton F.* A Theory of Heredity // *J. Antropol. Inst.* 1876. Vol. 5. P. 391–404.
- Galton F.* Natural Inheritance. London: Macmillan and Co, 1889. VII, 259 p.
- Galton F.* Finger Prints. London: Macmillan and Co, 1892. XVI, 216 p.
- Gasman D.* The Scientific Origin of National Socialism. Social Darwinism in Ernst Haeckel and German Monist League. London; New York: Macdonald, 1971. XXXII, 208 p.
- Gates R.R.* The Material Basis of Mendelian Phenomena // *The Amer. Natur.* 1910. Vol. 44. № 520. P. 203–213.
- Gaudilliere J.-P., Rheinberger H.-J.* From Molecular Genetics to Genomics. New York: Roudedge, 2004. XVII, 222 p.
- Gause G.F.* Studies in the Ecology of the Orthoptera // *Ecology.* 1930. Vol. 11. № 6. P. 307–325.

- Gause G.F.* The Influence of Ecological Factors on the Size of Population // Amer. Natur. 1931. Vol. 65. № 696. P. 70–76.
- Gause G.F.* Ecology of Population // Quart. Rev. Biol. 1932. Vol. 7. № 1. P. 27–46.
- Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins Company, 1934. IX, 163 p. (посл. изд. New York, Dover Publ. 2003).
- Gause G.F.* Darwinism: Microbiology and Cancer // Evolution after Darwin. Vol. 1 / Ed. S. Tax. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1960. P. 615–629.
- Gavrilets S.* Fitness Landscapes and the Origin of Species. Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 2004. XVIII, 476 p.
- Gayon J.* Critics and Criticisms of the Modern Synthesis // Evol. Biol. 1990. Vol. 24. P. 1–49.
- Gayon J.* Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. XVI, 516 p.
- Genes in Development: Re-reading the Molecular Paradigm / Ed. E. M. Neuman-Held. Durham: Duke Univ. Press, 2006. VI, 378 p.
- Genetics, Paleontology and Evolution / Eds. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.
- Gerold J.H.* Species-Building by Hybridization and Mutation // Amer. Natur. 1914. Vol. № 570. P. 321–338.
- Gershenson S.M.* Mutant Genes in a Wild Population of *D. obscura* Fall // Amer. Natur. 1934. Vol. 68. № 719. P. 569–571.
- Gershenson S.M.* Evolutionary Studies on the Distribution and Dynamics of Melanism in the Hamster (*Cricetus cricetas* L.) // Genetics. 1945. Vol. 30. № 3. P. 207–251.
- Geschichte und Vergleich. Ansätze und Ergebnisse international vergleichender Geschichtsschreibung / Hrsg. H.-G. Haupt, J. Kocka. Frankfurt am Main; New York: Campus, 1996. 338 S.
- Ghiselin M.* The Triumph of the Darwinian Method. Berkeley: Univ. of the California Press, 1969. 379 p.
- Ghiselin M.* Metaphysics and the Origin of Species. Albany: State Univ. of New York Press, 1997. XI, 377 p.
- Gibson A.* Edward O. Wilson and the Organicist Tradition // J. Hist. Biol. 2013. № 4. P. 599–630.
- Giesel W.* Gerhard Heberer zum Gedächtnis // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 völlig neu bearb. u. erw. Aufl. 3. Bd. 2/1. Stuttgart: G. Fischer, 1974. S. V–VI.
- Gilbert S.F.* Dobzhansky, Waddington and Schmalhausen // The Evolution of Theodosius Dobzhansky / Ed. M. Adams. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. P. 143–154.
- Gilbert S.F.* Opening Darwin's Black Box: Teaching Evolution Through Developmental Genetics // Nat. Rev. Genet. 2003. Vol. 4. P. 735–741.
- Gilbert S.F., Epel D.* Ecological Developmental Biology. 2009. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates. 587 p.
- Gillispie C.C.* Lamarck and Darwin in the History of Science // Forerunners of Darwin / Eds. B. Glass, O. Temkin. Baltimore; Hopkin's Univ. Press, 1967. P. 265–291.
- Gillispie C.C.* Genesis and Geology. A Study in the Relations of Scientific Thought, Natural Theology and Social Opinion in Great Britain, 1790–1850. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1996. 315 p.
- Gilmour J.S. L.* Taxonomy and Philosophy // The New Systematics / Ed. Huxley Ju. S. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 461–474.
- Gilsenbach R.* Erwin Baur. Eine deutsche Chronik // Arbeitsmark und Sonderlass: Menschenverwertung, Rassenpolitik und Arbeitsamt / Hrsg. G. Aly, M. Hamann, S. Heim, A. Meyer. Ser.: Beiträge zur nationalsozialistische Gesundheits- und Sozialpolitik. 1989. Bd. 8. S. 184–197.
- Gliboff S.H.* «Protoplasmic Soft Wax in Our Hands»: Paul Kammerer and the Art of Biological Transformation // Endeavour. 2005. Vol. 29. P. 162–167.

- Gliboff S.H.* The Case of Paul Kammerer: Evolution and Experimentation in the Early Twentieth Century // *J. Hist. Biol.* 2006. Vol. 39. P. 525–563.
- Gliboff S.H.* G. Bronn and the History of Nature // *J. Hist. Biol.* 2007. Vol. 40. P. 259–294.
- Gliboff S.H.* G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism: A Study in Translation and Transformation, Cambridge (Mass.); London: The MIT Press, 2008. XII, 259 p.
- Gliboff S.H.* Did Paul Kammerer Discover Epigenetic Inheritance. No and why not? // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* 2010. Vol. 314B. P. 616–624.
- Glum F.* Die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften // 25 Jahre Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft. Zur Förderung der Wissenschaften / Hrsg. M. Plank. Berlin: Springer, 1936. S. 1–5.
- Gmelin I. G.* Sermo Academicus de Novorum Vegetabilium Post Creationem Divinam Exortu. Tubingae: Literis Erhardtianis, 1749. 148 p.
- Gmelin I. G.* Reise durch Sibirien von dem Jahre 1733 bis 1743. Th. 1–4. Göttingen: Vandenhoeck, 1751–1752.
- Godfrey-Smith P.* Is it Evolution? // *Biol. Philos.* 2007. Vol. 22. P. 429–437.
- Golding G.B., Dean A.M.* The Structural Basis of Molecular Adaptation // *Mol. Biol. Evol.* 1998. Vol. 15. P. 355–369.
- Goldschmidt R.B.* A Preliminary Report on Some Genetics Experiments Concerning Evolution // *Amer. Natur.* 1917. Vol. 52. P. 28–50.
- Goldschmidt R.B.* Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin: Springer, 1927. VI, 247 S.
- Goldschmidt R.B.* Gibt es eine Vererbung erworbener Eigenschaften? // *Zs f. Züchtungskunde.* 1931. № 6. S. 161–170.
- Goldschmidt R.B.* Some Aspects of Evolution // *Science.* 1933. Vol. 78. P. 539–547.
- Goldschmidt R.B.* Lymantria // *Bibliotheca genetica.* 1934. Vol. 11. P. 1–186.
- Goldschmidt R.B.* Physiological Genetics. New York: Mcgraw-Hill, 1938. 375 p.
- Goldschmidt R.B.* The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1940 (2nd ed.: 1960; 3rd ed.: 1982). 436 p.
- Goldschmidt R.B.* Evolution, as Viewed by One Geneticist // *Amer. Sci.* 1952a. Vol. 40. № 1. P. 84–98.
- Goldschmidt R.B.* Homoeotic Mutants and Evolution // *Acta Biotheor.* 1952b. Vol. 10. P. 87–104.
- Goldschmidt R.B.* Portraits From Memory: Recollections of a Zoologist. Seattle: Univ. of Washington Press, 1956. 181 p.
- Goldschmidt R.B.* In and Out of the Ivory Tower: The Autobiography of Richard B. Goldschmidt. Seattle: Univ Washington Press, 1960. XIII, 352 p.
- Göppert H.* Die fossile Flora der Permischen Formation. Cassel: Fischer, 1864. LXIV, 316 p.
- Gordin M.* How Lysenkoism Became Pseudoscience: Dobzhansky to Velikovsky // *J. Hist. Biol.* 2012. Vol. 45. P. 444–468.
- Gordin M., Grunden W., Walker M. Zuoyue Wang.* «Ideologically Correct» Science / Ed. M. Walker. London; New York: Routledge, 2003. P. 35–65.
- Gordon R.B.* Dances with Darwin. 1875–1910. Vernacular Modernity in France. Aldershot: Asgate Publishing, 2009. 330 c.
- Gormley M.* Scientific Discrimination and the Activist Scientist: L. C. Dunn and the Professionalization of Genetics and Human Genetics in United States // *J. Hist. Biol.* 2009. Vol. 42. P. 33–72.
- Gothan W.* Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1921. VI, 537 S.
- Goudsmit S.* Alsos: The Failure in German Science. New York: Schumanan, 1947. XIV, 259 p.
- Gould S.J.* Ontogeny and Phylogeny. Cambridge (Mass.); London: The Berknap Press of Harvard Univ., 1977. XV, 501 p.
- Gould S.J.* Is a New and General Theory of Evolution Emerging? // *Paleobiology.* 1980a. Vol. 6. № 1. P. 119–130.
- Gould S.J.* Sociobiology and the Theory of Natural Selection // *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* / Eds. G. Barlow, J. Silverberg. Boulder (Colorado): Westview Press, 1980b. P. 257–269.

- Gould S.J.* G. G. Simpson, Paleontology and the Modern Synthesis // The Evolutionary synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge, (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980c. P. 153–172.
- Gould S.J.* The Uses of Heresy: An Introduction to Richard Goldschmidt's // Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale University Press, 1982. P. XIII–XLII.
- Gould S.J.* The Hardening of the Modern Synthesis // Dimension of Darwinism: Themes and Counterthemes in Twentieth Century Evolutionary Theory / Ed. M. Grene. Cambridge; Paris: Cambridge Univ. Press and Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, 1983. P. 71–93.
- Gould S.J.* Forward // Schindewolf O.H. Basic Questions in Paleontology? Geology. Organic Evolution and Biological Systematics / Ed. W.-E. Reif. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 1993. P. IX–XI.
- Gould S.J.* The Evolution of Life on the Earth // Scientific Amer. 1994. Vol. 271. P. 85–96.
- Gould S.J.* More Things in Heaven and Earth // Atlas, Poor Darwin; Argumets Evolutionary Psychology. London et al.: Ballantine Books, 2000. P. 85–105.
- Gould S.J.* The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.): Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII, 1433 p.
- Gould S.J.* The Richness of Life. The Essential Stephen Jay Gould / Eds. P. McGarra, S. Rose. London: Vintage Books, 2006. 646 p.
- Gould S.J., Eldredge N.* Punctuated Equilibria: the Tempo and Mode of Evolution Reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. №2. P. 115–151.
- Gould S.J., Lewontin R.* The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme // Proc. Roy. Lond. Soc. Ser. B. Biol. Sci. 1979. Vol. 205. P. 581–598.
- Graham L.* Science and Philosophy in the Soviet Union. New York: Knopf, 1972. XII, 584, XVI p.
- Graham L.* Between Science and Values: The Eugenics Movement in Germany and Russia in the 1920s // Amer. Hist. Rev. 1977. Vol. 83. P. 1135–1164.
- Graham L.* What Have We Learned about Science and Technology from the Russian Experience? Stanford (California): Stanford Univ. Press, 1998. 177 p.
- Graham P. W.* Jane Austen and Charles Darwin. Naturalists and Novelists. Aldershot: Asgate Publishing, 2008. 214 p.
- Grant V.* The Origin of Adaptation. New York: The Columbia Univ. Press, 1963. X, 606 p.
- Grant V.* Plant Speciation. New York: The Columbia Univ. Press, 1971. X, 435 p.
- Grant V.* Punctuated equilibria: a critique // Biol. Zbl. 1982. Bd. 101. №2. S. 175–184.
- Grau C.* Die Preußische Akademie und die Wiederanknüpfung internationaler Wissenschaftskontakte nach 1918 // Die Preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1914–1945 / Hrsg. W. Fischer. Berlin: Akademie Verlag, 2000. S. 279–315.
- Gray A.* Darwiniana / Ed. A. Dupree. Cambridge (Mass.): The Belknap Press, 1963. 327 p.
- Greenwood P.H.* Species – flocks and explosive evolution // The Evolving Biosphere. Cambridge, 1981. P. 61–74.
- Gregorio M.* From Here to Eternity. Ernst Haeckel and Scientific Faith. Göttingen: Vandenhooek and Ruprecht, 2005. 636 p.
- Grene M., Depew D.* The Philosophy of Biology: An Episodic History. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. XXI, 416 p.
- Grimoult C.* Histoire de l'Évolutionnisme contemporain en France: 1945–1995. Genève: Librairie Droz S. A., 2000. 616 p.
- Gross W.* Paläontologische Hypothesen zur Faktorenfragen der Deszendenzlehre // Die Naturwissenschaften. 1943. Bd. 31. S. 237–245.
- Grunden W., Kawamura Yutaka, Kolchinsky E., Maier H., Yamazaki Masakutsi.* Laying the Foundation for Wartime Research: A Comparative Overview of Science Mobilization in National

- Socialist Germany, Japan, and the Soviet Union // Politics and Science in Wartime. Comparative International Perspectives on the Kaiser Wilhelm Institute. Osiris. 2005. Vol. 20. P. 79–106.
- Gulick J. T.* Evolution, Racial and Habitudinal. Washington: Carnegie Ins., 1905. XII, 269 p.
- Günther K.* Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939–1959 // Fortschritte der Zoologie. 1962. Bd. 14. S. 268–547.
- Günther K.* Zur Geschichte der Abstammungslehre (Mit einer Erörterung von Vor- und Nebenfragen) // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. I. Stuttgart: Fischer, 1967. S. 3–60.
- Gutmann W.* Die Evolution Hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. Frankfurt am Main: Waldemar Kramer, 1989. 201 S.
- Haacke W.* Gestaltung und Vererbung. Leipzig: Weigel, 1893. VI, 337 S.
- Haase-Bessell G.* Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung. Jena: Fischer, 1941. 79 S.
- Haberer J.* Politics and the Community of Science. New York: Van Nastard Reinhold Co, 1969. VI, 337 p.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Deszendenz-Theorie. Berlin: Georger Reimer, 1866. Bd. 1. XXXII, 575 S. Bd. 2. CLX, 432 S.
- Haeckel E.* Natürliche Schöpfungsgeschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im Allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck in besonderen, über die Anwendung derselben auf den Ursprung des Menschen und andere damit zusammenhängende Grundfragen der Naturwissenschaft. Berlin: Georger Reimer, 1868. XVI. 568 S. (2 Auflage 1870).
- Haeckel E.* Die Gastraea-Theorie, die phylogenische Classification des Thierreichs und die Homologie Keimblätter // Jenaische Zs. Naturwiss. 1874a. Bd. 8. S. 1–58.
- Haeckel E.* Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig: Engelman, 1874b. XVI, 732 S.
- Haeckel E.* Freedom in Science and Teaching. New York: Paul, 1879. 121 p.
- Haeckel E.* Systematische Phylogenie. Bd. 1–3. Berlin: Georger Reimer, 1894–1896.
- Haeckel E.* Der Monismus als Band zwischen Religion und Wissenschaft. Glaubensbekenntniss eines Naturforschers. Bonn: E. Srauß, 1892. 46 S.
- Haeckel E.* Die Welträtsel, gemeinverständlichen Studien über monistische Philosophie. Bonn: E. Strauß, 1896. VIII, 473 S.
- Haeckel E.* Die Lebenswunder. Gemeinverständliche Studien über biologische Philosophie. Stuttgart: Kröner, 1904. XII, 577 S.
- Haeckel E.* Das Menschenproblem und die Herrentiere von Linne. Frankfurt am Main: Neuer Frankfurter Verlag, 1907. 64 S.
- Haeckel E.* Unsere Ahnenreiche (Progonotaxis Homonis). Jena: Fischer, 1908. 57 S.
- Haeckel E.* Das Weltbild von Darwin und Lamarck: Festrede zur Hundertjährigen Geburtstag-Feier von Charles Darwin am 12. Februar 1909 gehalten im Volkshaus zu Jena: Kröner, 1909. 39 S.
- Haeckel E.* Weltkrieg und Naturgeschichte // Nord und Süd. 1914a. Bd. CLI. S. 140–152.
- Haeckel E.* Englands Blutschuld am Weltkriege // Das monistische Jahrhundert. 1914b. Bd. III. S. 538–548.
- Haeckel E.* Gemeinverständliche Werke. Bd. 5. Leipzig; Berlin: Kröner, 1924. VI, 491 S.
- Haecker V.* Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. August Weismann zum achtzigsten gewidmet. Jena: Fischer, 1914. 97 S.
- Haecker V.* Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phanogenetik): Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Jena: Fischer, 1918. X, 344 S.
- Haecker V.* Aufgaben und Ergebnisse der Phanogenetik // Bibliographia Genetica / Eds. J. P. Lotsy, H. N. Kooiman. Vol. 1. Gravenhage: Nijthoff, 1925. Dld. 1. S. 100.

- Haffer J.* (with contribution by *E. Mayr*). «We Must Lead the Way on New Path». The Work and Correspondence of Hartert, Stresemann, Ernst Mayr – International Ornithologists. Ornithologen – Briefe des 20. Jahrhunderts. Ludwugsburg: Kuratorium für avifaunistische Forschung in Baden-Württemberg, 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: VWB, 1999. S. 121–150 (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 2).
- Haffer J.* Ornithology, Evolution, and Philosophy: the Life and Science of Ernst Mayr 1904–2005. Berlin et al.: Springer, 2007. IX, 464 S.
- Haffer J., Rutschke E., Wunderlich K.* Erwin Stresemann (1889–1972) – Leben und Werk eines Pioners der wissenschaftlichen Ornithologie. Heidelberg: Barth, 2000. 465 S.
- Hagemann R.* Zum 100. Geburtstag des Genetikers Erwin Baur // Leopoldina. 1975. Reihe 3. № 21. S. 179–187.
- Hagen J.* Experimentalists and Naturalists in Twentieth Century Botany. 1920–1950 // J. Hist. Biol. 1984. Vol. 17. P. 247–270.
- Häggeström O.* Intelligent Design and the NFL theorems // Biol. Philos. 2007. Vol. 22. P. 217–230.
- Hagner M.* Geniale Gehirne. Zur Geschichte der Elitegehirnforschung. Göttingen: Wallstein, 2004. 375 S.
- Haig D.* Weismann's rule. Epigenetic and Lamarckian temtation // Biol. Philos. 2007. Vol. 22. P. 415–428.
- Haldane J.B. S.* A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection // Trans. Cambridge Philos. Soc. 1924. Vol. 23. P. 19–41.
- Haldane J.B. S.* A Note on Fisher's Theory of the Origin of Dominance and on a Correlation between Dominance and Linkage // Amer. Natur. 1930. Vol. 64. № 690. P. 87–90.
- Haldane J.B. S.* The Cause of Evolution. London: New York: Longmans, Green and Co, 1932a. VII, 234 p.
- Haldane J.B. S.* The Time of Action of Genes, and its Bearing on some Evolutionary Problems // Amer. Natur. 1932b. Vol. 66. P. 5–24.
- Haldane J.B. C.* The Marxist Philisophy and the Sciences. London: Allen and Unwin, 1938a. 183 p.
- Haldane J.B. S.* The Nature of Interspecific Differences // Evolution / Ed. G. R. De Beer. Oxford: Clarendon Press, 1938b. P. 19–94.
- Haldane J.B. S., Huxley Ju.* Animal Biology. Oxford: Claredon Press, 1929. XVI, 344 p.
- Hall B.K.* Evolutionary Developmental Biology. Dordrecht: Springer, 1999. XVIII, 491 p.
- Hall B.K.* Organic Selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behavior // Biol. Philos. 2001. Vol. 16. № 2. P. 215–237.
- Hall N. S. R. A.* Fisher and His Advocacy of Randomization // J. Hist. Biol. 2007. Vol. 40. P. 295–325.
- Hamburger V.* Embriology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1980. P. 97–112.
- Hamilton W.D.* The Genetical Evolution of Social Behavior. I–II // J. Theor. Biol. 1964. Vol. 7. № 1. P. 1–16, 17–52.
- Hamilton W.D.* Innate Social Aptitudes of Man: An Approach from Evolutionary Genetics // Bio-social Anthropology / Ed. R. Fox. London: Malaby Press, 1975. P. 133–153.
- Hansen B.* Bronn Heinrich Georg // Dictionary of Scientific Biography / Ed. Ch. C. Gillispie. New York: Scribner, 1970. Vol. 2. P. 497–498.
- Hapwood N.* Biology between University and Proletariat. The Making of Red Professor // History of Science. 1997. Vol. 35. № 3. P. 367–424
- Hardwig W.* Die Preußische Akademie der Wisseschaften in der Weimar Republik // Die Preußische Akademie de Wissenschaften zu Berlin. 1914–1945. Berlin: Akademie Verlag, 2000. S. 25–50.

- Harman O.S.* The Price of Altruism: George Price and the Search for the Origins of Kindness. New York: W. W. Norton and Co, 2010. VIII, 451 p.
- Harrington A.* Reenchanted Science. Holism in German Culture from Wilhelm II to Hitler. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1996. XXIV, 309 p.
- Harris E.* Darwinism and God // *Int. Phil. Quart.* 1999. Vol. 39. P. 277–290.
- Harris J.A.* The Reception of the Mutation Theory // *Amer. Natur.* 1907a. Vol. 41. № 483. P. 189–190.
- Harris J.A.* The Search for Mutations // *Amer. Natur.* 1907b. Vol. 41. № 487. P. 470–473.
- Harris J.A.* A Neglected Paper on Natural Selection in the English Sparrow // *Amer. Natur.* 1911a. Vol. 45. № 533. P. 314–318.
- Harris J.A.* The Biometrical Proof of the Pure Line Theory // *Amer. Natur.* 1911b. Vol. 45. № 534. P. 346–363.
- Hartmann M.* Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben. Jena: Fischer, 1933. XII, 792 S. (2 Aufl.: 1952).
- Hartmann M.* Geletwort // *Dobzhansky Th.* Die genetischen Grundlagen der Artbildung / Übersetz. von W. Lerche. Jena: G. Fischer, 1939. S. III–IV.
- Hartmann M.* Die philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaften: Erkenntnistheorie und Methodologie. Jena: Fischer, 1948. XII, 238 S.
- Harvey J.* Charles Darwins «Selective Strategies»: Die französische versus die englische Reaction // Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert. Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995. S. 225–260.
- Harwood J.* Geneticists and the Evolutionary Synthesis in Interwar Germany // *Annals of Sci.* 1985. Vol. 42. P. 279–301.
- Harwood J.* Styles of Scientific Thought: The German Genetics Community, 1900–1933. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. XIX, 423 p.
- Harwood J.* Weimar Culture and Biological Theory: A Study of Richard Woltereck (1877–1944) // *Hist. Sci.* 1996. Vol. 34. P. 347–377.
- Harwood J.* The Rise of the Party-Political Professor. Changing Self-understanding among German Academics, 1890–1933 // *Geschichte der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft im Nationalsozialismus. Bestandsaufnahme und Perspektiven der Forschung* / Hrsg. D. Kaufmann. Bd. 1. Göttingen: Wallstein, 2000. 437 S.
- Hatai S.* The Mendelian ratio and blended inheritance // *Amer. Natur.* 1911. Vol. 45. № 530. P. 99–106.
- Haufe Chr.* Sexual Selection and Mate Choise in Evolutionary Psychology // *Biol. Philos.* 2008. Vol. 23. P. 115–128.
- Haustein E.* Darwin als Bonaniker // *Hundert Jahre der Evolutionsforschungen* / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 169–186.
- Hawkins M.* Darwinism in European and American Thought, 1860–1945: Nature as Model and Nature as Threat. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 1997. X, 374 p.
- Hayes H.K., Beinhart E.J.* Mutation in Tobacco // *Science.* 1914. Vol. 39. № 992. P. 34–35.
- Heberer G.* Stammesgeschichte und Rassengeschichte des Menschen // *Jahreskurse f. ärztliche Fortbildung.* 1939. Bd. 30. S. 41–56.
- Heberer G.* MakroMikrophylogenie // *Der Biologie.* 1942. Bd. 11. H. 7/8. S. 169–180.
- Heberer G.* Vorwort des Herausgebers // *Die Evolution der Organismen.* Jena: G. Fischer, 1943a. S. III–V.
- Heberer G.* Das Typenproblem in der Stammesgeschichte // *Die Evolution der Organismen* / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943b. S. 545–587.
- Heberer G.* Rassengeschichtliche Forschungen im indogermanischen Urheimatgebiet. Jena: Fischer, 1943c. IV, 56 S.
- Heberer G.* Über additive Typogenese // *Verh. Deutsch. Zool. Ges. in Kiel,* 1948. S. 225–231.
- Heberer G.* Allgemeine Abstammungslehre. Göttingen: Musterschmidt, 1949. VII, 131 S.

- Heberer G.* Vorwort // Simpson G. G. Zeitmasse und Ablaufformen der Evolution. Göttingen: Musterschmidt, 1951. S. III–X.
- Heberer G.* Das Tier – Mensch – Übergangsfeld // Studium generale. 1958. 11. Jg. H. 6. S. 341–352.
- Heberer G.* Vorwort der Herausgebers // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. Aufl. Stuttgart: G. Fischer, 1959a. Bd. 2. S. VII–VIII.
- Heberer G.* Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. Aufl. Stuttgart: G. Fischer, 1959b. Bd. 2. S. 857–914.
- Heberer G.* The descent of Man and the Present Fossil Record // Reprinted from Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1959c. Vol. XXIV. P. 235–244.
- Heberer G.* Die subname Abstammungsgeschichte des Menschen // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. Aufl. Bd. 2. Stuttgart: G. Fischer, 1959d. S. 1110–1142.
- Heberer G.* Darwins Bild der abstammungsgeschichtlichen Herkunft des Menschen und die moderne Forschung // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 397–418.
- Heberer G.* Der gerechtfertigte Haeckel. Stuttgart: G. Fischer, 1968. IX, 588 S.
- Heberer G.* Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 völlig neu bearb. u. erw. Aufl. 3. Stuttgart: Fischer, 1974. Bd. 2/1. S. 395–444.
- Heberer G., Schwanitz F.* Vorwort // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. VII–VIII.
- Heer O.* Untersuchungen über das Klima und die Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes. Winterthur: Wurster, 1860. IV, 163 S.
- Heer O.* Die Urwelt der Schweiz. Zurich: Schulthess, 1865. XXIX, 622 S.
- Heer O.* Flora fossilis arctica. Die fossile Flora der Polarländer. Bd. 1. Zurich: Schulthess, 1868. 192, L S.
- Heim S.* Research for Autarky. The Contribution of Scientists to Nazi Rule in Germany. Berlin: Max Plank f. Wissenschaftsgeschichte, 2001. 30 S.
- Heim S.* Kalorien, Kautschik, Karrieren. Pflanzüchtung und landwirtschaftliche Forschung in Kaiser-Wilhelm-Instituten 1933–1945. Göttingen: Wallstein, 2003. 280 S.
- Hendry A.P., Gonzalez A.* Whither Adaptation? // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 673–699.
- Hennig E.* Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit in organischer Entfaltung. Reden bei der Rektoratsübergabe am 25. April 1929. Tübingen. Tübingen: Mohr, 1929. 48 S.
- Hennig E.* Wesen und Wege der Paläontologie: eine Einführung in die Versteinerungslehre als Wissenschaft. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1932. VI, 512 S.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deut. Zentralverl., 1950. 370 S.
- Hennig W.* Phylogenetic systematic. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.
- Hering E.* Über das Gedächtniss als eine allgemeine Funktion der organisirten Materie // Vortrag, gehalten in der feierlich Sitzung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften am XXX Mai MDCCCLXX. Wien: Holder, 1870. S. 253–278.
- Herre W., Roehrs M.* Domestikation und Stammesgeschichte // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. II/2. Stuttgart: Fischer, 1971. S. 29–174
- Hertler Ch., Weingarten M.* Ernst Haeckel (1834–1919) / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. 2. München: C. H. Beck, 2001. S. 434–455.
- Hertwig O.* Die Geschichte der Zellentheorie // Deutsche Rundschau. 1879. Bd. 20. S. 417–420.
- Hertwig O.* Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben in Tierreich. Jena: Fischer, 1883. IV, 50 S.

- Hertwig O.* Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Socialwissenschaften. Jena: Fischer, 1899. 36 S.
- Hertwig O.* Das Leben der Zellen im Zellenstaat, vergleichen mit Vorgängen im Organismus der menschlichen Gesellschaft // Deutsche Revue. 1903. № 20. S. 198–212.
- Hertwig O.* Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie. Jena: Fischer, 1916. XII, 710 S.
- Hertwig O.* Zur Abwehr des ethischen, des socialen, des politischen Darwinismus. Jena: Fischer, 1918. 119 S.
- Hodge Ch.* What is Darwinism? New York: Scribner, Armstrong and Co, 1874. 178 p.
- Hodge M.J. S.* Before and after Darwin. Aldershot: Asgate Publishing, 2008. 362 p.
- Hodge M.J. S.* Darwin Studies. A Theorist and his Theories in their Contexts. Aldershot: Asgate Publishing, 2009. 356 p.
- Hofmeister W.* Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig: W. Engelmann, 1867. 404 S.
- Holler K.* Nationasozialistisch getarnte Umweltlehre // Rasse – Monatschrift der Nordischen Bewegung. 1934. Bd. 1. Hf. 1. S. 37–39.
- Hölldobler B., Wilson E.* The Ants. Berlin; u. a: Springer, 1990. XII, 732 p.
- Hopwood N.* Biology University and Proletariat. The Making of a Red Professor // Hist. of Sci. 1997. Vol. 35. № 3. P. 367–424.
- Hoßfeld U.* Der Ritterprofessor Victor Franz (1883–1950) – Ehrenmitglied der Naturforschenden Gesellschaft des Osterlandes zu Altenburg // Schriftenreihe der Naturforschenden Gesellschaft des Osterlandes zu Altenburg, 1993. Bd. 3. S. 33–43.
- Hoßfeld U.* Gerhard Heberer (1901–1973). Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert Berlin: VWB, 1997. 209 S. (Jb f. Geschichte und Theorie der Biologie, Suppl.-Bd. 1).
- Hoßfeld U.* Dobzhansky's Buch, 'Genetics and the Origin of Species' (1937) und sein Einfluß auf die deutschsprachige Evolutionsbiologie // Jb f. Geschichte und Theorie der Biologie. 1998a. Bd. 5. S. 105–144.
- Hoßfeld U.* Die Entstehung der Modernen Synthese im deutschen Sprachraum // Welträtsel und Lebenswunder: Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen. Linz: Gutenberg, 1998b. S. 185–226.
- Hoßfeld U.* Die Moderne Synthese und «Die Evolution der Organismen» // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: VWB, 1999. S. 189–225. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2).
- Hoßfeld U.* Staatsbiologie, Rassenkunde und Moderne Synthese in Deutschland während der NS-Zei // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N.A. Rupke. Berlin: VWB, 2000. S. 249–305. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 4).
- Hoßfeld U.* Konstruktion durch Umkonstruktion' – Hans Bökers vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere // Die Entstehung biologischer Disziplinen II. Beiträge zur 10. Jahrestagung der DGGTB in Berlin 2001. Berlin: VWB., 2002. S. 149–169. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 9).
- Hoßfeld U.* Geschichte der biologischen Anthropologie in Deutschland: Von den Anfängen bis in die Nachkriegszeit. Stuttgart: Franz Steiner. 2005. III, 504 S.
- Hoßfeld U.* Darwin-Jahr 2009: eine erste Bestandsaufnahme // Anzeiger des Vereins Thüringer Ornithologen, 2009a. Bd 6. Hf. 3. S. 313–325.
- Hoßfeld U.* Quo vadis «Darwin-Industry»? Tendenzen und Trends im Darwin-Jahr 2009 // 2009b. Bd. 161. H. 246. S. 330–344.
- Hoßfeld U.* Absolute Ernst Haeckel. Freiburg: Orange Press, 2010. 223 S.
- Hoßfeld U.* Institute, Geld, Intrigen. Rassenwahn in Thüringen 1930 bis 1945. Jena: Friedrich-Schiller-Universität, 2014. 173 S.
- Hoßfeld U., Olsson L.* From the Modern Synthesis to Lysenkoism, and Back? // Science. 2002. Vol. 297. № 5578. P. 55–56.

- Hoßfeld U., Olsson L.* The Prominent Absence of Alfred Russel Wallace at the Darwin Anniversaries in Germany in 1909, 1959 and 2009 // *Theory Biosci.* 2013. Vol. 132. P. 251–257.
- Hoßfeld U., Olsson L., Levit G., Breidbach O.* Einleitung. Von der «Modernen Synthese» zur Kybernetik: Ivan Ivanovich Schmalhaus (1884–1963) und sein Forschungsprogramm zur Synthese der Evolutions – und die Entwicklungsbiologie // Ivan I. Schmalhaus: Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabilisierenden Auslese / Hrsg. U. Hoßfeld, L. Olsson, G. S. Levit, O. Breidbach. Stuttgart: Franz Steiner Verlag, 2010. S. XIV–XLVI.
- Hoßfeld U., Junker T.* Morphologie und Synthetische Theorie // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: VWB, 1999. S. 227–240. (Verhandlung. zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2).
- Hovey E. O.* Darwin Memorial Celebration // *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1909. Vol. 19. № 1. Part 1 (31 July). P. 1–40.
- Höxtermann E.* «Klassenbiologen» und «Formalgenetiker». Zur Rezeption Lysenkos unter den Biologen in der DDR // *Acta Historica Leopoldina.* 2000. Bd. 36. S. 273–300.
- Hubbs C. L.* Racial and Individual Variation in Animals, Especially Fishes // *Amer. Natur.* 1934. Vol. 68. № 715. P. 115–128.
- Hubbs C. L.* Reviews and Comments // *Amer. Natur.* 1941a. Vol. 75. № 756. P. 74–89.
- Hubbs C. L.* Reviews and Comments // *Amer. Natur.* 1941b. Vol. 75. № 757. P. 172–183.
- Hubbs C. L.* Reviews and Comments: The Material Basis of Evolution // *Amer. Natur.* 1941c. Vol. 75. P. 272–277.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C.* Apparent Parthenogenesis in Nature in a Form of Fish of Hybrid Origin // *Science.* 1932a. Vol. 76. № 1983. P. 628–630.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C.* Experimental Verification of Natural Hybridization between Distinct Genera of Sun Fishes // *Pap. Mich. Acad. Sci., Arts and Letters.* 1932b. Vol. 14. P. 427–437.
- Hubby J., Lewontin R.* A Molecular Approach to the Study of Genic Heterozygosity in Natural Population. 1. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudobscura* // *Genetics.* 1966. Vol. 54. P. 577–594.
- Hudson P. S., Lukin E. I.* Darwinism i geograficheskie zakonomernosti v ismenenii organizmov. [Darwinism and geographical trends in the variations of organisms.] Moscow–Leningrad: U. S. S. R. Academy of Science. 311 p. // *Animal Breeding Abstracts.* 1945. Vol. 13. № 3. P. 13.
- Hull D. L.* Darwin and His Critics: the Reception of Darwin's Theory of Evolution by Scientific Community. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1973. XII, 473 p.
- Hull D. L.* Darwinism as a Historical Entity / Ed. D. Kohn. *The Darwinian Heritage.* Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. P. 773–812.
- Hull D. L.* Science as a Process. An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science. Chicago; London: The Univ. of Chicago Press, 1988. 583 p.
- Hull D. L.* Ernst Mayr's Influence on the History and Philosophy of Biology: A Personal Memoir // *Biol. Phil.* 1994. Vol. 9. № 3. P. 375–386.
- Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. 458 S.
- Hutchinson G. E.* Review of Tempo and Mode in Evolution // *Amer. J. Sci.* 1944. Vol. 243. P. 356–358.
- Hutchinson G. E.* An Introduction to Population Ecology. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1978. 260 p.
- Hülzeler J.* Die Tatsache der biologischen Evolution // *Evolution und Bibel. Der Crist in der Zeit* / Hrsg. H. Haag, A. Haas, J. Hülzeler. Lucerne: Rex, 1962. S. 57–83.
- Huxley Ju.* The Individual in the Animal Kingdom. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1912. 107 p.
- Huxley Ju.* Bird Watching and Bird Behaviour. London: Chatto and Windus, 1930. XII, 116 p.
- Huxley Ju.* A Scientist among the Soviets. New York: Harper, 1932a. VIII, 142 p.
- Huxley Ju.* Problems of Relative Growth. London: Methuen, 1932b. XIX, 276 p.
- Huxley Ju.* Natural Selection and Evolutionary Progress // *Rep. Brit. Ass.* 1936. Vol. 106. P. 81–100.

- Huxley Ju.* Darwin's Theory of Sexual Selection and the Data Subsumed by it, in the Light of Recent Researcher // Amer. Natur. 1938. Vol. 722. P. 416–433.
- Huxley Ju.* Clines: An Auxiliary Method in Taxonomy // Bijdragen tot de Dierkunde. 1939. Vol. 27. P. 491–520.
- Huxley Ju.* Towards the New Systematics // The New Systematics / Ed. J. S. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 1–46.
- Huxley Ju.* Evolutionary Genetics // Proceeding of VII International Genetics Congress. Edinburgh, 1941. P. 157–164.
- Huxley Ju.* Evolution. The Modern Synthesis. London: Allen and Urwin, 1942. 652 p.
- Huxley Ju.* Genetics and Major Evolutionary Change: Review of Tempo and Mode in Evolution // Nature. 1945. Vol. 156. P. 3–5.
- Huxley Ju.* Soviet Genetics and the World Science. Lysenko and the Meaning of Heredity. London: Chatto and Windus, 1949. X, 244 p.
- Huxley Ju.* Introduction // Pierre Teilhard de Chardin. The Phenomenon of Man. London: Collins, 1959. P. 11–28.
- Huxley Ju.* Darwin und der Gedanke der Evolution // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 1–10.
- Huxley Ju.* Evolution. The Modern Synthesis. 2nd ed. London: Allen and Urwin, 1963. 652 p.
- Huxley Ju.* Der evolutionäre Humanismus. Zehn Essays über die Leitgedanken und Probleme. München: Beck, 1964. 267 S.
- Huxley Ju.* Ich sehe den künftigen Menschen: Natur und neuer Gumanismus. München: List, 1966. 290 S.
- Huxley Ju.* Memories. London: Allen and Unwin, 1970a. III, 326 p.
- Huxley Ju.* Wunderbare Welt der Evolution: die Entwicklung des Lebens vom Einzeller zum Menschen. Freiburg: Herder, 1970b. 96 S.
- Huxley Ju., De Beer G.* The Elements of Experimental Embriology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1934. 514 p.
- Huxley Ju., Haldane J. B. S.* Animal Biology. London: Allen and Unwin, 1926. 168 p.
- Huxley T.H.* Vestiges of the Natural History of Creation, 10th edition (1853) // Brit. and For. Med. Chirurg. Rev. 1854. Vol. 13. P. 332–343.
- Huxley T.H.* The Reception of «The Origin of Species» // Life and Letters of Charles Darwin / Ed. F. Darwin. London: J. Murray, 1887. Vol. 2. P. 179–204.
- Hyatt A.* On the Parallelism between the Different Stages of Life in the Individual and Those in the Entire Group of the Molluscous order Tetrabranchiata // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1866–1867. Vol. 1. Part 1. P. 193–209.
- Hyatt A.* Phylogeny of an Acquired Characteristic // Proc. Amer. Philos. Soc. 1894. Vol. 32. № 143. P. 349–647.
- Hyatt A.* Cycle in the Life of the Individual (Ontogeny) and the Evolution of its Own Group (Phylogeny) // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1897. Vol. 32. № 10. P. 209–224.
- Ilomets T.* Karl Ernst von Baer. Tallinn: Eesti Raamat, 1976. 78 S.
- Im Dschungel der Macht. Intellektuelle Profession unter Stalin und Hitler / Hrsg. D. Beyrau. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 2000. 399 S.
- Infinite Tropics: An Alfred Russel Wallace Anthology / Ed. A. Berry. London: Verso, 2002. XVII, 430 p.
- Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice / Eds. R. Sansom, R. Brandon. Cambridge (Mass.): MIT Press, 2007. XII, 334 p.
- Intelligent Thought: Science versus the Intellegent Design Movement. New York: Vintage Book, 2006. 256 p.
- Ioannidis S.* How Development Changes Evolution: Conceptual and Historical Issues in Evolutionary Developmental Biology // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 567–578.

- Jablonka E., Lamb M.J.* Evolution in Four Dimensions: Genetics, Epigenetics, Behavioral and Symbolic Variation. Cambridge (Mass.): MIT Press, 2005a. X, 462 p.
- Jablonka E., Lamb M.J.* Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension. Oxford; et al.: Oxford Univ. Press, 2005b. XII, 346 p.
- Jablonka E., Lamb M.J.* The Expanded Evolutionary Synthesis – Response to Godfrey-Smith, Haig and West-Eberhardt // *Biol. Philos.* 2007. Vol. 22. P. 453–472.
- Jablonka E., Raz G.* Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution // *Quart. Rev. Biol.* 2009. Vol. 84. № 2. P. 131–176.
- Jeffrey E. C.* The Mutation Myth // *Science.* 1914. Vol. 39. № 1005. P. 488–491.
- Jeffrey E. C.* Drosophila and the Mutation Hypothesis // *Science.* 1925. Vol. 62. № 1592. P. 3–5.
- Jeffrey E. C.* New Lights on Evolution // *Science.* 1927. Vol. 65. № 1689. P. 458–462.
- Jeffrey E. C., Hicks G. C.* The Reduction Division in Relation to Mutation in Plants and Animals // *Amer. Natur.* 1925. Vol. 59. № 664. P. 410–426.
- Jennings H. S.* Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. The Fate of New Structural Characters in Paramecium, with Special Reference to the Question of the Inheritance of Acquired Characters in Protozoa // *J. Exp. Zool.* 1908a. Vol. 5. P. 577–632.
- Jennings H. S.* Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. II. Heredity and Variation of Size and Form in Paramecium, with Studies of Growth, Environmental Action and Selection // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1908b. Vol. 47. № 190. P. 393–546.
- Jennings H. S.* Heredity and Variation in the Simplest Organisms // *Amer. Natur.* 1909. Vol. 43. № 510. P. 321–337.
- Jennings H. S.* Experimental Evidence on the Effectiveness of Selection // *Amer. Natur.* 1910. Vol. 44. № 519. P. 136–145.
- Jennings H. S.* Pure Lines in the Study of Genetics in Lower Organisms // *Amer. Natur.* 1911. Vol. 45. № 529. P. 79–89.
- Jepsen G. L.* Review of Tempo and Mode in Evolution // *Amer. Midland Natur.* 1946. Vol. 35. P. 538–541.
- Johannsen W. L.* Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena: G. Fischer, 1903. 53 S.
- Johannsen W. L.* The Genotype Conception of Heredity // *Amer. Natur.* 1911. Vol. 45. № 531. P. 129–159.
- Johnson C.* The Preface to Darwin's Origin of Species: The Curious History of the «Historical Sketch» // *J. Hist. Biol.* 2007. Vol. 40. P. 529–556.
- Johnston O., Winchester A. H.* Studies on Reverse Mutations in *Drosophila melanogaster* // *Amer. Natur.* 1934. Vol. 68. № 717. P. 351–358.
- Jollios V.* Experimentelle Untersuchungen an Infusorien // *Biol. Zbl.* 1913. Bd. 43. S. 222–236.
- Jollios V.* Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen fiber Variabilität und Vererbung bei Infusorien // *Arch. Protist.* 1921. Bd. 47. S. 1–122.
- Jones S.* Darwin's Island. The Galapagos in the Garden of England. London: Little Brown and Co, 2009. 307 p.
- Joravsky D.* The Affair of T. D. Lysenko. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1970. XIII, 459 p.
- Jordan D. S.* The Origin of Species through Isolation // *Science.* 1905a. Vol. 22. № 566. P. 545–562.
- Jordan D. S.* Ontogenetic Species and Other Species // *Science.* 1905b. Vol. 22. № 574. P. 872–873.
- Jordan D. S.* The Law of Geminant Species // *Amer. Natur.* 1908. Vol. 42. № 494. P. 73–80.
- Josephson P.* Totalitarian Science and Technology. New York: Humanity Books, 2005. 181 p.
- Journet D.* Synthesizing Disciplinary Narratives: George Gaylord Simpson's Tempo and Mode in Evolution // *Social Epistemology.* 1995. Vol. 9. P. 113–150.
- Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science / Eds. C. K. Waters, A. Van Helden. Houston: Rice Univ. Press, 1992. XII, 344 p.

