

До 125-річчя від дня народження І. І. Шмальгаузена

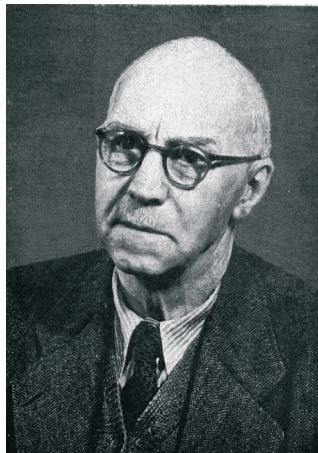
ШЛЯХ ДО СИНТЕЗУ: ДАРВІНІЗМ, ГЕНЕТИКА І ЕВОЛЮЦІЙНА КОНЦЕПЦІЯ І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

І. І. ДЗЕВЕРІН

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Богдана Хмельницького 15, 01601 Київ-30, Україна
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua

Висвітлено основні факти з біографії І. І. Шмальгаузена (1884–1963) – автора класичних досліджень в галузі порівняльної анатомії хребетних, біології розвитку і теорії еволюції. Як організатор науки Шмальгаузен намагався зберегти високий професійний рівень та етичні цінності науки в умовах тоталітарного режиму, був рішучим і послідовним борцем проти лисенківщини. У розробленій ним оригінальній версії дарвінізму Шмальгаузен намагався охарактеризувати еволюцію в поняттях онтогенетичних перетворень цілісних організмів, у той час, як у концепціях, побудованих на принципах генетики, процес еволюції описується в термінах варіювання генних частот. Ця розбіжність поступово долається при подальшому розвитку науки про еволюцію.

Ключові слова: І. І. Шмальгаузен; еволюція; цілісність організму; дарвінізм; генетика; лисенківщина.



I

Іван Іванович Шмальгаузен (1884–1963) загально визнаний як один з найвидатніших учених ХХ століття. Він належить до небагатьох радянських біологів, чий дослідження добре відомі західним дослідникам і високо оцінені ними. Але при цьому його праці мало вивчаються і багато ідей так і не ввійшли у широкий науковий обіг. Основна причина цього, ймовірно, їхня нестандартність і мала сумісність як з тими поглядами, які домінували в роки активної діяльності Шмальгаузена, так і з загальноприйнятими в наш час. Своєрідною є і біографія І. І. Шмальгаузена, доволі благополучна на перший погляд, а по суті досить драматична (основні біографічні дані див.: [1–10]).

І. І. Шмальгаузен народився 23 квітня 1884 р. у Києві. Його предки – німці, які прийняли в ХІХ ст. російське підданство [1, 9]. Його батько, І. Ф. Шмальгаузен, був відомим ботаніком (флористом і палеофітологом), професором Петербурзького та Київського університетів [11]. Це один з небагатьох учених минулого сторіччя, які знали про дослідження Г. Менделя й усвідомили їхнє виняткове значення для розвитку науки про спадковість. Життя І. Ф. Шмальгаузена обірвалося дуже рано (він помер у 1894 р. у віці 45 років), а ще через три роки загинув внаслідок нещасного випадку старший з його синів. Удова І. Ф. Шмаль-

гаузена, Л. Л. Шмальгаузен, виконуючи його прохання, не повернулася до Німеччини, а залишилася в Києві. Вона змогла сама виростити сина і дочку і дати їм освіту.

І. І. Шмальгаузен закінчив у 1901 р. Першу київську чоловічу гімназію. Шкільне навчання залишило в нього досить обтяжливі спогади: інтерес до природознавства прокинувся в нього дуже рано, а до древніх мов, словесності, історії й інших предметів, що панували в тогочасній школі, в нього не було ані найменшої схильності [9]. З 1901 по 1907 роки він був студентом фізико-математичного факультету Імператорського університету св. Володимира у м. Києві. Вчився з перервами: був виключений з університету за участь у студентських заворушеннях, потім відновився, але невдовзі (під час революції 1905–1907 років) університет було закрито. Ще через декілька років Шмальгаузену довелося починати заробляти собі на життя, так що диплом він одержав тільки в 1909 р. Проте вчився Шмальгаузен в університеті дуже сумлінно. Саме там він став учнем професора зоології, видатного порівняльного анатома і еволюціоніста О. М. Северцова.