- Junker T.* Eugenik, Synthetische Theorie und Ethik. Der Fall Timofeeff-Ressovsky im internationalen Kontext // Ethik der Biowissenschaften: Geschichte und Theorie / Hrsg. E.-M. Engels, T. Junker, M. Weingarten. Berlin: VWB, 1998. S. 7–40.
- Junker T.* Was war die Evolutionäre Synthese? Zur Geschichte eines umstrittenen Begriffes // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin, 1999. S. 31–78.
- Junker T.* Synthetische Theorie, Eugenik und NS-Biologie // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hossfeld, N. Rupke. Berlin: VWB: 2000. S. 307–360.
- Junker T.* George Gaylord Simpson // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. II // Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München: C. H. Beck, 2001a. S. 471–489.
- Junker T.* Walter Zimmermann // Darwin und Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. II / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München: C. H. Beck, 2001b. S. 275–295.
- Junker Th.* Die Zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 – bis 1950. Marburg: Basiliken-Press, 2004. 635 S.
- Junker T., Hoßfeld U.* Synthetische Theorie und «Deutschen Biologie» // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hossfeld, N. Rupke. Berlin: VWB, 2000. S. 231–248 (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 4).
- Junker Th., Hoßfeld U.* Die Entdeckung der Evolution: Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte, Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001. 264 S.
- Kaasch M., Kaasch J., Hoßfeld U.* «Für besondere Verdienste um Evolutionsforschung und Genetik». Die Darwin-Plakette der Leopoldina 1959 // Acta Historica Leopoldina. 2006. Bd. 46. S. 333–427.
- Kaasch M., Kaasch J.* Die Leopoldina auf den Spuren Darwins // Vorträge und Abhandlungen zur Wissenschaftsgeschichte. 2011/2012. S. 435–491.
- Käding E.* Engagement und Verantwortung. Hans Stubbe, Genetiker und Züchtungsforscher. Eine Biographie. München: ZALF, 1999. 273 S.
- Kakutani T.* Epi-alleles in Plants: Inheritance of Epigenetic Information over Generation // Plant. Cell. Physiol. 2002. Vol. 43. P. 1106–1111.
- Kalikow T.* Die ethologische Theorie von Konrad Lorenz: Erklärung und Ideologie. 1938 bis 1943 // Naturwissenschaft, Technik und NS-Ideologie. Beiträge zur Wissenschaftsgeschichte des Dritten Reichs / Hrsg. H. Mehrtens, S. Richter. Frankfurt am Main: Shom, 1990. S. 189–214.
- Kammerer P.* Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa*) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt // Weismann's Roux Arch. f. Entw. Mech. 1913a. Bd. 36. S. 4–193.
- Kammerer P.* Genossenschaften von Lebewesen auf Grund gegenseitiger Vorteile <Symbiose>. Stuttgart: Strecker und Schröder, 1913b. 120 S.
- Kammerer P.* Das Gesetz der Serie: eine Lehre von den Wiederholung im Lebens- und Weltgeschehen. Stuttgart u. a.: Deutsche Verlags-Anstalt, 1919. 486 S.
- Kammerer P.* Allgemeine Biologie. Stuttgart; Berlin: Deutsche Verlags-Anstalt, 1920. XIV, 358 S.
- Kammerer P.* Neuererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaften: erbliche Belastung oder erbliche Entlastung. Stuttgart; Heilborn: M. Seifert, 1925. XIV, 190 S.
- Kaplan J.* The End of the Adaptive Landscape Metaphor? // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 625–638.
- Kaplan R.* Probleme der Lebensentstehung und der frühesten Evolution // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. I. Stuttgart: Fischer, 1967. S. 161–237.
- Kater M.* Doctors under Hitler. Chapel Hill; London u. a.: Univ. of North Carolina Press, 1989. XII, 426 S.
- Kater M.* Das «Ahnenerbe» der SS. 1935–1945. Ein Beitrag zur Kulturpolitik des Dritten Reiches. München: Oldenbourg, 1997. 529 S.
- Kater M.* «Volksgesundheit». Ein biologischer Begriff und seine Anwendung // Nationalsozialismus in den Kulturwissenschaften. Bd. 2. Leitbegriffe – Deutungsmuster – Paradigmenkämpfe.

- Erfahrungen und Transformationen in Exil / Hrsg. H. Lehmann, O. G. Oexle. Göttingen: Vonderhoeck und Ruprecht, 2004. S. 101–115.
- Keller E.* The Mirage of a Space Between Nature and Nurture. Durham: Duke Univ. Press, 2010. 107 p.
- Kellog V.L.* Variation in Parthenogenetic Insects // Science. 1906. Vol. 24. № 622. P. 695–699.
- Kellog V.L.* Darwinism Today. London: George Bell and Sons; New York: Henry Holt and Co, 1907. XII, 403 p.
- Kelly A.* The Descent of Darwin: The Popularisation of Darwinism in Germany. 1860–1914, Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 1981. 185 S.
- Kemp T.S.* Mammals-like Reptiles and the Origin of Mammals. London: Acad. Press, 1982. XVI, 363 p.
- Keolreuter J.* Nachrichten von einigen des Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Bde. 1–4. Leipzig, 1761–1766.
- Kershaw I., Levin M.* Afterthoughts // Stalinism and Nazism: Dictatorships in Comparison / Eds. I. Kershaw, M. Levin. Cambridge; et al.: Cambridge Univ. Press, 1997. P. 343–358.
- Kevles D.J.* In the Name of Eugenics: Genetics and the Uses of Human Heredity. New York: Knopf, 1985. 426 p.
- Khakhina L.N.* Concepts of Symbiogenesis: A Historical and Cultural Study of the Research of Russian Botanists / Eds. L. Margulis, M. McMenamin. Transl. by S. Merkel, R. Coalson. New Hawen; London: Yale Univ. Press, 1992. 177 p.
- Kimura M.* The Neutral Theory of Molecular Evolution // Scient. Amer. 1979. Vol. 241. № 5. P. 98–126.
- Kimura M.* The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. XV, 367 p.
- King J.L.* Genetic Implication in the Origin of Higher Levels of Organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. P. 249–258.
- King J.L., Jukes T.H.* Non-Darwinian Evolution // Science. 1969. Vol. 164. № 3881. P. 788–798.
- Klatt B.* Darwin und Haustierforschung // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 149–169.
- Klebs G.* The Influence of Environment on the Forms of Plants // Charles Darwin and modern science; essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of the Origin of Species / Ed. A. Seward. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. P. 223–246.
- Kleinman K.* His Own Synthesis: Corn, Edgar Anderson and Evolutionary Theory in the 1940s // J. Hist. Biol. 1999. Vol. 32. P. 293–320.
- Kleinman K.* Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Botanist: Edgar Anderson Prepares the 1941 Jesup Lectures with Ernst Mayr // J. Hist. Biol. 2013. Vol. 46. № 1. P. 73–101.
- Kleinschmidt O.* Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle: Gebauer-Schwetschke, 1926. IX, 188 S.
- Kleinschmidt O.* Kurzgefasste deutsche Rassenkunde. Leipzig: Armanen, 1933. 28, VIII S.
- Kluchin R.M.* Fit to be Tied. Sterilization and Reproductive Rights in America, 1950–1980. Critical Essays in Health and Medicine. New Brunswick; New York: Rutgers Univ. Press, 2009. XI, 289 p.
- Köhn-Behrens S.* Was ist Rasse? Gespräche mit den größten Forschern der Gegenwart. München: F. Eher Nachf, 1934. 126 S.
- Kohn D., Murrell G., Parker J., Whitehorn M.* What Henslow Taught Darwin. How a Herbarium Helped to Lay the Foundations of Evolutionary Thinking // Nature. 2005. Vol. 436. P. 643–645.
- Koehler O.* Darwin und wir // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 11–31.

- Koken E.* Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. Leipzig: Wiegand, 1893. VII, 654 S.
- Koken E.* Paleontologie und Descendenzlehre. Jena: Fischer, 1902. 33 S.
- Kolchinsky E.I.* Nikolaj Ivanovich Vavilov (1887–1943) // Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. 2 / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München: C. H. Beck, 2001. C. 77–94.
- Kolchinsky E.I.* Zu den deutschen Verläufer von Charles Darwin: Die Quellen des Transformismus in der russischen Biologie // Deutsche im Zarenreich und Russen in Deutschland: Naturforscher, Gelehrte, Ärzte und Wissenschaftler im 18. und 19. Jahrhundert. Bd. 12. / Hrsg. I. Kästner, R. Pfrepper. Aachen: Shaker, 2005. S. 273–285.
- Kolchinsky E.* Darwinism and Dialectical Materialism in Soviet Russia // The Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. II / Eds. E.-M. Engels, Th. F. Glick. London; New York: Continuum, 2009. P. 522–552; 602–609.
- Kolchinsky E.* German Trace in the Russian Evolutionism of the 19th Jahrhundert // Naturwissenschaft als Kommunikationsraum zwischen Deutschland und Russland im 19. Jahrhundert. International Tagung, Leipzig; 29.9.–1.10.2010 / Hrsg. O. Riha, M. Fischer. Aachen: Shaker, 2011. S. 406–421.
- Kolchinsky E.* Darwin's Jubilee in Russia // The Literary and Cultural Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 3 / Eds. Th. Glick, E. Shaffer. London; New Delhi; New York; Sydney: Bloomsbury, 2014a. P. 278–305, 370–374.
- Kolchinsky E.* Nikolai Vavilov in the Years of Stalin's 'Revolution from Above' (1929–1932) // Centaurus. 2014b. Vol. 56. № 4. P. 330–358.
- Kolchinsky E.* Current Attempts at Exonerating 'Lysenkoism' and their Causes // The Lysenko Controversy as a Global Phenomenon / Eds. W. de Jong-Lambert, N. Kremontsov. New York: Palgrave Macmillan, 2016 (in printed).
- Kolchinskiy E.I., Smagina G.I.* Zur Rolle der Deutschen Wissenschaftler bei der Entwicklung der Biologie in Russland // Europe in der Frühen Neuzeit. Bd. 3. Aufbruch zur Moderne / Hrsg. E. Donnert. Weimar; Köln; Wien: Böhlau Verlag, 1997. S. 293–312.
- Kölliker A. von.* Über die Darwinnische Schöpfungstheorie // Zs. f. wissensch. Zool. 1864. Bd. 14. S. 174–186.
- Kölliker A. von.* Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidesstammes, nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre. Frankfurt am Main: Winter, 1872. 86 S.
- Konashev M.B.* From the Archives: Dobzhansky in Kiev and Leningrad // The Evolution of Theodosius Dobzhansky: Essays on his Life and Thought in Russia and America / Ed. M. B. Adams. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1994. P. 63–83.
- Konashev M.B.* The Evolutionary Synthesis and Th. Dobzhansky // The Global and the Local: The History of Science and the Cultural Integration of Europe. Proceedings of 2nd International Conference of the European Society for the History of Science (Krakow, Poland, September 6–9, 2006) / Ed. M. Kokowski. Krakow, 2007. P. 617–622.
- Koonin E. V.* The Logic of Chance: The Nature and Origin of Biological Evolution. Upper Saddle River (New Jersey): FT Press Science, 2011. XII, 516 p.
- Korschinsky S.I.* Heterogenesis und Evolution // Naturwissenschaftl. Wochenschrift. 1899. Bd. 14. № 24. S. 273–278.
- Korschinsky S.I.* Heterogenesis und Evolution, ein Beitrag zur Entstehung der Arten // Flora. 1901. Bd. 89. S. 240–363.
- Kozo-Polyansky B.M.* Symbiogenesis: A New Principle of Evolution / Eds. V. Fet, L. Margulis. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 2010. XXXV, 198 p.
- Kraus O., Hoßfeld U.* 40 Jahre «Fylogenetisches Symposium» (1956–1997). Eine Übersicht // Jb. der Geschichte und Theorie der Biologie. 1998. Bd. 5. S. 157–186.
- Krause E.* Tuisko, Land, der arischen Stämme und Götter Urheimat: Erläuterung zum Sagenschatze der Veden, Edda, Ilias und Odyssee. Glogau: Flemming, 1891. XI, 624 S.
- Krause E.* Die Trojaburgen Nordeuropas im Zusammenhange mit der indogermanischen Trojasage von der entführten und gefangenen Sonnenfrau. Glogau: Flemming, 1893. XXXII, 300 S.

- Krause E.* Ernst Haeckel. Leipzig: Teubner, 1984. 148 S. (Biographien hervorragender Naturwissenschaftler, Techniker und Mediziner. Bd. 70).
- Kremontsov N.L.* Stalinist Science. Princeton: Princeton Univ. Press, 1997. XVII, 371 p.
- Kremontsov N.L.* Lysenkoism in Europe: Export – Import of the Soviet Model // Academia in Upheaval. Origins, Transfer and Transformations of the Communist Academic Regime in Russia and the East Central Europe / Eds. M. David-Fox, G. Péteri. London: Bergin and Garvey, Westport. Conn, 2000. P. 179–202.
- Kröner H.-P.* Das Kaiser-Wilhelm-Institut für Anthropologie, menschliche Erblehre und Eugenik und die Humangenetik in der Bundesrepublik Deutschland // Geschichte der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft im Nationalsozialismus. Bestandsaufnahme und Perspektiven der Forschung / Hrsg. D. Kaufmann. Bd. 1. Göttingen: Wallstein, 2000. S. 653–666.
- Kröner H.-P., Toellner R., Weisemann K.* Erwin Baur: Naturwissenschaft und Politik. München: Max-Planck Ges., 1994. IV, 162 S.
- Krumbiegel I.* Die Rudimentation eine monographische Studie. Stuttgart: Fischer, 1960. 143 S.
- Kühn A.* Grundriss der Vererbung und Artumwandlung. Leipzig: Quelle und Meyer, 1939. VIII, 164 S.
- Kuhn O.* Die Deszendenztheorie. Bamberg: Meisenbach, 1947. 147 S.
- Kuhn-Schnyder E.* Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. H. Heberer. 3 Aufl. Bd. I. Stuttgart: Fischer, 1967. S. 238–419
- Kutschera U.* Evolutionsbiologie. Eine allgemeine Einführung. Berlin: Parey, 2001. XI, 273 S.
- Kutschera U.* Darwin–Wallace principle of natural selection // Nature. 2008. Vol. 453. P. 27.
- Kutschera U., Hofffeld U.* Alfred Russel Wallace (1823–1913): the Forgotten Cofounder of the Neo-Darwinian Theory of Biological Evolution // Theory BioSci. 2013. Vol. 132. P. 207–214.
- Lamarck et son temps. Lamarck et notre temps. Colloque international dans le cadre du Centre d'Études et de Recherches interdisciplinaires de Chantilly. Paris: Librairie Philosophique J. Vrin, 1981. 247 p.
- Lamarck's Life and Work // Amer. Natur. 1902. Vol. 36. № 426. P. 495–497.
- Lambert D.M., Michaux B., White C.S.* Are Species Self-defining? // Syst. Zool. 1987. Vol. 36. P. 196–205.
- Landman O.E.* The Inheritance of Acquired Characteristics // Ann. Rev. Gen. 1991. Vol. 25. P. 1–20.
- Laporte L.F.* George Gaylord Simpson. Paleontologist and Evolutionist. New York: Columbia Univ. Press. 2000. XIV, 332 p.
- Largent M.* So-called Eclipse of Darwinism // Descended from Darwin: Insight into the History of Evolutionary Studies, 1900–1970 / Ed. J. Cain // Trans. Amer. Philos. Soc. 2009. Vol. 99. Pt. 1. P. 3–21.
- Lartigue C., Glass J., Alperovich N., Pieper R., Parmar P., Hutchinson C., Smith H., Venter J.* Genome Transplantation in Bacteria: Changing One Species to Another // Science. 2007. Vol. 317. № 5838. P. 632–638.
- Laudan L.* Progress and its Problems. Towards a Theory of Scientific Growth. London; Berkeley; Los Angeles: R. and K. Paul, 1977. X, 257.
- Le Conte J.* Religion and Science (series of Sunday lectures on the relation of natural and revealed religio). New York: D. Appleton and Co, 1874 (микрофильм).
- Le Conte J.* On the Critical Periods in the History of the Earth and their Relation to Evolution: and on the Quaternary as Such a Period // Amer. J. Sci. 1877. Vol. 114. P. 99–114.
- Le Conte J.* Evolution: its Nature, its Evidence and its Relation to Religious Thought. New York; D. Appleton and Co, 1891. XXII, 382 p.
- Lehmann E.* Biologie im Leben der Gegenwart. München: J. F. Lehmann, 1933. 266 S.
- Lehmann E.* Biologische Wille-Wege und Ziele biologischer Arbeiten im neuen Reich. München: J. F. Lehmann, 1934. 113 S.
- Lehmann E.* Irrweg der Biologie. Stuttgart u. a.: Hatje, 1947. 93 S.

- Lenski R.E., Ofria C., Pennock R.T., Adami C.* The Evolutionary Origin of Complex Features // *Nature*. 2003. Vol. 423. P. 139–144.
- Lenski R.E., Travisano M.* Dynamics of Adaptation and Diversification: a 10000-generation Experiment with Bacterial Populations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. P. 6808–6814.
- Lenz F. von.* Zur Erneuerung der Ethik // *Deutschlands Erneuerung*. 1917. Bd. 1. S. 40–56.
- Lenz F. von.* Die soziologische Bedeutung der Selection // *Hundert Jahre der Evolutionsforschungen* / Hrsg. G. Heberer., Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 368–398.
- Levit G., Hoßfeld U., Olsson L.* The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change // *J. of Experim. Zool.* 2004. Vol. 302. № 4. P. 343–354.
- Levit G., Hoßfeld U., Olsson L.* From the «Modern Synthesis» to Cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) and his Research Program for a Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology // *J. Exp. Zool. (Mol Dev.-Evol)*. 2006. Vol. 306B. P. 89–106.
- Levit I., Hoßfeld U., Olsson L.* Creationism in the Russian Educational Landscape // *Reports*. 2007. Vol. 27. № 5–6. P. 13–17.
- Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L.* Russia Embraced Wallace's Works (letter) // *Nature*. 2013. Vol. 503 (7474). P. 39.
- Levit G.S., Polatayko S.V.* At Home among Strangers: Alfred Russel Wallace in Russia // *Theory in Biosciences*. 2013. Vol. 132. P. 289–297.
- Lewis D.* Cyril Dean Darlington: 19 December 1903 – 26 March 1981 // *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*. 1983. Vol. 29. P. 113–126.
- Lewontin R.* The Genetic Basis of Evolutionary Change. New York: Columbia Univ. Press. 1974. XIII, 346 p.
- Lewontin R.* Sociobiology: A Caricature of Darwinism // *Proc. Biennial Meeting of the Philos. Sci. Assoc.* 1976. № 2. P. 22–23, 30.
- Lewontin R.C.* Introduction: The Scientific Work of Th. Dobzhansky // *Dobzhansky's Genetics of Natural Populations I–XLIII* / Eds. R.C. Lewontin, J.A. Moore, W.B. Provine, B. Wallace. New York: Columbia Univ. Press, 1981. P. 93–115.
- Lewontin R., Hubby J.* A Molecular Approach to the Study of Genic Heterozygosity in Natural Population. 11. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural population of *Drosophila pseudobscura* // *Genetics*. 1966. Vol. 54. P. 595–609.
- Li-Jiali, Browning Sh., Mahal S.P., Oelschlegel A.M., Weissmann Ch.* Darwinian Evolution of Prions in Cell Culture // *Science*. 2010. Vol. 237. № 5967. P. 869–872.
- Lightman B.* Evolutionary Naturalism in Victorian Britain. The «Darwinians» and their Critics. Aldershot: Asgate Publishing, 2009. 348 p.
- Livingstone D., Nol M.B.B.* Warfield (1851–1921). A Biblical Innerrantist as Evolutionist // *Isis*. 2000. Vol. 91. № 2. P. 283–304.
- Lloyd E.A.* The Case of the Female Orgasm: Bias in the Science of Evolution. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 2005. 311 p.
- Longley W.H.* The Selection Problem // *Amer. Natur.* 1917. Vol. 51. № 604. P. 251–256.
- Lorenz K.* Psychologie und Stammesgeschichte. Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. S. 105–130.
- Lorenz K.* Psychologie und Stammesgeschichte. Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. S. 131–174.
- Lösch N.C.* Rasse als Konstrukt: Leben und Werk Eugen Fischers. Frankfurt am Main u. a.: Peter Lang, 1997. XX, 615 S.
- Löther R.* Wegbreiter der Genetik: Gregor Johann Mendel und August Weismann. Leipzig; Jena; Berlin: Urania, 1989. 103 S.
- Lotsy J.* Evolution by Means of Hybridization. Hague: M. Nijhoff, 1916. X, 166 p.
- Lovelock J.E.* Gaia: a New View at Life on Earth. Oxford: Oxford Univ. Press, 1979. 157 p.

- Ludwig W.* Die heutige Gestalt der Selektionstheorie // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 45–80.
- Lull R.S.* Organic Evolution. New York: Macmillan, 1929. XIX, 743 p.
- Lumsden Ch., Wilson E.* Genes, Mind and Culture: the Coevolutionary Process. New Jersey: World Scientific, 1982. LXVIII, 428 p.
- Lundgreen P.* Hochschulpolitik und Wissenschaft im Dritten Reich // Wissenschaft im Dritten Reich / Hrsg. P. Lundgreen. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1985. S. 7–24.
- Lüers H., Ulrich H.E.* Genetik und Evolutionsforschung bei Tierren // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. S. 552–662.
- Lüers H., Sperling K., Wolf E.* Genetik und Evolutionsforschung bei Tierren // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. II/1. Stuttgart: Fischer, 1971. S. 190–363.
- Lyell Ch.* The Geological Evidence of the Antiquity of Man with Remarks on Theories of the Origin of Species by Variation. London: Mirray, 1863. XIII, 520 p.
- Lyell Ch.* Life, Letters and Journals of Sir Charles Lyell. London: Murray, 1881. XI, 475 p.
- Lyell Ch.* Sir Charles Lyell Journals on the Species Question / Ed. L. Wilson. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1970. XVI, 572 p.
- Lynch M.* Origin of Genome Architecture. Sinderland (Mass.): Sinauer Association, 2007. 340 p.
- MacCurdy H., Castle W.E.* Selection and Cross-breeding in Relation to the Inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea Pigs. Washington: Carnegie Inst. N. 70, 1907. 49 p.
- MacLeod R.* Der wissenschaftliche Internationalismus in der Krise // Die Preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1914–1945 / Hrsg. W. Fischer. Berlin: Akademie Verlag, 2000. S. 318–349.
- Macrakis K.* Surviving the Swastika: Scientific Research in Nazi Germany. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. XII, 280 p.
- Mägdefrau K.* Zimmermann Walter // Dictionary of Scientific Biography / Ed. Ch. C. Gillispie. New York: Scribner, 1990. Vol. 18. P. 1010–1011.
- Maier H.* «Totalitarismus» und «politische Religionen». Zwei Konzepte des Diktaturvergleichs // «Totalitarismus» und «Politische Religionen». Konzepte des Diktaturvergleichs: A. Referate und Diskussionsbeiträge der internationalen Arbeitstagung des Instituts für Philosophie der Universität München vom 26.–29. September 1994; B. Beiträge der Forschung / Hrsg. H. Maier. Paderborn u. a.: Haus der Wannsee-Konferenz, 1996. S. 233–250.
- Margulis L.* Origin of Eukaryotic Cells. Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant and Animal Cells on the Precambrian Earth. New Haven: Yale University Press, 1970. XXII, 349 p.
- Margulis L.* Symbiosis in Cell Evolution: Microbial Communities in the Archean and Proterozoic Eons. 2nd edition. New York: W.H. Freeman, 1993. XXVII, 452 p.
- 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. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. Vol. 103. P. 13080–13085.
- 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., Sagan D.* Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species. New York: Basic Books, 2002. XVI, 240 p.
- Margulis L., Schwartz K.V.* Five Kingdoms: an Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. New York; Freeman, 1998. XX, 520 p.
- Martin W., Hoffmeister M., Rotte C., Henze K.* An Overview of Endosymbiotic Models for the Origins of Eukaryotes, their ATP-producing Organelles (Mitochondria and Hydrogenosomes), and their Heterotrophic Lifestyle // Biol. Chem. 2001. Vol. 382. P. 1521–1539.

- Martin W., Russell M.J.* On the Origins of Cells: a Hypothesis for the Evolutionary Transitions from Abiotic Geochemistry to Chemoautotrophic Prokaryotes, and from Prokaryotes to Nucleated Cells // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 2003. Vol. 358. P. 59–85.
- Matthew W.D.* Time Ratios in the Evolution of Mammalian Phyla: a Contribution to the Problem of the Age of the Earth // *Science.* 1914. Vol. 40. P. 232–235.
- Matthew W.D.* The Evolution of the Horse: Record and Its interpretation // *Quart. Rev. Biol.* 1926. № 1. P. 139–185.
- May R.M.* Mathematical Models and Ecology // *Changing scenes in natural sciences. 1776–1976* / Ed. C. E. Goulden. Philadelphia: Academy of Natural Sciences (Special Publication № 12), 1977. P. 198–201.
- Maynard Smith J.* Group Selection and Kin-selection // *Nature.* 1964. Vol. 201 (4924). P. 1145–1147.
- Maynard Smith J.* The Evolution of Sex. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. X, 222 p.
- Maynard Smith J.* Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1982. VIII, 224 p.
- Maynard Smith J.* Paleontology at the High Table // *Nature.* 1984. Vol. 309. P. 401–402.
- Maynard Smith J.* Charles Darwin and Victorian Visual Culture. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2007. 396 p.
- Mayr E.* A Tender Explorer in New Guinea // *Natural Hist.*, 1932. Vol. 32. P. 83–97
- Mayr E.* Speciation Phenomena in Birds // *Amer. Natur.* 1940. Vol. 74. P. 249–278.
- Mayr E.* Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.
- Mayr E.* Foreword // *Evolution.* 1947. Vol. 1. № 1. P. 1–8.
- Mayr E.* Change of Genetic Environment and Evolution // *Evolution as Process* / Eds. Ju. S. Huxley A. C. Hardy, E. B. Ford. London: Allen and Unwin, 1954. P. 157–180.
- Mayr E.* Isolation as an Evolutionary Factor // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1959. Vol. 103. P. 221–230.
- Mayr E.* Accident or Design. The Paradox of Evolution // *The Evolution of Living Organism* / Ed. G. W. Leeper. Melbourne: Melbourne Univ. Press, 1962. P. 1–14.
- Mayr E.* Animal Species and Evolution. Cambridge (Mass.): The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963a. 797 p.
- Mayr E.* Introduction // *On the Origin of Species by Ch. Darwin. A Facsimile the First Edition.* Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1963b. P. VII–XXVII.
- Mayr E.* Artbegriff und Evolution. Berlin: Parey, 1967. 617 S.
- Mayr E.* Populations, Species and Evolution. An abridgement of *Animal Species and Evolution.* Cambridge (Mass.): The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.
- Mayr E.* Evolution and the Diversity of Life. Selected Essays. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 1976. XII, 721 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.* The Role of Systematics in the Evolutionary Synthesis // *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980b. P. 123–136.
- Mayr E.* How I became Darwinian // *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980c. 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, 1980d. 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, 1980e. P. 453–463.
- Mayr E.* The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, Inheritance. Cambridge (Mass.): Belknap Press, 1982a. IX, 974 p.
- Mayr E.* Speciation and Macroevolution // *Evolution.* 1982b. Vol. 36. № 6. P. 1119–1132.

- Mayr E.* Adaptation and Selection // Biol. Zbl. 1982c. Bd. 101. Hf. 2. S. 161–174.
- Mayr E.* Darwin, Intellectual Revolutionary // Evolution from Molecules to Man. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1983. P. 23–41.
- Mayr E.* Die Entstehung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. Berlin et al.: Springer, 1984. XXI, 766 S.
- Mayr E.* August Weismann und die Evolution der Organismen // Freiburger Universitätsblätter. 1985. Bd. 24. Hf. 87/88. S. 61–62.
- Mayr E.* Towards a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionists. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1988. VII, 564 p.
- Mayr E.* One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London: Penguin Books, 1991. XVI, 195 p.
- Mayr E.* Controversies in Retrospect // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. Vol. 8. / Eds. D. Futuyma, J. Antonovics. 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.
- Mayr E.* Goldschmidt and the Evolutionary Synthesis: A Response // J. Hist. Biol. 1997. Vol. 30. № 1. P. 31–33.
- Mayr E.* Thoughts on the Evolutionary Synthesis in Germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin: VWB, 1999. S. 19–29 (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 2).
- Mayr E.* What Evolution is. New York: Basis Book, 2001. XV, 318 p.
- Mayr E.* The Autonomy of Biology // Ludus Vitalis. 2004. Vol. XII. № 21. P. 149–158.
- McArthur R.H., Wilson E.O.* The Theory of Island Biogeography. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press. 1967. 203 p.
- McGrath A.* Darwinism and the Divine: Evolutionary Thought and Natural Theology Oxford: Wiley-Blackwell, 2011. XIV, 298 p.
- McKinney H.L.* Alfred Russel Wallace and the Discovery of Natural Selection // J. Hist. Med. 1966. Vol. 21. P. 333–357.
- Medvedev Ž.* The Rise and Fall of T.D. Lysenko. New York: Columbia Univ. Press, 1969. XVII, 284 p.
- Meehan T.* Getting Right on the Record // Popular Sci. Month. 1876. Vol. 10. P. 102–103.
- Meinesz A.* How Life Began: Evolution's Three Geneses. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2008. VIII, 282 p.
- Melchers G.* Genetik und Evolution (Bericht eines Botanikers) // Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 260–308.
- Melchers G.* Evolution // Der Biologe. 1941. Bd. 10. S. 233–247.
- Mereschkowsky C.* Über Natur und Ursprung der Chxomatophoren im Pflanzenreiche // Biol. Zbl. 1905. Bd. 25. № 18. S. 593–604.
- Merejkovsky C.* La Plante considered comme un complexe symbiotique // Bull. Soc. Sci. Natur. 1920. № 6. P. 17–98.
- Merriam C.* Is Mutation a Factor in the Evolution of the Higher Vertebrates? // Science. 1906. Vol. 23. № 581. P. 241–257.
- Merrtens R.* Von der statischen zur dynamischen Systematik in der Zoologie // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 186–202.
- Meyer A.* Hox Gene Variation and Evolution // Nature. 1998. Vol. 391. P. 225–228.

- Meyer A., Zardoya R. Recent Advances in the (Molecular) Phylogeny of Vertebrates // Ann. Rev. Ecol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 311–338.
- Milner R. Darwin's Universe: Evolution from A to Z. Berkley; Los Angeles; London: Univ. of California Press, 2009. 488 p.
- Mirray J. Ford, Edmund Brico (1901–1988) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009. P. 586–588.
- Mitman G. From Population to Society: The Cooperative Metaphors of W. C. Allee and A. E. Emerson // J. Hist. Biol. 1988. Vol. 21. P. 173–184.
- Mitman G. The State of Nature: Ecology, Community, and American Social Thought, 1900–1950. Chicago: Univ. Chicago Press, 1992. XIV, 290 p.
- Mivart St. G. L. On the Genesis of Species. London; New York: MacMillan, 1871. XV, 295 p.
- Möbius K. A. Die Auster und Austernwirtschaft. Berlin: Wiegandt, 1877. V, 126 S.
- Moore R., Decker M. More than Darwin. The People and Places of the Evolution-Creationism Controversy. Berkeley, Los Angeles, London: Univ. of California Press, 2009. 415 p.
- Morgan T. H. Evolution and Adaptation. New York; London: Macmillan and Co, 1903. XIII, 470 p.
- Morgan T. H. For Darwin // Popular Science Monthly. 1909. Vol. 74. April. P. 367–380.
- Morgan T. H. Chance or Purpose in the Origin and Evolution of Adaptation // Science. 1910. Vol. 31. № 789. P. 201–210.
- Morgan T. H. The Origin of Five Mutations in Eye Color in *Drosophila* and Their Modes of Inheritance // Science. 1911a. Vol. 33. № 849. P. 534–537.
- Morgan T. H. The Origin of Nine Wing Mutations in *Drosophila* // Science. 1911b. Vol. 33. № 848. P. 496–499.
- Morgan T. H. The Failure of Ether to Produce Mutations in *Drosophila* // Amer. Natur. 1914. Vol. 48. № 576. P. 705–711.
- Morgan T. H. A Critique of the Theory of Evolution. Princeton: Princeton Univ. Press, 1916. X, 197 p.
- Morgan T. H. Evolution and Genetics. Princeton: Princeton Univ. Press, 1925. IX, 211 p.
- Morgan T. H. The Scientific Basis of Evolution. New York: W. W. Norton and Co, 1932. IX, 286 p.
- Morgan T. H., Bridges C. B. Sex-Linked Inheritance in *Drosophila*. Washington: Carnegie Inst., 1916. № 273. 86 p.
- Morgan T. H., Sturtevant A. H., Muller H. J., Bridges C. B. The Mechanism of Mendelian Heredity. New York: Holt, 1915. XIII, 262 p.
- Mosse G. L. The Crisis of German Ideology: Intellectual Origins of the 3. Reich. New York: Grosset and Dunlap, 1964. VI, 373, 8 p.
- Mosse G. L. Masses and Man: Nationalist and Fascist Perceptions of Reality. New York: Fertig, 1980. XII, 362 p.
- Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 1. Jena: Fischer, 1957. XII, 322 S.
- Müller A. H. Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. 2-te durchges. u. wesentl. verm. Aufl. Jena: Fischer, 1961. 116 S. (1 Aufl.: 1955).
- Muller H. J. The Bearing of the Selection Experiments of Castle and Philips on the Variability of Genes // Amer. Natur. 1914. Vol. 48. № 573. P. 567–576.
- Muller H. J. An Oenothera-Like Case in *Drosophila* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1917. Vol. 3. P. 619–626.
- Muller H. J. Genetic Variability, Twin Hybrids and Constant Hybrids, in a Case of Balanced Lethal Factors // Genetics. 1918. Vol. 3. P. 422–499.
- Muller H. J. Artificial Transmutation of the Gene // Science. 1927. Vol. 66. № 1699. P. 84–87.
- Muller H. J. The Measurement of Gene Mutation Rate in *Drosophila*, Its High Variability and Its Dependence upon Temperature // Genetics. 1928. Vol. 13. № 4. P. 279–357.
- Muller H. J. Bearing of the «*Drosophila*» Work on Systematics // The New Systematics / Ed. J. S. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 185–268.
- Muller H. J., Altenburg E. The Rate of Change of Hereditary Factors in *Drosophila* // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1919. Vol. 17. P. 10–14.

- Müller-Hill B.* Heroes and Villians: Review of Granin // *Nature*. 1988. Vol. 336. P. 721–722.
- Murchison R.I.* Siluria. The History the Oldest Known Rocks Containing Organic Remains, With a Brief Sketch of the Distribution of Gold over the Earth. London: J. Murray, 1854. XV, 523 p.
- Naef A.* Idealistische Morphologie und Phylogenie: zur Methodik der systematischen Morphologie. Jena, 1919. VI, 77 S.
- Natural Selection and Beyond: the Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace / Eds. C. H. Smith, G. Beccaloni. Oxford: Oxford Univ. Press, Oxford, 2008. XXV, 482 p.
- Nature and Society in Historical Context / Eds. M. Teich, R. Porter, B. Gustafsson. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. XV, 404 p.
- Naturwissenschaft als Kommunikationsraum zwischen Deutschland und Russland im 19. Jahrhundert. Internationaler Tagung, Leipzig; 29.9.–1.10.2010 / Hrsg. O. Riha, M. Fischer. Aachen: Shaker, 2011. 572 S.
- Nägeli C.* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München; Leipzig: R. Oldenbourg, 1884. XI, 822 S.
- Nevo E.* Adaptive Significance of Protein Variation // Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. New York: Academic Press, 1983. P. 239–282.
- Neumayr M.* Die Stämme des Tierreiches. Bd. 1. Wien; Prag: Tempesky, 1889. VI, 603 S.
- Nickel G.* Wilhelm Troll (1897–1978): eine Biographie. Leipzig: Barth, 1996. 240 S.
- Niklas K.J.* The Evolutionary Biology of Plants. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1997. XIX, 449 p.
- Nisbett A.* Konrad Lorenz. New York: Dent, 1976. XIV, 240 p.
- Nowak M.A., Tarnita C.E., Wilson E.O.* The Evolution of Eusociality // *Nature*. 2010. Vol. 466. P. 1057–1062.
- Numbers R.L.* The Creationists. New York: Knopf, 1992. XVII, 458 p.
- Numbers R.L.* Darwinism Comes to America. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1998. 216 p.
- Numbers R.L.* The Creationists. From Scientific Creationism to Intelligent Design. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press. 2006. IX, 606 p.
- Numbert E.* Clarifying Creationism: Five Common Myth // *Hist. Phil. Life Sci.* 2011. Vol. 33. P. 129–139.
- O'Grady R.T.* Nonequilibrium Evolution and Ontogeny // *Syst. Zool.* 1982. Vol. 31. № 4. P. 503–511.
- Ohno Susimi.* Evolution by Gene Duplication. Berlin: Spriger, 1970. XV, 160 p.
- Okasha Samir.* Multilevel Selection and the Major Transitions in Evolution // *Phil. Sci.* 2005. Vol. 72. № 5. P. 1013–1025.
- Oldroyd D.* How Did Darwin Arrive at His Theory? The Secondary Literature // *Hist. Sci.* 1984. Vol. 22. Pt. 4. P. 325–374.
- Olofsson P.* Intellegent Design and Mathematical Statisticts; Troubles Alliance // *Biol. Philos.* 2008. Vol. 23. P. 545–553.
- Olson E. C.* George Gaylord Simpson, June 16, 1902 – October 6, 1984 // *Biogr. Memoirs of Natl. Acad. Sci. of USA.* 1991. Vol. 60. P. 331–353.
- Olsson L., Levit G., Hofffeld U.* Evolutionary Developmental Biology: Its Concepts and History with a Focus on Russian and German Contributions // *Die Naturwissenschaften.* 2010. Bd. 97. № 11. S. 951–569.
- Orlov S.A., Kolchinsky E.I.* K. E. von Baer and the 19th Century Neokatastrofism // *Folia Baeriana.* Bd. VI. Baer and Modern Biology. Tartu, 1993. P. 77–82.
- Orr H.A.* Dobzhansky, Bateson, and the Genetics of Speciation // *Genetics.* 1996. Vol. 144. № 4. P. 1331–1335.
- Ortmann A.E.* The Mutation Theory Again // *Science.* 1906. Vol. 24. № 607. P. 214–217.
- Ortmann A.E.* The Distribution of Closely Allied Species // *Science.* 1908. Vol. 27. № 689. P. 427–429.

- Osborn H.F.* The Present Problems of Palaeontology // Popular Science Monthly. 1905. Vol. 66. January. P. 226–242.
- Osborn H.F.* The Age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York: Macmillan, 1910. XVII, 635 p.
- Osborn H.F.* Darwin's Theory of Evolution by the Selection of Minor Saltation // Amer. Natur. 1912. Vol. 26. № 542. P. 185–216, 249–278.
- Osborn H.F.* The Origin and Evolution of Life: on the Theory of Action, Reaction and Interaction of Energy. London: Bell, 1918. XXXI, 322 p.
- Osborn H.F.* The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. (US Geol. Surv. Monogr. 55). 1929. Vol. 1: XXIV, 701 p.; Vol. 2: XI, 953 p.
- Osborn H.F.* Cope: Master Naturalist. The Life and Writting of Eduard Drinker Cope. Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1931. XVI, 740 p.
- Osborn H.F.* The Nine Principles of Evolution Revealed by Palaeontology // Amer. Natur. 1932. Vol. 46. № 702. P. 52–60.
- Osborn H.F.* Aristogenesis, the Creative Principle in the Origin of Speices // Amer. Natur. 1934. Vol. 48. № 716. P. 193–235
- Ospovat D.* The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology and Natural Selection, 1838–1859. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1981. XII, 306 p.
- Owen R.* Palaeontology, or a Systematic Study of Extinct Animals and Their Geological Relations. Edinburgh: Black, 1860. XV, 420 p.
- Owen R.* The Anatomy of Vertebrates. Vol. 3. London: Green Longmans, 1868. X, 915 p.
- Owen R.* On the Nature of the Limbs: A Discourse / Ed. R. Amundson. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2007. CI, 119 p.
- Owen Rev. R.* The Life of Richard Owen. Vol. 1. London: J. Murray, 1894. XIV, 409 p.
- Packard A.S.* A Half-Century of Evolution with Special Reference to the Effects of Geological Changes on Animal Life // Amer. Natur. 1898. Vol. 32. P. 673–674.
- Packard A.S.* Lamarck, the Founder of Evolution: His Life and Work; with translations of his writings on organic evolution. New York; et al.: Green Longmans, 1901. XII, 451 p.
- Page R.D. M., Holmes E.C.* Molecular Evolution: a Phylogenetic Approach. Oxford: Blackwell Science, Panhuis, 1998. V, 346 p.
- Pallas P.S.* Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis. Hagae Comitum: apud Petrum van Cleef, 1766. XVI, 451 p.
- Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Th. 1–3. St. Petersburg: den Kaiserlichen Academie der Wissenschaften. Th. 1: 1771. VI, 504 S.; Th. 2: 1773. VIII, 744 S.; Th. 3: 1776. LIV, 760 S.
- Pallas P.S.* Historie observations sur la formation des montagues et les changemens arrivés, au Globe, particulièrement á l'égard de l'Empire de Russie; par Mr. P.S. Pallas lues le 23. Juin 1777 á l'Assemblée de l' Académie Impériale des Sciences... // Acta Academiae Scientiarum Imrerialis Petropolitanae. 1778. Pars 1. P. 21–64.
- Pallas P.S.* Memoire sur la variation des animaux; Premiere partie, lue á l'Assemblée publique du 19 Septembre 1780, en presence de Msgr. Le Prince Royal de Russe // Acta Academiae Scientiarum Imrerialis Petropolitanae. 1784. Pars 2. P. 69–102.
- Pallas P.S.* Flora Rossica seu stirpium Imperii Rossici per Europam et Asiam indigenarum descriptiones et icones: iussu et auspiciis Catharinae II. Augustae: Petropoli: E Typographia Imperialis I.I. Weitbrecht, 1784. Vol. 1. Pars 1. VIII, 80 p.; 1788. Pars 2. 114 p.
- Pallas P.S.* Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum, recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomicen atque icones plurimorum. Vol. 1–3. Petropoli: Academiae scientiarum, 1811. T. 1. XVIII, 568 p.; T. 2. 384 p.