Блискучий фахівець і талановитий викладач, Северцов був переконаним прихильником і пропагандистом дарвінізму, чим постійно викликав невдоволення вірнопідданих колег [12]. Значна частина професури бачила в дарвінізмі вчення, слабо обґрунтоване, до того ж варте осуду з точки зору релігії, моральності й громадського ладу. В ідеологізованому сприйнятті реальності закорінено серйозні й досі не до кінця подолані проблеми нашої суспільної свідомості. У 1909 р. Київський університет демонстративно бойкотував дарвінівський ювілей ([12], с. 204–205; [9], с. 26–28). Прошло 100 років, і в новий ювілей Дарвіна Київ відзначився знов, ставши місцем проведення релігійними фундаменталістами, прихильниками так

званого наукового креаціонізму, масового та широко розрекламованого зібрання, на якому Дарвіна, дарвіністів і взагалі сучасну науку піддали агресивним, хоча й цілком безпідставним та некомпетентним нападам [13]. Зрозуміло, сучасних, як і тодішніх борців з крамолою, не надто хвилюють наукові дані щодо еволюції. Програма підпорядкування науки міфам та ідеологемам має впливових прихильників та пропагандистів. Проте, якими би красивими словами про віру, моральність та віковічні цінності її не рекламували, єдиними реальними наслідками впровадження її на практиці будуть примітивізація культури й подальше сповзання нашого суспільства на узбіччя світової цивілізації – те, що не один раз і не двічі траплялося в історії, коли догми підминали реальне життя.

У 1902 – 1904 роках Шмальгаузен виконав під керівництвом Северцова свою першу наукову роботу – опис будови та ембріонального розвитку легень вужа. З цього часу Шмальгаузен постійно працював разом із Северцовим. Дещо пізніше, коли Северцов став професором Московського університету, Шмальгаузен поїхав за ним до Москви (1912) й став там одним із його найближчих помічників (1912–1918).

У 1910 р. І. І. Шмальгаузен одружився з Л. Д. Козловою, вчителькою французької мови в жіночій прогімназії. Їхня дочка, О. І. Шмальгаузен, залишила помітний слід в історії біології як талановитий ембріолог та гідробіолог [1, 14, 15], автор найкращої на сьогоднішній день біографії І. І. Шмальгаузена [9].

II

У зоологію приходять різними шляхами. Іноді це – робота в експедиціях, збирання наукових колекцій, іноді – участь в експериментальних дослідженнях, в інших випадках – сільськогосподарська робота. Шмальгаузен сформувався як професіонал у зоотомічній лабораторії. У ті роки (як,

власне, й усе життя) він дуже багато препапував, вивчив у деталях будову органів різноманітних тварин, здійснив декілька дуже складних самостійних досліджень, а одночасно вів практичні заняття й читав лекції з анатомії.

Досвід ведення цієї дисципліни був підсумований Шмальгаузенем декілька років опісля у вигляді підручника "Основи порівняльної анатомії хребетних". Перше видання цієї праці [16] було побудовано ще за стандартною для посібників такого роду схемою. Згодом, готуючи друге видання [17], автор врахував свій досвід наукових досліджень і викладання, докорінно змінивши логіку подання матеріалу. Як добре відомо студентам-біологам і медикам, анатомія хребетних – це один з найскладніших предметів в університетському курсі. Складність його полягає в тому, що в розташуванні різноманітних кісток, м'язів, судин, нервів не простежується, на перший погляд, жодної логіки, а, відтак, залишається просто зазубрювати назви та анатомічні характеристики. Насправді організм вищих хребетних аж ніяк не є безсистемним нагромадженням подібних елементів; логіка їхнього розташування – це логіка еволюційного процесу, під час якого організм багато разів перетворювався, пристосовуючись до різних умов існування. Конструкція будь-якого органа несе відбитки багатьох еволюційних трансформацій і функціональних змін. І ми не зможемо зрозуміти будову і життєдіяльність організму, не врахувавши його еволюційної історії. Саме накладення відбитків численних трансформацій в будові організму первинноводної тварини, що перейшла до життя на суходолі, створює ілюзію надлишкової складності та хаотичності [18]. Усвідомлюючи це, Шмальгаузен послідовно поклав в основу опису матеріалу у другому виданні свого підручника принципи теорії еволюції. Унаслідок, над-

звичайно складний матеріал став набагато зрозумілішим. Крім того, саме в цьому підручнику ми бачимо перші нариси з тем, що стали провідними для Шмальгаузена – теоретика-еволюціоніста. Успіх "Основа" був безперечним. Підручник витримав п'ять видань російською та українською мовами (доволі повну бібліографію див.: [6], с. 52–84). Робота широко використовується і в наш час, а до видання російською мовою порівнянню за науковим та методичним рівнем підручника А. Ромера й Т. Парсонса [19, 20] фактично була в СРСР та пострадянських країнах безальтернативним підручником.

Якщо перші роботи Шмальгаузена були присвячені питанням порівняльної анатомії та філогенії нижчих хребетних, то дещо пізніше, особливо після короткочасної роботи у Воронежі (1918–1921) й повернення в Київ у 1921 р., центр його інтересів перемістився в бік експериментальних досліджень росту й розвитку організмів [9, 21]. Шмальгаузен і його співробітники були серед найперших дослідників, котрі кількісно вивчили зміни швидкості росту та співвідношення частин під час розвитку організму. Паралельно було досліджено явища диференціації структур організму під час розвитку і співвідношення між ростом і диференціюванням.

У 20–30-ті роки минулого століття Шмальгаузен працював дуже інтенсивно, паралельно в Москві й Києві, поєднував наукову, викладацьку і організаторську діяльність. Він був професором і завідувачем кафедри Вищого інституту народної освіти (з 1921), дійсним членом (академіком) Всеукраїнської академії наук (з 1922) (нині НАН України), організатором і керівником Кафедри експериментальної зоології та ряду інших наукових установ, об'єднаних у 1930 р. в Інститут зоології і біології ВУАН (нині – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України). Шмальгаузен був пер-

шим директором цього інституту (1930–1941).

Інститут одразу став центром досліджень з фауни, систематики, екології, морфології та еволюції тварин. Згодом тематика досліджень розширилася. Зокрема, Шмальгаузен, який ще раніше очолив Комісію з експериментальної біології та генетики при Всеукраїнській академії наук (у 1923 р.), започаткував в інституті генетичні дослідження (аналіз генетичних аспектів росту тварин і деякі суміжні теми), ставши, таким чином, одним із фундаторів генетики як науки в Україні ([9], с. 60). Трохи пізніше генетичні дослідження в інституті було зосереджено у відділі загальної біології, керівником якого став І. Й. Агол. Проте у 1936 р. він був заарештований і загинув, ставши жертвою чергової хвилі репресій ([22], с. 140). Протягом певного часу відділ залишався без керівника, зрештою (в 1937 р.) його очолив С. М. Гершензон [23, 24], який дуже швидко увійшов до числа провідних генетиків та організаторів генетичних досліджень у Радянському Союзі.

Створивши власну наукову школу, Шмальгаузен не перервав тісні зв'язки з Северцовим і створеною ним школою порівняльних анатомів. Скоріше навпаки, Шмальгаузен намагався новими засобами дослідити ті ж проблеми, які цікавили Северцова – співвідношення онтогенезу та філогенезу, кореляції частин організму в розвитку – і знаходив у цьому повну підтримку свого вчителя. Після смерті Северцова (1936) Шмальгаузен – визнаний лідер радянських еволюційних морфологів і ембріологів, безпосередній керівник досліджень, які велися в цих напрямках у Москві та Києві.

У 1935 р. Шмальгаузен було обрано дійсним членом АН СРСР. З 1936 по 1948 роки він був директором заснованого Северцовим у Москві Інституту еволюційної морфології АН СРСР (нині – Інститут про-

блем екології і еволюції ім. О. М. Северцова РАН); з 1939 по 1948 роки – професором і завідувачем кафедри дарвінізму МДУ ім. М. В. Ломоносова. У 1940 р. Шмальгаузен організував видання часопису “Журнал общей биологии” і був його головним редактором до 1948 р. З 1937 р. Шмальгаузен постійно жив у Москві, однак зберіг зв'язки з київськими колегами, передусім з колективом заснованого ним відділу експериментальної морфології, роботою якого керував до 1948 р.

Основною темою власних досліджень Шмальгаузена стала, починаючи з середини 30-х років, загальна теорія еволюції ([25], і пізніші праці). Проте, безперечно, що і раніше одним із найважливіших завдань ученого і його колег було осмислення з еволюційних позицій величезного матеріалу, нагромадженого до того часу морфологією та ембріологією. Дослідження росту й розвитку організмів у 20 – 30-ті роки привели Шмальгаузена до створення оригінального погляду на еволюцію. Оформленню цієї концепції сприяли й лекції з еволюційної теорії, які Шмальгаузен читав в Інституті професійної освіти (таку назву мало на той час штучне утворення, створене в Києві замість розформованого університету; відновлено Київський університет було лише в 1933 р.). Тодішній студент Шмальгаузена, а пізніше відомий радянський зоолог, М. С. Гіляров згадував: “На свої лекції Іван Іванович приходив завжди дуже підтягнутим, у суворому чорному піджаку з глухим коміром. З собою він приносив стоси листків конспектів, багато з котрих, безсумнівно, використовувалися ним не один рік, їх папір став жовтуватим, кольору мамонтової кістки. Іван Іванович не соромився в них увесь час дивитися протягом своєї лекції, майже не відриваючи від них очей. Читав Іван Іванович, не дивлячись на аудиторію, дуже чітко та виразно, неначе з'ясовуючи для себе свої дум-