- Palmer T.* Controversy, Catastrophism and Evolution: The Ongoing Debate. New York; London: Plenum Press, 1998. XII, 452 p.
- Pätau K.* Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge // Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 260–308.
- Paterson H.E.* The Recognition Concept of Species // Species and Speciation. Pretoria. Transvaal Museum Monograph. 1985. № 4. P. 21–29.
- Paton M. V.* Vertebrate Paleontology and the Evolutionary Synthesis, 1894–1944 // ISIS. Current Bibliography of the History of Science and its Cultural Influences. 2009. P. 155.
- Paul D.A.* War on Two Fronts: J. B. S. Haldane and the Response to Lysenkoism in Britain // J. Hist. Biol. 1983. Vol. 16. № 1. P. 1–37.
- Paul D., Krimbas C. Nikolaj W. Timofeef-Ressovsky* // Spektrum der Wissenschaft. 1992. April. S. 86–94.
- Pauly A.* Darwinismus und Lamarkismus. Entwurf einer psychophysischen Teleologie. München: Reinhardt, 1905. 335 S.
- Pavlov A.P.* Le Cretace inferieur de la Russe et sa faune // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 1901. T. 16 (21). Liv. 3. P. 1–87.
- Pearl R.* Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl // Amer. Natur. 1911. Vol. 45. № 534. P. 321–345.
- Pearl R.* The Selection Problem // Amer. Natur. 1917. Vol. 51. № 602. P. 65–91.
- Pearl R., Surface F.M.* Is There a Cumulative Effect of Selection? // Zs. f. indukt. Abstammungs und Vererbungslehre. 1909. Bd. 2. S. 257–275.
- Pearl R., Surface F.M.* Further Data Regarding the Sexlimited Inheritance of the Barred Colour Pattern in Poultry // Science. 1910. Vol. 32. № 833. P. 870–874.
- Pearce T.* «A Great Complication of Circumstances» – Darwin and the Economy of Nature // J. Hist. Biol. 2010. Vol. 43. P. 493–528.
- Pearson K.* Contribution to the Mathematical Theory of Evolution. 3. Regression, Heredity and Panmixis // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1896. Vol. 197. P. 253–318.
- Penmock R. T.* Intelligent Design Creationism and its Critics: Philosophical, Theological and Scientific Perspectives. Cambridge, MA: MIT Press, 2001. 805 p.
- Peters G.* Der Beitrag der sowjetischen Wissenschaft zum Ausbau der modernen Evolutionstheorie // Urania-Heft. Section Biologie. 1985. S. 2–13.
- Peterson E.* William Bateson from Balanoglossus to Materials for the Study of Variation: The Transatlantic Roots of Discontinuity and the (un)naturalness of Selection // J. Hist. Biol. 2008. Vol. 41. P. 267–305.
- Petry D.* The Pattern of Phyletic Speciation // Paleobiology. 1982. Vol. 8. № 1. P. 56–66.
- Philiptchenko Ju. A.* Variabilität und Variation. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1927. 101 S.
- Pigliucci M.* Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis? // Evolution. 2007. Vol. 61. № 12. P. 2743–2749.
- Plaggenberg S.* Revolutionskultur. Menschenbilder und kulterelle Praxis in Sowjetrussland zwischen Oktoberrevolution und Stalinismus. Köln u.a: Böhlau, 1996. VIII, 393 S.
- Plank M.* Vorwort // 25 Jahre Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft. Zur Förderung der Wissenschaften / Hrsg. M. Plank. Berlin: Springer, 1936. S. III–IX.
- Plate L.* Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung: ein Handbuch des Darwinismus. Leipzig u a.: Engelmann, 1913a. XV, 650 S.
- Plate L.* Vererbungslehre: mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, für Studierende, Ärzte und Züchter. Leipzig: Engelmann, 1913b. XII, 519 S.
- Plate L.* Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre: Jena: Fischer, 1922. VI, 629 S.
- Plate L.* Die Abstammungslehre: Tatsachen, Theorien, Einwände und Folgerungen in kurzer Darstellung. Jena: Fischer, 1925. VII, 172 S.

- Plate L.* Warum muss der Vererbungsforscher an der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festhalten? // Zs f. inductive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1931. Bd. 58. S. 266–292.
- Plate L.* Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Bd. I–III. Jena: Fischer. 1932a–1938.
- Plate L.* Genetik und Abstammungslehre // Zs f. inductive Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1932b. Bd. 62. S. 47–67.
- Plate L.* Umweltlehre und Nationalsozialismus // Rasse. Monatsschrift der Nordischen Bewegung. 1934. Bd. I. S. 279–283.
- Plate L.* Kurze Selbstbiographie // Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1935. Bd. 29. S. 84–87.
- Plate L.* Hypothese einer variablen Erbkraft bei polyallelen Genen und bei Radikalen, ein Weg zur Erklärung der Vererbung erworbenen Eigenschaften // Acta Biotheoretica. 1936. Ser. A. Vol. II. S. 93–124.
- Ploetz A.* Die Tüchtigkeit unserer Rasse und der Schutz der Schwachen: ein Versuch über Rassenhygiene und ihr Verhältnis zu den humanen Idealen, besonders zum Sozialismus. Berlin: Fischer, 1895. XII, 240 S.
- Plough H.H., Ives P.T.* Induction of Mutation by High Temperature of *Drosophila* // Genetics. 1935. Vol. 20. P. 42–69.
- Plutynski A.* The Rise and Fall of the Adaptive Landscape? // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 605–623.
- Politics and Science in Wartime. Comparative International Perspectives on the Kaiser Wilhelm Institute / Eds. C. Sachse, M. Walker // Osiris. 2005. Vol. 20. 310 p.
- Potthast T.* «Rassenkreise» und die Bedeutung des «Lebensraum». Zur Tier-Rassenforschung in der Evolutionsbiologie // Rassenforschung an Kaiser-Wilhelm-Instituten vor und nach 1933 / Hrsg. H.-W. Schmuhl. Göttingen: Wallstein, 2003. S. 275–308.
- Poulton E.* Essays on Evolution. Oxford: Clarendon, 1908. XLVIII, 478 p.
- Poulton E.* Alfred Russel Wallace // Nature. 1913. Vol. 92. P. 347–349.
- Poulton E.* Insect Adaptation as Evidence of Natural Selection // Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth birthday / Ed. G. R. de Beer. London: Oxford Univ. Press, 1938. VIII, 350 p.
- Poulton E., Sanders C.* An Experimental Inquiry into the Struggle for Existence in Certain Common Insects. Brit. Ass. for the Advance Sci. Rep. 1899. P. 906–909.
- Powers J.H.* Are Species Realities or Concepts Only? // Amer. Natur. 1909. Vol. 43. № 514. P. 598–610.
- Powell J.R.* «In The Air» // Theodosius Dobzhansky's Genetics and the Origin of Species // Genetics. 1987. Vol. 117. P. 363–366.
- Pringle P.* The Murder of Nikolai Vavilov. The Story of Stalin's Persecution of One of Great Scientists of the twentieth Century. New York; et al.: Simon and Schuster, 2008. 370 p.
- Provine W.* The Origins of Theoretical Population Genetics. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1971. XI, 201 p.
- Provine W.B.* The Role of Mathematical Population Geneticists in the Evolutionary Synthesis of the 1930s and 1940s // Stud. Hist. Biol. 1978. Vol. 2. P. 167–192.
- Provine W.B.* Introduction // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. Provine Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1980a. P. 354–355.
- Provine W.* Epilogue // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980b. P. 399–411.
- Provine W.B.* Origins of the Genetics of Natural Populations Series // Dobzhansky's Genetics of Natural Populations I–XLIII / Eds R. C. Lewontin, J. A. Moore, W. B. Provine, B. Wallace. New York: Columbia Univ. Press, 1981. P. 1–83.
- Provine W.B.* Influence of Darwin's Ideas on the Study of Evolution // Bioscience. 1982. Vol. 32. № 2. P. 501–506.

- Provine W.B.* Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 1986. 545 p.
- Provine W.* Progress in Evolution and Meaning of Life // Evolutionary Progress / Ed. M. Nitecki. Chicago: Chicago Univ. Press, 1988. P. 49–74.
- Provine W.* Progress in Evolution and Meaning in Life // Julian Huxley. Biologist and Statesman of Science / Eds. C. Water, A. Van Helden. Houston: Rice Univ. Press, 1992. P. 165–180.
- Punnett R.C.* Mimicry in Butterflies. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1915.
- Przibram H.L.* Experimental Zoologie. Embriohenese: eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelte Gesetzmäßigkeiten tierischer Ei-Entwicklung (Befruchtung, Furchung, Organbildung). Leipzig: Franz Deuticke, 1907. 8, 125, XVI S.
- Przibram H.L.* Quanta in Biology // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1929. Vol. 49. P. 224–231.
- Raby P.* Alfred Russel Wallace: a Life. Princeton: Princeton Univ. Press, 2001. IX, 340 p.
- Rabkin Ja.* Science, Scientists and the End of the Soviet Union // Europe: Central and East / Eds. M. Mendell, K. Nielsen. Montreal; London; et al.: Black Rose Books, 1995. P. 111–129.
- Radick G.* Two Explanations of Evolutionary Progress // Biol. Phyl. 2000. Vol. 15. № 4. P. 475–491.
- Rahmann P.* Bernhard Rensch // Verh. d. Deut. Zool. Ges. 1990. Bd. 83. S. 673–675.
- Rainger R.* The Continuation of the Morphological Tradition: American Paleontology, 1880–1910 // J. Hist. Biol. 1981. Vol. 14. № 1. P. 129–158.
- Ramaley F.* Mendelian Proportions and the Increase of Recessives // Amer. Natur. 1912. Vol. 46. № 546. P. 344–351.
- Rao V., Nanjundiah V.J.* B.S. Haldane, Ernst Mayr and the Beanbag Genetics Dispute // J. Hist. Biol. 2011. Vol. 44. P. 233–281.
- Raven P.H.* Plant Systematics 1947–1972 // Ann. Missouri Bot. Garden. 1974. Vol. 61. P. 166–178.
- Raven P.H.* G. Ledyard Stebbins (1906–2000) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. P. 6945–6969.
- Reche O.* Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen // Die Evolution der Organismen. Jena: Fischer, 1943. S. 683–706.
- Reche O., Lehmann W.* Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: Fischer, 1959. S. 1143–1191.
- Recker D.* There's More than One Way to Recognize a Darwinian: Lyell's Darwinism // Philos. of Sci. 1990. Vol. 57. P. 459–478.
- Regal B.* Henry Fairfield Osborn: Race and Search for the Origin of Man. Aldershot: Ashgate, 2002. XIX, 219 p.
- Reid R.* Evolutionary Theory: The Unfinished Synthesis. Ithaca (New York): Cornell Univ. Press, 1985. 405 p.
- Reif W.-E.* Evolutionary Theory in German Paleontology // Dimensions of Darwinism. Themes and Counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory / Ed. M. Grene. Cambridge; Paris: Cambridge Univ. Press and 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. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics. Chicago; London: The Univ. of Chicago Press, 1993. P. 435–454.
- Reif W.-E.* Deutschsprachige Palaontologie 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. Berlin: VWB, 1999. S. 151–188. (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 2).
- Reif W.-E.* Deutschsprachige Evolution-Diskussion im Darwin-Jahr 1959 // Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hrsg. R. Brömer, U. Hoßfeld, N. Rupke. Berlin: VWD, 2000. S. 361–395 (Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie. Bd. 4).

- Reif W.-E., Hoßfeld U., Schoch R.* Discussion of Evolution in the German-Speaking World in the 1959 Darwin Centenary // The Literary and Cultural Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 3 / Eds. Th. Glick, E. Shaffer. London; New Delhi; New York; Sydney: Bloomsbury, 2014. P. 239–253, 362–366.
- Reif W.-E., Junker T., Hoßfeld U.* The Synthetic Theory of Evolution: General Problem and the German Contribution to the Synthesis // Theory Biosc. 2000. Vol. 119. P. 41–91.
- Reinig W.F.* Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen // Sitzungsber. Gesell. Naturforschender Freunde zu Berlin, 1935. S. 50–69.
- Reinig W.F.* Elimination and Selection. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetisch- und historisch-chorologischer Grundlage. Jena: Fischer, 1938. 146 S.
- Reinig W.F.* Besteht die Bergmannsche Regel zu Recht? // Archiv f. Naturgeschichte. 1939a. N. F. Bd. 8. Hf. 1. S. 70–89.
- Reinig W.F.* Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln // Zs. Induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939b. Bd. 76. S. 260–308.
- Remane A.* Die Abstammungslehre im gegenwärtigen Meinungskampf // Archiv für Rasse- und Gesellschaftsbiologie. 1941. Bd. 35. S. 89–122.
- Remane A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig: Geest und Portig, 1952. 400 S. (2 Aufl.: 1956. 364 S.).
- Remane A.* Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. S. 340–422.
- Rensch B.* Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Gebrüder Bornträger, 1929. 206 S.
- Rensch B.* Zoologische Systematik und Artbildungsproblem // Zool. Anz. Suppl. 6. und Verh. d. Deut. Zool. Gesell. 1933. S. 19–83.
- Rensch B.* Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugetieren // Archiv f. Naturgeschichte. 1936. N. F. Bd. 5. S. 317–363.
- Rensch B.* Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homoothermen Tieren zu Recht? // Archiv f. Naturgeschichte. 1938. N. F. Bd. 7. S. 364–390.
- Rensch B.* Typen der Artbildung // Biol. Rev. 1939. Bd. 14. S. 180–222.
- Rensch B.* Die paläontologischen Evolutionsregeln in Zoologischer Betrachtung // Biologia Generalis. 1943a. Bd. 17. H. 1. S. 1–55.
- Rensch B.* Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre // Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943b. S. 57–85.
- Rensch B.* Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart: Ferdinand Enke, 1947. 436 S. (2 Aufl.: 1954a; 3 erweiterte Aufl.: 1972).
- Rensch B.* Die phylogenetischen Abwandlungen der Ontogenese // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954b. S. 103–130.
- Rensch B.* Evolution Above the Species Level. London: Methuen, 1959a. XVII, 419 p.
- Rensch B.* Homo sapiens: Vom Tier zum Halbgott. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 1959b. 189 S.
- Rensch B.* Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage. Stuttgart: G. Fischer, 1968. XI, 293 S.
- Rensch B.* Biophilosophy. New York [u.a.]: Columbia Univ. Press: 1971a. XI, 377 p.
- Rensch B.* Die phylogenetischen Abwandlungen der Ontogenesen // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 völlig neu bearb. u. erw. Aufl. Bd. 2/2. Stuttgart: G. Fischer, 1971b. S. 1–28.
- Rensch B.* Das universale Weltbild: Evolution und Naturphilosophie. Frankfurt am Main: Fischer-Taschenbuch-Verl., 1977. 319 S.

- Rensch B.* Lebensweg eines Biologen in einem turbulente Jahrhundert. Stuttgart; New York: Fischer, 1979. V, 267 S.
- Rensch B.* Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1980. P. 284–303.
- Rensch B.* Probleme genereller Determiniertheit allen Geschehens. Berlin; Hamburg: Parey, 1988. 121 S.
- Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert. Frankfurt am Main 1995 / Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995. 448 S. (Suhrkamp Taschenbuch Wissenschaft. № 1229).
- Rheinberger H.-J.* Was bleibt vom Darwin-Jahr 2009? Entdeckt wurde nur ein Ei, aber der Ertrag des Jubiläums ist erstaunlich; Graswurzelbewegung // Frankfurter Allgemeine Zeitung. 2010. 7 April. S. 5.
- Richard Goldschmidt: Controversial Geneticist and Creative Biologist: a Critical Review of His Contributions / Ed. L. Piternick. Basel; Boston; Stuttgart: Birkhäuser, 1980. 153 p.
- Richards R.J.* The Theological Foundations of Darwin's Theory of Evolution // Experiencing Nature / Eds. P. Theerman, K. Parshall. Dordrecht: The Kluwer Academy Publishers, 1997. P. 61–79.
- Richards R.J.* The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2008. XX, 551 p.
- Richmond M.* The 'Domestication' of Heredity: The Familial Organization of Geneticists at Cambridge University, 1895–1910 // J. Hist. Biol. 2006a. Vol. 39. P. 565–605.
- Richmond M.* The 1909 Darwin Celebration: Reexamining Evolution in the Light of Mendel, Mutation and Meiosis // Isis. 2006b. Vol. 97. № 3. P. 427–484.
- Riedl R.* Die Ordnung des Lebendigen: Systemsbedingungen der Evolution. Hamburg; Berlin: Parey, 1975. 372 S.
- Rieppel O.* Karl Beurlen (1901–1985), Nature Mysticism and Aryan Paleontology // J. Hist. Biol. 2012. Vol. 45. № 2. P. 253–299.
- Rieppel O.* Styles of Scientific Reasoning: Adolf Remane (1898–1976) and the German Evolutionary Synthesis // J. Zool. Systematics and Evolutionary Research. 2013. Vol. 51. № 1. P. 1–12.
- Rignano E.* Über die Vererbung erworbener Eigenschaften: Hypothese einer Zentroepigenese. Leipzig: Engelmann, 1907. 399 S.
- Ringer F.K.* The Decline of the German Mandarins: The German Academic Community, 1890–1933. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1969. XIV, 528 S.
- Ringer F.K.* Education and Society in Modern Europe. Bloomington; London: Indiana Univ. Press, 1979. 370 p.
- Ringer F.K.* Fields of Knowledge; French Academic Culture in Comparative Perspective, 1890–1920. Cambridge; Paris: Cambridge Univ. Press, 1992. XII, 378 p.
- Ritzer M.* Darwin und der Darwinismus in der deutschsprachigen Literatur des 19. Jahrhunderts // Hrsg. K. Bayertz, M. Gerhard, W. Jaeschke Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert. Bd. 2. Der Darwinismus-Streit. Hamburg: Meiner, 2007. S. 154–185.
- Robertson Ch.* Ecological Adaptation and Ecological Selection // Science. 1906. Vol. 23. № 582. P. 307–310.
- Rogers J.A.* The Reception of Darwin's Origin of Species by Russian Scientist // Isis. 1973. Vol. 64. № 4. P. 484–503.
- Rolle Fr.* Charles Darwins Lehre von der Entstehung der Arten im Pflanzen- und Tierreich in ihrer Anwendung auf die Schöpfungsgeschichte. Frankfurt am Main: Hermann, 1863. 274 S.
- Rolle Fr.* Der Mensch, seine Abstammung und Gesittung im Lichte der Darwinschen Lehre von der Art-Entstehung und auf Grundlage der neuen geologischen Entdeckung dargestellt. Frankfurt am Main: Hermann, 1866. IX, 360 S.

- Roll-Hansen N.* The Lysenko Effect. The Politics of Science. Amherst, New York: Humanity Books, 2005. 335 p.
- Romanes G.J.* Darwin and After Darwin: An Exposition of Darwinian Theory and Discission of Post-Darwinian Questions Heredity and Utility. Bd. 2. London: Longmans, Green and Co, 1895. X, 344 p.
- Romantism and the Sciences / Hrsg. A. Cunnigham, N. Jardine. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 1990. XXII, 345 p.
- Ronshaugen M., McGinnis N., McGinnis W.* Hox Protein Mutation and Macroevolution of the Insect Body Plan // *Nature*. 2002. Vol. 415. P. 914–917.
- Ronquist F.* Hennig Willi (1913–1976) // *Evolution. The First Four Billion Years* / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009. P. 632–634.
- Rose M.R., Doolittle W.F.* Molecular Biological Mechanism of Speciation // *Science*. 1983. Vol. 220. P. 157–162.
- Rosenberg Ch.* Factors in the Development of Genetics in the United States: Some Suggestions // *J. Hist. Medic. and Allied Sci.* 1967. Vol. 22. P. 27–46.
- Rossmannith W.* Darwinismus, Kommunismus, Lysenkoismus // *Darwin und Darwinismus: Eine Ausstellung zur Kultur und Naturgeschichte* / Hrsg. B.-M. Baumunk, J. Rieß. Berlin: Akademie Verlag, 1994. S. 192–200.
- Roth K.H.* Ersten Generalplan Ost // *Mittlung der Dokumentationsstelle zur NS-Sozialpolitik*, 1985. Bd. 1. H. 4. S. 45–52.
- Roth K.H.* Schöner neuer Mensch. Der Paradigmenwechsel der klassischer Genetik und seine Auswirkung auf die Bevölkerungsbiologie des «Dritten Reichs» // *Der Griff nach der Bevölkerung. Aktualität und Kontinuität nazistischer Bevölkerungspolitik* / Hrsg. H. Kaupen-Haas. Nördlingen: Greno, 1986. S. 39–43.
- Roughgarden J.* The Genial Gene: Deconstructing Darwinian Selfishness. Berkeley: Univ. California Press, 2009. IX, 255 p.
- Rupke N.* Richard Owen: Victorian Naturalist. New Haven et al.: Yale Univ. Press, 1994. XVII, 462 p.
- Rupke N.* Richard Owen: Biology without Darwin. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 2009. XXII, 344 p.
- Ruse M.* Mystery of Mysteries: Is Evolution a Social Construction? Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1999. XII, 296 p.
- Ruse M.* The Evolution-Creation Struggle. Cambridge (Mass.). Cambridge Univ. Press, 2005. 327 p.
- Ruse M.* Huxley, Julian S. (1887–1975) // *Evolution. The First Four Billion Years* / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009. P. 645–649.
- Russian-German Links in Biology and Medicine. Abstracts. St. Petersburg, 1999–2003.
- Sandmann J.* Ernst Haeckel Entwicklungslehre als Teil seiner biologischen Weltanschauung // *Die Rezeption Evolutionstheorie im 19. Jahrhundert* / Hrsg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995. S. 326–346.
- Sang J.* The Evolution of Theodosius Dobzhansky edited by Mark B. Adams // *New Sci. Mag.* 1996. № 2015. P. 45.
- Sapp J.* The Evolution of Complexity // *Hist. Phil. Life Sci.* 1999. Vol. 21. № 2. P. 215–226.
- Sapp J.* Genesis. The Evolution of Biology. Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. 363 p.
- Satzinger H., Vogt A.* Elena Aleksandrovna und Nilolaj Vladimirovic Timofeef-Ressovsky (1898–1973, 1900–1981). Berlin: Max Planck Institute for the History of Science, 1999. 50 S.
- Satzinger H.* Die Geschichte der genetisch orientierten Hirnforschung von Cécile und Oskar Vogt (1875–1962, 1870–1959) in der Zeit von 1895 bis ca. 1927. Stuttgart: Dt Apotheker Verlag, 1998. 365 S.
- Sax K.* Soviet Biology // *Science*. 1944. Vol. 99. P. 298–299.
- Sax K.* Soviet Science and Political Philosophy // *Sci. Mon.* 1947. Vol. 65. P. 43–47.

- Schäfer W.* Gibt es eine Überspezialisierung im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung? // Natur und Volk. 1959. Bd. 89. S. 65–73.
- Schäffle A.E.F.* Bau und Leben des sozialen Körpers. Th. 1–4. Tübingen: Laup, 1875–1878.
- Schallmayer W.* Vererbung und Auslese im Lebenslauf der Völker. Eine staatswissenschaftliche Studie auf Grund der neueren Biologie. Jena: Fischer, 1903. X, 386 S.
- Schindewolf O.H.* Über die Siphonalbildung der Ammonoidea // Sitzungsber. Gesell. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 32–42.
- Schindewolf O.H.* Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin: Gebrüder Börnträger, 1936. VII, 108 S.
- Schindewolf O.H.* Grundfragen und Methoden der paläontologischen Chronologie. Berlin-Zehlendorf: Gebrüder Börnträger, 1944. VI, 139 S. (2 Aufl.: 1945, 3 Aufl. 1948).
- Schindewolf O.H.* Wesen und Geschichte der Paläontologie. Berlin: Wiss. Editions-gesellschaft, 1948. 108 S.
- Schindewolf O.H.* Grundlagen der Paläontologie: geologische Zeitmessung; organische Stammesentwicklung; biologische Systematik. Stuttgart: Schweizerbart, 1950a. XXXII, 505 S. (2 Aufl.: 1980).
- Schindewolf O.H.* Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie. Stuttgart: Schweizerbart, 1950b. 114 S.
- Schindewolf O.H.* Über die möglichen Ursachen als großen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol. 1954. Hf. 10. S. 457–464.
- Schindewolf O.H.* Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell. 1963. Bd. 114. Hf. 2. S. 430–455.
- Schindewolf O.H.* Erdgeschichte und Weltgeschichte // Abhandl. Akad. Wiss. und Lit. math.-nat. Kl. 1964. Hf. 3. S. 137–238.
- Schindewolf O.H.* Über den «Typus» in morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz; Wiesbaden: F. Steiner, 1969. 77 p.
- Schindewolf O.H.* Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics / Ed. W.-E. Reif, Chicago; London: The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII, 467 p.
- Schmalgausen I.I.* Factors of Evolution. The Theory Stabilizing Selection / Pref. by Th. Dobzhansky. Philadelphia; Toronto: Blakiston and Co, 1949. XV, 327 p.
- Schmalgausen I.I.* Die Evolutionsfaktoren. Eine Theorie der stabilisierenden Auslese / Hrsg. U. Hossfeld, L. Olsson, G.S. Levit, O. Breidbach. Stuttgart: Franz Steiner Verlag, 2010. LIX, 434 S.
- Schmidt H.* Ernst Haeckel. Denkmal eines grossen Lebens. Jena: Frommann, 1934. VIII, 118 S.
- Schmidt H.* Darwins Erbe in der Paläontologie // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 234–276.
- Schmiechen-Ackermann D.* Diktaturen im Vergleich. Darmstadt: Buchgesel, 2002. VIII, 174 S.
- Schmuhl H.-W.* Rassenhygiene, Nationalsozialismus, Euthanasie: von der Verhütung zur Vernichtung «lebensunwerten Lebens», 1890–1945. Die Synthese von Arzt und Henker. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 1987. 526 S.
- Schmuhl H.-W.* Rassenhygiene in Deutschland – Eugenetik in der Sowjetunion. Ein Vergleich // Im Dschungel der Macht. Intellektuelle Professionen unter Stalin und Hitler / Hrsg. D. Beyrau. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 2000. S. 360–376.
- Schneider L.* Biology and Revolution in Twentieth Century China. Landham, MD: Rowman and Littlefield, 2003. XI, 307 p.
- Schopf T.J.M.* Punctuated Equilibrium and Evolutionary Stasis // Paleobiology. 1981. Vol. 7. № 2. P. 156–166.
- Schopf T.J.M.* A Critical Assessment of Punctuated Equilibria. I. Duration of Taxa // Evolution. 1982. Vol. 36. № 6. P. 1144–1157.

- Schopf T.J. M.* Summary of a Critical Assessment of Punctuated Equilibria // Colloq. Inter. CNRS. 1983. № 330. P. 51–54.
- Schröder-Gudehus B.* Challenge to Transnational Loyalties: International Scientific Organizations after World War I // Science Studies. 1973. Vol. 3. P. 93–118.
- Schulz A.* It Takes Two: Sexual Strategies and Game Theory // Stud. Hist. and Phil. Biol. and Biomed. Res. 2010. Vol. 41. P. 41–49.
- Schwanitz F.* Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. Jena: Fischer, 1943. S. 430–478.
- Schwanitz F.* Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 2, erw. u. bearb. Aufl. 3 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954. S. 425–551.
- Schwanitz F.* Darwin und Evolution der Kulturpflanzen // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg. G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 123–148.
- Schwanitz F.* Die Entstehung der Kulturpflanzen als Modell für die Evolution der gesamten Pflanzenwelt // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. H. Heberer. 3 Aufl. Bd. II/2. Stuttgart: G. Fischer, 1971. S. 175–300.
- Schwanitz F.* Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. 2/1. Stuttgart: Fischer, 1974. S. 9–189.
- Schwartz J.* Sudden Origins: Fossils, Genes and Emergence of Species. New York: Wiley, 1999. XI, 420 p.
- Science and Creationism: A View of National Academy of Science. Washington: National Academy Press, 1984 (<http://ncseweb.org/media/voices/national-academy-sciences->, дата обращения 10 июня 1999 г.).
- Science and Creationism. A View of National Academy of Science. 2nd ed. Washington, DC: National Academy Press. 1999. P. 7–8.
- Science and Empire: Science and Colonial Enterprise / Ed. R. MacLeod. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2001. 332 p.
- Science and Ideology. A Comparative History / Ed. M. Walker. London; New York: Routledge, 2003. XV, 267 p.
- Science and the Pacific War: Science and Survival in the Pacific, 1939–1945 / Ed. R. MacLeod. Dordrecht: Cluwer Academy, 2000. XII, 320 p.
- Science and Society / Eds. J. Birx, E. I. Kolchinsky. SPb.: SPbB IHST RAN, 2000. 274 p.
- Scientific Revolution in National Context / Ed. R. Porter. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992. X, 305 p.
- Scott E. C.* Evolution versus Creationism. An Introduction. Berkeley: Univ. of California Press, 2005; 272 p.
- Scott E. C.* American Antievolutionism: Retrospect and Prospect // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009. P. 370–399.
- Scott W. B.* On Variation and Mutation // Amer. J. Sci. 1894. Vol. 48. № 287. P. 355–374.
- Scott W. B.* The History of Land Mammals in the Western Hemisphere. New York: Macmillan, 1913. XI, 693 p.
- Scudo F. M., Acanfora M.* Darwin and Russian Evolutionary Biology // The Darwin Heritage / Ed. D. Kohn. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1985. P. 731–752.
- Sedgwick A.* A Vestiges of the Natural History of Creation // Edinburgh Review, 1845. Vol. 82. P. 1–85 (Anonymous review).
- Seidlitz G. V.* Die Darwin'sche Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Tiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. Dorpat: Mattiesen, 1871. XXXVIII, 230 S.

- Seidlitz G. V.* Die Darwin'sche Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Tiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. Leipzig: Engelmann, 1875. VIII, 346 S.
- Seidlitz G. V.* Beiträge zur Descendenz Theorie. Leipzig: Engelmann, 1876. IV, 176 p.
- Selys R.* Defending Scientific Freedom and Democracy: The Genetics Society of America's Response to Lysenko // *J. Hist. Biol.* 2012. Vol. 45. P. 415–442.
- Semon R.* Die Mneme als arhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig: Engelmann, 1904. XIV, 353 p.
- Semon R.* Das Problem der Vererbung «erworbener Eigenschaften». Leipzig: Engelmann, 1912. VIII, 203 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.
- Sepkoski D.* Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2012. 432 p.
- Sepkoski D.* Towards «A Natural History of Data»: Evolving Practices and Epistemologies of Data in Paleontology, 1800–2000 // *J. Hist. Biol.* 2013. P. 401–444.
- Setoguchi A.* Darwin Commemorations and Three Generations of Historians of Biology // *East Asian Science, Technology and Society: An International Journal.* 2009. Vol. 3. P. 531–537.
- Setoguchi A.* Commemorating Darwin: Formation of Historical Perspectives on Reception of Evolutionary Theory in Japan // *The Japanese Journal of the History of Biology.* 2010. Vol. 83. № 1. P. 1–19.
- Sewertzoff A. N.* Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena: G. Fischer Verlag, 1931. XIV, 371 S.
- Shanks N.* God, the Devil, and Darwin. A Critique of the Intelligent Theory. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. XIII, 273 p.
- Shapere D.* The Meaning of the Evolutionary Synthesis // *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification* / Eds. E. Mayr, W.B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980. P. 388–398.
- Shapiro A.* Civic Biology and the Origin of the School Antievolution Movement // *J. Hist. Biol.* 2008. Vol. 41. P. 409–433.
- Shermer M.* In Darwin's Shadow: The Life and Science of Alfred Russel Wallace; a Biographical Study on the Psychology of History. Oxford: Oxford Univ. Press, 2002. XX, 422 p.
- Shine I., Wrobel S.* Thomas Hunt Morgan: Pioneer of Genetics. Lexington: Univ. Press of Kentucky, 1976. XIV, 159 p.
- Shubin N., Wake D.* Morphological Variation, Development and Evolution of the Limb Skeleton of Salamanders // *Amphibian Biology* / Ed. H. Heatwole. Vol. 5. Osteology. Chipping Norton (Australia): Surrey Beatty and Sons, 2003. P. 1782–1808.
- Shull A. F.* The Method of Evolution from the Viewpoint of the Geneticist // *Amer. Natur.* 1917. Vol. 51. № 606. P. 361–369.
- Shull A. F.* Evolution. New York: McGraw-Hill, 1936. X, 316 p.
- Shull G. H.* The Significance of Latent Characters // *Science.* 1907a. Vol. 25. № 646. P. 792–794.
- Shull G. H.* Some Latent Characters of a White Bean // *Science.* 1907b. Vol. 25. № 647. P. 828–832.
- Shull G. H.* Elementary Species and Hybrids of Bursa // *Science.* 1907c. Vol. 25. № 641. P. 590–591.
- Shull G. H.* The Genotypes of Maize // *Amer. Natur.* 1911. Vol. 45. № 532. P. 234–252.
- Shull G. H.* «Genotypes», «Biotypes», «Pure Lines» and «Clones» // *Science.* 1912. Vol. 35. № 888. P. 27–29.
- Simon W., Lippolt J.* Geochronologie als Zeitgerüst der Phylogenie // *Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre* / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. I. Stuttgart: G. Fischer, 1967. S. 161–237.
- Simpson G. G.* Mesozoic Mammalia I. American Triconodonts // *Amer. J. Sci.* 1925. Vol. 210. P. 145–165, 334–358.

- Simpson G. G.* A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. London: Printed by order of the Trustees, 1928. X, 215, [24] p.
- Simpson G. G.* American Mesozoic Mammalia. New Haven: Yale Univ. Press; London: H. Milford, Oxford Univ. Press, 1929. XV, 235 p.
- Simpson G. G.* The Fort Union of the Crazy Mountain Field, Montana, and Its Mammalian Faunas // *Bull. of US National Museum*. 1937. Vol. 169. P. 1–287.
- Simpson G. G.* Types in Modern Taxonomy // *Amer. J. Sci.* 1940. Vol. 238. P. 413–431.
- Simpson G. G.* Criteria for Genera, Species, and Subspecies in Zoology and Paleozoology // *Ann. of New York Acad. of Sci.* 1943. Vol. 44. P. 145–178.
- Simpson G. G.* Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.
- Simpson G. G.* The Principles of Classification and a Classification of Mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. Hist.* 1945. №85. P. 1–350.
- 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.* Horses; the Story of the Horse Family in the Modern World and through Sixty Million Years of History. New York: Oxford Univ. Press, 1951a. XXIV, 247 p.
- Simpson G. G.* The Species Concept // *Evolution*. 1951b. Vol. 5. P. 285–298.
- Simpson G. G.* The Major Features of Evolution. New York: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.
- Simpson G. G.* Mesozoic Mammals and the Polyphyletic Origin of Mammals // *Evolution*. 1959. Vol. 13. №3. P. 405–414.
- Simpson G. G.* Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia Univ. Press, 1961. 247 p.
- Simpson G. G.* This View of Life; the World of an Evolutionist. New York: Harcourt, Brace and World, Inc., 1964. IX, 308 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* // Eds. M. K. Hecht, W. C. Steere. New York Applaton-Century-Crofts, 1970. P. 44–90.
- Simpson G. G.* Leben der Vorzeit. Stuttgart: Enke, 1972a. VII, 197 S.
- Simpson G. G.* Biologie und Mensch. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1972b. 216 S.
- Simpson G. G.* Pferde. Berlin; u. a.: Parey, 1977 (2 Aufl. 1984). 240 S.
- Simpson G. G.* Concession to the Improbable: An Unconventional Autobiography. New Haven: Yale Univ. Press, 1978. XI, 291 p.
- Simpson G. G.* Introduction: Forty Years Later // *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia Univ. Press, 1984a. P. XIII–XXVI.
- Simpson G. G.* Fossilien: Mosaiksteine zur Geschichte des Lebens. Heidelberg: Spektrum der Wissenschaft, 1984b. 275 S.
- Simpson G. G., Roe A.* Quantitative Zoology; Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals. New York; London: McGraw-Hill, 1939. xvii, 414 p.
- Slavet E.* Freud's Lamarckism and the Politics of Racial Science // *J. Hist. Biol.* 2008. Vol. 41. P. 37–80.
- Slotten R. A.* The Heretic in Darwin's Court: the Life of Alfred Russel Wallace. New York; et al.: Columbia Univ. Press, 2004. VIII, 602 p.
- Smith Ch. H.* Alfred Russel Wallace's World of Final Causes // *Theory BioSci.* 2013. Vol. 132. P. 239–249.
- Smocovitis V. B.* Botany and the Evolutionary Synthesis: the Life and Work of G. Ledyard Stebbins. PhD. dissertation. Ithaca, New York: Cornell University, 1988. 375 p.
- Smocovitis V. B.* Disciplining Evolutionary Biology: Ernst Mayr and the Founding of the Society for the Study of Evolution and Evolution (1939–1950) // *Evolution*. 1994a. Vol. 48. P. 1–8.
- Smocovitis V. B.* Organizing Evolution: Founding the Society for the Study of Evolution (1939–1950) // *J. Hist. Biol.* 1994b. Vol. 27. P. 241–309.

- Smocovitis V.* Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press, 1996. 230 p.
- Smocovitis V.B.* G. Ledyard Stebbins Jr. and the Evolutionary Syntesis (1924–1950) // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1625–1637.
- Smocovitis V.B.* Anderson, Edgar // American National Biography / Eds. J. A. Garraty, M. C. Carnes. Oxford: Oxford Univ. Press 1999a Vol. 1. P. 452–453.
- Smocovitis V.B.* Jens Clausen // American National Biography / Eds. J. A. Garraty, M. C. Carnes. Oxford: Oxford Univ. Press. 1999b. Vol. 5. P. 12–13.
- Smocovitis V.B.* The 1959 Darwin Centennial Celebration in America // Commemorative Practices in Science: Historical Perspectives on the Politics of Collective Memory / Eds. P. G. Abir-Am, C. A. Elliot. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1999c. P. 274–323.
- Smocovitis V.B.* Anderson, Edgar (1897–1969) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009a. P. 415–417.
- Smocovitis V.B.* Clausen, Jens (1891–1969) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009b. P. 483–486.
- Smocovitis V.B.* Stebbins George Ledyard (1906–2000) // Evolution. The First Four Billion Years / Eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.); London: The Belknap Press, 2009c. P. 871–873.
- Smocovitic V.B., Ayala Fr. J. G.* Leynard Stebbins (1906–2000) // Biogr. Memoirs of Natl. Acad. Sci. 2004. Vol. 85. P. 3–24.
- Sozialer Raum und akademische Kulturen. Studien zur europäischen Hochschul- und Wissenschaftsgeschichte im 19. und 20. Jahrhundert / Hrsg. Jü. Schriewer. Frankfurt am Main; Wien u. a.: Lang, 1993. 470 S.
- Spemann H.* Forschung und Leben. Stuttgart: F. Spemann, 1943. 344 S.
- Spengler O.* Der Untergang des Abendlandes: Umriss einer Morphologie der Weltgeschichte. Berlin; München: Beck, 1911. 1249 S.
- Spencer W.* Levels of Divergence in *Drosophila* Speciation // Amer. Natur. 1940. Vol. 74. P. 299–319.
- Spillman W.J.* Inheritance of Fluctuating Variations // Science. 1908a. Vol. 27. № 691. P. 509–510.
- Spillman W.J.* An Interpretation of Elementary Species // Science. 1908b. Vol. 27. № 701. P. 896–898.
- Spillman W.J.* The Origin of Varieties in Domesticated Species // Science. 1908c. Vol. 28. № 712. P. 252–254.
- Spillman W.J.* The Mendelian View of Melanin Formation // Amer. Natur. 1910a. Vol. 44. № 518. P. 116–123.
- Spillman W.J.* Mendelian Phenomena without de Vriesian Theory // Amer. Natur. 1910b. Vol. 44. № 520. P. 214–228.
- Spillman W.J.* Heredity // Amer. Natur. 1910c. Vol. 44. № 524. P. 504–512.
- Spillman W.J.* Heredity // Amer. Natur. 1911. Vol. 45. № 529. P. 60–64.
- Stalinism and Nazism: Dictatorships in Comparison / Eds. I. Kershaw, M. Levin. Cambridge. Cambridge Univ. Press, 1997. XII, 369 p.
- Stamhius I.* The «Rediscovery» of Mendel's Laws Was Not Important to Hugo de Vries: Evidence from His Letters to Jan Willem Moll // Folia Mendel. 1995. Vol. 30. P. 13–30.
- Stamhius I.* The Reaction of Hugo de Vries's Intracellular Pangenesis; the Discussion with August Weismann // J. Hist. Biol. 2003. Vol. 36. P. 199–152.
- Stamhuis I. H., Meuer O. O., Zevenhuizen E J. A.* Hugo de Vries on Heredity, 1889–1903. Statistics, Mendelian Laws, Pangenesis, Mutations // Isis. 1999. Vol. 90. № 2. P. 238–267.
- Standfuss M.-R.* Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren // Neue Denkschriften Allg. Schweizerischen Gesell. f. Gesamten Naturwissenschaften. Zurich, 1899. Bd. 36. 81 S.
- Stanley S.M.* Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco, 1979. XII, 332 p.
- Starck D.* Tendenzen und Strömungen in der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere im 19. und 20. Jahrhundert // Natur und Museum. 1977. Bd. 197. Hf. 4. S. 93–120.