ки, рівним голосом, не змінюючи інтонацій. Сухі за формою, ці лекції були винятково насичені змістом, особистість професора-академіка та його вигляд викликали загальну повагу, і в невеликий світлий, звичайно сонячній аудиторії було чути, як муха пролетить. <...> В усіх було таке відчуття, що це не такі лекції, як багато інших, що це не просто курс лекцій, а народження синтезу даних про найсучасніший стан науки” ([26], с. 3–4; усі цитати подано в моєму перекладі – І. Д.).

III

Дещо пізніше еволюційну концепцію Шмальгаузена було детально викладено ним у монографіях “Організм як ціле в індивідуальному та історичному розвитку” [27], “Шляхи й закономірності еволюційного процесу” [28] та “Фактори еволюції: теорія стабілізуючого добору” [29], підручнику “Проблеми дарвінізму” [30], а також у численних статтях. У центрі уваги вченого в цих книжках був процес формування та еволюційних трансформацій складної системи морфогенетичних та інших кореляцій, що визначають нормальний розвиток організму та його цілісність.

Як в індивідуальному розвитку, так і в еволюції відбувається процес диференціації частин за будовою та спеціалізації за функціями. Паралельно формується й удосконалюється система зв’язків, які об’єднують в єдине ціле частини організму. Процес формування цілісності, аж ніяк не є, за Шмальгаузеном, якоюсь іманентною чи трансцендентною метою організму. Він підпорядкований виконанню завдання виживання: взаємне пристосування органів є істотною умовою пристосування як такого. Процесом, що створює регуляторні механізми, які зумовлюють стійкість організації, є, з точки зору Шмальгаузена, природний добір, особливо його стабілізуюча форма. При цьому стійкість організації в онтогенезі та життєдіяльності

пояснюється не механізмами спадковості (тривкістю генів чи ригідністю структури генотипу), а здатністю організму до саморегуляції. Ця здатність формується під час еволюції природним добром.

Добір, як у рушійній, так і в стабілізуючій формі, є, за Шмальгаузеном, не зовнішнім по відношенню до організму чинником, а результатом активності організму в боротьбі за існування в конкретних умовах середовища. Характер еволюційної зміни визначається, таким чином, специфічним поєднанням внутрішніх і зовнішніх чинників, причому Шмальгаузеном було детально проаналізовано, які комбінації еволюційних факторів детермінують ті чи інші темпи, форми, шляхи і напрямки еволюційного процесу.

Сам по собі добір на підтримку усталеної норми був відомий задовго до Шмальгаузена, однак раніше дарвіністи бачили в цьому процесі лише суто консервативний аспект добору, а деякі критики дарвінізму навіть намагалися використати дані про цю форму добору для заперечення творчої ролі добору взагалі. Шмальгаузен виявив дійсне значення стабілізуючого добору як механізму, що створює і підтримує цілісність організму в його онтогенетичних, фізіологічних та інших реакціях. Організм взаємодіє з навколишнім середовищем як ціле і як ціле трансформується в процесі еволюції.

Мутації порушують цю цілісність і тому можуть бути, вважав Шмальгаузен, лише більш або менш шкідливими для організму, маючи щонайбільше окремі корисні для виживання вияви. Лише добір забезпечує інтегрування мутації в структуру організму, зниження її негативних виявів і посилення корисних. У природних популяціях переважна більшість мутацій є шкідливою для організму. Корисні мутації відбуваються рідко, і навіть мутація, корисна за одними

фенотипними виявами, часто може бути шкідливою за іншими виявами.

Тому, як вважав Шмальгаузен, "еволюція йде не шляхом підсумовування сприятливих мутацій і навіть не шляхом простого підсумовування індивідуальних мутацій, а за допомогою безперервного комбінування байдужих, а також узагалі малих мутацій, під безперервним контролем природного добору. Тільки таким комбінуванням досягається їхнє знешкодження, у результаті якого в популяції нагромаджується резерв численних індивідуальних мутацій" ([31], с. 50). Отже, "кожна позитивна ознака (реакція) досягається не підсумовуванням позитивних мутацій, а докорінною переробкою негативних та індивідуальних мутацій у процесі їхнього безперервного перекомбінування під контролем природного добору" (*Там же*). Іншими словами, складні структури та нові риси організації не виникають в процесі мутагенезу, а створюються доборою. Мутації – це лише сирій матеріал, що потребує переробки. Саме добір фіксує унікальні поєднання генів, що сприяють виживанню в конкретних умовах середовища, а, відтак, є механізмом створення як адаптацій організму, так і, зокрема, його цілісності.

Надзвичайно важливою складовою будь-якої адаптації є коадаптація, взаємне узгодження органів та структур; відповідно, трансформації кореляційних систем є важливим аспектом еволюції [25, 27, 30, 32–34]. Стабілізуючий добір – не тільки консервативний чинник. Формуючи кореляційні системи, він відіграє неабияку творчу роль [29, 30, 32].

З іншого боку, припинення добору у разі, якщо певний орган стає в змінених умовах існування непотрібним, призводить до нагромадження випадкових мутацій і поступової дезінтеграції частин органа. Під час подальшої еволюції орган зменшується в розмірах і спрощується, стає

рудиментом, потім – атавізмом, а зрештою – втрачається [25, 27, 30, 32]. Процес цей в масштабах еволюційного часу досить швидкий, схоже, що лише збереження певного функціонального навантаження або кореляція з функціонально значущими органами запобігають цілковитій втраті багатьох рудиментів [35–37].

Сучасні дослідження значною мірою підтвердили припущення та узагальнення Шмальгаузена щодо значення стабілізуючого добору та його поширення в природі. Статистичний аналіз темпів еволюційних перетворень у численних еволюційних лініях свідчить про те, що стабілізуючий добір є досить поширеним, і саме дією добору можна пояснити еволюційну стабільність ознак живих істот [38, 39]. Водночас, окрім стабілізуючого добору в традиційному розумінні, сучасні науковці досліджують ще одну форму добору, чиє стабілізаційне значення навіть виразніше. Це – кореляційний добір, тобто добір, спрямований на збільшення або зменшення кореляції між ознаками [40, 41]. Не викликає сумнівів, що для виживання тварини розміри окремих зубів менш важливі, ніж можливість правильного змикання зубів (тобто оптимальні співвідношення між розмірами), а оптимальні для локомотиву співвідношення між розмірами передніх та задніх кінцівок важливіші, ніж конкретні розміри кожної з них.

IV

Спираючись на своє розуміння організму як цілісної системи, Шмальгаузен підійшов до вирішення деяких класичних проблем теорії еволюції. Надзвичайно складною для теоретичного аналізу виявилася, зокрема, проблема того, як формувалися в еволюції складні органи та структури. Адже, зрозуміло, як шляхом добору випадкових мутацій певна структура може бути зменшена, чи збільшена, чи ще якось видозмінена. Важко пояснити, як така струк-

тура (особливо, коли вона є надзвичайно складною за своєю будовою), взагалі, могла бути створена в процесі еволюції?

Шмальгаузен спирався тут на деякі ідеї Дарвіна, німецького дослідника А. Дорна та свого вчителя О. М. Северцова. На думку Шмальгаузена, швидше за все, органи виникали не “як незалежні зачатки (подібні до зачатків органів у зародків), а шляхом поступового виділення і відокремлення від іншого органа, що несе функцію більш загального характеру, тобто шляхом диференціювання вже існуючих органів або частин організму” ([17], с. 52), причому “більшість органів при своєму виникненні несе зовсім іншу й у всякому разі незмірно простішу і загальнішу функцію” (*Там же*).

Цю думку можна проілюструвати численними прикладами. Парні плавці в еволюції риб “виникнули як невеликі кілі з боків черевної поверхні тіла, які не робили жодних власних рухів і відігравали ролі поверхонь – джерел корисного опору води подібно до черевної поверхні самого тіла, тобто <...> як просте розширення черевної стінки тіла риби” (*Там же*, с. 53). Органи світіння глибоководних риб – модифіковані слизові залози ([19], с. 177), а молочні залози ссавців є похідними потових залоз (*Там же*, с. 179). Плавальний міхур вищих променеперих риб, швидше за все, розвився з легень, які були додатковим органом дихання лопатеперих і нижчих променеперих ([20], с. 53–56, 59–60). При цьому орган перестав бути парним, змістився з вентрального положення в дорсальне (у деяких риб збереглися або вдруге відновилися перехідні стадії цього процесу), а дихальна функція була в основному заміщена гідростатичною, але не втрачена повністю. Самі ж легені, можливо, сформувалися з вентральних випинань глотки. Щось подібне виявлено в однієї з девонських панцирних риб (*Там же*, с. 59).