- Starck D.* Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen // *Med. Hist. J.* 1980. Bd. 15. S. 44–55.
- Stebbins G. L.* Types of Polyploids. Their Classification and Significance // *Adv. Genet.* 1947. Vol. 1. P. 403–429.
- Stebbins G. L.* Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia Univ. Press, 1950. XIX, 643 p.
- Stebbins G. L.* Processes of Organic Evolution of Plants. New Jersey: Englewood Cliffs-Prentice Hall, 1966. 191 p. (2nd ed.: 1971; 3rd ed.: 1977).
- Stebbins G. L.* Evolutionsprozesse: Evolutionsgänge in Wandel der Organismen. Stuttgart: G. Fischer, 1968. VIII, 187 S. (2 Aufl.: 1980. 229 S.).
- Stebbins G. L.* The Basis of Progressive Evolution. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 1969. 150 p.
- Stebbins G. L.* Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold, 1971. VIII, 216 p.
- Stebbins G. L.* Flowering Plants. Evolution Above the Species Level. Cambridge (Mass.): Berknap Press, 1974. XVII, 399 p.
- Stebbins G. L.* Edgar Anderson // *Biogr. Memoirs of Natl. Acad. Sci. USA.* 1978. Vol. 49. P. 3–23.
- Stebbins G. L.* Darwin to DNK, Molecules to Humanity. San Francisco: W.H. Freeman and Co. 1982. VX, 491 p.
- Stebbins G. L.* Perspectives in the Evolutionary Theory // *Evolution.* 1982b. Vol. 36. №6. P. 1109–1118.
- Stebbins G. L., Ayala F. J.* Is a New Evolutionary Synthesis Necessary? // *Science.* 1981. Vol. 213. №4511. P. 967–971.
- Steffes D. M.* Panpsychic Organicism: Sewall Wright's Philosophy for Understanding Complex Genetic Systems // *J. Hist. Biol.* 2007. Vol. 40. P. 327–361.
- Stegmann U. E.* What Can Natural Selection Explain? // *Stud. Hist. Philos. Biol. Biom. Sc.* 2010. Vol. 41. H. 1. P. 61–66.
- Steinmann G.* Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig: Engelmann, 1908. VIII, 284 S.
- Steller G. W.* De bestiis marinis. Cum 8 tabulis incisus // *Novi Commentarii.* 1751. Vol. 1. P. 239–398.
- Stern C.* Interspecies Sterility // *Amer. Natur.* 1936. Vol. 70. №727. P. 123–142.
- Stern C.* Richard Benedict Goldschmidt, 1878–1958 // *Biogr. Memoirs of Natl. Acad. Sci. USA.* New York. 1967. Vol. 39. P. 141–192.
- Stern C.* Richard Benedict Goldschmidt (1878–1958): a Biographical Memoirs // *Richard Goldschmidt, Controversial Geneticist and Creative Biologist: a critical review of his contributions* / Ed. L. Piternik. Basel; Boston; Stuttgart: Birkhäuser, 1980. P. 68–89.
- Stolz R.* Geleitwort der Friedrich-Schiller-Universität // *Julius Schaxel an Ernst Haeckel: 1906–1917* / Hrsg. E. Krauß. Leipzig; Jena; Berlin: Urania, 1987. S. 7–14.
- Stomps T. J.* Parallel Mutations in *Oenothera biennis* L. // *Amer. Natur.* 1914. Vol. 48. №572. P. 494–497
- Stresemann E.* Über die europäischen Baumläufer // *Verh. Ornith. Gesell. Bayern.* 1919. Bd. 14. S. 39–74.
- Stresemann E.* Über Färbungsmutationen bei nichtdomestizierten Vögeln // *Verhandl. Deut. Zool. Gesell.* 1925. Bd. 30. S. 159–166.
- Stresemann E.* Übersicht über die «Mutationsstudien». I–XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse // *Jb. f. Ornithologie.* 1926. Bd. 74. S. 377–385.
- Stresemann E.* Aves // *Handbuch der Zoologie.* Bd. 7. Abt. 2 / Hrsg. W. von Kükenthal, T. Krumbach. Berlin: Leipzig: W. de Gruyter, 1927–1934. XII, 899 S.
- Stresemann E.* Zur Frage der Artbildung in der Gattung Geospiza // *Organ des Club van Niederl. Vogelkundigen.* 1936. №9. S. 13–21.

- Stresemann E.* Die Entwicklung der Ornithologie. Von Aristoteles bis zur Gegenwart. Berlin: F. W. Peters, 1951. 431 S.
- Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N. W.* Artentstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus* // *Biol. Zbl.* 1947. Bd. 66. Hf. 3–4. S. 56–76.
- Stringer C.B., Andrews P.* Genetic and Fossil Evidence for Origin of Modern Humans // *Science*. 1988. Vol. 239. P. 1263–1268.
- Stubbe H.* Mutationen and Art-Entstehung // *Umschau*. 1942. Bd. 46. S. 116–118.
- Stubbe H., Wettstein F. von.* Über die Bedeutung von Klein- und Großmutationen in der Evolution // *Biol. Zbl.* 1941. Bd. 61. S. 264–297.
- Sturtevant A.H.* Thomas Hunt Morgan, 1866–1945 // *Biogr. Memoirs of Natl. Acad. Sci. USA*. 1959. Vol. 33. P. 283–325.
- Sturtevant A.H.* A History of Genetics. New York: Harper and Row, 1965. VIII, 165 p.
- Suarez-Diaz E.* Making Room for New Faces: Evolution, Genomics and the Growth of Bioinformatics // *Hist. Phil. Life Sci.* 2010. Vol. 32. № 1. P. 65–90.
- Suarez-Diaz E., Anaya-Munoz V.* History, Objectivity, and the Construction of Molecular Phylogenies // *Stud. Hist. Phil. Biol. Biomed. Sci.* 2008. Vol. 39. 451–468.
- Suess E.* Über die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in der Niederung von Wien // *Sitzungsber. d. math.-naturwiss. Klasse d. Kais. Akademie der Wissensch.* 1863. Bd. 47. Hf. 1. S. 306–334.
- Suess E.* Entstehung der Alpen. Wien: Braumüller, 1875. IV, 168 S.
- Suess E.* Das Antlitz der Erde. Bd. III. Wien: Tempsky, 1909. 789, 158 S.
- Suloway F.J.* Geographic Isolation in Darwin's Thinking. The Vicissitudes of a Crucial Idea // *Stud. Hist. Biol.* 1979. № 3. P. 23–75.
- Suloway F.J.* Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend // *J. Hist. Biol.* 1982a. Vol. 15. № 1. P. 1–53.
- Suloway F.* Darwin's Conversion: The Beagle Voyage and its Aftermath // *J. Hist. Biol.* 1982b. Vol. 15. P. 325–396.
- Suloway F.* Tantalizing Tortoises and the Darwin-Galapagos Legend // *J. Hist. Biol.* 2009. Vol. 42. № 1. P. 3–31.
- Sumner F.B.* The Stability of Subspecific Characters under Changed Conditions of Environment // *Amer. Natur.* 1924. Vol. 58. P. 481–505.
- Sumner F.B.* An Analysis of Geographic Variation in Mice of the *Peromyscus polionotus* Group from Florida and Alabama // *J. Mammalogy*. 1926. Vol. 7. P. 149–184.
- Sumner F.B.* Genetic, Distributional and Evolutionary Studies of the Subspecies of Deer Mice (*Peromyscus*) // *Bibliographic Genetica*. 1932. Vol. 9. P. 1–106.
- Sumner F.B.* Taxonomic Distinctions Viewed in the Light of Genetics // *Amer. Natur.* 1934. Vol. 68. № 715. P. 137–149.
- Sunderland M.E.* Regeneration: Thomas Hunt Morgan's Window into Development // *J. Hist. Biol.* 2010. Vol. 43. P. 325–361.
- Systematics and the Origin of Species: on Ernst Mayr's 100th Anniversary / Eds. J. Hey, W. M. Fitch, F. Ayala. Washington, DC.: National Academies Press, 2005. XIII, 367 p.
- Syvanen M.* Cross-Species Gene Transfer; Implications for a New Theory of Evolution // *J. Theor. Biol.* Vol. 112. № 2. P. 333–343.
- Tabery J.* The «Evolutionary Synthesis» of George Udny Yule // *J. Hist. Biol.* 2004. Vol. 37. P. 71–104.
- Tabery J.R.A.* Fisher, Lancelot Hogben and the Origin(s) of Genotype–Environment Interaction // *J. Hist. Biol.* 2008. Vol. 41. P. 717–761.
- Takhtajan A.* Evolutionary Trends in Flowering Plants. New York: Columbia Univ. Press, 1991. 241 p.
- Teich M.* Haldane and Lysenko Revisited // *J. Hist. Biol.* 2007. Vol. 40. № 3. P. 557–563.

- Templeton A.R.* Modes of Speciation and Inferences Based on Genetic Distances // *Evolution*. 1980a. Vol. 34. P. 719–729.
- Templeton A.R.* The Theory of Speciation via the Founder Principle // *Genetics*. 1980b. Vol. 94. P. 1011–1038.
- Templeton A.R.* Mechanism of Speciation – Population Genetic Approach // *Ann. Rev. Biol. Syst.* 1981. Vol. 12. P. 23–48.
- Templeton A.R.* Why Read Goldschmidt? // *Paleobiology*. 1982. № 8. P. 474–481.
- Terroristischen Diktaturen im 20. Jahrhundert: Strukturelemente der nationalsozialistischen und stalinistischen Herrschaft / Hrsg. M. Vetter. Opladen: Westdeutsche Verlag, 1996. 212 S.
- Thaxton Ch. B., Bradley W.L., Olsen R.L.* The Mystery of Life's Origin. Reassessing Current Theories. New York: Philosophical Library, 1984. XII, 228 p.
- The Cambridge Companion to the «Origin of Species» / Eds. M. Ruse, R. Richards. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. 428 p.
- The Code of Codes: Scientific and Social Issues in the Human Genome Proejct / Eds. D. Kelves, L. Hood. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1992. X, 397 p.
- The Comparative Reception of Darwinism / Ed. T. Glick. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1988. 534 p.
- The Correspondence of Charles Darwin / Eds. Fr. Burkhardt, S. Smith et al. Vols. 1–18. 1821–1863. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985–2009.
- The Culture of Western Europe. The Nineteenth and Twentieth Centuries / Ed. G.L. Mosse. Boulder: Westview Press, 1988. 430 p.
- The Darwinian Heritage / Ed. D. Kohn. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. 1152 p.
- The Evolution of Living Organisms; a Symposium to Mark the Centenary of Darwin's «Origin of Species» and of the Royal Society of Victoria, held in Melbourne, December, 1959 / Ed. G. W. Leeper. Melbourne: Melbourne Univ. Press, 1962. 459 p.
- The Evolution of Theodosius Dobzhansky / Ed. M.B. Adams. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1994. XI, 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. XYII, 487 p.
- The Handbook for Genetics and Society: Mapping the New Genomic Era / Eds. P. Atkinson, P. Glasner, M. Lock. London: Routledge, 2009. XXVI, 539 p.
- The Literary and Cultural Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 3–4 / Eds. T.F. Glick, E. Shaffer. London; New Delhi; New York; Sydney: Bloomsbury Academic, 2014. LII, 659 p.
- The New Systematics / Ed. J. S. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. 583 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 / Eds. E.-M. Engels, T.F. Glick. New York; London: Continuum, 2008. LXXII, 659 p.
- The Scientific Papers of Ledyard Stebbins (1929–2000) / Eds. D.J. Crawford, V.B. Smocovitis. Ruggell, Liechtenstein: Gantner et al., 2004. 368 p.
- The Welborn Science. Eugenics in Germany, France, Brazil and Russia / Ed. M.B. Adams. New York: Oxford Univ. Press, 1990. X, 242 p.
- Theunissen B.* Darwin and His Pigeons. The Analogy Between Artificial and Natural Selection Revisited // *J. Hist. Biol.* 2012. Vol. 45. P. 179–212.
- Thompson P.* Tempo and Mode in Evolution: Punctuated Equilibrium and the Modern Synthetic Theory // *Phil. of Sci.* 1983. Vol. 50. P. 432–451.
- Timoféeff-Ressovsky N.W.* A Reserve Genovariation in *Drosophila funebris* // *Genetics*. 1927. Vol. 27. P. 125–127.
- Timoféeff-Ressovsky N.W.* The Effect of X-rays in Producing Somatic Genovariations in *Drosophila melanogaster* // *Amer. Natur.* 1929. Vol. 63. № 685. P. 118–124.

- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Verschiedenheit der «normalen» Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Population von *Drosophila melanogaster* // Biol. Zbl. 1932a. Bd. 52. Hf. 8. S. 468–476.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* The Geno-Geographical Work with *Epilachna chrysolina* // Proc. 6th Inter. Cong. Genetics. 1932b. Vol. 2. P. 230–232.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Rückenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. III. Röntgen-mutationen in entgegengesetzten Richtungen am forked Locus von *Drosophila melanogaster* // Zs. f. indukt. Abstammungs und Vererbungslehre. 1933. Bd. LXIV. Hf. 1/2. S. 173–175.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps // Nachr. Gesell. Wiss. Göttingen. Biol. 1934. Bd. 6. S. 53–106.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* // Arch. Naturgesch. N.F. 1935a. Bd. 4. H. 2. S. 245–257.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei *Drosophila melanogaster*. I. Versuche innerhalb normaler Temperaturgrenzen // Zs. f. indukt. Abstammungs und Vererbungslehre. 1935b. Bd. 70. H. 1. S. 125–129.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Experimentelle Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen // Der Erbarzt. 1935c. Bd. 2. H. 8. S. 117–118.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Some Genetic Experiments on Relative Viability // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1936. Vol. 121. P. 45–47.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden; Leipzig: Steinkopff, 1937. X, 181 S.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zs. f. indukt. Abstammungs und Vererbungslehre. 1939a. Bd. 76. Hf. 1/2. S. 158–219.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Genetik und Evolutionsforschung // Verh. Deut. Zool. Gesell.; Zool. Anz. Suppl. 1939b. 12. S. 157–169.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Mutations and Geographical Variation // The New Systematics / Ed. J. S. Huxley. London; Oxford: Claredon Press, 1940a. P. 73–136.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Zur Frage über «Eliminationsregel»: Die geographische Größenvariabilität von *Emberiza Aureola* Pall. // J. f. Ornithologie. 1940b. Bd. 88. Hf. 2. S. 334–340.
- Timofeeff-Ressovsky N. W., Fogt O.* Über idisomatische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für diese Klassifikation der Krankheiten // Naturwissenschaften. 1926. Bd. 14. № 50/51. S. 1188–1190.
- Timofeeff-Ressovsky E. A., Timofeeff-Ressovsky N. W.* Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population // Roux Arch. Entwicklungsmech. Org. 1927. Bd. 109. S. 70–109.
- Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbrück M.* Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur // Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Neu Folge. 1935. Bd. 1. № 13. S. 189–245.
- Todes D.* Darwin without Malthus. The Struggle for Existence and Russian Evolutionary Thought, 1819–1917. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1989. 221 p.
- Tower W. L.* The Determination of Dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ Cells at Fertilization // Biol. Bull. 1910. Vol. 18. № 6. P. 285–353.
- Transformations of Lamarckism. From Subtle Fluids to Molecular Biology / Eds. S. B. Gissis, E. Jablonka. Cambridge (Mass.); London: The MIT Press, 2011. XVI, 457 p.
- Trivers R.* The Evolution of Reciprocal Altruism // Quart. Rev. Bio. 1971. Vol. 46. № 1. P. 35–57.
- Uexküll Ja. von.* Volk und Staat // Die neue Rundschau. 1915. Bd. 26. S. 53–66.
- Uexküll Ja. von.* Biologie und Wahlrecht // Deutsche Rundschau. 1917. Bd. 174. S. 183–203.

- Uexküll Ja. von.* Staatsbiologie (Anatomie – Physiologie – Pathologie des Staates). Berlin: Paetel, 1920. 55 S.
- Uschmann G.* Ernst Haeckel: Forscher, Künstler, Mensch; Briefe. Leipzig; Jena: Urania, 1958. 275 S.
- Van der Steen W.* Evolution as Natural History: a Philosophical Analysis. Westport (Connecticut): Praeger, 2000. XII, 181 p.
- Vargas A. O.* Did Paul Kammerer Discover Epigenetic Inheritance? A Modern Look at the Controversial Midwife Toad Experiments // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 2009. Vol. 312B. P. 1–8 (<http://vargaslab.files.wordpress.com/2009/03/vargas-2009-kammerer.pdf>, дата обращения 21 нояб. 2014 г.).
- Vaughan T. W.* The Work of Hugo de Vries and its Importance in the Study of Problems of Evolution // Science. 1906. Vol. 23. № 592. P. 681–691.
- Vavilov N. I.* The New Systematics of Cultivated Plants // The New Systematics / Ed. Ju. Huxley. London; Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 549–566.
- Villee C.* The Phenomenon of Homoeosis // Amer. Natur. 1942. Vol. 76. P. 494–506.
- Virchow R. L.* Die Cellulpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. Berlin: Hirschwald, 1858. XVI, 440 S.
- Virchow R.* Ueber die Methode der wissenschaftliche Anthropologie // Zs. f. Ethnologie, 1872. Vol. 2. S. 300–320.
- Vogt K.* Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde. Bd. 1–2. Gießen: Ricker, 1863. 298, 328 S.
- Vorwort // Archive für Rassen und Gesellschaftsbiologie. 1904. Bd. 1. Hf. 1. S. 1–3.
- Vučinich A.* Darwin in Russian Thought. Berkley: Univ. of California Press, 1988. X, 468 p.
- Waagen W.* Die Formenreiche des Ammonites Subradiatus // Ber. geol.-paläont. Beiträge. 1869. Bd. 2. S. 179–256.
- Waagen W.* Das Schöpfungsproblem // Natur und Offenbarung. 1898. Bd. 48. S. 641–660; 719–734.
- Waddington C.* Evolution of Developmental Systems // Nature. 1941. Vol. 47. P. 108–110.
- Wagner M.* Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Dunker und Humblot. 1868. VIII, 62 S.
- Wagner M.* Ueber den Einfluss der geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränderungen der Organismen // Sonderberich. Bayer. Akad. Wissensch. München, 1871. Bd. 11. S. 154–174.
- Wagner M.* Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel: Benno Schwalbe, 1889. 667 S.
- Wahlert G. von.* The Role of Ecological Factors in the Origin of Higher Levels of Organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. P. 288–300.
- Wake D.* Schmalhausen's Evolutionary Morphology and its Value in Formulating Research Strategies // Systematic Biology as a Historical Science. Memor. Della Soc. Ital. di Sci. Natur, e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. 1996. Vol. 27. P. 129–132.
- Walker M.* Nazi Science: Myth, Truth, and the German Atomic Bomb. New York et al.: Plenum Press, 1995. VIII, 325 p.
- Wallace A. R.* On the Tendency of Species to Form Varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. III. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type // J. Proc. Linn. Soc. Lond. 1858. № 3. P. 53–62.
- Wallace A. R.* On the Phenomena of Variation and Geographical Distribution as Illustrated by the Papilionidae of the Malayan Region // Trans. Linn. Soc. 1865. Vol. 25. P. 1–71.
- Wallace A. R.* The Malay Archipelago: the Land of the Orang-utan, and the Bird of Paradise: A Narrative of Travel, with Studies of Man and Nature. Vol. 1–2. London: Macmillan and Co, 1869. XXIII, 478 p.
- Wallace A. R.* Contributions to the Theory of Natural Selection: a series of essays. London: Macmillan and Co, 1870. XVI, 384 p.

- Wallace A. R.* The Geographical Distribution of Animals: with study of relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. London: Macmillan and Co, 1876. VIII, 607 p.
- Wallace A. R.* Island Life, or The phenomena and causes of insular faunas and floras, including a revision and attempted solution of the problem of geological. London: Macmillan and Co, 1880. XVII, 526 p.
- Wallace A. R.* Darwinism; an exposition of the theory of natural selection with some of its applications. London: Macmillan and Co, 1889. XVI, 494 p.
- Wallace A. R.* Life: A Record of Events and Opinions. London: Chapman, 1905. 405 p.
- Wallace A. R.* The World of Life; a manifestation of creative power, directive mind and ultimate purpose. London: Chapman and Hall, 1910. XVI, 408 p.
- Wallace D. R.* The Bonehunters' Revenge: Dinosaurs, Greed and the Greatest Scientific Fraud of the Gilded Age. Boston: Houghton: Mifflin, 1999. XIV, 366 p.
- Walther J.* Über die Lebensweise fossiler Meersthiere // Zs. Deut. geol. Gesell. 1897. Hf. 2. S. 209–273.
- Walther J.* Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit. Berlin: Reimer, 1900. XIV, 175 S.
- Walther J.* Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig: Veit, 1908. IV, 570 S.
- Walther J.* Allgemeine Paläontologie. Geologischen Fragen in biologischer Betrachtung, Berlin; Leipzig: Gebrüder Börnträger, 1919. X, 191 S.
- Walton L. B.* Organic Evolution and the Significance of Some New Evidence Bearing on the Problem // Amer. Natur. 1918. Vol. 52. № 622–623. P. 521–548.
- Watson J. D.* Foreword // Darwin Ch. The indelible stamp. The Evolution of an Idea / Ed. J. D. Watson. Philadelphia; London: Runnung Press, 2005. P. VII–XIV.
- Webber H. J.* The Effect of Research in Genetics on the Art of Breeding // Science. 1912. Vol. 35. № 903. P. 597–609.
- Weber H.* Konstruktionsmorphologie // Zool. Jb. Abt. 3. 1958. Bd. 68. S. 1–112.
- Weber M.* Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriß der Verstehenden Soziologie. Bd. 2. Tübingen: Mohr, 1925. S. 387–892.
- Wedekind R.* Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Berlin: Gebrüder Bornträger, 1916. 60 S.
- Wedekind R.* Über Virenzperioden (Blütenperioden) // Sitzber. Gesell. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 17–31.
- Wehler H.-U.* The German Empire: 1871–1918. Leamington Spa; Dover: Berg Publishers, 1985. 293 p.
- Weidenreich F.* Vererbungsexperiment und vergleichende Morphologie // Paläontologische Zs. 1929. Bd. 11. S. 275–276.
- Weindling P.* Darwinism and Social Darwinism in Imperial Germany: The Contribution of Cell Biologist Oscar Hertwig (1849–1922). Stuttgart; New York: Fischer, 1991. 355 p.
- Weindling P.* «Mustergau» Thüringen: Rassenhygiene zwischen Ideologie und Maschtpolitik // «Kämpferische Wissenschaft». Studien zur Universität Jena im Nationalsozialismus / Hrsg. U. Hoßfeld, Ju. John. O. Lemuth, R. Stutz. Köln; Weimar; Wien: Böhlau, 2003. 1160 S.
- Weinert H.* Die geistigen Grundlagen des Menschwerdung. Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. S. 707–734.
- Weingart P., Kroll Ju., Bayertz K.* Rasse, Blut und Gene. Geschichte der Eugenik und Rassenhygiene in Deutschland. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1988. III, 746 S.
- Weiner D. R.* Little Corner of Freedom. Russian Nature Protection from Stalin to Gorbachev. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. of California Press, 1999. XIV, 556 c.
- Weingarten M.* Organismuslehre und Evolutionstheorie, Hamburg: Kovač, 1992. 334 S.
- Weingarten M.* Organismen — Objekte oder Subjekte der Evolution? Darmstadt: Wiss. Buches., 1993. VII, 314 S.

- Weinreich M. Hitler's Professors: The Part of Scholarship in Germany's Crimes Against the Jewish People. New York: Yiddish Scientific Institute, 1946. 291 p.
- Weinstein A. Morgan and the Theory of Natural Selection // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1980. P. 432–445.
- Weismann A. Über die Berechtigung der Darwinschen Theorie: ein akademischer Vortrag gehalten am 8. Juli 1868 in der Aula der Universität zu Freiburg im Breisgau. Leipzig: Engelmann, 1868. IV, 39 S.
- Weismann A. Über den Einfluss der Isolierung auf die Artbildung. Leipzig: Engelmann, 1872. IV, 108 S.
- Weismann A. Studien zur Deszendenztheorie. Bd. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig: W. Engelmann, 1875. IV, 94 S.
- Weismann A. Studien zur Deszendenztheorie. Bd. II. Ueber die letzten Ursachen der Transmutation. Leipzig: W. Engelmann, 1876. XXII, 336 S.
- Weismann A. Ueber die Vererbung: ein Vortrag. Jena: Fischer, 1883. IV, 59 S.
- Weismann A. Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena: Fischer, 1885. IV, 122 S.
- Weismann A. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie. Jena: Fischer, 1886. VIII, 128 S.
- Weismann A. Amphimixis oder Vermischung der Individuen. Jena: Fischer, 1891. IV, 176 S.
- Weismann A. Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung. Jena: Fischer, 1892a. XVIII, 628 S.
- Weismann A. Aufsätze über Vererbung und verwandte biologischen Fragen. Jena: Fischer, 1892b. V, 848 S.
- Weismann A. Die Allmacht der Naturzüchtung: eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena: Fischer, 1893. IV, 96 S.
- Weismann A. Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. 1. Berlin: Fischer, 1902. XII, 200 S.
- Weismann A. The Selection Theory // Darwin and Modern Science; Essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of the Origin of species / Ed. A. C. Seward. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909a. P. 18–65.
- Weismann A. Charles Darwin und sein Lebenswerk. Jena: Fischer, 1909b. IV, 32 S.
- Weismann A. Vorgänge über Deszendenztheorie: gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau. 3 umgearb. Aufl. Bd. 1. Jena: Fisher, 1913. XIV, 342 S.
- Weiss Sh. Race Hygiene and Rational Management of National Efficiency: Wilhelm Schallmayer and the Origin of German Eugenics, 1890–1920. Ann Arbor: Johns Hopkins Univ., 1983. X, 354 p.
- Weiss Sh. Essays Review; Racial Science and Genetics at the Kaiser Wilhelm Society // J. Hist. Biol. 2005. Vol. 38. P. 367–369.
- Weiss Sh. Human Genetics and Politics as Mutual Beneficial Resources: the Case of the Kaiser Wilhelm Institute for Anthropology, Humane Genetics und Eugenics during Third Reich // J. Hist. Biol. 2006. Vol. 39. P. 41–88.
- Weissman Sh. The Origin of Species: the Debate between August Weismann and Moritz Wagner // J. Hist. Biol. 2010. № 43. P. 727–766.
- Wells H. G., Huxley Ju., Wells G.P. The Science of Life. A Summary of Contemporary Knowledge about Life and Its Possibilities. Vol. 1–3. London: Amalgamated Press, 1929–1930. 992 p.
- Wertheimer M. Pan-German League: 1890–1914. New York: Longmans, 1924. 256 p.
- West-Eberhardt M.J. Dancing with DNA and Flirting with Ghost of Lamarck // Stud. Hist. a. Philos. Biol. a. Biomed. Sci. 2007. P. 439–451.
- Wettstein F. von. Morphologie und des Formenwechsels der Moose auf genetischer Grundlage II // Bibliotheca Genetica. 1928b. Bd. 10. S. 1–216.

- Wettstein F. von.* Bastarbdpolyloidie als Artbildungsvorgang bei Pflanzen // Die Naturwissenschaften. 1932. Bd. 20. S. 981–984.
- Wettstein F. von.* Über plasmatische Vererbung und das Zusammenwirken von Genen und Plasma // Erbbiologie / Hrsg. W. Kolle. Leipzig: Georg Thiem, 1935. S. 31–35.
- Wettstein F. von.* Botanik, Paläobotanik, Vererbungsforschung und Abstammungslehre // Palaeobiologica. 1939. Bd. 7. S. 154–168.
- Wettstein R. von.* Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Vortrag auf der 74 Vers. Deut. Naturforsch. u. Ärzte in Karlsbad, separat. Jena: Fischer, 1903. 30 S.
- Wettstein R. von.* Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre // Zs f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1928. Suppl. 1. S. 370–380.
- Wheeler W.M.* Ethology and the Mutation Theory // Science. 1905. Vol. 21. № 536. P. 535–540.
- Whewell W.* Philosophy of the Inductive Sciences from the Earliest to the Present Time. Vol. 3. London: John W. Parker, West Strand, 1847. XII, 696 p.
- Whitcomb J.C., Morris H.* The Genesis Flood (thirty-ninth printing). Baker Book House, Grand Rapids, Michigan, 2003. 518 p.
- White Ch. A.* The Relation of Phylogenesis to Historical Geology // Science. 1905. Vol. 22. № 552. P. 105–113.
- Whitman C.O.* A Biological Farm for the Experimental Investigation of Heredity, Variation and Evolution, and for the Study of Life Histories, Habits, Instincts and Intelligence // Science. 1902. Vol. 16. № 404. P. 504–510.
- Whitmer S.* Certain Plant «species» in Their Relation to the Mutation Theory // Science. 1906. Vol. 23. № 23. P. 701–702.
- Why Intelligent Design Fails. A Scientific Critique of the New Creacionism. New Brunswick; New York: Rutgers Univ. Press, 204. 238 p.
- Wickler W.* Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 3 Aufl. Bd. I. Stuttgart: Fischer, 1967. S. 420–510.
- Wiedmann J.* Über den Ursprung der Neoammonoideen — Des Problem einer Typogenese // Eclogae geol. Helv. 1970. Vol. 63. Hf. 3. Basel. S. 923–1020.
- Wiedmann J.* The Basque of Coastal Section of the K/T Boundary — a key to understanding «mass extinction» in fossil records // Revista Espanola de Paleontologia. 1988. P. 127–198.
- Wieland T.* «Die politische Aufgaben der deutschen Pflanzenzüchtung». NS-Ideologie und die Forschungsarbeiten der akademischen Pflanzenzüchter // Autarkie und Ostexpansion. Pflanzenzucht und Agrarforschung in Nationalsozialismus / Hrsg. S. Heim. Göttingen: Wallstein, 2002. S. 36–56.
- Wigand A.* Die Genealogie der Urzellen als Lösung des Descendenz-Problems oder die Entstehung der Arten ohne natürliche Zuchtwall. Braunschweig: Vieweg, 1872. 47 S.
- Wigand A.* Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Bd. 1–3. Braunschweig: Vieweg, 1874–1877.
- Wilkins J.* The Adaptive Landscape of Science // Biol. Philos. 2008. Vol. 23. P. 659–771.
- Wilkins J., Godfrey-Smith P.* Adaptationism and the Adaptive Landscape // Biol. Philos. 2009. Vol. 24. P. 199–214.
- Williamson P.G.* Evidence for the Major Features and Development of Rift Paleolakes in the Neogene of East Africa from Certain Aspects of Lakustrine Mollusc Assemblages // Spec. Publ. Geol. Soc. London. 1978. Vol. 6. P. 507–527.
- Williston S.W.* What is a species? // Amer. Natur. 1908. Vol. 42. № 495. P. 184–194.
- Wilson E.O.* Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge (Mass.): Belknap Press, 1975. IX, 697 p.
- Wilson E.O.* On Human Nature. Cambridge Univ. Press, 1978. XII, 260 p.
- Wilson E.O.* Biophilia. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1984. 157 p.
- Wilson J.* The Forgotten Naturalist: In Search of Alfred Russel Wallace. Kew, Victoria: Australian Scholarly Publisher, 2000. XIV, 263 p.

- Winau R.* Versuche mit Menschen. Historische Entwicklung und ethischer Diskurs // Medizin und Gewissen. 50 Jahre nach dem Nürnberger Ärzteprozess – Kongressdokumentation / Hrsg. S. Kolb, H. Seithe. Frankfurt am Main: Mabuse Verlag, 1998. S. 158–177.
- Winkler H.* Über die Rolle von Kern und Propoplasma // Zs f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1924. Bd. 33. S. 238–253.
- Wolf C. F.* De formatione intestinorum praecipue, tum et de amino spurio, aliisque partibus embryonis gallinaei, nondum visis. Observationes, in ovis incubatis institutae. Th. 1–3 // Novi Commentarii Academiae Scientiarum. 1767–1768. T. XII. P. 403–507; 1769. T. XIII. P. 478–530.
- Wolfe A.* What Does It Mean to Go Public? The American Response to Lysenkoism // Historical Studies in Natural Sciences. 2010. Vol. 40. № 1. P. 48–78.
- Woltereck R.* Variation und Artbildung: analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphnidne und anderen Cladoceren: Morphologische, Entwicklungsgeschichtliche und physiologische Variationsanalyse. Bern: Franke, 1919. VIII, 151 S.
- Woltereck R.* Grundzüge einer allgemeine Biologie. Stuttgart: Enke, 1932. XVI, 629 S.
- Woltereck R.* Philosophie der lebendigen Wirklichkeit. Stuttgart: Enke, 1934. 98 S.
- Worthington E. B.* Geographical Differentiation in Fresh Waters with Special Reference to Fish // The New Systematics / Ed. Ju. Huxley. Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 287–302.
- Wright S.* The Effects of Inbreeding and Crossbreeding on Guinea Pigs // Bull. U. S. Depart. of Agricultural. 1922. № 1090. 36 p.
- Wright S.* Fisher's Theory of Dominance // Amer. Natur. 1929. Vol. 63. № 686. P. 556–561.
- Wright S.* Evolution of Mendelian populations // Genetics. 1931a. Vol. 16. № 1. P. 97–159.
- Wright S.* Statistical Theory of Evolution // J. Amer. Statist. Assoc. 1931b. Supl. 26. P. 201–208.
- Wright S.* The roles of mytation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // Proc. of the Sixth Intern. Congress of Genetics. 1932. Vol. 1. P. 356–366.
- Wright S.* Physiological and Evolutionary Theories of Dominance // Amer. Natur. 1934a. Vol. 68. P. 24–53.
- Wright S.* Professor Fisher on the Theory of Dominance // Amer. Natur. 1934b. Vol. 68. № 719. P. 562–565.
- Wright S.* Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation // Amer. Natur. 1940a. Vol. 74. P. 232–248.
- Wright S.* The Statistical Consequences of Mendelian Heredity in Relation to Speciation // The New Systematics / Ed. Ju. Huxley. Oxford: Claredon Press, 1940b. P. 161–183.
- Wright S.* Review of The Material Basis of Evolution, by R. Goldschmidt // Scient. Monthly. 1941. Vol. 53. P. 165–170.
- Wright S.* Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 1–4. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1968–1978. (Vol. 1: 1968; Vol. 2: 1969; Vol. 3: 1977; Vol. 4: 1978).
- Wright S.* Character Change, Speciation and the Higher Taxa // Evolution. 1982. Vol. 36. № 3. P. 427–443.
- Wuketits Fr.* Gröndriß der Evolutionstheorien: Historischen Voraussetzungen, Positionen, Kritik. Darmstadt: Wiss. Buchges, 1989. X, 217 S.
- Wyhe J. van.* Mind the Gap. Did Darwin avoid publishing his theory for many years // Notes Records of the Royal Society. 2007. Vol. 61. P. 177–205.
- Wyhe J. van.* Darwin in Cambridge. Cambridge: Christ's college, 2009. 74 p.
- York R., Clark B.* The Scientific and Humanism of Stephen Jay Gould. New York: Monthly Review Press, 2011. 223 p.
- Zachos F., Hossfeld U.* Adolf Remane (1898–1976): Biographie und ausgewählte evolutionsbiologische Aspekte in seinem Werk // Darwinismus und/als Ideologie / Hrsg. U. Hoßfeld, R. Brömer. Berlin: VMB, 2001. S. 313–358. (Verhandlungen zur Geschichte und der Theorie der Biologie. Bd. 6).
- Zhang J.* Evolution by Gene Duplication: an Update // Trends in Ecology and Evolution. 2003. Vol. 18. № 6 (June). P. 292–298.

- Ziegler H.* Die Naturwissenschaft und die sozialdemokratische Theorie, ihre Verhältnis darlegelegt auf Grund der Werke von Darwin und Bebel. Stuttgart: Enke, 1893. VI, 252 S.
- Zimmermann W.* Die Philogenie der Pflanzen: Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. Jena: Fischer, 1930. S. XI, 454. (2 Aufl.: 1959).
- Zimmermann W.* Vererbung «erworbener Eigenschaften» und Auslese. Jena: Fischer, 1938. XII, 346 S. (2 Aufl.: 1969).
- Zimmermann W.* Die Methoden der Phylogenetik // Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. Stuttgart: G. Fischer, 1943. S. 20–56.
- Zimmermann W.* Grundfragen der Evolution, Frankfurt am Main: Klostermann, 1948. 221 S.
- Zimmermann W.* Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiberg: Alber; 1954a. IX, 623 S.
- Zimmermann W.* Die Methoden der Phylogenetik // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. 1 Lieferung. Stuttgart: G. Fischer, 1954b. S. 25–102.
- Zimmermann W.* Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der «Darwinismus» als ideengeschichtliches Phänomen // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen / Hrsg.: G. Heberer, Fr. Schwanitz. Stuttgart: G. Fischer, 1960. S. 290–354.
- Zimmermann W.* Die Telomtheorie. Stuttgart: Fischer, 1965. IX, 236 S.
- Zimmermann W.* Methoden der Evolutionswissenschaft // Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre. Bd. 1 / Hrsg. G. Heberer. Stuttgart: G. Fischer, 1967. S. 61–160.
- Zimmermann W.* Evolution und Naturphilosophie, Berlin: Duncker und Humblot, 1968. 313 S.
- Zittel K.* Handbuch der Paläontologie. Bd. 1. München: Oldenbourg, 1876–1893. VIII, 765 S.
- Zittel K.* Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts. München: Gotta, 1899. XI, 868 S.
- Zündorf W.* Der Lamarckismus in der heutigen Biologie // Archiv für- und Gesellschaftsbiologie. 1939. Bd. 33. S. 281–303.
- Zündorf W.* Idealistische Morrhologie und Phylogenetik // Die Evolution der Organismen: Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. G. Heberer. Stuttgart: G. Fischer, 1943. S. 86–104.
- Zwischen Autonomie und Passung. Universitäten in der Diktaturen des 20. Jahrhunderts / Hrsg. J. Connelly, M. Grüttner. Paderborn; München: Schöningh, 2003. 258 S.

СПИСОК ПОРТРЕТОВ¹

Англоязычные биологи-эволюционисты

1. Чарльз Лайель (1797–1875) (*Ирвин У. Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между с. 256–257*).
2. Роберт Чемберс (1802–1871) (*Ирвин У. Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между с. 256–257*).
3. Ричард Оуэн (1804–1892) (Персональный состав АН СССР. М.: Наука, 1974. С. 328).
4. Чарльз Роберт Дарвин (1809–1882) (Иллюстрированное собрание сочинений Ч. Дарвина. М.: Издание Ю. Лепковского, 1908. Т. 3. Фронтиспис).
5. Аза Грей (1810–1888) (*Ирвин У. Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между с. 384–385*).
6. Герберт Спенсер (1820–1903) (*Ирвин У. Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между с. 256–257*).
7. Джон Уильям Доусон (1820–1899) (Wikipedia Español. Nacimiento. <http://universalium.academic.ru/264909/Dawson>).

¹ Основу этой портретной галереи составили фотографии, опубликованные в моих книгах по истории биологии в разных странах, а также в ряде коллективных монографий, подготовленных под моим руководством. Большая часть использованных портретов зарубежных биологов давно включена в научный оборот, и, как правило, невозможно установить их нахождение, время первой публикации и т. д. В этих случаях я указываю непосредственный источник заимствованного портрета, если в книге не оговаривалась необходимость специального разрешения на его воспроизводство. Аналогичная ситуация с немногими портретами зарубежных ученых, размещенными на сайтах, если мне не удалось идентифицировать места их публикации. Иначе обстоит с портретами отечественных биологов-эволюционистов, помещенными ранее в книге «Развитие эволюционной теории в СССР. 1917–1970-е гг.» (1983) и используемыми сейчас. Большинство в то время были оригинальными и собирались как мной, так и авторами соответствующих глав при активном участии родственников, друзей и коллег тех ученых, о которых шла речь в книге. В этом направлении активно действовал Д. В. Лебедев — секретарь Комиссии по научному наследию Н. И. Вавилова, а также авторы коллективной монографии — Я. М. Галл, Н. С. Ростова, З. М. Рубцова, Л. Н. Хахина и др. К сожалению, тогда не было принято указывать местонахождение оригинала, поэтому я в большинстве случаев ограничился только ссылкой на коллективную монографию. Иначе обстоит дело с портретами, уже опубликованными в книге «Биология в Санкт-Петербурге», когда изначально один из составителей, А. А. Федотова, записала, откуда и от кого поступила та или иная фотография. И наконец, небольшая часть фотографий — из моего архива, в том числе и из подаренных в разные годы А. В. Ивановым, Д. В. Лебедевым, А. Е. Лукиным, Ю. В. Наточиным, К. А. Паавером, А. М. Уголевым, Ю. И. Полянским, Т. Я. Сутгом и др., архива СПбФ ИИЕТ РАН, а также предоставлены С. Ф. Степанянц, Я. М. Галлом, Н. П. Масловой, С. В. Рожковым, В. Фетом и др. для данной книги. Ю. М. Батуриным любезно посвятил меня в хитросплетения современного авторского права. Всем им я выражаю глубочайшую признательность за интерес к проявленной работе и оказанную помощь.

8. Фрэнсис Гальтон (1822–1911) (*Канаев И.И.* Фрэнсис Гальтон. Л.: Наука, 1972; вкладка между с. 64–65).
9. Томас Генри Гексли (1825–1875) (*Ирвин У.* Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между с. 256–257).
10. Стенли Георг Джексон Майварт (1827–1900) (http://en.wikipedia.org/wiki/St._George_Jackson_Mivart).
11. Альфред Рассел Уоллес (1823–1913) (*Ирвин У.* Дарвин и Гексли. М.: Молодая гвардия, 1973; вкладка между стр. 96–97).
12. Альфус Гайетт (1838–1902) (http://palaeoblog.blogspot.ru/2012_04_01_archive.html).
13. Эдуард Дринкер Коп (1840–1897) (<https://www.google.ru/search?tbm=isch&q=Эдуард%20Дринкен%20Коп>)
14. Генри Фэрфилд Осборн (1857–1935) (История биологии с начала XX века до наших дней. М., 1975. С. 388).
15. Карл Пирсон (1857–1936) (*Фельдман Г.Э.* Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. С. 176).
16. Уильям Бэтсон (1861–1926) (*Фельдман Г.Э.* Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. С. 110).
17. Томас Гент Морган (1866–1945) (*Морган Т.Г.* Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1936. Фронтиспис).
18. Уильям Эрнест Каствл (1867–1962) (*Provine W.B.* Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 1986. P. 47).
19. Герберт Спенсер Дженнингс (1868–1947) (Персональный состав Академии наук СССР. М., 1974. Кн. 2. С. 373)
20. Георг Гаррисон Шелл (1874–1954) (https://www.google.ru/search?tbm=isch&q=George%20Harrison%20Shull&gws_rd=
21. Эдвард Меррей Ист (1879–1938) (*Jones D.F.* Edward Murray East // National Academy of Sciences of USA. Biographical Memoirs. 1944. Vol. XXIII. Ninth Memoir. Фронтиспис).
22. Аарон Франклин Шелл (1881 – после 1951) (<http://um2017.org/faculty-history/faculty/aaron-franklin-shull>).
23. Джулиан Сорелл Хаксли (1887–1975) (*Галл Я.М.* Джулиан Сорелл Хаксли. СПб.: Наука, 2004. Обложка).
24. Сьюэл Грин Райт (1889–1988) (*Provine W.B.* Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago; London: Univ. of Chicago Press, 1986. P. 173).
25. Рональд Эйлмер Фишер (1890–1962) (*Фельдман Г.Э.* Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. С. 118).
26. Герман Джозеф Мёллер (1890–1967) (*Мёллер Г. Дж.* Избранные работы по генетике. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. Фронтиспис).
27. Дженс Христен Клаузен (1891–1969) (*French C.S.* Jens Christian Clausen. A Biographical Memoir. Washington: National Academy of Sciences, 1989. Фронтиспис).
28. Джордж Бэрдон Сандерс Холдейн (1892–1964) (*Фельдман Г.Э.* Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. Обложка).
29. Эдгар Андерсон (1897–1969) (*Stebbins G.L.* Edgar Anderson. Biographical Memoir. 1897–1969. Washington National Academy of Sciences, 1978. Фронтиспис).
30. Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975) (Архив СПбФ ИИЕТ РАН).
31. Эдмунд Бриско Форд (1901–1988) (http://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/c/cc/E_B_Ford.jpg).
32. Джордж Гэйлорд Симпсон (1902–1904) (*Simpson G.G.* Concession to the Improbable (An Unconventional Autobiography). New Haven, London: Yale University Press, 1978, вкладка между с. 140–141).
33. Кирилл Дин Дарлингтон (1903–1981) (<https://www.google.ru/search?tbm=isch&q=Darlington&gws>).