У усіх подібних випадках еволюція йшла не від непристосованого стану до пристосованого і не від пристосованого до непристосованого, а через довгий ряд перетворень, кожне з яких було пристосуванням до певних умов навколишнього середовища. Концепція зміни функцій в еволюції була застосована Шмальгаузенем і до найскладніших та найдосконаліших органів та структур. Хрестоматійним прикладом органа надзвичайно високого рівня досконалості є око.

Шмальгаузен підсумував у своїх роботах (*напр.*, [32], с. 134–135) дані щодо еволюції ока вищих тварин і пояснив цей процес, виходячи з дарвінівських принципів: зміни органів і структур є довільними та неспрямованими, однак випадково можуть виявитися більш або менш корисними для своїх носіїв. Здатність реагувати на світло широко поширена в природі і характерна як для багатьох одноклітинних, так і для деяких клітин багатоклітинних організмів. Першим етапом формування складних органів зору в багатоклітинних стала концентрація світлочутливих клітин з утворенням так званих очних плям. Найпростіші світлочутливі плями розташовані на поверхні тіла. Однак під час подальшої еволюції природний добір сприяє зануренню пігментних плям під рівень покривів для захисту від ушкоджень і зовнішніх подразників. Пігментна пляма перетворюється в пігментну ямку (іноді в пігментний жолоб або канал). Кінцевим етапом цього стає замикання ямки в очний пухирець, передня стінка якого стає прозорою, а задня – чутливою. Однак навіть прозора речовина заломлює світлові промені, отже передня стінка неминуче починає діяти як лінза. Форма цієї лінзи може змінюватися унаслідок випадкових мутацій, але оптимальною для рецепції є така її кривизна, що приводить до фокусування променів на поверхні внутрішнього світлочутливого шару. Уна-

слідок на цій поверхні з'явиться зображення навколишнього світу. Це вже навіть не результат природного добору, а простий наслідок дії законів фізики. Отже, нагромадження дрібних випадкових кількісних змін приводить під контролем природного добору до якісного стрибка – появи зору у прямому розумінні. Подальші вдосконалення (появу здатності до акомодатії, розпізнавання кольорів, стереоскопічного зору) теж досить легко пояснити як результати вибіркового виживання носіїв дрібних випадкових змін.

Цей сценарій логічно можливий і не суперечить жодному з відомих законів природи. До того ж він добре документований палеонтологічним і порівняльно-анатомічним матеріалом. Формування і подальша еволюція органів зору відбувалися незалежно і паралельно майже в усіх групах тварин від кишковопорожнинних до хордових (див., напр., [42], с. 163–244; [43]). Деталі перетворень дуже розрізняються в різних групах, але загальний їхній характер приблизно однаковий в усіх групах. Узагалі ж абсолютно безпідставними є твердження деяких авторів, що еволюціоністи нібито не змогли пояснити еволюцію зору, виходячи з дарвінівських принципів (детальніше див.: [44]). Насправді сучасні дослідження повністю підтвердили припущення Дарвіна про те, що перетворення первинних зародкових світлочутливих структур в очі відбувалося шляхом поступового послідовного акумулювання численних незначних корисних змін [43].

Ще однією традиційно складною для розв'язання була (та й залишається такою для сучасної науки) проблема співвідношення еволюції та адаптації і взагалі питання про напрямки еволюції, та механізми, що їх визначають. На думку Шмальгаузена, спрямування еволюції загалом одноманітне – це адаптаціоморфоз, поява нових видів та створення нових ознак у

процесі пристосування до умов навколишнього середовища. Втім, конкретні шляхи адаптивної еволюції в природі досить різноманітні, і Шмальгаузен розробив, частково спираючись на розробки О. М. Северцова, детальну класифікацію напрямків еволюції, або форм адаптаціоморфозу ([31], с. 174–217).

Ідеться тут скоріше про цілісну організацію, ніж про окремі ознаки. Вони часом можуть не бути адаптивними у прямому розумінні, проте бути інтегрованими до складу системи, яка загалом є адаптивною і цілком здатна до виживання. Топографічні основи організації вищих таксонів (скажімо, наявність у наземних хребетних саме двох, а не трьох чи однієї пари кінцівки) фактично не є пристосуваннями, але зміна таких рис потребувала б настільки радикальної перебудови організму, що важко уявити собі умови, за яких вона виявилася б бажаною.