34. Эрнст Вальтер Майр (1904–2005) (*Geschichte der Biologie: Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien* / Hrsg. I. Jahn. Heidelberg; Berlin: Spektrum, Akad. Verl., 2000. S. 897).
35. Конрад Хэл Уоддингтон (1905–1975) (<https://www.google.ru/search?q=conrad+hal+waddington&newwindow>).
36. Джордж Ледьярд Стеббинс (1906–2000) (*Smocovitis V.B. G. Ledyard Stebbins Jr. and the Evolutionary Synthesis (1924–1950)* // *Amer. J. of Bot.* 1997. Vol. 84. P. 1626).
37. Мото Кимура (1924–1994) (http://en.wikipedia.org/wiki/Motoo_Kimura).
38. Сусуми Оно (1928–2000) (<http://post.queensu.ca/~forsdyke/antisens.htm>).
39. Линн Маргулис (1938–2011) (*Фет В. Непрямые истины Линн Маргулис* // *Природа*. 2012. № 8. С. 67; фото Дж. Бауэр; оригинал у В. Фет).
40. Стивен Джей Гоулд (1941–2002) (<http://news.harvard.edu/gazette/2002/05.23/01-gould.html>).

Русскоязычные биологи-эволюционисты

1. Карл Федорович Кёсслер (1815–1881) (http://zoology.bio.spbu.ru/r_hist_zbp.php).
2. Андрей Николаевич Бекетов (1825–1902) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 47; Архив Русского Ботанического общества).
3. Андрей Сергеевич Фаминцын (1835–1918) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 482).
4. Александр Онуфриевич Ковалевский (1840–1901) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 236; Архив Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей).
5. Владимир Онуфриевич Ковалевский (1842–1883) (*Давиташвили Л.Ш. В.О. Ковалевский*. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1951. Фронтиспис).
6. Петр Алексеевич Кропоткин (1842–1921) (*Анисимов С. Путешествия П.А. Кропоткина*. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1943. Фронтиспис).
7. Климент Аркадьевич Тимирязев (1843–1920) (*Тимирязев К.А. Собрание сочинений*. М.: Сельхозгиз, 1939. Т. VIII. Тит. л.).
8. Илья Ильич Мечников (1845–1916) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 304; оригинал у С.И. Фокина).
9. Алексей Петрович Павлов (1854–1929) (*Варсанофьева В.А. Алексей Петрович Павлов и его роль в развитии геологии*. М.: Изд-во МОИП, 1947. Фронтиспис).
10. Константин Сергеевич Мережковский (1855–1921) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 302; оригинал в архиве Музея Д.И. Менделеева).
11. Владимир Михайлович Шимкевич (1858–1923) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 515; оригинал у С.И. Фокина).
12. Сергей Иванович Коржинский (1861–1900) (*Бердышев Г.Д., Сипливинский В.Н. Первый сибирский профессор ботаники Коржинский*. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. Фронтиспис).
13. Владимир Иванович Вернадский (1863–1945) (*Биология в Санкт-Петербурге* / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 91; оригинал в Центральном музее почвоведения им. В.В. Докучаева).
14. Алексей Николаевич Северцов (1866–1936) (*Создатели современного эволюционного синтеза* / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб., 2012. С. 80; оригинал у А.С. Северцова).
15. Георгий Адамович Надсон (1867–1940) (*Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг.* / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 85).

16. Дмитрий Николаевич Соболев (1872–1949) (ВИЕТ. 1995. №3. С. 36; оригинал в Харьковском университете).
17. Николай Константинович Кольцов (1872–1940) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 42).
18. Алексей Алексеевич Борисяк (1871–1944) (*Борисяк А.А.* Избранные труды. К столетию со дня рождения. М.: Наука, 1973. Фронтиспис).
19. Лев Семенович Берг (1876–1950) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 420).
20. Григорий Андреевич Левитский (1878–1942) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 162).
21. Владимир Николаевич Сукачёв (1880–1967) (Личный архив, подарено Д.В. Лебедевым).
22. Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1959) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 28).
23. Валентин Александрович Догель (1882–1955) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 173; оригинал у С.И. Фокина).
24. Юрий Александрович Филипченко (1882–1930) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 186).
25. Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 69).
26. Мария Александровна Розанова (1885–1957) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л., 1983. С. 310).
27. Николай Иванович Вавилов (1887–1943) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 31).
28. Николай Иванович Бухарин (1888–1938) (Электронный архив СПбФ ИИЕТ РАН).
29. Евгения Николаевна Синская (1889–1965) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 441; оригинал в Архиве мемориального кабинета М.Э. Кирпичникова. Гербарий БИН РАН).
30. Борис Петрович Козо-Полянский (1890–1957) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 433; оригинал в Воронежском университете).
31. Григорий Семенович Филиппов (1900–1934) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 97).
32. Сергей Алексеевич Северцов (1891–1947) (Создатели современного эволюционного синтеза / Отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 749; оригинал у А.С. Северцова).
33. Александр Сергеевич Серебровский (1892–1948) (Александр Сергеевич Серебровский: 1892–1948. М., Наука, 1993. С. 30).
34. Евгений Никанорович Павловский (1894–1965) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 367; оригинал у С.И. Фокина).
35. Александр Павлович Виноградов (1895–1975) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 509).
36. Михаил Сергеевич Навашин (1896–1973) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л., 1983. С. 141).
37. Георгий Дмитриевич Карпеченко (1899–1941) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 173).
38. Александр Александрович Парамонов (1899–1970) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 285).
39. Юрий Иванович Полянский (1904–1993) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э.И. Колчинский, А.А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 386; оригинал в архиве ИНЦ РАН).

40. Ефим Иудович Лукин (1904–1999) (Из личного архива, предоставлено А. Е. Лукиным).
41. Сергей Михайлович Гершензон (1906–1998) (Національна академія наук України. Персональний склад. 1918–2003. Київ: Фенікс, 2003. С. 19).
42. Артемий Васильевич Иванов (1906–1992) (Личный архив).
43. Николай Петрович Дубинин (1907–1998) (*Шалимов С.В.* Спасение и возрождение: Исторический очерк развития генетики в Новосибирском научном центра в годы «оттепели». Новосибирск, 2011).
44. Юрий Михайлович Оленов (1907–1977) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э. И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 252; оригинал в архиве ИИЦ РАН).
45. Владимир Иванович Полянский (1907–1959) (Бот. журн. 1960. Т. 45. № 10).
46. Валентин Сергеевич Кирпичников (1908–1991) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 232; оригинал в архиве ИИЦ РАН).
47. Георгий Францевич Гаузе (1910–1986) (Архив Я. М. Галла).
48. Кирилл Михайлович Завадский (1910–1967) (Личный архив, фото А. С. Мамзина).
49. Михаил Михайлович Камшилов (1910–1969) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э. И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 236).
50. Армен Леонович Тахтаджян (1910–2009) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 461; оригинал у Т. В. Вельгоской).
51. Станислав Семенович Шварц (1919–1976) (Личный архив).
52. Калья Леонхардович Паавер (1921–1985) (Личный архив).
53. Илья Сергеевич Даревский (1924–2009) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 164; оригинал в архиве отделения герпетологии ЗИН РАН).
54. Леонид Петрович Татаринев (1926–2011) (Архив Палеонтологического института РАН).
55. Александр Михайлович Уголев (1926–1991) (Личный архив).
56. Николай Николаевич Воронцов (1934–2000) (Личный архив С. Д. Степанянц).
57. Сергей Викторович Мейен (1935–1987) (С. В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель / Отв. ред. И. А. Игнагьев. М.: ГЕОС, 2007. Обложка).
58. Леонид Зиновьевич Кайданов (1936–1998) (Биология в Санкт-Петербурге / Сост. Э. И. Колчинский, А. А. Федотова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 223; семья Кайданова).
59. Валентин Абрамович Красилов (Архив лаборатории палеоботаники ПИН РАН, фото А. Соколовой).

Немецкоязычные биологи-эволюционисты

1. Карл Эрнст фон Бэр (1792–1876) (*Райков Б.Е.* Карл Бэр: его жизнь и труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вклейка между с. 336–337).
2. Генрих Георг Бронн (1800–1862) (Российская Академия наук. Персональный состав. Т. 1. М.: Наука, 1974. С. 356).
3. Освальд фон Геер (1809–1983) (http://commons.wikimedia.org/wiki/File:PSM_V29_D448_Oswald_Heer.jpg).
4. Мориц Фридрих Вагнер (1813–1887) (*Babicz J.* Teoria Moritza Wagnera o powstawaniu gatunkow. Wrocław, Warszawa, Kraków: Wydawnictwo Polskiej Akademii nauk, 1966. Фронтиспис).
5. Рудольф Альберт фон Кёлликер (1817–1905) (*Jahn I., Löther R., Senglaub K.* Geschichte der Biologie. Jena: Fischer, 1985. S. 773).
6. Карл Вильгельм фон Нэгели (1817–1996) (<http://www.liveinternet.ru/users/kakula/post318746965>).

7. Эдуард Зюсс (1831–1914) (Академия наук СССР. Персональный состав. Т. 1. М.: Наука, 1974. С. 408).
8. Фридрих Леопольд Август Вейсман (1834–1914) (*Юнкер Т., Хоссфельд У.* Открытие эволюции. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2007. С. 130).
9. Эрнст Генрих Геккель (1834–1919) (*Jahn I., Lother R., Senglaub K.* Geschichte der Biologie. Jena: Fischer, 1982. S. 768).
10. Теодор Эймер (1843–1898) (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>).
11. Гуго де Фриз (1848–1935) (Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. II. / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München: C. P. Beck, 2001. S. 277).
12. Вильгельм Людвиг Йоганнсен (1857–1927) (*Jahn I., Löther R., Senglaub K.* Geschichte der Biologie. Jena: Fischer, 1985. S. 773).
13. Вильгельм Шальмайер (1857–1919) (*Becker P.E.* Zur Geschichte der Rassenhygiene. Wege ins Dritte Reich. Stuttgart; New York: George Thieme, 1988. S. 1).
14. Альфред Плётц (1860–1940) (*Becker P.E.* Zur Geschichte der Rassenhygiene. Wege ins Dritte Reich. Stuttgart; New York: George Thieme, 1988. S. 57).
15. Людвиг Герман Плате (1862–1937) (http://de.wikipedia.org/wiki/Ludwig_Plate).
16. Отто Макс Йоганнес Йекель (1863–1929) (Академия наук СССР. Персональный состав. Т. 1. М.: Наука, 1974. С. 461).
17. Ганс Лео Пржибрам (1874–1944) (http://austria-forum.org/af/AEIOU/Przibram%2C_Hans).
18. Эрвин Баур (1875–1933) (*Kröner H.P., Toellner R., Weisemann K.* Erwin Baur: Naturwissenschaft und Politik. München: Max-Planck-Ges. zur Förderung der Wiss., 1994. Обложка).
19. Рихард Барух-Бенедикт Гольдшмидт (1878–1958) (Richard Goldschmidt: Controversial Geneticist and Creative Biologist. A Critical Review of His Contributions / Ed. L. K. Pitenick. Basel; Boston; Stuttgart: Birkhäuser, 1980. Фронтиспис).
20. Пауль Каммерер (1880–1926) (*Kammerer P.* Environmental Vitalism: The Inheritance of Acquired Characteristics. Anaheim, CA: High Sierra Books Gold Beach, 2003. Обложка).
21. Виктор Франц (1883–1950) (*Хоссфельд У., Левит Г.* Юбилей Эрнста Геккеля в 1934 году // Историко-биологические исследования. 2015. Т. 7. №2. С. 61).
22. Вальтер Циммерман (1892–1980) (Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd. II. / Hrsg. I. Jahn, M. Schmitt. München; C. H. Beck, 2001. S. 277).
23. Отто Генрих Шиндевольф (1896–1971) (http://www.leo-bw.de/web/guest/detail/-/Detail/details/PERSON/wlbbbl_personen/118755099/Schindewolf+Otto+Heinrich;jsessionid=E35077C05395CDBCF5D18DA8F7BB24D3).
24. Адольф Ремане (1898–1976) (Создатели современного эволюционного синтеза / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб.: Нестор-История, 2012. С. 928).
25. Бернард Ренш (1900–1990) (*Хоссфельд У., Юнкер Т., Колчинский Э. И.* Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // ВИЕТ. 2000. № 1. С. 77).
26. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900–1980) (Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970 гг. / Ред.-сост. Э. И. Колчинский. Л.: Наука, 1983. С. 345).
27. Карл Бойрлен (1901–1985) (*Hammerstein N.* Die Deutsche Forschungsgemeinschaft in der Weimar Republik und im Dritten Reich. Wissenschaftspolitik in Republik und Diktatur. München: C. H. Beck, 1999. S. 510).
28. Герхардт Геберер (1901–1971) (*Hoßfeld U.* Gerhard Heberer (1901–1973): Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert // Jb. für Geschichte und Theorie der Biologie. Suppl. 1. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1997. S. 3).
29. Конрад Захариас Лоренц (1903–1989) (*Burkhardt R.* Patterens of Behavior. Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology. Chicago; London: The Univ. of Chicago Press, 2005. С. 475).
30. Ганс Карл Оскар Штуббе (1902–1989) (*Käding E.* Engagement und Verantwortung. Hans Stubbe, Genetiker und Züchtungsforscher. Eine Biographie. Müncheberg: ZALF, 1999. S. 3).

УКАЗАТЕЛЬ ИМЕН

- Абдергальден Э. 496, 624, 625
Абель В. 562, 573
Абель О. 68, 100, 176, 177, 214, 302, 489, 490,
547, 550, 601, 618, 621, 622, 654
Аболин Р. И. 367, 368
Августин 687
Авдеев В. Б. 85, 695, 716
Авдулов Н. П. 367, 368
Аверьянова Т. М. 293, 695
Агаев М. Г. 379, 695
Агассис Ж. Л. 22, 109, 112, 124, 126, 128, 132,
133, 202, 261, 266, 441
Агол И. И. 68, 74, 302, 305, 308, 345, 348,
353–356, 365, 367, 695
Адамс М. Б. 20, 28, 32, 36, 38, 86
Айрапетьянц Э. Ш. 421
Айяла Ф. 38, 42, 232, 664, 666, 669, 682, 719
Алберч П. 668
Александр Р. Д. 675, 676
Александр II 94
Александр Македонский 513
Александров В. Я. 367, 424
Алексеев В. А. 78, 425, 695
Алиханов А. И. 424
Алиханян С. И. 319, 420
Аллен Г. 32, 138
Аллен Дж. 128, 159, 161, 324, 387, 538, 539,
598
Алпатов В. В. 68, 302, 316, 323, 391, 695
Альфёров Ж. И. 707
Альбенский А. В. 357
Альтхофф Ф. 436
Альтшулер В. Е. 319, 356
Аммон О. 441, 483
Андерсон Э. 221, 222, 225, 229, 231, 240, 245,
248, 249, 789
Андрé Г. 577
Андрусов Н. И. 278, 695
Аникин В. П. 283, 695
Анисимов С. 790
Антонов А. С. 429
Антонович М. А. 269, 695
Ардт В. 70, 368, 610
Арнольди К. В. 326, 695
Артур В. А. 51
Арцимович М. А. 424
Асратян Э. А. 372
Астауров Б. Л. 236, 312, 363, 423, 424, 633,
695
Астель К. 582, 583, 605, 623
Аутрум Г. И. 589, 695
Аш М. 87
Ашер Ф. 625
Бабков В. В. 174, 595, 695
Баев А. А. 367
Базилевич Н. А. 368
Байрау Д. 20, 84, 713
Балкашина Е. И. 175, 312, 360, 367
Балушкин А. В. 20, 788
Бальфур А. 144
Банбэр Ч. 114
Бао Оу 20
Баранов П. А. 422–426
Баранский Д. И. 316, 331, 696
Бартенев А. Н. 304
Баргон Н. 685, 693
Баске Г. 581
Баткис Г. А. 356, 696
Батурин Ю. М. 788
Батуринский В. П. 709
Баур Э. 33, 35, 97, 142, 201, 293, 302, 386,
508, 509, 511, 517, 540–542, 560,
562–564, 575, 585, 586, 603, 639, 640,
696, 793
Бауэр Г. 28, 100, 556, 560, 574, 589, 595, 602,
607, 621, 627, 628, 630, 631
Бауэр Дж. 790
Бауэр Э. С. 302, 367
Бах А. Н. 345, 356, 696
Бахтеев Ф. Х. 368
Бегер Б. 577, 579
Безигер Э. 31, 35
Бей-Биенко Г. Я. 426

- Бейкер Дж. 191
 Бёкер Г. 30, 251, 521, 597, 599, 602, 610, 623, 625
 Бекетов А. Н. 23, 267, 273, 275–277, 279–281, 596, 790
 Беклемишев В. Н. 35, 74, 345, 355, 427
 Бекман Э. О. 496
 Белитц Г. Й. 653
 Белкин Р. И. 353, 354
 Белл Г. 104, 418, 419
 Беллинг Дж. 193, 223
 Белозеров О. П. 526, 696
 Белозерский А. Н. 48, 423, 428, 429, 696
 Бельговский М. Л. 207
 Беляев Д. К. 428, 696
 Беляев М. М. 291, 301
 Беляев Н. К. 312, 367
 Беяева В. Н. 318, 696
 Бёльше В. 273, 292, 295, 453, 696
 Бемпас Г. 136, 145, 156, 309
 Бен-Давид Дж. 82
 Беннингхоф А. 625
 Берг Л. С. 21, 24, 39–41, 61, 65, 74, 78, 79, 301, 304, 327, 344–346, 355, 427, 597, 602, 662, 679, 694, 696, 697, 701, 704, 791
 Берг Р. Л. 35, 301, 317, 366, 370, 420, 424, 661, 662, 697
 Бергдольт Э. 576, 577, 635
 Бергиус Ф. 433
 Бергман К. 324, 387, 535, 538, 539, 598, 603, 706
 Бергман М. 571
 Бергсон А. 191, 291
 Бердяев Н. А. 270, 276, 697
 Бердышев Г. Д. 790
 Берегой Н. Е. 20
 Беринг Э. А. фон 433, 497
 Берингер К. 617, 634
 Бериташвили И. С. 372
 Берман З. И. 370, 420, 421, 426–428, 697, 704
 Бернштейн Н. А. 372
 Берталанфи Л. фон 427, 505
 Бертран М. 491
 Бесси Ч. Э. 161, 162
 Бестужева А. А. 386
 Бетнер Р. Г. 310, 697
 Беттешедт Ф. 652
 Бехе М. Дж. 680
 Бём Г. 582, 594
 Бёме Р. В. 581
 Бжезинский З. 85
 Бианки В. В. 321
 Бианки В. Л. 321, 322, 697
 Биберах Л. 98
 Биккер Ф.-К. 608
 Бир Г. Р. де 181, 191, 196, 248, 250, 301, 630
 Бирюков Д. А. 372
 Бисмарк О. фон 433, 513
 Битти Дж. 36
 Биттнер В. В. 295
 Бишоф Н. 612
 Благовещенский А. В. 369, 697
 Блох К. 571
 Блум А. 509, 511
 Блэксли А. Ф. 166–168
 Блюментрост Л. Л. 255
 Бляжер Л. Я. 305, 347, 348, 370, 420, 697
 Боас Ф. 625
 Бовери Т. 147, 455, 496
 Богдан П. И. 331
 Богданов А. П. 258, 270, 276, 277, 697
 Богданов Е. А. 293, 355, 697
 Боголепов Л. 304
 Бойльтер М. 104
 Бойрлен К. Т. 30, 34, 44, 45, 61, 65, 68, 80, 81, 98, 176, 177, 214, 251, 291, 490, 504, 547, 551–553, 558, 569, 599, 601, 602, 607, 610, 617–621, 624, 625, 634, 647, 654, 793
 Бок В. 75
 Болдер С. М. 241
 Большакова К. Г. 710
 Бондаренко П. П. 713, 715
 Бонне Ш. 263
 Бонье Г. 220, 462
 Борзенков Я. А. 258
 Борисов А. 683, 697
 Борисьяк А. А. 67, 176, 215, 258, 298, 370, 445, 697, 791
 Боркин Л. Я. 20, 21, 217, 641, 690, 697
 Борн Х. 532
 Бородин И. П. 277, 291, 294, 299, 719
 Боссе Г. Г. 348
 Боулер П. 22, 24, 115
 Бош К. 433
 Брандгендлер В. С. 359, 715
 Брандт И. Ф. фон 266, 275, 276
 Брандт Э. К. 447
 Братчик Роман 683
 Браун Дж. 108, 146
 Браун М. 687
 Бреславец Л. П. 423
 Бреслер С. Е. 429
 Бриггс Д. 693
 Бриджес К. 68, 152, 153, 187, 529
 Бринкман Р. 209

- Бриттон Н. 145, 162
 Бронн Г. Г. 7, 257, 259, 272, 280, 439, 440–446, 464, 697, 715, 792
 Броньяр А. 114
 Брукс У. К. 137
 Бруш С. 174
 Брэдли У. Л. 253, 680
 Брюс А. 680
 Брюхер Г. 547, 577, 578, 580, 611, 623
 Бубликов М. А. 301, 304, 697
 Бугаев И. И. 356, 697
 Бузатти-Траверсо А. 31, 34
 Букач Ф. 569
 Булмэн О. Т. 214, 550
 Бунак В. В. 420
 Бургдёрфер Ф. 567
 Буриан Р. 34
 Буркардт Ф. 15
 Бутенандт А. 570–572
 Бухарин Н. И. 26, 68, 302, 367, 369, 422, 657, 697, 791
 Бухнер П. 639
 Бухнер Э. 497
 Буче У. 241, 242, 245
 Буш В. 86
 Буш Дж. 77, 681
 Буше де Пера Ж. 114
 Быков К. М. 372
 Бэбкок Э. Б. 163, 164, 167, 168, 219, 223–226, 231, 242, 245, 371
 Бэйли Дж. 241
 Бэйтс Г. У. 143
 Бэр К. Э. фон 23, 124, 259, 264, 266–269, 274, 276, 277, 284, 285, 287, 445, 447, 448, 454, 464, 494, 545, 620, 711, 792
 Бэрнет С. А. 250
 Бэтсон У. 68, 137, 140–143, 145, 146, 189, 192, 292, 302, 310, 493, 515
 Бюнинг Э. 570
 Бюффон Ж. 264, 266, 267
 Бюхнер Л. 434, 440
 Бючли О. 492
- Вааген В. Г. 178, 180, 439, 458, 470, 471, 474, 549, 550
 Вавилов Н. И. 6, 21, 24, 26, 35, 41, 42, 61, 67, 68, 76, 91, 145, 183, 191, 192, 196, 197, 223, 232, 257, 293, 294, 298, 299, 301, 302, 313, 322–325, 328–330, 344, 347, 352–355, 357, 358, 360, 365–370, 531, 577–580, 630, 645, 647, 653, 654, 662, 695, 698, 704, 707, 710, 715, 716, 718, 719, 788, 791
 Вавилов С. И. 698
 Вавилов Ю. Н. 366, 698, 719
 Вагнер А. 128, 257, 291, 698
 Вагнер В. А. 291
 Вагнер М. Ф. 164, 200, 385, 386, 477, 478, 481, 482, 559, 792
 Вагнер Н. П. 266, 273, 276, 277, 282
 Вагнер Р. 513
 Вай Дж. ван 102, 103
 Вайгелът И. 30, 251, 497, 561, 607, 624, 625, 628, 630, 641
 Вайденрайх Ф. 70
 Вайнберг В. 163, 511, 512
 Вайнер (Винер) Д. 20
 Вайнерт Г. 70, 562, 607, 608, 629, 631
 Вайс П. 519
 Вайсберг И. А. 362
 Вален Т. 98
 Валентайн Дж. 232
 Валескалн П. И. 697
 Вальдейер-Гартц Г. В. Г. фон 497
 Вальтер Г. 581
 Вальтер И. 176, 288, 475, 624
 Ван Вален Л. 219
 Ван Страелен В. 248
 Вангерин А. 492
 Вандель А. 40, 248, 250
 Ван-Монс Ж.-Б. 286
 Вант-Гофф Я. Х. 531
 Варбург О. Г. 66, 433, 496, 497, 570, 571
 Варгас А. О. 521
 Варминг Й. Е. Б. 451
 Варсанофьева В. А. 790
 Васильев А. Г. 51, 57, 59, 698
 Васильев В. И. 710
 Вассерман А. П. фон 495–497
 Введенский Н. Е. 279, 698, 793
 Вебер Г. 576, 646
 Вебер М. 437
 Ведекинд Р. 177, 291, 547, 550, 551, 602, 619, 621, 644
 Вейганд К. 98
 Вейденрейх Ф. 554, 571
 Вейндлинг П. 438
 Вейсман А. Ф. Л. 23, 60, 61, 68, 91, 92, 109–112, 122, 143, 145, 251, 274, 282, 283, 294, 301, 356, 420, 427, 434, 455, 456, 476–482, 487, 488, 492–494, 507, 509–511, 513, 515, 519, 554, 558, 642, 677, 698, 792
 Вейтбрехт Й. 257
 Вельгорская Т. В. 792
 Вержбицкий А. Ф. 709

- Вериго Б. Ф. 291
 Вермель Ю. М. 307, 347–349, 353, 367, 718
 Вернадский В. И. 66, 67, 183, 257, 296, 298,
 299, 301, 302, 337, 342, 343, 358–360,
 367, 422, 427, 698, 716, 790
 Веселов Е. А. 78, 425
 Весновская Г. Ф. 592
 Вестенхёфер М. 635
 Веттштейн Р. фон 257, 385, 462, 550
 Веттштейн Ф. фон 516, 517, 550, 560, 566, 567,
 575, 580, 581, 611, 612, 622, 626, 627
 Виганд Ю. В. А. 61, 286, 288, 439, 467–469,
 550
 Виедман И. 652
 Виклер В. 653
 Викторовский Р. М. 428
 Вилле Л. 509
 Вилли К. 43, 237
 Вильгельм II 495
 Вильштеттер Р. М. 496, 497
 Вильямс В. Р. 78
 Вильямсон П. 668
 Винберг Г. Г. 367, 421
 Виндельбанд В. 437
 Винер Д. 85, 580, 698
 Винер К. 577,
 Винклер Г. 550
 Виноградов А. П. 337, 343, 698, 791
 Виноградов И. М. 424
 Виноградский С. Н. 257
 Вирт В. 579
 Вирхов Р. Л. К. 112, 257, 434, 438, 439, 441,
 446, 454, 455, 558
 Вихерский В. 700
 Владимирский А. П. 348, 349
 Войтеховский Ю. Л. 686, 698
 Волгин В. В. 159, 699
 Волли Ф. 512
 Вологдин А. Г. 424
 Волоцкой М. В. 307
 Вольтер 127
 Вольтерек Р. 518, 519, 553, 625
 Вольтерра В. 191
 Вольтман Л. 441, 483, 512, 513, 699
 Вольф К. Ф. 257, 259, 260, 263, 264, 267, 699
 Вольф Х. А. фон 255
 Вольф Э. 653
 Воробьева Э. И. 57, 408, 699, 725
 Воронцов Н. Н. 12, 20, 47, 58, 59, 79, 233,
 428, 429, 431, 595, 626, 677, 679, 691,
 699, 711, 720, 721, 792
 Вортингтон Э. 197
 Врба Э. С. 55, 669
 Вуд А. 655
 Вуд Х. 241
 Вудворд А. 302
 Вульф Е. В. 368
 Вундт В. 435, 498
 Вэйк Д. Д. 408
 Гаак В. 461
 Габер Ф. 433
 Гасель А. Г. 368
 Газенко О. Г. 721
 Гайетт А. 125, 127–131, 134, 136, 789
 Гайон Ж. 61
 Гайсинович А. Е. 260, 347, 419, 699, 702
 Галковская К. Ф. 714
 Галл Я. М. 11, 20, 21, 26, 28, 39, 102, 166, 173,
 181–183, 190, 192, 194, 195, 198, 233,
 273, 314, 316, 319, 385, 388, 394, 395,
 397, 529, 699–702, 708, 788, 789, 792,
 Галлер А. 263
 Гальтон Ф. 97, 109–111, 137, 141, 143, 144,
 476, 483, 502, 586, 789
 Гамбургер В. 70, 571, 660
 Гамильтон У. 222, 675, 676
 Ган Л. 496
 Ган О. 497, 582
 Гардер Р. 639
 Гармажалов А. 682, 700
 Гарнак А. фон 495, 580
 Гартман М. 28, 496, 504, 516, 555, 560, 627,
 630, 639
 Гартман Э. фон 289, 466, 469, 470, 478, 550,
 700
 Гаудсмит С. 86
 Гаузе Г. Ф. 6, 20, 21, 35, 36, 38, 61, 65, 216,
 249, 301, 314–316, 319, 323, 353, 370,
 389, 391, 394, 395, 405, 427, 662, 699,
 700, 792
 Гаупт Г.-Г. 82
 Гахне Г. 604
 Гвоздев В. А. 429, 700
 Геббельс Й. 99, 583
 Гебель К. фон 257, 493
 Гебер Р. 625
 Геберер Г. 21, 25, 28–30, 34, 35, 38, 61, 64,
 70, 79–82, 98, 100, 248, 250, 251, 544,
 552, 560, 561, 575, 582, 583, 585, 589,
 600, 603–611, 614–616, 620, 628–634,
 640–642, 645–648, 651–655, 662, 690,
 708, 714, 793
 Гебхардт К. 579
 Гегель Г. В. Ф. 463
 Гегенбауэр К. 257, 441

- Геер О. фон 257, 288, 466, 472–475, 792
 Гейдер К. 516
 Гейки А. 144
 Гейнке И. Ф. 385
 Гейнрих А. К. 424, 705
 Геккель Э. 23, 60, 61, 68, 69, 92, 97, 106, 128, 129, 139, 143, 145, 211, 270, 271, 274–276, 278, 282, 283, 292, 301, 304, 333, 434, 440, 441, 445–456, 459, 463, 476, 477, 482, 483, 485, 492–494, 497–499, 503, 505, 507, 509, 511, 512, 522, 543–545, 547, 548, 554, 558, 571, 583, 603, 605, 615, 616, 620, 624, 642, 648, 650, 651, 696, 700, 723, 793
 Геккер В. 526–528, 530, 595, 604, 639, 696, Гексли (см. Хаксли) Дж. 190
 Гексли Т. 22, 56, 60, 68, 105, 106, 108, 109, 112–116, 118, 137, 143, 190, 196, 275, 301, 466, 547, 700, 788, 789
 Гельмгольц Г. фон 434
 Георги И. Г. 257
 Георгиевский А. Б. 11, 20, 28, 41, 74, 195, 260, 271, 278, 314, 346, 393, 699, 701, 704
 Гёшперт Г. 473
 Гептнер В. Г. 408, 703
 Гербильский Н. Л. 421, 426
 Герд А. Я. 447
 Геринг Г. 99, 578
 Геринг Э. 462, 463
 Герлих А. 577
 Герре В. 215, 251, 561, 607, 631, 635, 651, 652
 Гертвиг О. фон 144, 283, 439, 441, 455, 463, 479, 485, 488, 492–494, 496, 505, 506, 514, 701
 Гертвиг П. 647, 649
 Гертвиг Р. фон 257, 455, 492–494, 522, 701
 Гертер К. 516
 Герц Г. 497
 Гершель Дж. 108
 Гершель У. 108
 Гершензон С. М. 12, 35, 175, 312, 317, 372, 400, 402, 410, 412, 421, 429, 662, 701, 792
 Гершкович И. 633
 Гёсс Р. 623
 Гессе Р. 563
 Гёте И. В. фон 274, 439, 447, 454, 513, 545, 623, 635
 Гибсон А. 57
 Гизелер В. 30, 70, 251, 582, 593, 607, 608, 628, 633, 634, 641, 651
 Гизелин М. Т. 75
 Гийено Э. 39
 Гиляров М. С. 74, 215, 429, 701
 Гиммлер Г. 99, 577, 578, 580, 581, 604, 605, 623, 629
 Гинецинский А. Г. 372
 Гинзбург В. Л. 424
 Гис Г. 496
 Гитлер А. 62, 70, 97–99, 500, 504, 561, 565, 567, 570–572, 575, 581, 582, 586, 618, 623, 644
 Гладстон У. Э. 108
 Глик Т. 20
 Глогер К. 324, 387, 535, 538, 539, 598
 Глогов Н. В. 174, 429, 721
 Гмелин С. Г. 257
 Гмелин И. Г. 257, 259
 Гобино Ж. А. де 498
 Говоров Л. И. 368, 386
 Голенкин М. И. 346, 701
 Голубовский М. Д. 20, 44, 50, 174, 232, 233, 487, 504, 529, 530, 588, 688, 699, 701
 Гольдшмидт Р. Б. 13, 21, 24, 40, 42–44, 61, 65, 68, 70, 79, 80, 142, 189, 191, 195, 198, 201, 207, 223, 232–238, 248, 301, 386, 388, 496, 516, 527–530, 540–542, 550, 552, 553, 557, 558, 563, 566, 571, 575, 588, 620, 621, 625, 632, 633, 637, 639, 643, 660, 694, 699, 701, 793
 Гольдштейн Д. 505
 Гончаров В. А. 366, 715, 716, 719
 Гончаров Н. П. 294, 299, 701, 722,
 Гордон М. 245
 Гордягин А. Я. 280
 Горощенко Ю. Л. 183
 Горянинов П. Ф. 269
 Готан В. 490
 Готтшальд К. 562
 Гоулд С. 13, 27, 32, 34, 36, 44, 53–56, 75, 79, 118, 182, 218, 219, 233, 236–238, 618, 636, 654, 665, 669–674, 676, 685, 790
 Гофман А. 34
 Гофмейстер В. 466
 Грабау А. У. 550
 Гравитц Э. С. 578, 579
 Гранин Д. А. 592, 595, 702
 Грант В. 14, 31, 218, 427, 428, 585, 666, 702
 Грант Р. 685
 Грант Ф. 685
 Грассе П. П. 250
 Грасси Дж. Б. 143
 Грацианов В. 701
 Грегори У. 180
 Гредескул Н. А. 304, 362
 Грей А. 109, 112, 125–127, 129, 133, 135, 778
 Гремяцкий М. А. 307

- Гризебах А. Г. Р. 474
 Гримоулт С. 27, 28
 Грин М. 34
 Гришко Н. Н. 400
 Гродницкий Д. Л. 47, 51, 54, 57, 679, 702
 Гросс В. (нацистский идеолог) 583, 593, 629
 Гросс В. (палеонтолог) 620
 Гросс Ф. 563
 Гротьян А. 509
 Грубер М. фон 509
 Грютнер М. 87
 Гудман М. 16
 Гудрич Э. С. 142, 146, 194
 Гукер Дж. 105, 109, 114, 143, 145, 275
 Гулд Дж. 101, 102, 104
 Гулик Дж. Т. 164, 385, 386
 Гульбе Д. Г. 347, 702
 Гумбольдт В. фон 436, 614
 Гумплович Л. 441, 509, 511
 Гурвич А. Г. 355
 Гурев Г. А. 304, 702
 Гуссерль Г. 435
 Гэйс Г. 148
 Гэйтс Р. 138, 148, 159
 Гюнтер Г. Ф. К. 503, 525, 562, 582, 583, 608
 Гюнтер К. 645, 653
- Давиденков С. Н. 413, 414, 702, 790
 Давиташвили Л. Ш. 61, 179, 346, 369, 427, 441, 702, 790
 Дайс Л. 31, 33, 35, 240
 Дайхман У. 368, 563, 571, 573, 593
 Даккэ Э. 61, 176, 291, 434, 490, 547, 549, 550, 552, 553, 602, 610, 617, 619, 621, 635, 654, 702
 Дальк А. 13, 80
 Данилевский Н. Я. 266, 275–277, 285–288, 553, 702, 719, 722
 Данн Л. К. 185, 241, 371, 502, 565
 Дарвин Дж. 143, 144
 Дарвин Л. 143, 194
 Дарвин У. 144
 Дарвин Ф. 143, 144, 145, 294
 Дарвин Ч. 5–7, 11, 22, 23, 26, 29, 45, 46, 55, 56, 58, 61, 68, 75, 77, 89–92, 101–122, 123, 125, 126, 128, 129, 132, 137, 143–146, 149, 156–158, 162, 178, 183, 184, 186, 202, 209, 236, 247, 250, 251, 258, 259, 262, 264, 267–269, 271–276, 279–282, 284, 286, 287, 292–295, 303–305, 309, 311, 362, 373, 377, 378, 385, 390, 395, 398, 408, 409, 421, 427, 429, 430, 434, 440, 441, 444–447, 449, 453, 454, 459, 464–467, 472–474, 476, 477, 479–482, 485, 487, 492–494, 498, 522, 554, 556, 615, 629, 642, 643, 646, 648–651, 660, 665, 679–682, 684–687, 692, 693, 695, 698–700, 702–716, 718–726, 788, 789
 Дарвин Ч. (младший) 249, 250
 Дарвин Э. 22, 89, 485
 Даревский И. С. 20, 428, 702, 792
 Дарлингтон К. Д. 31, 33, 35, 192, 193, 205, 221–223, 226, 228, 371, 410, 647, 675, 789
 Даррэ Р. В. О. 99, 577
 Дворянкин Ф. А. 78, 422, 425, 702
 Де Ламберт В. 20
 Деборин А. М. 304, 351, 353, 354
 Девенпорт Ч. 97, 138, 145, 148, 210, 502
 Дейли Р. 249
 Декан 286
 Декандоль А. 374
 Деккер М. 75
 Делисли Р. 38
 Делоне Л. Н. 313
 Дельбрюк М. Л. Х. 532, 533, 571, 591
 Демерец М. 245, 248, 371, 565, 646, 647
 Демидова З. А. 703
 Демский В. 680
 Деннет Д. 56, 60, 671, 675
 Депере Ш. 68, 177, 301, 598
 Дерюгин К. М. 298
 Десмонд А. 106, 118
 Де Фриз Г. (см. Фриз Г. де).
 Дженинс Л. 104, 109
 Дженкин Ф. 107, 481
 Дженнингс Г. С. 138, 142, 154, 156–159, 163, 789
 Дженсен Г. Л. 25, 218, 241, 242, 245, 655
 Джерольд Дж. Г. 163
 Джеффри Э. 149, 151, 165
 Джильмоур Дж. 197
 Джонс Д. 171
 Джонс Ст. 104
 Джонстон У. М. 504, 703
 Джордан Д. С. 138, 156, 159, 161, 163–165, 168
 Джэд Дж. У. 145, 301
 Дидерох Э. 485
 Диккенс Ч. 685
 Дильтей В. 435
 Дим М. 418
 Димо Н. А. 706
 Динглер Г. 30, 251, 607, 609, 630, 631, 641, 653
 Динг-Шуллер Э. 578
 Динер К. 176, 257

- Добржанский Ф. Г. 12, 14, 15, 19, 20, 25,
28–33, 35, 36, 38, 41–43, 45, 56, 58,
61, 64, 68, 74, 80–82, 153, 173–175,
183–190, 193, 198, 200, 201, 206, 207,
210, 213, 217, 218, 220–229, 231, 232,
236, 238–250, 252, 302, 311, 312, 314,
320, 344, 348, 360, 369, 371, 372, 387,
388, 394, 402, 406, 409, 427, 555–559,
583, 587–590, 600, 602–604, 606, 622,
631, 642–651, 654, 658–662, 676, 678,
682, 689, 690, 699, 703, 708, 789
- Догель В. А. 301, 313, 410, 430, 703. 791
- Додерлейн Л. 457
- Додсон Э. О. 91
- Докучаев В. В. 299
- Долл У. 128, 132
- Долло Л. 176, 302
- Домагк Г. 497, 571
- Дорн А. 301, 455, 507
- Дорошенко А. В. 323, 703
- Дорфмейстер Г. 462
- Достоевский Ф. М. 276
- Доукинс К. Р. 54, 56, 667, 671, 675, 676
- Доусон Дж. У. 127, 134, 135, 788
- Драгавцев В. А. 719
- Дрисманс Г. 483
- Дриш Г. 139, 191, 434, 440, 455, 488, 505, 563
- Дружинин А. Н. 336, 712
- Дубинин Н. П. 12, 20, 31, 35, 38, 65, 175,
189, 249, 251, 301, 305, 308, 312, 313,
316–318, 356, 363, 365, 366, 369, 370,
372, 386, 402, 410, 411, 423–425, 647,
648, 650, 654, 659, 662, 703, 792
- Дубинина Л. Г. 424, 705
- Дубовский Н. В. 319, 411, 703
- Дучинский Ф. Ф. 301, 304, 306, 347, 703
- Дымчевич Т. 258
- Дэвис Б. М. 149, 165
- Дюбуа Э. 450
- Дюбуа-Раймонд Ф. 564
- Дюбуа-Реймон Э. Р. 452
- Дюпре А. 125
- Дюркен Б. 549, 550
- Дюс Б. 582
- Дюшен А. 286
- Егунова С. 712
- Ежиков И. И. 369, 704
- Елизавета II 249
- Ермолаев А. И. 20, 170, 306, 358, 701, 704, 707
- Ермоленко М. Т. 704
- Есаков В. Д. 372, 419, 695, 704
- Ефремов И. А. 176
- Жданов А. А. 368
- Жебрак А. Р. 68, 302
- Жегалов С. И. 331
- Железнов Н. И. 275
- Жеребина З. Н. 326
- Живаго П. Г. 701
- Жимулёв И. Ф. 424, 705
- Жиров В. К. 47, 76, 77, 704
- Житков Б. М. 391
- Жоффруа Сент-Илер Э. 258, 284, 442, 447,
465, 476
- Жуковский П. М. 74, 654, 662
- Завадовский Б. М. 304–306, 348, 354, 359, 704
- Завадовский М. М. 354, 355, 365, 420
- Завадский К. М. 11, 20, 21, 28, 29, 35, 36,
53, 58, 59, 74, 91, 122, 142, 162, 180,
193, 205, 221, 222, 229, 232, 249, 260,
271, 286, 291–293, 313, 314, 325, 329,
336, 346, 347, 369, 377, 379, 393, 409,
421–424, 426–428, 430, 431, 454, 457,
459, 481, 491, 547, 597, 615, 704, 705,
707, 723, 725, 792
- Заварзин А. А. 74, 345, 360
- Зайзер А. 582
- Зайцев В. А. 270
- Закарьян С. Ф. 316
- Заленский В. В. 275, 278, 294, 705
- Зауербрух Ф. 579
- Заукель Ф. 99, 623
- Захаров И. К. 424, 705
- Захарченко И. Л. 317, 701
- Зейдлиц Г. В. 282, 283, 476
- Зеликман А. Л. 319, 370, 420, 421, 424, 426,
427, 597, 705
- Зельдович Я. Б. 424
- Земон Р. 522
- Зенгбуш Р. 564
- Зенкевич Л. А. 358, 367
- Зенкевич С. И. 21
- Зернов С. А. 717
- Зигмогди Р. А. 433
- Зильбер Л. А. 367
- Зиммель Г. 435, 437
- Зихет Т. 595
- Зув В. Ф. 257
- Зюндорф В. 561, 606, 607, 621, 623, 626, 630,
631
- Зюсс Э. 257, 275, 472–475, 793
- Иванов А. В. 20, 429, 705, 725, 788, 792
- Иванов В. И. 721
- Иванов И. И. 356, 360

- Иванов Н. Н. 323, 386, 697
 Иванов Н. Р. 368
 Иванов С. Л. 321, 323, 705
 Иванова К. В. 368
 Иванов-Смоленский А. Г. 372
 Ивлев В. С. 319
 Игнатъев М. В. 367, 411, 724, 792
 Йекель О. М. И. 257, 288, 490, 495, 547, 793
 Иллис И. 635
 Ильин Н. А. 367
 Ильинский А. П. 316
 Илюшин А. А. 421
 Инге-Вечтомов С. Г. 429
 Иоанн Павел II 75, 626, 681
 Иоганнсен В. Л. 139, 140, 142, 154, 156, 157, 160, 219, 257, 291, 292, 301, 302, 377, 433, 486, 488, 507, 512, 515, 517, 520, 793
- Йоллос В. 70, 80, 517, 563, 571
 Йонг Ламберт В. де 363
 Йордан В. 483
 Иорданс А. фон 635
 Ирвин У. 788, 789
 Исен Дж. 693
 Ист Э. М. 138, 142, 156, 158, 159, 163, 171, 221, 232, 602, 789
 Ичикава Хироши 20
- Каганов В. М. 78
 Каганович Б. С. 352, 705
 Кайданов Л. З. 20, 175, 429, 700, 705, 792
 Калабухов Н. И. 315, 316, 391, 705
 Калманович М. И. 365
 Каммерер П. 68, 70, 301, 307, 354, 503, 519–521, 705, 714, 793
 Камшилов М. М. 20, 35, 318, 370, 405, 411, 420, 705, 792
 Канаев И. И. 441, 705, 789
 Кант И. 440, 449, 513
 Каплан Р. 653
 Капперт Г. 581
 Капралова Т. И. 546, 547, 705
 Караваев Э. Ф. 20
 Карл Великий 513
 Карпентер С. 114
 Карпеченко Г. Д. 35, 193, 225, 302, 313, 365, 367, 368, 423, 705, 791
 Карпов В. П. 258, 291, 292
 Карсон Г. Л. 31
 Карус Ю. В. 272, 445
 Кассо Л. А. 295
 Кастл У. Э. 138, 142, 145, 150, 151, 157–159, 171, 232, 789
- Каутский К. 302, 347
 Кафанов А. И. 20
 Кац М. 571
 Кач А. 532
 Кашкаров Д. Н. 326–328, 391, 705, 706
 Квенштедт Ф. А. 618
 Кейн Дж. 16, 242
 Кейтер Ф. 582
 Кекк Д. 220, 226
 Келдыш М. В. 424
 Келлер Б. А. 67, 298, 321, 348, 365, 696, 706
 Кёлликер Р. А. фон 257, 275, 285, 288, 289, 439, 441, 446, 464–469, 550, 706, 792
 Келлог В. 142, 145, 156
 Кельрейтер Й. Г. 257
 Кено Л. 39, 210, 214, 427, 632
 Кесслер К. Ф. 23, 277, 281, 282, 706, 790
 Кимура М. 47, 48, 54, 428, 663, 664, 706, 790
 Кинг К. 128
 Киров С. М. 360
 Кирпичников В. С. 36, 48, 319, 365, 405, 411, 423, 424, 429, 706, 792
 Кирпичников М. Э. 791
 Китс Д. 219
 Китчер П. Н. 47
 Кларк Б. 685
 Кларк Г. 252
 Кларк К. 194, 351
 Кларк Л. 250
 Клаузен Дж. 219, 220, 226, 227, 229, 231, 241, 789
 Клебс Г. 145, 493
 Клейнберг Н. 455
 Клементс Ф. Э. 148, 160, 220, 224
 Клиленд Р. 193
 Климан К. 16
 Клюге Г. А. 358, 367
 Кляйншмидт О. 386, 537, 635
 Кнапп Э. 570
 Кнопф Ф. 571
 Кнунянц И. Л. 424
 Ковалев Н. В. 368
 Ковалевский А. О. 257, 275, 276, 278, 281, 706, 790
 Ковалевский В. О. 257, 276, 278, 279, 281, 283, 520, 552, 706, 717, 720, 790
 Ковалевский М. М. 145, 295
 Кожанчиков И. В. 326, 706
 Кожухов И. В. 368
 Козо-Полянский Б. М. 52, 74, 293, 304, 336, 337, 340, 341, 344, 654, 711, 720, 791
 Кок Ю. 82
 Кокен Э. 176, 214, 472, 547, 550, 618
 Колбановский В. 706

- Колесник Н. Н. 324, 325, 706
 Колкунов В. В. 331
 Коллер З. 573
 Коллери М. 248
 Колодяжный В. И. 78
 Колчинская Н. В. 11, 21
 Колчинский Э. И. 11, 12, 15, 20, 26–30, 36, 38, 39, 45, 53, 58, 59, 62, 63, 67, 71, 80, 83, 87, 88, 96, 100, 122, 193, 199, 205, 206, 221, 222, 229, 232, 251, 252, 255, 264, 266, 277, 297, 298, 308, 313, 337, 343, 345, 347, 350, 357, 360, 362, 368, 373, 395, 401, 409, 410, 420, 421, 425, 431, 491, 515, 548, 558, 559, 566, 607, 610, 617, 624, 636, 641, 666, 684, 685, 696, 699, 702, 704–711, 713, 715–718, 722–724, 726, 790–793
 Кольберт Э. Г. 219
 Кольман Э. Я. 356, 365, 309
 Кольцов А. В. 710, 791
 Кольцов Н. К. 67, 79, 84, 224, 232, 296, 298, 310, 335, 353, 355, 356, 360, 365, 528, 533, 587, 701, 708, 791
 Комаров В. Л. 258, 277, 291, 292, 298, 299, 302, 306, 320, 343, 348, 349, 359, 370, 377, 385, 422, 487, 708, 724
 Компанейц Н. С. 714
 Конашев М. Б. 12, 15, 20, 21, 26, 38, 106, 109, 139, 148, 166, 183, 184, 186, 189, 190, 192, 239, 252, 425, 565, 595, 659, 661, 682, 699, 700, 707, 708, 722
 Кондрашин В. В. 364, 708
 Конклин Э. 138, 191
 Конн Г. 138
 Кононков П. Ф. 77, 718
 Конрад-Мартиус Г. 635
 Константинов П. Н. 331, 365
 Конти Л. 578
 Коп Э. 125, 127–131, 134, 136, 178, 181, 474, 598, 789
 Копейкин К. В. 683, 709
 Копелевич Ю. Х. 255, 709
 Коперник Н. 114
 Кордюм В. А. 58, 709
 Коржинский С. И. 23, 275, 277, 280–282, 288–290, 320, 385, 427, 709, 790
 Корицкий Г. Э. 307
 Коровин Е. П. 326, 327, 706, 709
 Коровчинский В. М. 709
 Королева В. А. 381
 Корочкин Л. И. 20, 57, 429, 679, 709
 Корренс К. Э. 137, 293, 432, 486, 487, 496, 507, 509, 516, 575, 709
 Коссвиг К. 573, 635
 Коссель А. 433
 Костов Д. 69, 302, 303
 Котляр Г. А. 698
 Котс А. Ф. 291, 709
 Коулс Г. 161
 Коурант Р. 497
 Кох Р. 433
 Кошгоянц Х. С. 359, 696
 Коэн Дж. 16
 Кранц Г. В. 582
 Красилов В. А. 20, 47, 429, 709, 792
 Краснов А. Н. 280
 Красочкин В. Т. 326
 Краузе К. 581
 Краузе Э. 20, 485, 577
 Крашенинников С. П. 257, 259, 261, 709
 Кребс Х. А. 571
 Кременцов Н. Л. 372, 709
 Кремянский В. И. 410, 414, 709
 Крепс Е. М. 302, 367
 Крет Г. 565
 Крик Ф. 47, 107, 424, 533
 Крисаченко В. С. 314, 394, 709
 Кробер А. 250
 Крог Х. фон 30, 251, 575, 607–609, 628, 631, 633, 641
 Кропоткин П. А. 23, 273, 277, 281, 282, 520, 709, 790
 Крупп Ф. А. 453, 507, 513
 Крупп фон Болен унд Хальбах Г. (Крупп Г.) 564, 565
 Крушинский Л. В. 429
 Крылов П. Н. 451
 Крэмpton Г. Э. 145
 Крэпелин Э. 509
 Куайн У. В. О. 73, 709
 Кудрявцев-Плагонов В. Д. 271
 Кузин Б. С. 347–349, 353, 367, 718
 Кузнецов Н. И. 292, 294, 709
 Кукук Г. 564
 Кулагин Н. М. 145
 Кулешов Н. Н., 316, 331, 360
 Кун А. 639
 Кун О. 609, 610, 621, 624, 635, 647
 Кун Р. 497, 566, 570, 571
 Кун Т. 39, 72, 688, 710
 Кун Ф. 582
 Кунин Е. В. 431, 679, 709
 Кун-Шнидер Э. 653
 Купер Ф. 175, 489, 632
 Куперман Ф. М. 425
 Куприянов А. В. 76, 710

- Купцов А. И. 319, 326, 387
 Кураев А. 684
 Куразов П. Ф. 362
 Курчагов И. В. 423, 683
 Кучера У. 677, 678, 710, 726
 Кушниренко В. П. 314
 Кэйн А. 35, 194, 215, 651
 Кэйн Дж. 674
 Кэйрнс Дж. 50
 Кэлбле Г. 85
 Кэмпфе Л. 652
 Кэтглуэлл Г. 16
 Кювье Ж. 114, 118, 258, 265, 266, 268, 277,
 280, 284, 301, 346, 371, 442, 445, 447,
 467, 468, 472, 491
 Кюн А. 566, 567, 575, 612, 648, 650

 Г'Эритге Ф. 34
 Лаббэ А. 291
 Лавренко Е. М. 423, 425, 427
 Лаврентьев М. А. 423, 424
 Лавров П. Л. 270
 Ладов В. А. 709
 Лазарев П. П. 355
 Лайель Ч. 102, 104, 105, 109, 114, 117, 125,
 209, 266, 275, 451, 471, 491, 569, 788
 Лайус Ю. А. 358
 Лалл Р. 182
 Ламарк Ж.-Б. 50, 89, 92, 102, 116, 124, 126,
 128, 129, 178, 251, 258, 267, 270, 274,
 283, 291, 292, 308, 409, 442, 446, 447,
 454, 459, 480, 492, 513, 650, 677, 687,
 696, 708–710, 716, 726,
 Ламсден Ч. 675
 Ланге А. 440
 Ланге И. 504
 Ландау Л. Д. 424
 Ландман О. Е. 50
 Ландсберг Г. С. 424
 Ланкастер Э. Р. 143, 144, 194, 275, 310, 476
 Лансфельд Д. 186, 187
 Ланц А. Й. (см. Либенфельс) 509
 Лаплас П.-С. де 449
 Ларджент М. 16, 24
 Ле Конт Д. 127, 128, 132, 133, 135
 Лёб Д. 145
 Лёб Ж. 139
 Лебедев Д. В. 423–425, 719, 788, 791
 Лебедев Н. В. 78, 425, 710
 Леваковский Н. Ф. 280, 710
 Лёви О. 433
 Леви О. 571
 Левин М. Л. 69, 305, 307, 353–355, 367, 503
 Левина Е. С. 419, 683, 710
 Левина Э. 633, 710
 Левит Г. С. 20, 21, 28, 38, 45, 353, 522, 599,
 601, 603, 623, 624, 710, 723, 726, 793
 Левит С. Г. 68, 302, 305–307, 354–356, 365–
 367, 710
 Левитский Г. А. 35, 225, 313, 360, 365, 367,
 368, 710, 791
 Левитт М. 16
 Левонтин Р. 14, 32, 56, 188, 676
 Лейбниц Г. В. 255, 267, 493
 Лейбсон Р. Г. 367
 Лейферт Л. А. 362
 Леман В. 630, 634
 Леман Э. 98, 568, 576, 577, 640
 Леман Ю. Ф. 567
 Ленард Ф. Э. А. фон 65, 98
 Ленин В. И. 95, 302, 422, 565
 Ленц Ф. фон 70, 97, 98, 498, 502, 504, 508–
 512, 572, 586, 593, 625, 644, 650
 Леонтович М. А. 424
 Лепёхин И. И. 257, 262, 710
 Лепешинская О. Б. 78, 96, 352
 Лешин Т. К. 367
 Лепковский Ю. 788
 Лернер И. 32, 35
 Лернер М. 224, 371
 Лерхе В. 28
 Лесгафт П. Ф. 276, 291
 Лётер Р. 28, 480
 Лёффер Л. 582
 Лехнович В. С. 368
 Либенфельсом Й. Л. фон 509
 Либих Ю. Ф. фон 434, 436
 Лилиефельд П. фон 485
 Линен Ф. 571
 Линней К. 102, 103, 261, 264, 266, 267, 280,
 451, 521, 640
 Линч М. 688
 Липман Ф. А. 571
 Липпольт Г. 653
 Липский В. И. 708
 Лисицын П. И. 331, 365
 Литвинчук С. Н. 697
 Лобанов П. П. 406
 Лобашёв М. Е. 313, 421, 424, 426
 Ловелок Дж. 52
 Ловягин Е. И. 271
 Логинов М. Н. 697
 Лоренц К. 30, 36, 100, 204, 251, 560, 571, 574,
 575, 607, 609, 612, 613, 621, 626, 631,
 641, 643, 645, 648, 651, 653, 793
 Лоскутова М. В. 20

- Лотси Я. П. 141, 165, 310, 330, 515, 522
 Лукин А. Е. 385, 700, 711, 788, 792
 Лукин Е. И. 6, 20, 21, 36, 41, 42, 249, 251, 319, 324, 344, 370, 385–389, 405, 411, 421, 429, 430, 539, 699, 700, 711, 792
 Лукина Т. А. 284, 711
 Луначарский А. В. 307, 711
 Лункевич В. В. 295, 711
 Лус (см. Лусис) 317
 Лусис Я. Я. 317, 534
 Лутков А. Н. 368, 424
 Лысенко Т. Д. 22, 46, 47, 61, 63–65, 69–71, 76–78, 96, 251, 252, 260, 277, 309, 328, 345, 348, 349, 353, 363–369, 371–373, 389, 399, 406–408, 419–428, 430, 480, 594, 645, 650, 677, 681, 710, 712, 725
 Львов А. 250
 Лэк Д. Л. 35, 37, 394
 Лю Дун 20
 Любименко В. Н. 316, 323, 711
 Любищев А. А. 59, 74, 78, 79, 345, 346, 355, 679, 711
 Любомиров Д. Е. 20
 Людвиг В. 30, 33, 65, 251, 560, 561, 575, 607, 613, 628, 630, 631, 639, 641, 643, 647, 653
 Люерс Г. 630, 651, 653
 Люксембург К. 573
 Лютер М. 513
 Мазинг Р. А. 412, 711
 Мазлумов А. Л. 331
 Май Э. 577, 579
 Майварт С. Г. Дж. 118–122, 124, 128, 137, 789
 Майнард-Смит Дж. 34, 55, 675, 685
 Майр Э. 6, 12, 14, 15, 20, 25, 29, 31–38, 42, 55, 56, 61, 64, 69, 88, 89, 91, 92, 173, 174, 197–207, 215, 216, 218, 221, 222, 225, 226, 236, 239–250, 256, 301, 321, 328, 401, 403, 408, 410, 428, 480, 516, 520, 522, 538, 555–559, 571, 588, 590, 596, 600, 601, 603, 604, 616, 621, 625, 626, 635, 636, 638, 639, 641, 644, 646, 648, 651, 654, 655, 658–661, 663, 664, 667, 669, 671, 678, 690, 701, 706, 707, 711, 726, 790
 Майтман Г. 241
 Мак-Аргур Р. 401
 Мак-Дугал М. 138, 145, 148
 Макинтош Дж. 109
 Мак-Карди Г. 157
 Мак-Клинтон Б. 73, 223
 Мак-Леод Р. 350
 Максвелл Дж. 108
 Максимов Н. А. 360
 Малахов В. В. 692, 711
 Малиновский А. А. 313, 410, 412, 711
 Маллет Дж. 685
 Мальцев А. И. 367, 368
 Мальтус Т. 102, 114
 Мамзин А. С. 20, 792
 Манойленко К. В. 20, 275, 294, 337, 707, 711
 Маргелис (см. Маргулис) 52, 711
 Маргулис Л. 52, 54, 73, 341, 428, 685, 711, 790
 Маринелли В. фон 622
 Марков А. В. 46, 712
 Маркс К. 303, 351, 440, 712, 721
 Маркус Э. 516
 Мартин Дж. 51
 Мартин Р. 510
 Марш О. 125, 474
 Маслова Н. П. 788
 Матвеев Б. С. 336, 426, 712
 Мацкевич В. И. 368
 Машковцев А. А. 388, 405, 712
 Машталер Г. А. 399, 400, 712
 Мёбиус К. А. 451
 Медавар Е. 191
 Медведев Ж. А. 348, 419, 687, 712
 Медведев Н. Н. 183, 712
 Медведев Ю. 712
 Медведева И. М. 725
 Медников Б. М. 20, 48, 429, 696
 Мейен С. В. 20, 59, 429, 430, 429, 712, 792
 Мейер К. 566, 570, 580
 Мейер-Абих А. 623, 625
 Мейергоф О. Ф. 433, 497, 571
 Мейкснер Й. 579
 Мейнец А. 680
 Мейсон Г. 225
 Мейстер Г. К. 313, 365, 367
 Меккель И. Ф. 448
 Мёллер Г. Дж. 31, 35, 68, 69, 149, 152, 153, 155, 191, 196, 236, 241, 245, 248–250, 302, 303, 308, 312, 313, 365, 372, 516, 531, 533, 564, 593, 645, 647, 648, 650, 789
 Мелхерс Г. 561, 627
 Менгеле Й. 573, 579
 Мендель Г. 12, 93, 136–141, 144, 169, 182, 184, 293, 462, 486, 712, 717
 Мензбир М. А. 145, 271–273, 277, 280, 283, 284, 292, 295, 296, 310, 321, 322, 326, 480, 487, 712
 Менцель Р. 566

- Мень А. 684
 Мережковский К. С. 23, 52, 277, 282, 337–341, 712, 790
 Меркулов В. Л. 367
 Мертон В. 496
 Мессершмидт Д. Г. 257
 Местергази М. М. 305, 307, 308, 712
 Метцнер П. 569
 Мечников И. И. 144, 145, 257, 274–276, 278, 279, 283, 284, 294, 295, 408, 447, 455, 700, 712, 790
 Микеланджело 513
 Микулинский С. Р. 260, 699, 704, 705, 708, 711, 712, 715
 Милкофф Э. 219
 Милье С. 114
 Мильнер Р. 122
 Мирзоян Э. Н. 20
 Митин Б. М. 365, 406
 Михаил (Мудьюгин) 684
 Михэн Т. 128, 131, 132
 Мицкевич М. С. 354, 712, 715
 Миченер Ч. Д. 676
 Мичурин И. В. 78
 Мишустин Е. И. 323, 712
 Молешотт Я. 434
 Моллисон Т. 504, 509, 510
 Монаков Х. 505
 Мор О. Л. 363
 Морган К. Л. 145
 Морган Л. 390
 Морган Т. Г. 34, 68, 79, 137–139, 145, 146, 148, 150–155, 157, 158, 160, 183, 186, 187, 189, 191, 200, 223, 232, 301, 302, 420, 480, 526, 529, 553, 575, 713, 717, 789
 Моритц О. 569
 Морозов Г. Ф. 281, 713
 Моррис Г. М. 45, 252
 Мофес К. 569
 Музрукова Е. Б. 20, 69, 150, 504, 713
 Мур Дж. 106
 Мур Р. 75, 685
 Муравник Г. 684
 Муралов А. И. 363, 365, 367
 Муретов Г. Д. 412, 713, 714
 Мурчисон Р. 116
 Мэгдфрау К. 30, 251, 547, 561, 607, 627, 641, 651, 652
 Мэттью У. Д. 175, 176, 180, 236, 489
 Мюллер А. Г. 632, 639, 640, 651
 Мюллер И. 439, 441, 446
 Мюллер Ф. 301, 448, 450, 545, 620
 Мюллер-Хилл Б. 368
 Мюнцинг А. 35, 648
 Навашин М. С. 68, 302, 313, 356, 424, 662, 713, 791
 Навашин С. Г. 224, 301, 307, 713
 Надсон Г. А. 298, 313, 367, 713, 790
 Назаров В. И. 20
 Наполеон I 513
 Насонов Д. Н. 299, 302, 423, 424
 Насонов Н. В. 275
 Наточин Ю. В. 20
 Наумов Н. П. 316, 319, 391
 Нахтсхайм Г. 70, 560, 647
 Неймайр М. 274, 301, 457, 458, 470, 471, 474, 476, 713
 Нернст В. Г. 433, 497
 Несмеянов А. Н. 406, 423
 Нестеров А. И. 682, 713
 Нехотин В. В. 715, 716
 Никитин Н. Н. 362
 Никитин С. Н. 278, 713
 Никифоров А. Л. 722
 Никлас К. 677, 678, 710
 Николаев А. А. 282, 295
 Никольский А. М. 74, 145, 295, 713, 720
 Нильсон-Эле Н. Г. 158, 163
 Ницше Ф. В. 548, 553
 Ниче П. 504
 Ноак К. 569
 Новиков Г. А. 421
 Новинский И. И. 78
 Ножкин Н. Д. 270
 Нойберг К. 496, 570–572
 Ноор М. 685
 Нортон Г. Т. Дж. 154
 Нуждин Н. И. 251, 365, 313
 Ньювел Д. 47
 Ньюлл Н. Г. 54
 Ньютон И. 108, 114, 267, 467, 468
 Ньютон Ф. 192
 Нэгели К. В. фон 257, 275, 459, 460, 463, 467, 478, 494, 792
 Нэф А. 617
 Обод И. В. 357
 Овчинников П. Н. 362, 713
 Овчинников Ф. В. 356
 Огнев С. И. 391
 Одум Ю. 427
 Озерецковский Н. Я. 257
 Ойкен Р. 497
 Окен Л. 267–269, 274, 446, 447, 454, 713

- Октар А. 686
 Оленов Ю. М. 35, 313, 316, 317, 319, 405, 410, 411, 423, 424, 429, 662, 713, 714, 792
 Оловников А. М. 714
 Олсен Р. Л. 253, 680
 Олсон Л. 710, 726
 Олсон Э. К. 32, 249, 408, 661
 Ольденбург С. Ф. 705
 Омельченко А. П. 345
 Оно С. 48, 312, 665, 714, 790
 Оноприенко В. И. 20
 Опарин А. И. 301, 630
 Опенгеймер К. 571
 Орбели Л. А. 67, 298, 302, 370, 372
 Орлов С. А. 20, 45, 96, 298, 707, 715
 Орлов Ю. А. 424
 Орт Г. А. 685
 Ортман А. Е. 150, 151
 Оруэлл Дж. 79
 Осборн Г. Ф. 61, 68, 125, 128, 136, 144, 145, 175–181, 207, 291, 302, 489, 601, 602, 694, 789
 Освопат Д. 118
 Осипов А. И. 684
 Осипов Ю. С. 710
 Оскольский А. А. 77
 Остром Дж. Г. 219
 Остроумов А. А. 145, 295
 Оуэн Р. 56, 61, 101, 104, 107, 112, 116–118, 134, 788
- Паавер К. Л. 20, 428, 430, 788, 792
 Павлов А. П. 176, 272, 273, 3465, 346, 713, 714, 790
 Павлов И. П. 66, 67, 145, 257, 279, 295, 299, 302, 355, 359, 360, 370, 372
 Павлова М. В. 176, 346, 713, 714
 Павловский Е. Н. 248, 407, 791
 Паккард А. С. 128, 131
 Палладин В. И. 299
 Паллас П. С. 257, 259, 260, 264–267, 707, 714
 Пальмова Е. Ф. 331
 Пандер Х. Г. фон 259, 264, 267–269
 Панов Е. Н. 429
 Парамонов А. А. 13, 35, 205, 207, 211, 249, 251, 319, 370, 410, 413, 414, 420, 425–427, 480, 603, 697, 714, 791
 Парсонс Т. 126
 Пастер Л. 300
 Патон М. 177
 Патридже Л. 685
 Паттерсон Д. 226
 Паули А. 128, 517, 518
- Паультон Э. Б. 111, 136, 142–146, 189, 194, 309, 493
 Пачоский И. К. 321, 451, 714
 Пейли У. 101
 Пеннет Р. К. 137, 154
 Перелешин С. Д. 316
 Перль Р. 138, 159
 Перов С. С. 348, 365
 Перчёнок Ф. Ф. 352, 714
 Петерс Г. 28
 Петр I 65, 255, 262
 Петрович А. 20
 Петровский И. А. 272
 Пий XII 45, 252, 626
 Пилипчук О. Я. 20, 408
 Пирсон К. 97, 111, 141, 143, 146, 156, 189, 789
 Писарев В. Е. 316, 331, 360, 715
 Писарев Д. И. 269, 276, 714
 Писарева Л. В. 358, 715
 Планк М. 563–566, 627, 628, 653
 Плате Л. Г. 24, 30, 39, 40, 44, 45, 60, 65, 68, 92, 189, 251, 301, 390, 487, 498, 504, 509, 516, 522–525, 547, 550, 553, 582, 583, 597–599, 601, 602, 610, 625, 654, 710, 714, 793
 Платон 72, 162
 Платонов Г. В. 78, 650
 Плётц А. 97, 441, 483, 484, 509–513, 525, 625, 793
 Плеханов Г. В. 270, 347
 Поздняков А. А. 57, 58
 Позерн Б. П. 360
 Полани М. 73
 Полевой А. В. 21, 222, 231, 708, 715
 Полежаев В. Н. 316
 Половцов В. В. 291
 Полумордвинова И. В. 697
 Польшов Б. Б. 368
 Поляков И. М. 258, 292, 305, 319, 348, 369, 420, 715
 Полянский В. И. 319, 413, 423, 426, 427, 697, 714, 718, 792
 Полянский Ю. И. 20, 36, 45, 74, 260, 319, 394, 409, 410, 421, 423, 427, 428, 430, 697, 699, 702, 704, 705, 707, 708, 711, 714, 715, 718, 788, 791
 Поплавская Г. И. 326
 Попов В. А. 271
 Попов Е. Б. 141, 715
 Попов М. Г. 344, 360, 367
 Попов-Подольский М. 304
 Поповский М. А. 366, 715

- Портер Р. 84
 Поташикова Б. Г. 360
 Потонье Г. 490
 Поярков Э. Ф. 367
 Презент И. И. 71, 74, 78, 96, 277, 309, 328, 348,
 349, 353, 358–360, 362–364, 366, 371,
 372, 406, 407, 420–422, 425, 430, 715
 Пржибрам Г. Л. 70, 291, 368, 519, 520, 553,
 610, 625, 793
 Провайн У. Б. 14, 15, 31, 32, 34, 35, 37, 91,
 171, 173, 616, 667
 Прокофьева-Бельговская А. А. 423
 Промптов А. Н. 326–328, 715
 Пронин В. А. 425
 Протасов А. П. 257
 Прянишников Д. Н. 366
 Пэйн Ф. 150
 Пэтау К. 532, 560, 591, 626
 Пэтел Н. 693

 Работнов Т. А. 425, 715
 Равази Ж.-Ф. 687
 Равич-Черкасский М. 702
 Радинский И. 655
 Разумов В. И. 323, 703
 Райков Б. Е. 260, 267, 269, 286, 301, 358, 367,
 441, 715, 792
 Райков И. Б. 410, 715
 Райниг В. Ф. 537, 560, 591, 626
 Райт С. 12, 14, 21, 24, 31, 33, 37, 55, 61, 146,
 152, 157, 169–174, 185, 186, 189, 196,
 197, 200, 210, 211, 218, 223, 232, 236–
 238, 240, 241, 245, 248–250, 313, 316,
 386, 427, 432, 524, 535, 632, 645, 654,
 669, 704, 789
 Райф В.-Е. 28, 34, 79, 634, 636
 Рамалей Ф. 163
 Раменская М. Е. 697
 Рапопорт И. А. 313
 Расс Т. С. 324, 715
 Ратнер В. А. 429
 Раункер О. 219
 Рауп Д. 44, 55, 669
 Раутербег Э. 497
 Раценхофер Г. 441
 Рачинский С. А. 259, 272, 702
 Рашевский Б. 582
 Регал Б. 177
 Регель Р. Э. 293, 294, 310, 311, 379, 715, 716
 Регель Э. А. фон 273
 Рего Г. Р. 331
 Реди Ф. 267
 Резник С. Е. 297, 348, 716

 Рейвин П. Г. 231
 Рём Э. 98
 Ремане А. 21, 30, 60, 61, 100, 215, 251, 497,
 561, 589, 624, 625, 630, 634, 635, 638,
 639, 642, 647, 651, 652, 723, 793
 Рёмер Т. 577
 Ренард К. Г. 331
 Реннер О. 193, 647, 648
 Рентген В. К. 433
 Ренш Б. 13, 20, 21, 29, 31–35, 38, 45, 61, 65,
 70, 80, 81, 100, 199, 200, 205, 211, 236,
 248–250, 321, 334, 385, 386, 410, 427,
 497, 520, 522, 536–540, 552, 553, 556–
 561, 575, 590, 591, 595–604, 606–608,
 610, 613, 616, 626, 630, 631, 637–642,
 645–649, 651, 652, 654, 655, 661, 662,
 690, 710, 726, 793
 Ретунская С. В. 21, 629, 708
 Рехе О. 607, 608, 628, 633, 634
 Ридл К. 34
 Риккерт Г. 437
 Рингер Ф. К. 85
 Рис Л. В. 581
 Риггер Р. 504
 Ричардс Р. 118
 Роденвальд Э. 509
 Роерс Р. 652
 Рожицын В. 304, 344
 Рожков С. В. 788
 Роза Д. 177, 291
 Розанов В. В. 276, 288
 Розанов Ю. М. 697
 Розанова М. А. 6, 35, 323, 325, 326, 329, 331,
 368, 370, 376, 379–381, 384, 386, 654,
 662, 716, 719, 723, 791
 Розенберг А. 99, 580, 583, 593
 Розенштиль К. фон 577
 Рокитянский Я. Г. 366, 592, 716, 719
 Рокицкий П. Ф. 312, 367
 Ролле Ф. 272, 445, 716
 Рольник В. В. 421
 Романовский С. И. 65, 716
 Ромашов Д. Д. 12, 175, 312, 316–318, 360,
 363, 367, 386, 696, 703
 Роменс Дж. Дж. 283, 716
 Ромер А. С. 241, 250, 408, 644, 655, 661
 Ромер Т. 497
 Ростова Н. С. 788
 Роу Э. 207, 216
 Ру В. 139, 440, 488, 496
 Рубашевская М. К. 326
 Рубнер М. 496
 Рубцова З. М. 20, 173, 225, 700, 716, 788

- Рудзинский Д. Л. 145
 Рудорф В. 564, 569, 580, 581
 Рулье К. Ф. 258, 267
 Рупке М. 118
 Рупрехт Ф. И. 275
 Рутке Ф. фон 582, 593
 Рутковский С. фон 583
 Рыбин В. А. 313, 368
 Рыжков В. Л. 319
 Рьюз М. 16, 20, 47, 674
 Рюгер Л. 30, 251, 561, 607, 608, 631, 641, 653
 Рюдже Д. 16
 Рюдин Э. 97, 502, 504, 509, 511, 564, 566, 572, 575, 625
 Рюйш Ф. 263
- Сабинин Д. А. 420, 725
 Савина Г. А. 367, 697, 716
 Савинов А. Б. 52, 57, 716
 Савицкий В. Ф. 331
 Сазонова Л. В. 695
 Сакаи К. 36
 Саканян Е. С. 595, 696
 Сакс К. 88, 221–223, 226, 231
 Салфелд Г. 549, 550, 617
 Самойлов А. Ф. 355, 716
 Самойлов Я. В. 296, 343
 Самокиш А. В. 20, 270, 275, 292, 294, 301, 714, 716
 Сандерс А. П. 222, 223
 Сандерс С. 136
 Сапегин А. А. 35, 298, 313, 316, 331, 400, 716
 Сапожников С. В. 258, 291
 Сарабьянов В. Н. 304, 344
 Сафонов В. А. 291, 716
 Сахаров В. В. 313
 Сваммердам И. 267
 Свердлов Я. М. 361
 Светлов П. Г. 74, 345, 421, 424
 Светлов П. Я. 294
 Свиричев Ю. М. 534, 721
 Себа А. 263
 Севастьянов А. Ф. 257
 Северцов А. Н. 21, 24, 35, 61, 67, 145, 211, 224, 236, 275, 278, 295, 296, 298, 299, 333–336, 369, 370, 392, 393, 397–399, 404, 407, 413, 414, 416, 422, 429, 465, 522, 544, 545, 547, 599, 601, 602, 619, 623, 630, 637, 654, 655, 712, 717, 723, 725, 790
 Северцов А. С. 21, 717, 790, 791
 Северцов Н. А. 258, 273, 393
 Северцов С. А. 6, 21, 35, 38, 61, 314, 315, 369, 370, 389–395, 410, 413, 427, 701, 709, 717, 791
 Седжвик А. 116, 144, 145
 Семёнов И. П. 271
 Семёнов-Тянь-Шанский А. П. 321, 717
 Сенковский О. И. 269, 717
 Сепкоский Дж. 16, 44, 55, 669, 674
 Серебровский А. С. 38, 305–308, 312, 313, 348, 353–356, 359, 363, 365, 366, 413, 717, 791
 Серебровский П. В. 306, 321, 323, 324, 347, 348, 386, 717, 720
 Серебряков Э. А. 295
 Серре А. Э. Р. А. 448
 Сёрфейс Ф. М. 156
 Сеченов И. М. 257, 279, 295, 717
 Сиверс В. 578, 579
 Сименс Г. В. фон 509
 Симон В. 646, 653
 Симпсон Дж. Г. 6, 13, 20, 25, 29, 31–33, 35, 38, 43, 55, 61, 64, 68, 69, 176–179, 181, 182, 206–219, 222, 226, 236, 237, 240–246, 248–250, 301, 400, 427, 489, 522, 556, 588, 590, 600, 601, 606, 610, 611, 621, 631–633, 636, 640, 644, 645, 647, 648, 651, 654, 655, 658, 660, 661, 666, 669, 672, 674, 678, 690, 707, 717, 725, 789,
 Синская Е. Н. 6, 35, 323, 325–327, 329, 331, 332, 357, 370, 376, 379, 381–384, 387, 426, 654, 662, 695, 718, 791
 Сиплинский В. Н. 790
 Скарбан М. К. 317, 701
 Скворцов А. К. 199, 718
 Скоринов Д. В. 697
 Скотт Д. Н. 145
 Скотт У. Б. 145, 180, 181
 Скоттсберг К. 248
 Скурло 566
 Слепков В. Н. 68, 302, 305, 306, 358, 367, 714, 717
 Слоним М. И. 367
 Смагина Г. И. 255, 708, 710
 Смараглова Н. П. 315, 316, 319, 700, 718
 Смирнов А. И. 724
 Смирнов Г. В. 77, 718
 Смирнов Е. С. 307, 347, 353, 355, 718
 Смирнова Е. А. 314
 Смит Адам 102, 114
 Смит А. (скульптор) 685
 Соболев Д. Н. 21, 24, 39–42, 61, 65, 78, 176, 346, 355, 427, 694, 718, 791
 Соболев С. Л. 424
 Сობоль С. Л. 307, 701

- Сойфер В. Н. 297, 309, 348, 364, 372, 718, 719
 Соколов Б. С. 673, 695
 Соколов В. А. 222, 719
 Соколов Н. Н. 703
 Соколов Н. П. 257
 Соколов С. Я. 319, 426
 Соколова А. 792
 Соколовская А. П. 326, 381
 Сократ 72
 Солмс-Лаубах Г. 492
 Соловьев В. С. 276
 Сорокина О. Н. 368
 Сочава В. Б. 314
 Спенсер Г. 5, 97, 113, 122–125, 128, 132, 133, 283, 409, 438, 451, 478, 479, 482, 698, 706, 719, 788
 Спенсер У. 240, 245
 Спилмэн У. 150, 151, 161, 163, 165
 Стайнах Е. 519
 Сталин И. В. 69, 78, 96, 251, 303, 348, 350, 352, 359, 361, 364–366, 371, 373, 422, 594, 719
 Станчинский В. В. 326–328, 367, 719
 Старобогатов Я. И. 20, 273, 700
 Стеббинс Дж. Л. 6, 12, 13, 21, 29, 31–33, 35, 37, 38, 55, 61, 64, 206, 218, 220, 222–232, 245, 248, 249, 302, 556, 585, 600, 604, 648, 651, 658, 661, 664, 666, 669, 670, 715, 719, 790
 Стебут А. И. 310, 311, 719
 Стеллер Г. В. 257, 259, 261
 Стенсио Э. 248
 Степаненко В. С. 368
 Степанов Д. Л. 128, 179, 719
 Степанянц С. Д. 788, 792
 Стёртевант А. Г. 33
 Стивенсон Дж. Дж. 145
 Столетова Е. А. 368
 Страсбургер Э. 144, 145, 479, 492, 493
 Страхов Н. Н. 271, 273, 276, 282, 286, 288, 719
 Стрелков А. А. 319, 715
 Стрелкова О. С. 326, 379, 381, 719
 Строгонов Б. П. 286, 719
 Струнников В. А. 372, 719
 Стэнли С. 55, 669
 Суворов В. В. 368
 Судиловская А. М. 327, 719
 Сукачев В. Н. 35, 45, 79, 248, 249, 311, 314, 319, 358, 360, 407, 421–426, 647, 648, 662, 719, 720, 791
 Суровцев В. А. 709
 Сутт Т. Я. 20, 430, 461, 720, 788
 Сутулов А. Н. 310, 720
 Сушкин П. П. 42, 176, 295, 302, 346, 720
 Сытин А. К. 20, 255, 264, 708, 720
 Сьюрд А. 493
 Сэмнер Ф. В. 33, 167, 168
 Сэттон В. 147
 Такс С. 249
 Таланов В. В. 368
 Талиев В. И. 74, 145, 280, 283, 290, 295, 321, 344, 720
 Тамм И. Е. 424
 Танасийчук Н. П. 358, 367, 720
 Танфильев Г. И. 280
 Тарасенко Г. Г. 368
 Таргульян О. М. 719
 Татаринов Л. П. 20, 57, 59, 215, 408, 429, 626, 677, 688, 691, 692, 720, 792
 Тауэр У. Л. 165
 Тахтаджян А. Л. 35, 38, 61, 236, 249, 301, 336, 421–423, 429, 585, 587, 647, 700, 702, 720, 792
 Тейяр де Шарден П. 21, 40, 42, 645
 Тельшов Э. 581, 582
 Теренин А. Н. 424
 Терентьев П. В. 313, 421, 426, 720
 Терехин Э. С. 20
 Тесье Ж. 21, 31, 33
 Тилле А. 441, 483
 Тимирязев К. А. 23, 60, 67, 68, 78, 145, 271, 272, 275–277, 279, 281, 283, 284, 286, 288–296, 298, 301, 303, 310, 353, 354, 356, 370, 480, 487, 702, 721, 790
 Тимофеева-Ресовская Е. А. 175, 504, 516, 532, 587, 721
 Тимофеев-Ресовский Н. В. 12, 20, 21, 31, 33, 35, 61, 65, 66, 80, 100, 165, 174, 175, 196, 197, 201, 248, 249, 302, 312, 313, 320, 360, 363, 386, 388, 411, 424, 427, 428, 504, 512, 515, 516, 526–528, 530–534, 537–539, 542, 543, 555, 560, 564–566, 575, 582, 583, 587–596, 598, 599, 601–603, 607, 608, 615, 621, 622, 625, 630, 631, 639, 645, 647–650, 654, 662, 695, 701, 708, 710, 715, 716, 721, 793
 Тинберген Н. 249, 612, 643
 Тинеман А. Ф. 496, 625
 Тиняков Г. Г. 313, 318, 411, 703, 721
 Тихомиров А. А. 271, 276, 295, 722
 Тихонов А. Н. 424
 Тоблер Ф. 581
 Тодес Д. 20, 32