В одній організації, таким чином, можуть поєднуватися як нові, так і старі риси, як цілком функціональні, так і залишкові, такі, що втратили своє значення. Наприклад, рудименти “як залишки минулих адаптацій можуть бути об'єктом нових адаптацій. Однак будова їх не пояснюється лише тільки пристосуванням до цих нових функцій – у ній є також неадаптивний тепер слід історичного минулого” ([31], с. 105). Зокрема, рудиментарне око сліпої печерної амфібії протей “можливо і входить як істотна частина в систему організму, що розвивається, однак його будова не пояснюється його сучасною функцією” (Там же).

V

Розуміння еволюції, до якого прийшов Шмальгаузен, виявилось, як ми бачили, надзвичайно близьким до теорії природного добору Ч. Дарвіна в її класичному вигляді. Взагалі, 30-ті роки ознаменувалися в світовій науці відродженням дарвінізму,

який після кризи, пов'язаної зі спростуванням старих уявлень про спадковість і мінливість, поступово знову посів провідне місце в теоретичній біології. Найважливішою подією цього часу стало узгодження теорії природного добору з менделізмом і хромосомною теорією спадковості. Було показано, спочатку на теоретичних моделях (Р. Фішер, Д. Холдейн, С. Райт), а потім і в дослідженнях природних та штучних популяцій (С. С. Четвериков, М. І. Вавилов, Ф. Г. Добржанський, М. В. Тимофєєв-Ресовський та інші), що менделівська генетика не тільки не суперечить дарвінізму, але, навпаки, в усіх деталях узгоджується з ним. Трохи пізніше нову концепцію було узгоджено з даними також і класичних біологічних наук (Д. Хакслі, Е. Майр, Б. Ренш, Д. Симпсон, К. Ваддингтон).

Ставлення Шмальгаузена до цих досліджень було (особливо протягом 30 – 40-х років) досить критичним (див., напр., [27, 29, 30, 45–47]). Окрім того, що сам він був, як ми бачили, ініціатором генетичних досліджень, він і пізніше був у курсі досягнень генетики, використовував їх у своїх еволюційних узагальненнях, високо оцінював одержаний генетиками фактичний матеріал, але поряд із цим критично оцінював теоретичні концепції генетиків. Навіть сама концепція генів як автономних спадкових факторів, здавалася Шмальгаузену в той час досить сумнівною. Він вбачав у генах у ті роки лише елементарні одиниці гібридологічного аналізу, але не чинники, що детермінують індивідуальний розвиток.

Негативним було ставлення Шмальгаузена до вейсманізму й до тих елементів генетичної концепції, які були запозичені в А. Вейсмана. Вейсманізм, на думку Шмальгаузена, – це спотворення теорії Дарвіна, навіть прихована форма антидарвінізму. Відтворення ідей Вейсмана в концепціях генетиків вело їх, на думку Шмальгаузена, або до відвертого антидарвінізму,

або до серйозних помилок. Сказане стосується й спроб переформулювати дарвінізм у термінах генетики.

Найбільш істотними помилками тієї системи поглядів, яку ми зараз називаємо синтетичною теорією еволюції, Шмальгаузен вважав цілковите ігнорування явища боротьби за існування, що веде до уявлення про добір як зовнішній чинник і про організм як пасивний об'єкт прикладання зовнішніх сил, а також зведення еволюції до процесу варіювання генних частот, унаслідок чого онтогенетичні процеси й фенотип як самостійний об'єкт вивчення повністю випали з теоретичного аналізу. Критика слушна, але слід зазначити, що ці недоліки виявилися скоріше хворобами росту. Синтетична теорія поступово переборює їх у процесі свого розвитку, особливо в останні десятиліття, хоча, звичайно, деякі сучасні дослідники і зараз дотримуються поглядів генетичного чи онтогенетичного детермінізму. Великим кроком у розумінні механізмів еволюції стає, зокрема, кількісне дослідження складних полігенно детермінованих ознак, їхньої мінливості, онтогенетичного формування та шляхів перетворення в еволюції (огляди див., напр.: [48–50]). Співвідношення між онтогенезом і еволюцією стало однією з центральних тем сучасних еволюційних досліджень [51, 52]. Застосування в еволюційних моделях математичної теорії ігор дозволило врахувати активність організму в боротьбі за життя, тобто дати сучасне тлумачення концепції боротьби за існування (огляд результатів див.: [53]).