- Тойнби А. 285
 Токин Б. П. 74, 352, 354, 355, 359, 697, 712, 715
 Толстой А. К. 697
 Толстой Л. Н. 276, 722
 Томас Г. Х. 248
 Томашевский А. К. 695
 Томпсон Д. 529
 Томпсон д'Арси 599
 Томпсон-Сетон Э. Э. 391
 Травин И. С. 331
 Трайверс Р. 675
 Тролль В. 30, 497, 576, 577, 624, 625, 634, 635, 638, 642
 Троцкий Л. Д. 302
 Трошин Д. М. 78
 Трут Л. Н. 428, 696
 Тулайков Н. М. 299
 Туманов И. И. 368
 Турбин Н. В. 406, 420, 422, 722
 Турессон Г. 35, 36, 220, 226, 248, 325, 327, 380, 386, 388
 Туррилл У. Б. 196, 239
 Тымянский Г. С. 362
 Тэкстон К. 253
 Тэкстон Ч. Б. 680
 Тюнин Ф. А. 323, 695
- Уайт М. Дж. Д. 31, 249
 Уайт Ч. 148
 Уголев А. М. 20, 429, 722, 788, 792
 Уилберфорс С. 109, 113
 Уилер У. М. 160, 161, 232
 Уилсон Э. Б. 138, 145
 Уилсон Э. О. 54, 56, 57, 401, 671, 674–676
 Уиллистон С. У. 162
 Уильямсон Д. И. 341
 Уиннертоном К. 214
 Уиткомб Дж. 45, 252, 680
 Уитмэн К. 138, 155
 Умов Н. А. 145, 295
 Уоддингтон К. 31, 35, 51, 57, 80, 198, 237, 249, 250, 388, 427, 643, 653, 790
 Уолкер М. 20, 87, 88, 97, 494, 568, 722
 Уоллес А. Р. 60, 68, 92, 104, 105, 107, 109, 111–113, 116, 119, 143, 144, 247, 250, 270, 282, 301, 310, 427, 447, 476, 480, 487, 492, 615, 651, 665, 698, 722, 789
- Уотерхауз Г. Р. 104
 Уотсон Д. М. С. 248
 Уотсон Дж. Д. 47, 107, 108, 248, 533
 Уранов А. А. 425, 722
 Урановский Я. М. 362
- Усов С. А. 258, 273
 Успенская Л. И. 314
 Успенский Е. Е. 713
 Ухтомский А. А. 298
 Уэвелл У. 116
 Уэлдон У. Ф. Р. 136, 141, 146, 156, 189, 309, 487
- Фаминцын А. С. 21, 23, 24, 52, 61, 257, 273, 275–277, 282, 286, 288, 337, 338, 341, 711, 719, 722, 790
 Фандо Р. А. 21
 Фарадей М. 108
 Фауленбах Б. 84
 Фебер Г. 98
 Фёглер А. 581
 Федерлей Г. 554
 Федотова А. А. 20, 280, 294, 711, 716, 722, 723, 788, 790–792
 Фейгисон Н. И. 650, 702
 Фейерабенд П. К. 73, 722
 Фельдер Б. 85, 722
 Фельдман Г. Э. 171, 303, 722, 789
 Фельзенштейн Дж. 685
 Ферворн М. 492
 Ферри Л. В. 367
 Фершуер О. Ф. фон 504, 562, 566, 567, 572, 582, 625, 650
 Фет В. 788, 790
 Филарет 703
 Филатенко А. А. 695
 Филатов Д. П. 405, 722
 Филипп Дж. 157
 Филиппов Г. С. 313, 713, 791
 Филиппов М. 272, 702
 Филипченко Ю. А. 41, 84, 91, 183, 184, 186, 232, 233, 257, 286, 288, 290, 292, 293, 298, 299, 344, 346, 348, 356, 358, 360, 366, 409, 441, 442, 548, 557, 597, 601, 701, 708, 712, 722, 791
 Финкельштейн Е. А. 348, 722
 Финней Ч. 145
 Фирбас Ф. 639
 Фиттинг Г. Р. 639
 Фихте И. Г. 463
 Фишер Г. Э. 495, 497, 571
 Фишер Густав 508, 544, 545, 591
 Фишер К. 84
 Фишер О. 97, 504, 508–511, 561, 562, 566, 567, 570, 572, 586, 625
 Фишер Р. А. 16, 24, 31, 33–35, 37, 56, 61, 141, 143, 146, 147, 152, 153, 155, 169, 170, 173, 174, 185, 189, 192, 194, 200, 210,

- 218, 221, 223, 248, 316, 372, 427, 524,
535, 563, 645, 647, 648, 650, 671, 789
- Флёров Г. Н. 424
- Флорин К. Р. 248
- Флуранс П. 112
- Флури Ф. 579
- Фляксбергер К. А. 368, 712
- Фогт К. 106, 275, 276, 434, 451, 723
- Фогт О. 496, 504, 528, 530, 555, 564, 565, 598
- Фокин С. И. 790, 791
- Фома Аквинский 687
- Форбст С. 451
- Форд Е. 210
- Форд Э. Б. 31–33, 35, 142, 143, 147, 181, 182,
191, 194, 196, 427, 789
- Фордайс Дж. 109
- Форель А. Г. 483
- Форман П. 435
- Формозов А. Н. 391, 725
- Форсман В. 571
- Фраас Э. 507
- Фрак Р. 550
- Франсэ Р. 128
- Франц В. 98, 497, 504, 525, 544–547, 560,
561, 582, 583, 607, 628, 630, 705, 723,
793
- Фридерихс К. 85, 505, 625
- Фридович И. 51
- Фридрих-Фреска Г. 630
- Фриз Г. де 68, 137, 139–143, 147–151, 156,
162, 163, 189, 191, 257, 288, 290, 292,
293, 301, 304, 310, 330, 347, 377, 427,
432, 471, 475, 479, 486–488, 493, 507,
515, 536, 549, 698, 702, 703, 793
- Фризен Г. Г. 367
- Фрик В. 575, 583
- Фриш К. фон 519, 571, 612
- Фролов И. Т. 348, 365, 723
- Фудзиока Цуеши 348, 723
- Фуко М. 73, 723
- Фуллер С. 680
- Хаджинов М. И. 368
- Хайдеггер М. 435, 561
- Хайлов К. М. 427
- Хайнеман М. 20, 85
- Хайси У. 220, 226, 227, 231
- Хаксли Дж. С. 13, 20, 21, 24–26, 29, 31, 33–
35, 38, 42, 61, 64, 68, 69, 82, 147, 170,
181, 182, 190–198, 206, 210, 218, 222,
233, 236, 238–240, 242–244, 248–250,
301, 302, 314, 369, 371, 376, 388, 397,
398, 402, 427, 529, 538, 543, 556, 563,
588, 589, 593, 600, 601, 604, 606, 612,
616, 630, 631, 636, 637, 640, 642, 643,
645, 647, 651, 654, 655, 657, 658, 661.
699, 700, 723, 789
- Хаксли О. 190, 243, 398
- Хаксли Э. 190
- Халл Д. Л. 12, 172, 526, 561, 658, 678
- Харахоркин Л. Р. 271, 723
- Харвуд Дж. 85, 501, 592
- Хардер Р. 569
- Харди А. 191
- Харди Г. 163, 512
- Харитон Ю. Б. 424
- Харланд С. 68, 372
- Хармац И. С. 714
- Хармс Ю. 604, 610, 625
- Харрис Дж. 138
- Хатчинсон Дж. Э. 218, 248, 394
- Хахина Л. Н. 260, 271, 275, 278, 337, 379, 701,
704, 711, 723, 788
- Хвостова В. В. 207
- Хеберер см. Г. Геберер
- Хейм Р. 248
- Хенниг В. 217, 640, 641, 644, 656
- Хенниг Э. 547, 553, 602, 618, 619, 622, 646
- Хенчель В. 583
- Хесин (Хесин-Лурье) Р. Б. 52, 420, 723
- Хетчель Э. 569
- Хехт М. К. 219
- Хинтцше В. 20
- Хинтцше Э. 20
- Хирт А. 579
- Ходже Ч. 109
- Хозацкий Л. И. 430
- Холдейн Дж. Б. С. 16, 24, 31, 33, 37, 61, 69,
143, 146, 147, 152, 153, 155, 169–171,
173, 174, 182, 185, 188, 189, 191–194,
200, 210, 218, 221, 223, 248, 302, 303,
314, 369, 427, 524, 535, 593, 675, 705,
722, 789
- Холл Б. 50
- Холл Г. М. 220, 224
- Холм Р. 428, 726
- Холодковский В. А. 283, 715,
- Холодковский Н. А. 286, 344, 715, 723
- Холодный Н. Г. 400
- Холтон Дж. 72, 723
- Хоссфельд У. 12, 20, 21, 28, 38, 45, 60, 80, 92,
522, 544, 547, 559, 578, 592, 599, 601,
603, 607, 610, 623, 624, 630, 638, 708,
710, 723, 726, 793
- Хоукинс М. 482
- Хохлов С. С. 413, 421, 723

- Христиансен-Венигер Ф. 581
Хрушев Н. С. 64, 408, 424, 425
Хуммель К. 622
Хэббс К. 218, 237
Хэммонд А. 16
Хэтч М. 241
Хюне Ф. фон 257, 547, 617, 619
- Царапкин С. Р. 504, 592, 598
Цахос Ф. Е. 21, 630, 638, 723
Цезарь Гай Юлий 513
Цезарь Й. 581
Цейс Г. 565
Цейс К. 503
Циглер Г. Э. 456, 483, 507
Циен Т. 603
Циммер К. 516, 563
Циммер К. Г. 532, 533, 582, 591, 598
Циммерман В. 28, 33–35, 38, 61, 65, 80,
100, 497, 554, 560, 561, 575, 583–588,
595, 602, 603, 606–609, 613, 622, 627,
630, 639, 643, 645, 646, 648, 650–652,
662, 793
Циммерман К. М. 721
Цингер Н. В. 145, 295, 309, 310, 723
Цион И. Ф. 271, 276
Циттель К. А. фон 176, 257, 288, 301, 471,
472, 490, 547
- Чадов Б. Ф. 57, 723
Чайковский Ю. В. 260, 270, 272, 723
Чаргафф Э. 571
Чейз М. 685
Чейн Э. 571
Чейни Р. 225
Чемберлен Л. Т. 145
Чемберлен Х. С. 485
Чемберс Р. 89, 115, 116, 788
Чемпен Р. 391
Черказьянова И. В. 710
Чермак-Зейзенегг Э. фон 137, 432, 486, 507,
648, 650
Чернавин В. В. 360, 723
Чернавина Т. В. 360, 723
Чернов М. А. 365
Чернышевский Н. Г. 273, 723
Черчилль У. 249
Чеснова Л. В. 20, 69, 713
Чеснола А. 156, 493
Четвериков С. С. 21, 24, 28, 31, 33, 35–38, 68,
174, 175, 201, 224, 248, 307, 311, 312,
360, 363, 367, 369, 371, 402, 411, 421,
526, 530, 531, 587, 590, 648, 649, 654,
695, 701, 721, 723, 781
- Чжан Байчун 20
Чинго-Чингас К. М. 368
Чуксанова Н. А. 379, 381, 723
Чумакова Т. В. 710
Чураев Р. Н. 57, 724
- Шаксель Ю. К. Э. 69, 70, 302, 304, 367, 503–
505, 545, 571, 713, 724
Шалимов С. В. 792
Шальмайер В. 97, 453, 483, 508, 509, 512,
513, 793
Шапиро Дж. 50
Шапиро Н. И. 313, 410–412, 420, 724
Шапоренко К. К. 369, 705
Шапочка Н. М. 425
Шапошников Г. Х. 428, 724
Шаффер Э. 20
Швальбе Г. 145, 492, 493
Шванитц Ф. 516, 517, 560, 561, 575, 607, 609,
611, 613, 615, 628, 631, 641, 642, 651,
652, 653
Шварц О. 650
Шварц С. С. 20, 35, 425, 428, 724, 792
Шелл А. Ф. 193, 205, 220, 221, 228, 231, 409,
419, 789
Шелл Г. Г. 158–160, 162, 163, 789
Шеллинг Ф. В. Й. фон 268, 463
Шемм Г. 568
Шенихен В. 570
Шенников А. П. 35, 369, 426, 724
Шёнхеймер Р. 571
Шепилевский Е. А. 72
Шепард Ф. М. 35, 428, 724
Шеффен Г. 622
Шеффер Э. 577, 578
Шик Р. 564
Шимкевич В. М. 74, 271, 277, 292, 294, 296,
299, 301, 313, 344, 430, 487, 720, 724, 790
Шиндевольф О. Г. 24, 30, 34, 39, 40, 43, 44,
54, 60, 61, 65, 81, 100, 207, 248, 250,
251, 345, 427, 547, 551, 558, 601, 602,
607, 610, 617–622, 624, 632, 634–639,
642–645, 647, 651, 652, 654–656, 662,
694, 707, 793
Шиц В. М. 698
Шишкин Б. К. 51, 423, 424, 724
Шишкин М. А. 51, 57, 724
Шлейден М. И. 434
Шлейхер А. 450
Шмалый Владимир В. 684
Шмальгаузен И. И. 6, 12, 21, 25, 29–31,
35, 38, 45, 51, 57, 61, 65, 67, 80, 81,

- 195, 205, 211, 213, 224, 236, 248, 249,
251, 275, 298, 301, 319, 336, 369–371,
395–410, 414–420, 423, 424, 426, 427,
430, 431, 480, 522, 599, 600, 602–604,
630, 645, 647, 648, 650, 651, 654,
660–662, 690, 697, 699, 712, 715, 724,
725, 791
- Шмальгаузен О. И. 402, 407, 725
Шманкевич В. И. 279, 283, 458, 725
Шмерлинг Ф.-Ш. 114
Шмидт Г. (палеонтолог) 625, 644
Шмидт Г. А. 35, 410, 414, 622, 725
Шмидт О. Ю. 307, 701
Шмидт-Кель Л. 582
Шмидт-Отт Ф. 495
Шмуля Г.-В. 84
Шнайдер Г. 571
Шноль С. Э. 419, 429, 725
Шопф Т. Дж. М. 55, 667, 669
Шпатц Г. 565, 566
Шпелинг К. 653
Шпеман Г. Г. 191, 433, 496, 505, 545, 553, 571,
624
Шпенглер О. 79, 99, 285, 435, 506, 548, 553,
561, 612, 617
Шредингер Э. 533
Шренк А. Г. фон 275
Шривер Ю. 85
Штандфус М. Р. 462, 487
Штегман Б. К. 557
Штейман Г. 490, 547
Штемпелл В. 639
Штерн К. 32, 70, 168, 245, 516, 563, 571
Штилле Г. 491, 548, 725
Штиф Г. 550
Штрассман Ф. 582
Штраух А. А. 275
Штреземан Э. 33, 35, 70, 100, 199–201, 236,
321, 535–538, 556–559, 561, 590, 595–
597, 616, 635, 641, 647, 721
Штуббе Г. 517, 560, 564, 566, 575, 581, 594,
602, 611, 612, 628, 647–650, 793
Шульце-Наумбург П. 570
Шумахер В. 639
Шумлянский А. М. 257
Шумный В. К. 424, 705
Шэффле А. Э. Ф. 441, 485
- Щеглова О. А. 323, 711
Щёголев Г. Г. 307
Щенкова М. С. 326, 332, 382, 383, 725
Щепотьев А. С. 321, 725
Щтопф Т. Дж. М. 55, 667, 669
- Эвелинг Э. 302
Эдуард VII 144
Эйкштедт Э. фон 630, 631
Эймер Т. 460, 461, 793
Эйнштейн А. 177
Эйхвальд К. Э. фон 267–269
Эйхвельд И. Г. 368
Элдридж Н. 13, 27, 36, 44, 53–55, 218, 618,
654, 665, 669, 676, 678
Элли У. К. 241
Элтон Ч. 191, 391
Элфвинг Ф. 294
Эмбден Г. 571
Эмерсон А. 198, 239–241, 243, 557
Эмме Е. К. 368
Энгель Е. Г. А. 304
Энгельгард В. А. 423, 724
Энгельс Е.-М. 20
Энгельс Ф. 302–305, 351, 354, 504, 712
Энглера А. Г. Г. 257
Энглера К. О. В. 497
Эплинг К. 225, 226, 245
Эренберг К. 617, 621–623
Эренфельс Х. фон 484, 509
Эрл Д. 418
Эрлангер Й. 625
Эрлих П. 428, 433, 496, 497, 726
Эфроимсон В. П. 367
- Юдин П. Ф. 365
Юдинцев С. Д. 420, 725
Юзингер Р. 241
Юкскюль Я. фон 625
Юл Г. 141
Юнкер Т. 12, 20, 27–29, 38, 60, 80, 92, 199,
559, 575, 588, 593–595, 597, 600, 608,
639, 723, 793
Юст Г. 582
Юсуфов А. Г. 20, 427, 429, 430
- Яблоков А. В. 427, 429–431, 595, 721
Яблонский Д. 44
Якобс Л. 219
Яковлев М. С. 423, 425
Яковлев Н. Н. 176, 346, 726
Яковлев П. Н. 365
Яковлев Я. А. 365
Яксон Р. Э. 362
Якушевский Е. С. 368
Ярошевский М. Г. 704, 706, 713, 716
Ян И. 20
Ясперс К. 435
Яфа А. 610

- Яффе Г. Ю. 356, 726
Ячевский А. А. 719
- Abel O. 490, 548, 726
Abir-Am P. G. 776
Acanfora M. 259
Adami C. 759
Adams M. B. 36, 38, 68, 86, 174, 175, 183, 336, 544, 726
Aescht E. 729
Agassiz L. 22, 727
Akiba T. 51, 727
Alberch P. 668, 727
Albrecht H. 563
Allee W. C. 763
Allen G. E. 56, 138, 139, 142, 149, 151, 155, 166, 571, 676, 727
Allen J. A. 160, 161, 167, 727
Alperovich N. 759
Altenburg E. 153
Aly G. 745
Amrein M. 636, 727
Anaya-Munoz V. 53
Anderson E. 221, 231, 238, 727, 728, 789
Andrée K. 643, 728
Andrews P. 667
Antonovich J. 36, 728
Arthur W. A. 51, 668, 728
Ash V. 87
Atkinson P. 780
Aubrecht G. 729
Austen J. 747
Avisé J. C. 667
Ayala F. J. 38, 183, 222, 254, 663, 666, 672, 682, 728
- Baader G. 511, 728
Babcock E. B. 168, 224, 728
Babitz J. 792
Baer K. E. von 268, 276, 284, 285, 728
Bailey L. H. 148, 159, 728
Barlow G. 746
Barlow N. 735
Barnett S. A. 726
Barton N. 692, 693, 728
Bateson W. 137, 141, 149, 291, 515, 729
Bauer H. 556, 589, 631, 729
Baumunk B.-M. 771
Baur E. von 509, 517, 540, 729
Bayertz K. 729, 771, 783
Beatty J. 36, 199, 672, 729
Beccaloni G. 764
Beck N. 122, 729
- Becker P. E. 793
Beckwith B. 727
Beckwith J. 727
Behe M. J. 680, 729
Beinhart E. J. 152
Belitz H. J. 653, 729
Beljajeff M. M. 316, 729
Bell G. 48, 419, 729
Ben-David J. 82, 729
Berg R. L. 592, 729
Beringer C. 552, 634, 729, 730
Berry A. 754
Bessey C. E. 162, 730
Beurlen K. 44, 548, 551, 569, 620–622, 634, 730
Beyrau D. 84, 85, 730
Bielka H. 504, 564, 730
Birx J. 774
Bischof N. 612, 730
Black E. 502, 730
Blakeslee A. F. 166–168, 730
Bock W. J. 75, 199, 211, 730
Boesiger E. 31, 41, 730
Böker H. 521, 599, 730, 731
Bolley H. L. 148
Bölsche W. 453, 731
Bonner J. T. 727
Borello M. E. 57, 731
Bostanci A. 678, 731
Boto L. 731
Boulter M. 104, 731
Bowler P. 22, 24, 107, 113, 115, 441, 443, 514, 692, 731
Box J. F. 174, 731
Brabec F. 731
Bradley B. S. 101, 731
Bradly W. 253
Brainerd E. 149, 731
Brandon R. 754
Breck A. D. 728
Breibach O. 752, 773
Bridges C. B. 151, 153, 731
Brigandt I. 612, 731
Brinkman P. 101, 175, 731
Britton N. L. 162, 731
Broberg G. 741
Brocke B. von 436, 731
Brömer R. 732, 735, 742, 752, 755, 769, 786
Bronn H. G. 10, 272, 442, 444, 731, 732
Brooks D. R. 731
Brooks W. K. 137, 732
Brown A. E. 159, 732
Browne J. 22, 101, 102, 108, 146, 732
Browning Sh. 760

- Bruce H. 732
 Bruce A. 136, 680, 732
 Bruch R. von 437, 732
 Brücher H. 547, 623, 732
 Brush S. 174, 732
 Bucharin N. I. 26, 732
 Bülow K. 491, 732
 Bumpus H. C. 136, 732
 Burian R. 15, 732
 Burkhardt Fr. H. 733, 737, 741, 780
 Burkhardt R. W. 142, 199, 612, 732, 793
 Bush G. L. 233, 732
 Bush B. 86
 Buss L. M. 676, 733
- Cain A. 651, 733
 Cain J. 12, 16, 199, 206, 239–244, 247, 674, 733
 Calcoot B. 733
 Callender Ch. 741
 Calvert J. 678
 Camerini J. 111, 733
 Carlson E. A. 11, 733
 Carnes M. C. 776
 Carroll S. 408, 733
 Carus J. V. 735
 Cassata Fr. 420, 733
 Castle W. E. 148, 150, 157, 171, 733, 734
 Chamberlain H. S. 485, 734
 Chancellor G. 102, 734
 Charlesworth B. 666, 734
 Chetvericov S. S. 726
 Churchill F. 476, 478, 734
 Clark B. 165, 734
 Clark H. L. 734
 Clark K. 194, 351, 734
 Clausen J. 220, 229, 734, 789
 Clements F. E. 148, 160, 165, 166, 734
 Coalson R. 756
 Cockerell T. D. 189, 658, 734
 Coen D. R. 519, 734
 Conklin E. G. 138, 734
 Conn H. W. 138, 156, 734
 Connelly J. 85, 734
 Cook O. F. 148, 161, 734
 Cook R. 419, 734
 Cooper V. S. 741
 Cope E. D. 127, 129–131, 178, 734
 Cosans Cr. E. 107, 118, 735
 Cowles H. C. 735
 Coyne J. A. 692, 735
 Cravens H. 138, 735
 Crawford D. J. 780
 Crook D. P. 259, 735
- Crow J. 14, 735
 Cuénot L. 291, 735
 Culver D. 727
 Cunnigham A. 771
 Cuvier G. 258, 735
- Dacqué E. 490, 550, 617, 735
 Dahrendorf R. 501, 735
 Dalcqué A. 13, 735
 Dall W. H. 132, 735
 Darlington C. D. 193, 197, 228, 238, 410, 735
 Darré P. W. 741
 Darwin Ch. R. 8–10, 102, 109, 259, 272, 444, 445, 735–737
 Davenport Ch. 148, 165, 502, 736
 David-Fox M. 726, 758
 Davidson J. 127, 736
 Davis B. M. 149, 165, 736
 Dawkins R. 54, 667, 676, 736
 Dawson G. 108, 134, 736
 Dawson J. W. 134, 736
 De Beer G. R. 182, 191, 736
 Dean A. M. 48
 Decker M. 75, 190, 219, 685
 Deem M. 418
 Deichmann U. 62, 563, 568, 571, 573, 578, 581, 593, 737
 De Lattin G. 643, 645, 736
 Delbrück M. 532, 781
 Delisle R. C. 38, 737
 Dembski W. 680, 737
 Dennett D. 737
 Depew D. J. 12, 18, 54, 737
 Desjardins E. 672
 Desmond A. 101, 106, 737
 De Vries H. de 139, 141, 142, 148, 290, 291, 487, 515, 736, 737
 De Vois J. 11, 736
 Di Gregorio M. A. 274, 447, 738
 Dice L. 238, 240, 738
 Diener C. 490, 738
 Dietrich M. R. 80, 232, 738
 DiMichele W. A. 671, 738
 Dingler H. 630, 738
 Diogo R. 731
 Doadrio I. 731
 Dobzhansky Th. 8, 9, 12, 14, 25, 28, 31, 36, 38, 41–43, 61, 78, 152–154, 173, 174, 183, 185–189, 200, 201, 206, 217, 232, 236, 237, 240, 302, 311, 388, 403, 404, 406, 410, 419, 555, 588, 590, 622, 642, 651, 660, 682, 739, 740
 Doderlein L. 457, 740

- Dodson E. O. 91, 740
Doebley J. 49, 740
Dolan M. 761
Donnert E. 758
Doolittle W. F. 771
Dorfmeister G. 462, 740
Dorr G. M. 502, 740
Douglas M. E. 667, 740
Driesch H. 440, 740
Driesmans H. 483, 740
Drinker E. 736, 765
Dubinin N. P. 175, 372, 740
Dunn L. C. 651, 740
Dupree A. H. 125, 126, 740
Dürken B. 549, 740
- Earl D. 418, 740, 789
East E. M. 150, 152, 156–159, 171, 740
Eberle H. 624, 740
Edlinger K. 54, 740
Edreva A. 420, 740
Ehrenberg K. 623
Ehrenfels Ch. 485, 741
Eibl-Eibesfeld I. 643, 741
Eichler W. 595, 741
Eichwald K. E. von 268, 741
Eidenbenz M. 99, 741
Eimer Th. 460, 461, 741
Eisen J. 728
Eldredge N. 14, 27, 36, 47, 55, 101, 218, 252,
253, 618, 665, 678, 741
Elena S. F. 48, 741
Ellegard A. 108, 116, 741
Elliot C. A. 776
Emerson A. E. 198, 239, 240, 741
Engels E.-M. 441, 741, 752
Engelhardt D. von 737, 741
Epel D. 521
Evans S. 741
- Fagan M. 112, 742
Faulenbach B. 84, 742
Fay J. C. 48, 742
Federley H. 554, 742
Ferri E. 729
Fick R. 550, 742
Fischer K. 84, 562, 742
Fischer O. 510, 562
Fisher R. A. 24, 141, 143, 147, 152, 153, 169,
170, 174, 742, 743
Fitch W. M. 668, 743
Fitzpatrick Sh. 350, 743
Flitner M. 577, 743
- Fogt O. 527, 528
Forber P. 39, 743
Ford E. B. 142, 143, 174, 181, 191, 194, 659, 743
Forman P. 97, 435, 494, 743
Forsdyke D. R. 482, 743
Francis M. 122, 743
Franz V. 544–547, 630, 743, 744
French C. S. 219, 744, 789
Freued S. Sch. 776
Friedrich-Frekxa Y. 630, 744
Früh D. 512, 744
Fujioka Tsuyoshi 744
Fukushima T. 727
Fuller S. 680, 744
Futuyma D. J. 47, 48, 744
- Gager C. S. 148, 744
Gaisinovich A. E. 744
Galton F. 110, 111, 137, 744
Garland T. 742
Garraty J. A. 776
Gasman D. 454, 744
Gates R. R. 159, 744
Gaudilliere J.-P. 52, 744
Gause G. F. 315, 394, 395, 744, 745
Gavrillets S. 678, 745
Gayon J. 12, 61, 745
Gerhard M. 771
Gerold J. H. 163, 745
Gershenson S. M. 175, 372, 745
Ghiselin M. T. 106, 112, 745
Gibson A. 11, 57, 745
Gieseler W. 615, 652, 745
Gilbert S. F. 51, 408, 521, 745
Gillispie C. C. 113, 745
Gilmour J. S. L. 197, 659, 745
Gilsenbach R. 509, 745
Gissis S. B. 781
Glasner P. 780
Glass B. 745
Glass J. 759
Gliboff S. H. 23, 272, 441, 521, 745, 746
Glick T. F. 757, 769, 780
Glum F. 565, 746
Gmelin J. G. 261, 262, 746
Godfrey-Smith P. 172, 677, 678, 746
Golding G. B. 48, 746
Goldschmidt R. B. 13, 24, 42, 201, 207, 232–
237, 529, 541, 553, 558, 586, 660, 746
Goldstein D. 728
Gonzalez A. 172
Göppert H. 473, 746
Gordin M. 88, 420, 746

- Gordon R. B. 108, 746
 Gormley M. 502, 746
 Gothan W. 490, 746
 Goudsmit S. 86, 746
 Gould S. J. 14, 18, 27, 36, 44, 47, 51, 55, 56, 75,
 79, 132, 182, 190, 206, 218, 232, 236, 237,
 252, 618, 665, 670–673, 676, 746, 747
 Goulden C. E. 761
 Graham L. 82, 86, 108, 419, 747
 Graham P. W. 747
 Grant V. 14, 666, 747
 Grau C. 499, 747
 Gray A. 109, 114, 125, 126, 134, 747
 Greenwood P. H. 668, 747
 Gregorio M. 23, 447, 747
 Grene M. 18, 747
 Grimoult C. 12, 14, 23, 27, 28, 38, 747
 Gross W. 747
 Grunden W. 83, 747
 Grüttner M. 787
 Guerrero R. 761
 Gulick J. T. 747
 Günther K. 645, 653, 748
 Gustafsson B. 764
 Gutmann W. F. 47, 54, 748
- Haacke W. 461, 748
 Haag H. 645
 Haas A. 753
 Haase-Bessell G. 591, 748
 Haberer J. 501, 748
 Haeckel E. 273, 275, 446–454, 456, 492, 498,
 499, 507, 737, 748
 Haecker V. 518, 526, 748
 Haffer J. 199, 535, 556, 588, 592, 635, 749
 Hagemann R. 509, 749
 Hagen J. 219, 220, 749
 Häggström O. 680, 749
 Hagner M. 504, 749
 Haig D. 677, 749
 Haldane J. B. S. 24, 69, 143, 153, 169–171, 174,
 182, 188, 192, 705, 749
 Hall B. K. 51, 169, 408, 749
 Hall J. L. 761
 Hall N. S. 749
 Hamann M. 745
 Hamburger V. 660, 749
 Hamilton W. D. 54, 675, 749
 Hammerstein N. 793
 Hansen B. 443, 749
 Hapwood N. 503, 749
 Hardwig W. 494, 749
 Hardy A. C. 762
- Harman O. S. 749
 Harrington A. 623, 750
 Harris E. 113, 148, 155, 156, 750
 Hartmann M. 516, 556, 627, 750
 Harvey J. 445, 750
 Harwood J. 38, 85, 97, 436, 494, 501, 592, 750
 Hatai S. 159, 750
 Haufe Chr. 677, 750
 Haupt H.-G. 745
 Haustein E. 643, 750
 Hawkins M. 97, 482, 750
 Hayes H. K. 152, 158, 159, 750
 Heatwole H. 775
 Heberer G. 28, 45, 552, 583, 604–606, 609–
 611, 615, 620, 621, 631–634, 641, 642,
 646, 652, 750, 751, 793
 Hecht M. K. 732, 776
 Heer O. von 466, 473, 474, 751
 Heim S. 579, 581, 751
 Hendry A. P. 172, 751
 Hennig E. 490, 553, 751
 Hennig W. 217, 640, 690, 751, 771
 Henslow J. S. 757
 Henze K. 761
 Hering E. 462, 751
 Hermann A. 563
 Herre W. 652, 751
 Hertler Ch. 274, 447, 507, 751
 Hertwig O. von 439, 485, 506, 514, 751, 752,
 783
 Hey J. 779
 Hicks G. C. 152
 Hitler A. 729, 730, 742, 754, 756, 773
 Ho Mae-Wan 730
 Hodge Ch. 102, 109, 752
 Hodge M. J. S. 751, 752
 Hoffmeister M. 761
 Hofmeister W. 466, 752
 Hogben L. T. 779
 Hölldobler B. 674, 752
 Holler K. 752
 Holmes E. C. 48, 49
 Hood L. 780
 Hopwood N. 752
 Hovey E. O. 145, 753
 Höxtermann E. 419, 753
 Hoßfeld 11, 23, 81, 111, 189, 336, 371, 447,
 480, 492, 522, 543, 555, 573, 574, 588,
 607, 614, 645, 752, 753, 793
 Hubbs C. L. 167, 198, 237, 240, 753
 Hubby J. R. 403, 753
 Hudson P. S. 388, 753
 Hull D. L. 12, 15, 172, 199, 441, 658, 678, 753

- Hülzeler J. 645, 753
Hutchinson G. E. 218, 394, 753
Huxley Ju. 13, 24, 25, 29, 33, 42, 61, 68, 78,
116, 147, 170, 181, 190–198, 206, 210,
218, 236, 239, 369, 376, 388, 397, 398,
410, 538, 543, 588, 600, 642, 651, 659,
753, 754
Huxley T. H. 466, 754
Hyatt A. 127, 129, 130, 754
- Ilomets T. 754
Inglis J. R. 736
Ioannidis S. 678, 755
Ishiki Y. 727
- Jablonka E. 50, 677, 755
Jaeschke W. 771
Jahn I. 735, 751, 755, 757, 790, 792, 793
Jardine N. 771
Jeffrey E. C. 149, 151, 152, 165, 755
Jennings H. S. 156–158, 163, 755
Jepsen G. L. 218, 755
Johannsen W. L. 139, 142, 156, 292, 488, 507,
755
Johannson V. 160
John Ju. 783
Johnson C. 105, 755
Johnston O. 151, 175, 755
Jones D. 171, 789
Jones S. 104, 755
Jong-Lambert W. de 64, 348, 419, 420
Joravsky D. 348, 419, 755
Jordan D. S. 138, 156, 161, 164, 165, 755
Josephson P. 83, 85, 755
Journet D. 206, 755
Jukes T. H. 14, 663
Junker T. 12, 14, 19, 23, 27, 29, 38, 65, 80, 92,
206, 259, 543, 559, 561, 573–575, 583,
586, 588, 592, 600, 607, 627, 755, 756
- Kaasch J. 492, 624, 756
Kaasch M. 492, 624, 756
Kaderas B. 728
Käding E. 628, 756, 793
Kakutani T. 50, 756
Kälble H. 738
Kalikow T. 612, 756
Kammerer P. 756, 793
Kampfe L. 741
Kaplan J. 172, 756
Kaplan R. 653, 756
Käsnter I. 737
Kater M. 99, 510, 568, 577, 756
- Kaufmann D. 750, 758
Kaupen-Haas H. 771
Kawamura Yutaka 747
Keller E. 54, 756
Kellog V. L. 142, 145, 757
Kelly A. 23, 757
Kevles D. 82, 757
Kemp T. S. 667, 757
Kershaw I. 86, 757
Kevles D. J. 756, 757
Khakhina L. N. 337, 757
Kimura M. 14, 48, 663, 757
Kimura S. 727, 790
King J. L. 14, 663, 757
Klatt B. 644, 757
Klebs G. 493, 757
Kleinman K. 221, 757
Kleinschmidt O. 537, 757
Kluchin R. M. 502, 757
Kocka Jü. 745
Koehler O. 643, 757
Koelreuter J. 262, 757
Kohn D. 101, 757
Köhn-Behrens S. 572, 757
Koken E. 472, 490, 550, 757
Kokowski M. 758
Kolb S. 785
Kolchinsky E. I. 23, 71, 259, 266, 268, 373, 425,
442, 757, 758
Kölliker A. von 285, 464, 465, 758
Konashev M. B. 183, 758
Kooiman H. N. 748
Koonin E. V. 431, 692, 758
Korschinsky S. I. 288, 758
Kozo-Polyansky B. M. 341, 758
Kraus O. 645, 758
Krause E. 485, 758
Krauß E. 729, 758, 778
Krementsov N. L. 64, 419, 758
Krimbas C. 592, 593, 595
Kroll Ju. 783
Kröner H.-P. 70, 509, 759, 793
Krumbach T. 778
Krumbiegel I. 646, 759
Kühn A. 612, 759
Kuhn O. 609, 759
Kuhn-Schnyder E. 653, 759
Kükenthal W. von. 778
Kutschera U. 111, 480, 492, 677, 759
- Lamarck J.-B. 23, 759
Lamb M. J. 677
Lambert D. M. 690, 759

- Lande R. 734
 Landman O. E. 50, 759
 Laporte L. F. 43, 206, 759
 Largent M. 24, 759
 Lartigue C. 51, 759
 Laubichler M. D. 744
 Laudan L. 616, 759
 Le Conte J. 132, 133, 759
 Leeper G. W. 762, 780
 Lehmann H. 100
 Lehmann W. 634
 Lehmann E. 568, 759
 Lein M. R. 741
 Lemuth O. 783
 Lenski R. E. 48, 759, 760
 Lenz A. E. 737
 Lenz F. von 498, 644, 729, 760
 Lerche W. 749
 Levin M. 86
 Levit G. S. 752, 759, 760, 765, 773
 Levit I. 77, 111, 336, 408, 522, 544, 760
 Lewis D. 760
 Lewontin R. I. 192, 760
 Ley M. 737
 Lightman 113
 Lightman B. 56, 188, 403, 676, 760
 Li-Jiali 760
 Lippolt J. 653
 Livingstone D. 124, 760
 Lloyd E. A. 676, 760
 Lock M. 780
 Longley W. H. 158, 760
 Lorenz K. 631, 760, 793
 Lösch N. C. 510, 760
 Löther R. 480, 760, 792, 793
 Lotsy J. P. 141, 291, 515, 760
 Lovelock J. E. 760
 Ludwig W. 643, 760
 Lüers H. 630, 761
 Lukens L. 49
 Lukin E. I. 9, 739, 753,
 Lull R. S. 182, 761
 Lumsden Ch. 674, 761
 Lundgreen P. 98, 761
 Lyell Ch. 114, 761
 Lynch M. 688, 692, 761
 Lysenko T. D. 733, 736, 739, 755, 758, 763, 774,
 779
 Maasen S. 730
 MacCurdy H. 733, 761
 MacLeod R. 350, 761
 Macrakis K. 499, 563, 761
 Mägdefrau K. 584, 761
 Mahal S. P. 760
 Maier H. 86, 761
 Mann G. 730
 Margulis L. 52, 341, 678, 761
 Martin W. 52, 761, 762
 Matthew W. D. 180, 762
 May R. M. 401, 762
 Maynard Smith J. 54, 55, 675, 762, 764
 Mayr E. 9, 11, 12, 14, 15, 25, 29, 32–34, 36, 37,
 42, 55, 61, 80, 91, 106, 112, 162, 165, 166,
 181, 182, 196, 197, 199–207, 218, 236,
 240, 244, 245, 254, 401, 403, 476, 480,
 482, 522, 538, 555, 557, 558, 600, 616,
 621, 625, 638, 651, 659, 660, 667, 669,
 762, 763
 McArthur R. H. 401, 763
 McGarra P. 747
 McGinnis N. 771
 McGinnis W. 771
 McGrath A. 101, 763
 McKinney H. L. 114, 763
 McMenamin M. 756
 Medvedev Ž. 297, 348, 419, 763
 Meehan T. 132, 763
 Meinel C. 737
 Meinesz A. 680, 763
 Melchers G. 591, 763
 Mendel G. J. 760, 770, 777
 Mendel M. 768
 Mendelsohn E. 730
 Mereschkowsky (Merejkovsky) C. 338, 340,
 763
 Merkel S. 756
 Merriam C. 148, 763
 Merrtens R. 763
 Meuer O. O. 777
 Meyer A. 48, 51, 763, 764
 Michaux B. 759
 Milner R. 122, 190, 199, 685, 764
 Mirray J. 194, 764
 Mitman G. 241, 764
 Mivart St. G. 118, 764
 Möbius K. A. 451, 764
 Moll J. W. 777
 Moore J. A. 106
 Moore R. 75, 101, 190, 219, 685, 764
 Morgan T. H. 138, 145, 150–155, 157, 160, 764
 Morris H. 45, 252
 Mossakowski D. 727
 Mosse G. L. 438, 764
 Mueller V. 737
 Müller A. H. 639, 764

- Muller H.J. 149, 153, 531, 659, 764
Müller-Hill B. 563, 581, 595, 765
Murchison R.I. 116, 765
Murrell G. 757
- Naef A. 543, 765
Nägeli C. 765
Nanjundiah V. 174
Neuman-Held E. M. 744
Neumayr M. 765
Nevo E. 664, 765
Nielsen K. 768
Niklas K.J. 677, 765
Nisbett A. 612, 765
Nitecki M. 768
Nickel G. 765
Noll M. 124
Nowak M.A. 57, 765
Numbers R.L. 77, 124, 253, 680, 681, 765
Numbert E. 46, 765
- O'Grady R. T. 765
Oelschlegel A. M. 760
Oexle O. G. 756
Ofria C. 759
Okasha Samir 54, 765
Oldroyd D. 101, 102, 765
Oleson A. 727
Olofsson P. 680, 765
Olsen R. 253
Olson E. C. 206, 419, 492, 765
Olsson L. 336, 408, 492, 765
Orlov S. A. 268, 765
Orr H. A. 187–189, 692, 765
Ortmann A. E. 150, 765
Osborn H. F. 127, 157, 178, 179, 766
Ospovat D. 102, 766
Owen R. 116–118, 766
- Packard A. S. 129, 131, 766
Page R. D. M. 48, 49, 766
Pallas P. S. 264–266, 766
Palmer T. 58, 767
Parker J. 757, 784
Parmar P. 759
Parshall K. 770
Pätau K. 591, 767
Patel N. 728
Paterson H. E. 690, 767
Paton M. 177, 767
Paul D. 372, 592, 593, 595, 767
Pauly A. 517, 767
Pavlov A. P. 345, 346, 767
- Pearce T. 102, 767
Pearl R. 159, 767
Pearn A. 741
Pearson K. 141, 767
Pennock R. T. 77, 680, 767
Péteri G. 726, 758
Peters G. 28, 30, 137, 767
Peterson E. 767
Petry D. 667, 767
Pfrepper R. 757
Philips J. C. 157
Philipschenko Ju. A. 347, 409, 767
Pieper R. 759
Pigliucci M. 408, 767
Piternick L. K. 746, 793
Plaggenberg S. 767
Plank M. 565, 767
Plate L. 24, 45, 60, 498, 516, 522–525, 553,
586, 767, 768
Ploetz A. 483, 768
Plough H. H. 768
Plutynski A. 172, 768
Polatayko S. V. 763
Pollard J. W. 742
Porter R. 764, 774
Potthast T. 537, 768
Poulton E. 111, 137, 143, 768
Powell J. R. 188, 768
Powers J. H. 160, 768
Price G. R. 749
Pringle P. 419, 768
Provine W. B. 11, 15, 33, 37, 138, 142, 155, 159,
166, 171, 173, 185, 237, 487, 667, 768,
769, 789
Przibram H. L. 519, 769
Pugesek I. 136
Punnett R. C. 154, 769
- Rabkin Ja. 85, 769
Raby P. 107, 111, 769
Radick G. 75, 769
Rahmann P. 601, 769
Rainger R. 132, 769
Ramaley F. 163, 769
Rao V. 174, 769
Raven P. H. 222, 231, 769
Raz G. 50
Reche O. 608, 634, 769
Recker D. 12, 769
Regal B. 177, 769
Reid R. 47, 54, 253, 678, 769
Reif W.-E. 30, 34, 79, 514, 588, 607, 617, 629,
631, 634, 641, 642, 645, 646, 769, 770

- Reinig W. F. 537, 539, 591, 770
 Remane A. 60, 630, 638, 770
 Renneberg M. 737
 Rensch B. 13, 29, 45, 61, 250, 334, 385, 410, 522,
 536, 537, 539, 552, 591, 596–603, 616,
 626, 630, 638, 639, 646, 652, 770, 771
 Rheinberger H.-J. 11, 53, 771
 Richards R. J. 113, 274, 447, 771
 Richmond M. 140, 144, 147, 771
 Richter S. 756
 Riedl R. 54, 771
 Rieppel O. 44, 630, 634, 771
 Rieß J. 771
 Rignano E. 586, 771
 Riha O. 757, 764
 Ringer F. K. 85, 435, 437, 494, 771
 Ritzer M. 23, 771
 Robertson Ch. 160, 771
 Roe A. 216
 Roehrs M. 652
 Rogers J. A. 259, 771
 Rolle Fr. 445, 771
 Roll-Hansen N. 348, 771
 Romanes G. J. 476, 772
 Ronquist F. 640, 772
 Ronshaugen M. 51, 772
 Rose Jr. 742
 Rose M. R. 742, 772
 Rose S. 668
 Rosenberg Ch. 772
 Rössler M. 737
 Rossmanith W. 270, 772
 Rot G. 727
 Roth K. H. 579, 592, 772
 Roughgarden J. 677, 772
 Rozanova M. A. 9
 Rupke N. 107, 118, 772
 Ruse M. 55, 75, 118, 190, 681, 772
 Russell M. J. 52
 Russo V. E. A. 741
 Rutschke E. 535
- Sachse C. 728, 767
 Sagan D. 52
 Salfeld H. 549
 Sanders C. 137
 Sandmann J. 456, 772
 Sang J. 187, 772
 Sansom R. 754
 Sapp J. 772
 Satzinger H. 504, 592, 595, 772
 Saunders E. K. 149
 Saunders P. 730
- Sax K. 78, 221, 772
 Schäfer W. 646, 772
 Schäffle A. E. F. 485, 773
 Schallmayer W. 453, 508, 773
 Scharf J.-H. 741
 Schindewolf O. H. 24, 43, 60, 207, 250, 551,
 617–619, 636–638, 654, 773
 Schleiermacher S. 737
 Schmalhausen I. I. 10, 81, 408, 651, 773
 Schmidt H. 455, 644, 773
 Schmiechen-Ackermann D. 86, 773
 Schmitt M. 735, 751, 755, 757, 793
 Schmuhl H.-W. 84, 97, 773
 Schneider L. 419, 773
 Schoch R. 769
 Schoeps Ju. H. 737
 Schopf T. J. M. 667, 773
 Schriewer Jü. 738, 777
 Schröder-Gudehus B. 499, 774
 Schulz A. 774
 Schwanz F. 609, 631, 642, 652, 653, 774
 Schwartz J. 52, 774
 Schwartz K. V. 761
 Scott E. C. 774
 Scott W. B. 180, 681, 682, 774
 Scudo F. M. 259, 260, 774
 Sedgwick A. A. 116, 774
 Seidlitz G. V. 282, 283, 476, 774
 Seithe H. 785
 Selya R. 372, 420, 775
 Semon R. 518, 586, 775
 Senglaub K. 792, 793
 Sepkoski D. 11, 733, 775, 780
 Sepkoski J. J. 775
 Setoguchi A. 11, 775
 Seward A. C. 735, 757, 784
 Sewertzoff (Severtsov) A. N. 334, 544, 619, 775
 Shaffer E. 757, 769, 780
 Shanks S. 77, 681, 775
 Shapere D. 15, 775
 Shapiro A. 679, 775
 Shermer M. 111, 775
 Shine I. 151, 152, 155, 775
 Shubin N. H. 408, 775
 Shull A. F. 152, 158, 159, 162, 163, 193, 220,
 221, 228, 409, 775
 Sidorov B. N. 175
 Silverberg J. 746
 Simon W. 653, 775
 Simpson G. G. 9, 13, 25, 29, 31, 43, 61, 68, 176,
 177, 181, 206–210, 212–217, 236, 243,
 254, 400, 410, 522, 588, 590, 651, 659,
 660, 669, 690, 775, 776, 789

- Sinskaya E.N. 9
Sladkin M. 734
Slavet E. 610, 776
Slotten R.A. 107, 776
Smagina G.I. 255
Smith C. H. 764
Smith Ch. H. 111, 776
Smith H. 759
Smith J. 108, 776
Smith J. D. 741
Smith S. H. 780
Smocovitis V.B. 11, 15, 18, 27, 38, 219, 221,
222, 224, 225, 229, 231, 240, 247, 249,
646, 776, 777, 790
Sokolov N.N. 175
Söllner A. 742
Spemann H. 553, 777
Spencer H. 8, 729, 743, 784
Spencer W. 240, 777
Spengler O. 435, 777
Sperling K. 653
Spillman W.J. 139, 150, 157, 158, 161, 163,
165, 777
Stalin I. V. 730, 742, 754, 756, 758, 773, 783
Stamhius I. H. 487, 777
Standfuss M.-R. 462, 777
Stanley S. M. 47, 777
Starck D. 544, 777, 778
Stauffer R. 733
Stebbins G. L. 9, 13, 29, 61, 206, 220, 221,
224–228, 232, 254, 651, 659, 663, 666,
669, 778, 789, 790
Steere W.C. 776
Steffes D. M. 171, 778
Stegmann U. E. 39, 677, 778
Steimann G. 490, 778
Steller G. W. 261, 778
Stern C. 168, 233, 778
Stolz R. 69, 778
Stomps T.J. 148, 778
Stresemann E. 200, 535, 538, 556, 557, 616,
635, 778, 779
Stringer C. B. 667, 779
Stubbe H. 612, 756, 779, 793
Sturtevant A. H. 152, 155, 779
Stutz R. 783
Suarez-Diaz E. 779
Suess E. 472, 474, 779
Suloway F.J. 101, 482, 779
Sumner F.B. 167, 168, 779
Sunderland M. E. 139, 779
Surface F.M. 156
Syvanen M. 779
Tabery J. 141, 779
Takhtajan A. 779
Tarnita C. E. 57
Teich M. 764, 779
Teilhard de Chardin P. 728, 739, 754
Temkin O. 745
Templeton A. R. 780
Thaxton Ch. 253, 780
Theerman P. 770
Theunissen B. 104, 780
Thompson P. 668, 780
Timofeeff-Ressovsky E. A. 175, 781
Timofeeff-Ressovsky N. W. 175, 197, 411,
527, 528, 531–533, 538, 540, 542, 583,
588–591, 622, 659, 780, 781
Tiniakov G. G. 175, 372
Tiniakov G. G. 740
Todes D. 23, 260, 271, 273, 781
Toellner R. 758, 793
Tort P. 737
Tower A. 136
Tower W.L. 732, 781
Travis J. 733, 741, 763, 771, 772, 774, 776
Travisano M. 48
Trivers R. 54, 675, 781
Troll W. 764

Uexküll Ja. von 506, 781, 782
Ulrich H. E. 630
Uschmann G. 554, 782

Valentine J. 739
Van der Steen W. 54, 782
Van Helden A. 754, 768
Vargas A. O. 521, 782
Vaughan T.W. 148, 149, 782
Vavilov N. I. 9, 369, 376, 377, 782
Velikovskiy I. 746
Venter J.C. 759
Vetter M. 779
Vierhaus R. 727, 731, 743
Villem C. 237, 782
Virchow R. L. 782
Vogt A. 595
Vogt K. 451, 782
Vogt O. 772
Vois J. de 11
Voswinckel P. 737
Vučinich A. 23, 259, 260, 269, 782
Waagen W.H. 470, 782
Waddington C. 237, 782
Wagner M. 200, 481, 482, 782
Wahlert G.von 211, 782

- Wake D. B. 336, 408
Walker M. 568
Wallace A. R. 111, 112, 116, 127, 480, 651, 782, 783
Walther J. 475, 490, 783
Walton L. B. 152, 783
Wang Zuoyue 746
Warfield B. B. 760
Water C. K. 754, 768
Watson J. D. 108, 783
Webber H. J. 150, 783
Weber B. H. 12, 18, 54
Weber G. 646
Weber M. 437, 783
Wedekind R. 490, 550, 783
Wehler H.-U. 438, 783
Weidenreich F. 554, 783
Weindling P. 97, 259, 438, 583, 783
Weiner D. R. 65, 783
Weinert H. 608, 783
Weingart P. 97, 447, 507, 783
Weingarten M. 54, 274, 740, 751, 755, 783
Weinreich M. 568, 784
Weinstein A. 784
Weisemann K. 758, 793
Weismann A. 476–479, 482, 487, 493, 784
Weiss Sh. 508, 566, 784
Weissman Sh. 477, 482, 784
Wells G. P. 192
Wells H. G. 784
Wertheimer M. 455, 784
West-Eberhardt M. J. 677, 784
Wettstein F. von 517, 612, 784, 785
Wettstein R. von 462, 550, 785
Wheeler W. M. 160, 161, 785
Whewell W. 784, 785
Whitcomb J. C. 45, 252, 785
White Ch. 138, 785
Whitehorn M. 757
Whiteside J. 761
Whitman C. O. 138, 155, 785
Whitmer S. 785
Wickler W. 653, 785
Wieland T. 581, 785
Wigand A. Ju. 467–469, 785
Wilhelm II 749
Wilkins J. 172, 678, 785
Williamson P. G. 471, 668, 785
Williston S. W. 162, 167, 785
Wilson E. O. 54, 56, 57, 111, 401, 674, 785
Wilson J. 785
Wilson L. 761
Winau R. 511, 786
Winchester A. H. 151, 175
Winkler H. 550, 786
Wolf C. F. 263, 786
Wolf E. 653
Wolfe A. 348, 419, 786
Woltereck R. 518, 519, 553, 786
Worthington E. B. 197, 786
Wright S. 14, 24, 152, 153, 157, 169–172, 174, 185, 237, 240, 254, 659, 669, 786, 789
Wrobel S. 151, 152, 155
Wu C.-I. 742
Wuketits Fr. 54, 786
Wunderlich K. 535
Wyckoff G. J. 742
Wyhe J. van 101–103, 144, 786

York R. 671, 786
Yourgrau W. 728

Zachos F. 638, 786
Zardoya R. 48
Zevenhuizen E. J. A. 777
Zhang J. 49, 786
Ziegler H. E. 456, 787
Zimmer K. G. 532
Zimmermann W. 28, 34, 61, 554, 583–586, 622, 627, 643, 650, 652, 787
Zirkle C. 736
Zittel K. A. von 471, 472, 787
Zündorff W. 623, 630, 787

Научное издание

Эдуард Израилевич Колчинский

**ЕДИНСТВО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ
В РАЗДЕЛЕННОМ МИРЕ XX ВЕКА**

Ответственные редакторы *М. Б. Кошаев, С. И. Зенкевич*

Рецензенты: *Я. М. Галл, Л. Я. Боркин*

Выпускающий редактор *Е. Ф. Качанова*

Корректоры *Н. В. Соболева, А. М. Никитина*

Оригинал-макет *Л. Е. Голод*

Дизайн обложки *И. А. Тимофеев*

Подписано в печать 00.00.2015. Формат 70×100^{1/16}
Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 66,43
Тираж 800 экз. Заказ № 3795

Издательство «Нестор-История»

197110 СПб., Петрозаводская ул., д. 7

Тел. (812)235-15-86

e-mail: nestor_historia@list.ru

www.nestorbook.ru

Отпечатано в типографии издательства «Нестор-История»

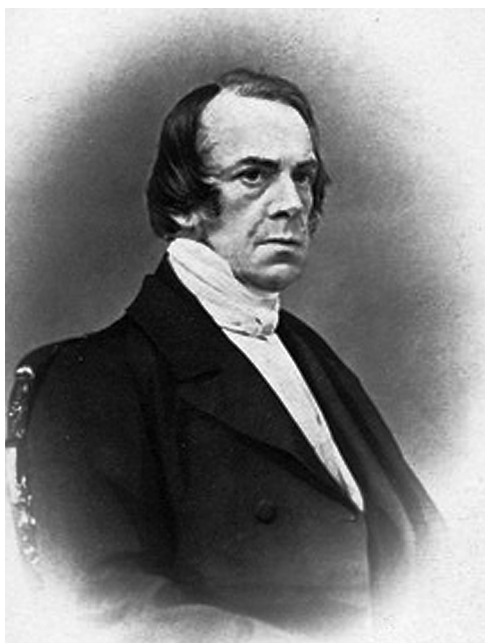
191119 СПб., ул. Правды, д. 15

Тел. (812)622-01-23

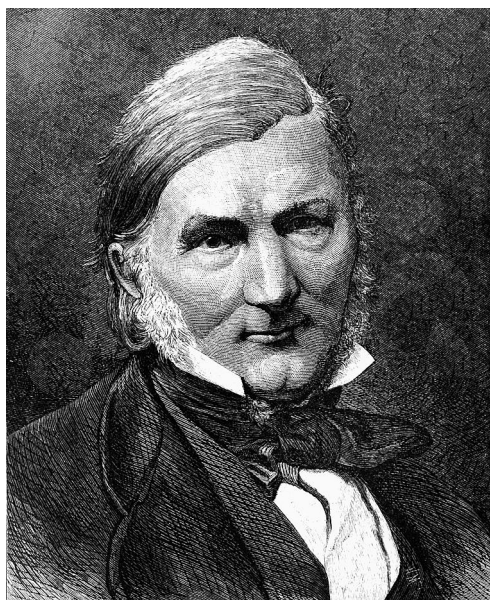
Немецкоязычные биологи-эволюционисты



Карл Эрнст фон Бэр (1792–1876)



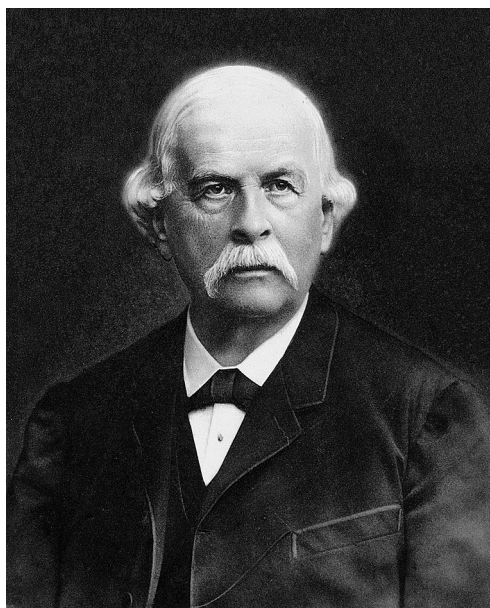
Генрих Георг Бронн (1800–1862)



Освальд фон Геер (1809–1883)



Мориц Фридрих Вагнер (1813–1887)



Рудольф Альберт фон Кёлликер
(1817–1905)



Карл Вильгельм фон Нэгели (1817–1996)



Эдуард Зюсс (1831–1914)



Фридрих Леопольд Август Вейсман
(1834–1914)



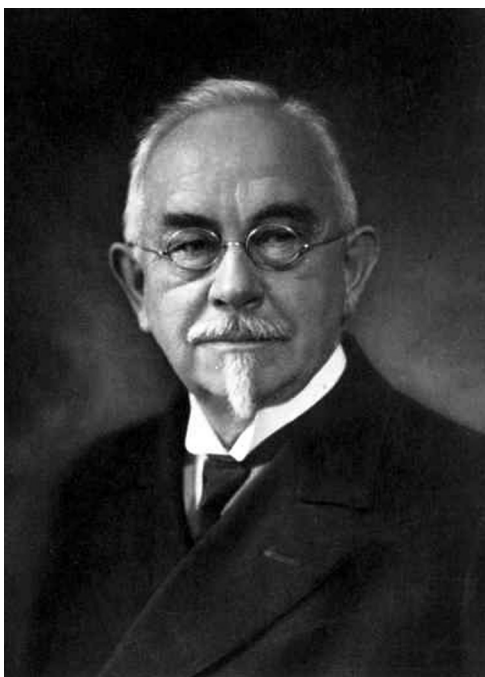
Эрнст Генрих Геккель (1834–1919)



Теодор Эймер (1843–1898)



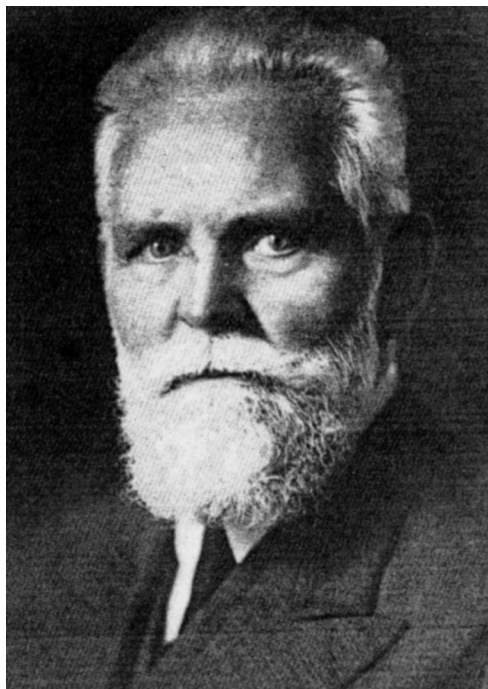
Гуго де Фриз (1848–1935)



Вильгельм Людвиг Иогансен (1857–1927)



Вильгельм Шальмайер (1857–1919)



Альфред Плётц (1860–1940)



Людвиг Герман Плате (1862–1937)



Отто Макс Йоганнес Йекель (1863–1929)



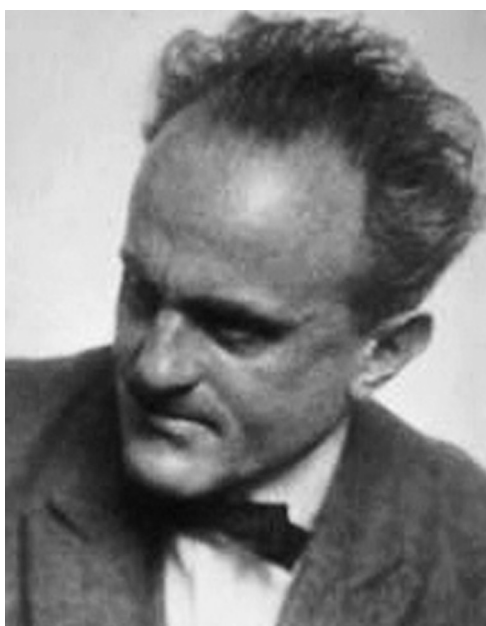
Ганс Лео Пржибрам (1874–1944)



Эрвин Баур (1875–1933)



Рихард Барух-Бенедикт Гольдшмидт
(1878–1958)



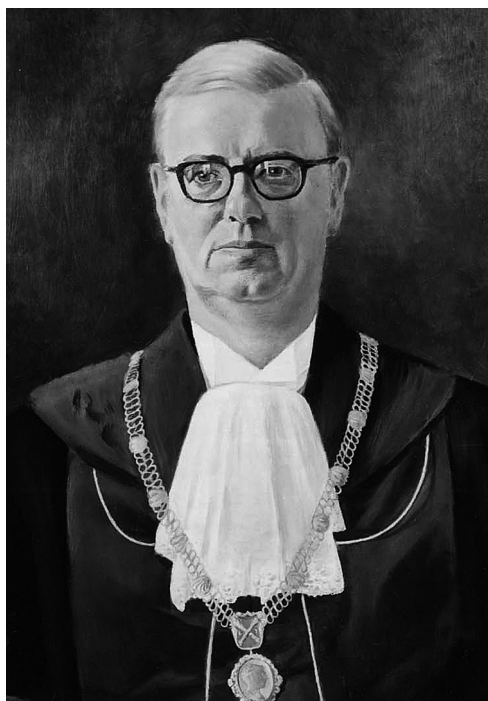
Пауль Каммерер (1880–1926)



Виктор Франц (1883–1950)



Вальтер Циммерман (1892–1980)



Отто Генрих Шиндевольф (1896–1971)



Адольф Ремане (1898–1976)



Бернард Ренш (1900–1990)



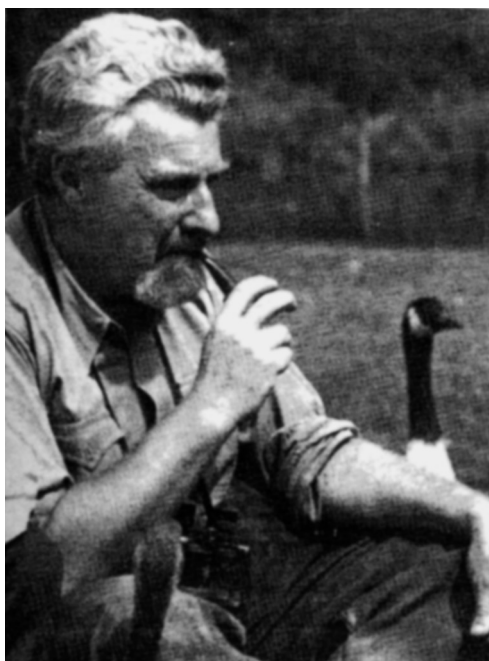
Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900–1980)



Карл Бойрлен (1901–1985)



Герхард Геберер (1901–1971)



Конрад Захариас Лоренц (1903–1989)

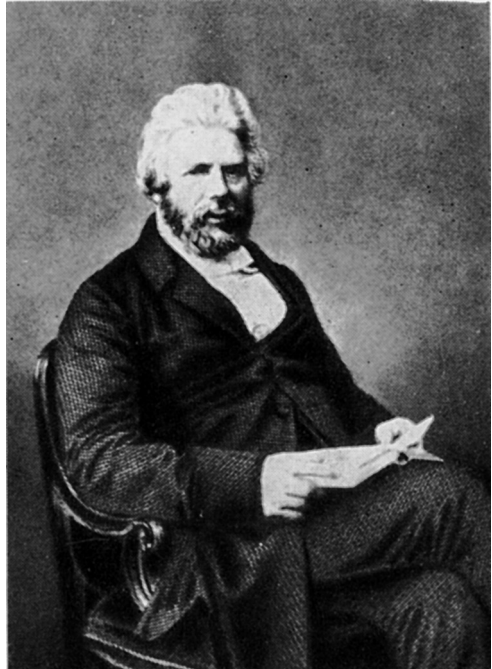


Ганс Карл Оскар Штуббе (1902–1989)

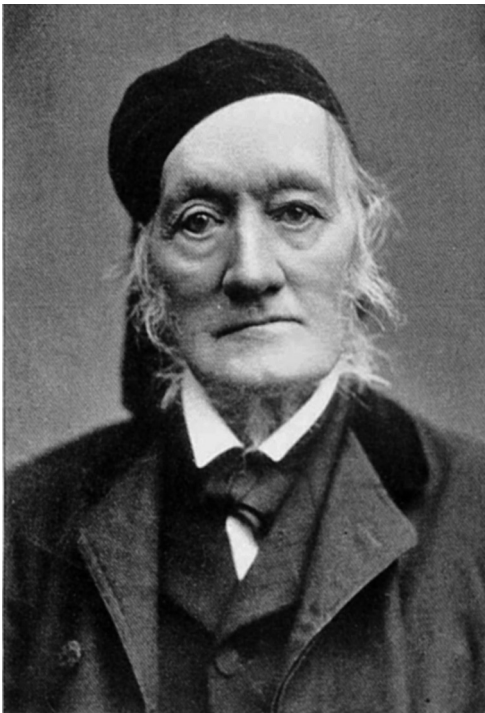
Англоязычные биологи-эволюционисты



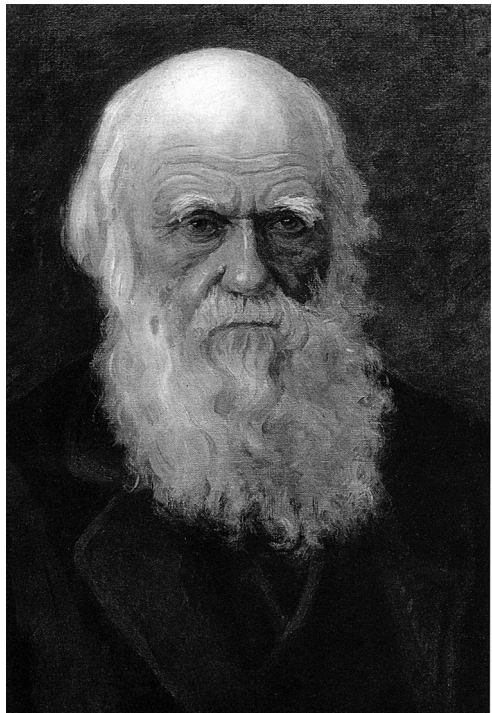
Чарльз Лайель (1797–1875)



Роберт Чемберс (1802–1871)



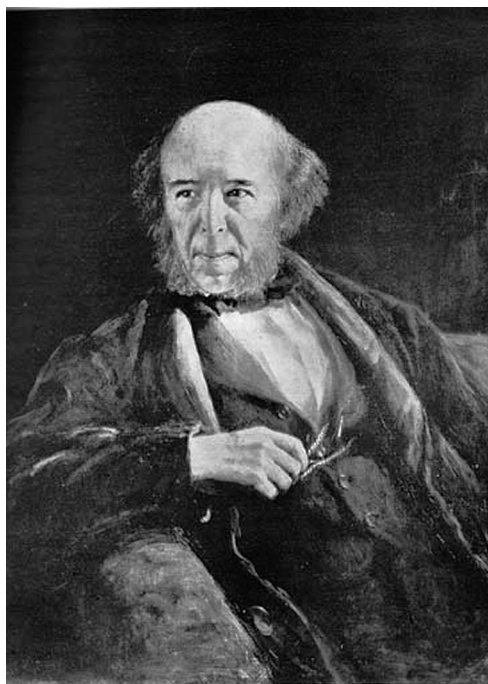
Ричард Оуэн (1804–1892)



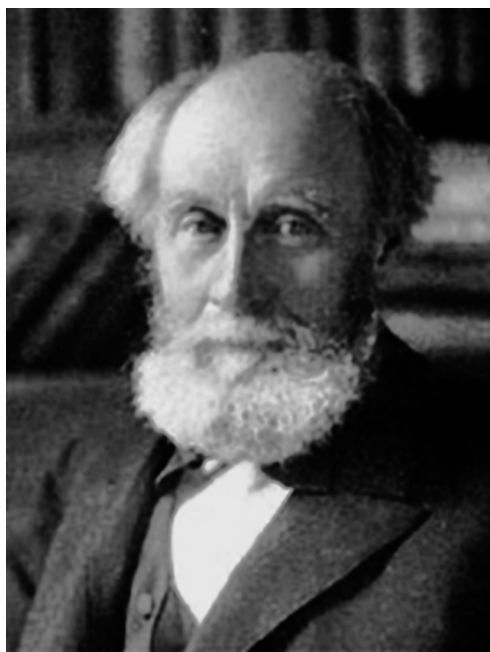
Чарльз Роберт Дарвин (1809–1882)



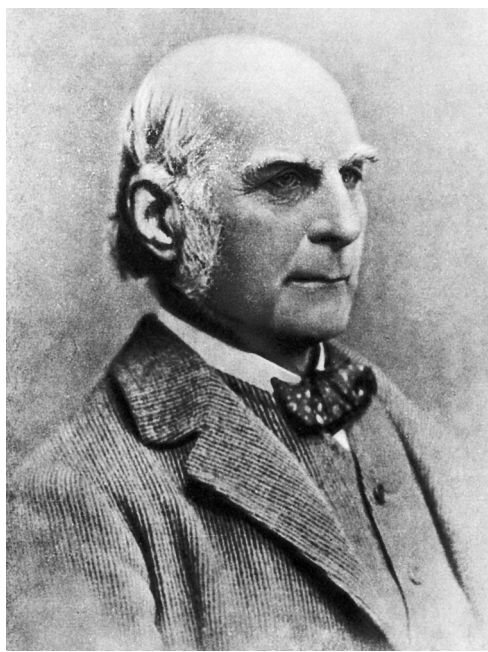
Аза Грей (1810–1888)



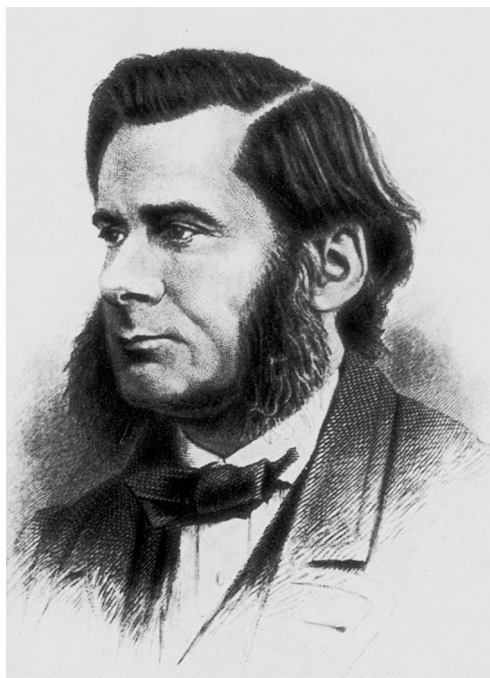
Герберт Спенсер (1820–1903)



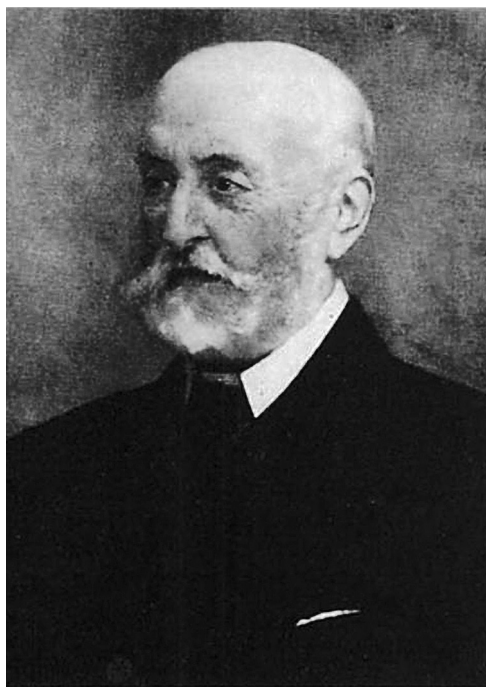
Джон Уильям Доусон (1820–1899)



Фрэнсис Гальтон (1822–1911)



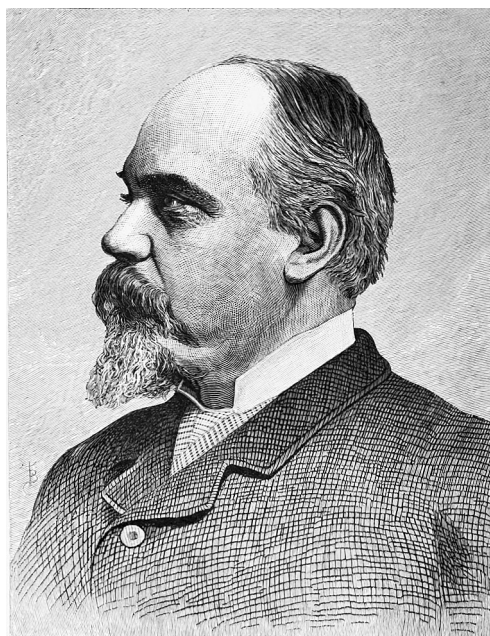
Томас Генри Гексли (1825–1895)



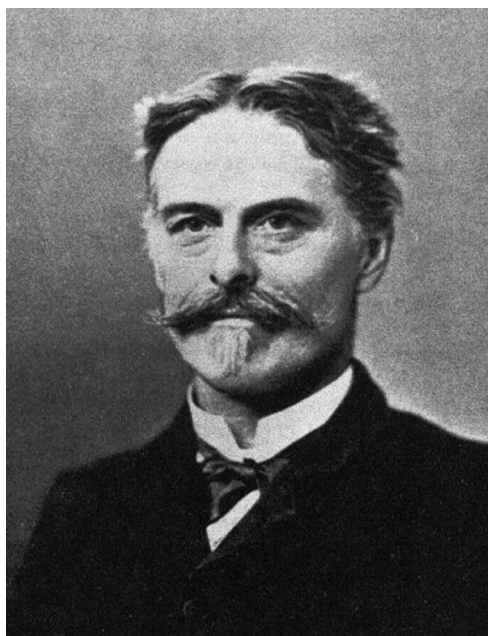
Георг Джексон Майварт (1827–1900)



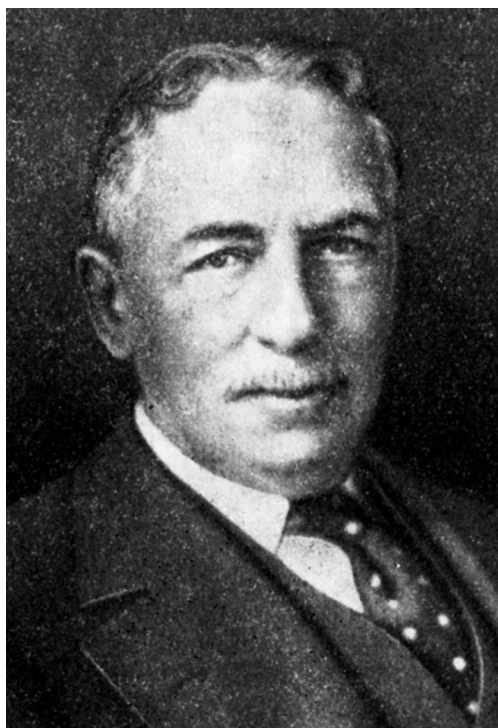
Альфред Рассел Уоллес (1823–1913)



Альфус Гайетт (1838–1902)



Эдуард Дринкер Коп (1840–1897)



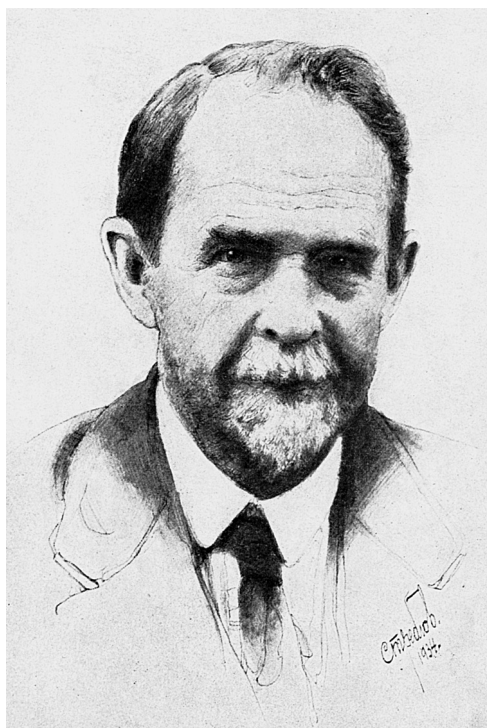
Генри Фэрфилд Осборн (1857–1935)



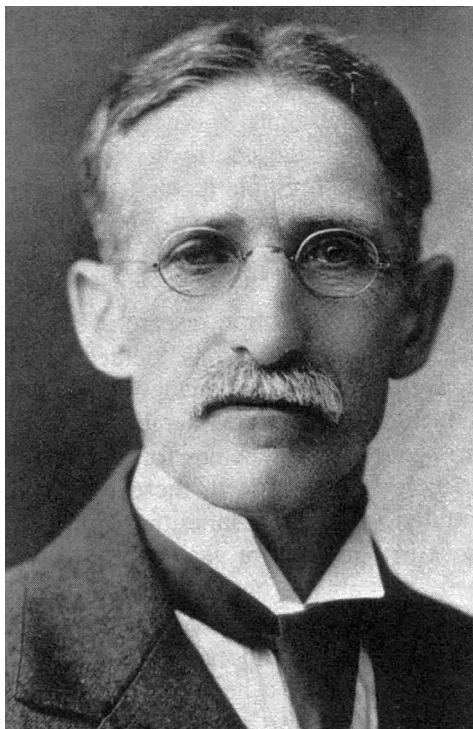
Карл Пирсон (1857–1936)



Уильям Бэтсон (1861–1926)



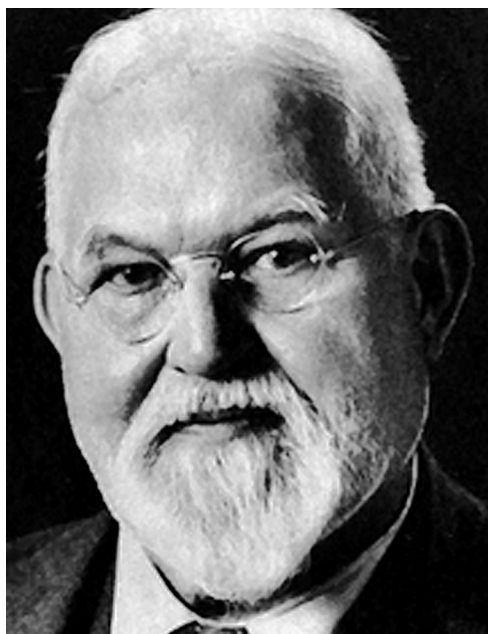
Томас Гент Морган (1866–1945)



Уильям Эрнест Кастл (1867–1962)



Герберт Спенсер Дженнингс (1868–1947)



Георг Гаррисон Шелл (1874–1954)



Эдвард Меррей Ист (1879–1938)



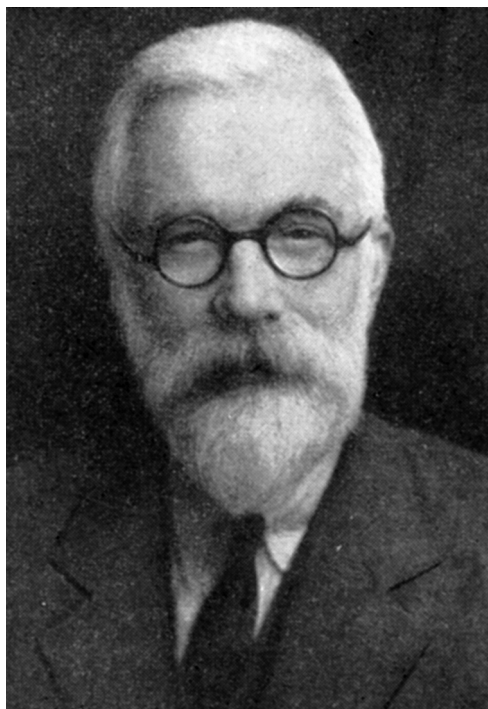
Аарон Франклин Шелл (1881 – после 1951)



Джулиан Сорелл Хаксли (1887–1975)



Сьюэл Грин Райт (1889–1988)



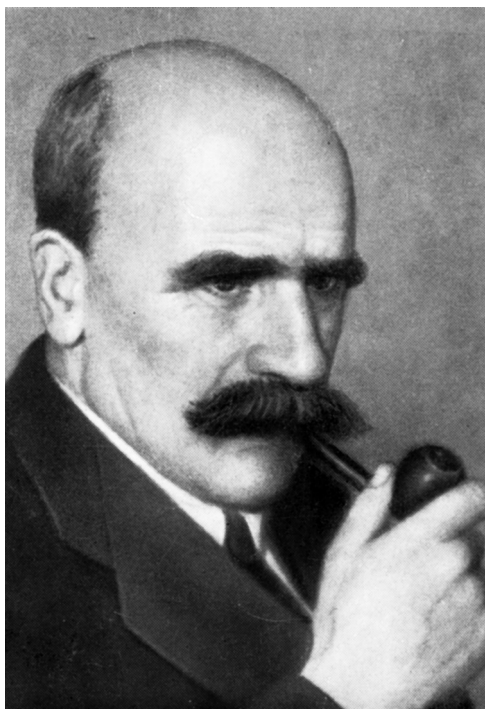
Рональд Эйлмер Фишер (1890–1962)



Герман Джозеф Мёллер (1890–1967)



Дженс Христен Клаузен (1891–1969)



Джордж Бёрдон Сандерс Холдейн



Эдгар Андерсон (1897–1969)



Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975)



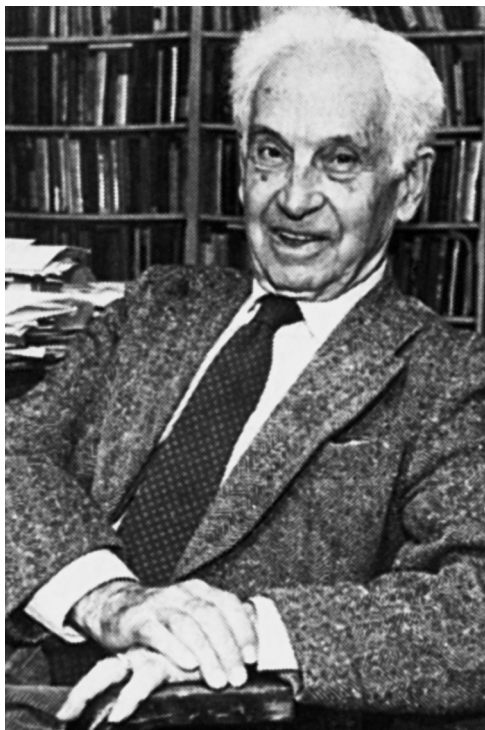
Эдмунд Бриско Форд (1901–1988)



Джордж Гэйлорд Симпсон (1902–1984)



Кирилл Дин Дарлингтон (1903–1981)



Эрнст Вальтер Майр (1904–2005)



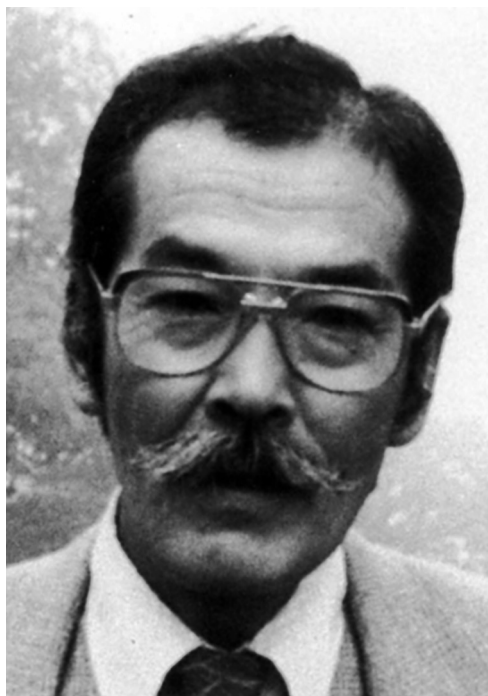
Конрад Хэл Уоддингтон (1905–1975)



Джордж Ледьярд Стеббинс (1906–2000)



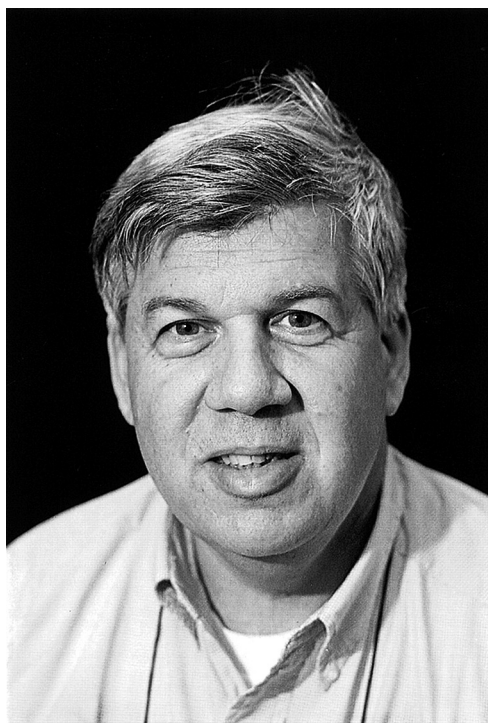
Мото Кимура (1924–1994)



Сусуми Оно (1928–2000)



Линн Маргулис (1938–2011)



Стивен Джей Гоулд (1941–2002)