Критика Шмальгаузенем вейсманізму й вейсманістських елементів у концепціях генетиків була настільки різкою, що багато хто бачив в цьому щире або кон'юнктуруне поступку ламаркізму (нагадаю, що 30-ті роки були часом підйому лисенківщини й початку масованої критики вейсманізму як начебто ідеалістичного лженауко-

вого вчення). Навряд чи це так. Насправді Шмальгаузен вважав Вейсмана геніальним мислителем ([27], с. 5) і повною мірою визнавав позитивне значення критики цим ученим неоламаркізму і того, що в історичній перспективі саме погляди Вейсмана було покладено в основу генетики. Однак фактична відмова Вейсмана від ідеї цілісності організму привела його, на думку Шмальгаузена, до перекручення дарвінізму: уявлення про організм як мозаїку частин, детермінованих у своєму розвитку автономними спадковими зачатками, що по суті позбавляє природний добір його творчої ролі і переносить центр уваги дослідників з процесів боротьби за існування та природного добору на закономірності мінливості.

Думка про Шмальгаузена як прихованого ламаркіста (*напр.*, [54]) абсолютно не узгоджується з тим, що сучасні йому телеологічні концепції еволюції він піддавав не менш різкій критиці, ніж вейсманізм (*напр.*, [28, 30, 55]). Не обмежившись цим, він дав дарвіністську інтерпретацію тим фактам, які традиційно розглядалися як аргументи на користь ламаркізму. Наприклад, там, де ламаркісти бачили успадкування набутих ознак на основі адекватної зовнішнім умовам мінливості, Шмальгаузен виявив поступове заміщення неспадкових реакцій спадковими під контролем стабілізуючого добору [27]. Пізніше цей процес одержав назву генетичної асиміляції. Незалежно від Шмальгаузена його досліджували західні фахівці (К. Ваддингтон та інші); ведуться такі дослідження й зараз. Водночас, спроби відродити в тій чи іншій формі ідею успадкування набутих ознак виявилися безрезультатними. Наразі, так само, як і в часи Шмальгаузена та Ваддингтона, наявні дані дозволяють стверджувати, що "саме на основі ортодоксального дарвінізму та ортодоксальної ембріології можна пояснити еволюційні події (такі, як появу

мозолів на шкірі страусів до їхнього народження), які виглядають як ламаркістські ([52], р. 4, *курсив у першоджерелі* – I. Д.).

Узагалі ж, еволюційний процес, вважав Шмальгаузен, не детермінується ні характером мінливості, ні закономірностями онтогенезу, ні іншими особливостями життєдіяльності на рівні організму. Ці властивості організму самі є результатами еволюції. Проблемою еволюційних досліджень завжди було (та й зараз залишається) те, що дослідники різних спеціалізацій бачили в еволюції прямий результат досліджуваних ними процесів. Деякі екологи початку ХХ ст. бачили в еволюції зміни організмів, адекватні змінам у середовищі, деякі фізіологи розглядали ці зміни в термінах стимулів та реакцій, а дехто з палеонтологів, досліджуючи ряди викопних форм, розглядав еволюцію як реалізацію певних внутрішніх потенцій до змін. Так і з'являлися еволюційні концепції – механоламаркістські в двох перших групах дослідників, ортогенетичні – в третій групі. Генетики (*Г. де Фріз та інші*) тривалий час намагалися вивести еволюцію з мутаційного процесу; пізніше виявлення нових форм спадкової мінливості (дуплікація генів, мобільні гени тощо) приводило до появи нових версій мутаціонізму. Згадані явища цілком реальні, але до будь-якого з них еволюція не зводиться. Завдання теорії еволюції – виявити реальне співвідношення всієї сукупності різноманітних чинників. Саме теорія природного добору, за Шмальгаузенем, інтегрує дані про ці чинники в єдину концептуальну систему: контролюючим і спрямовуючим фактором еволюції є боротьба за існування, а єдиною рушійною силою – природний добір. І, відповідно, система наших знань про еволюцію – не розділ генетики, екології чи фізіології, а цілком самостійна по суті наука.

VI

На жаль, процес формування самостійної науки про еволюцію так і не дійшов логічного кінця. Вже з 40-х років почався процес скорочення викладання дарвінізму у вузах, а його зміст ставав дедалі примітивнішим. Цей процес різко посилювався внаслідок розгрому біології за часів лисенківщини, проте навіть у післялисенківські часи колишній рівень еволюційних досліджень так і не відновився (*детальніше див.*, [4, 5, 44]). Стан теорії еволюції вже в 30-ті роки серйозно непокоїв Шмальгаузена. Спочатку він вів полеміку з антидарвіністами, як генетичного спрямування, так і з неолармаркістами. Проте наукова дискусія, якою б заклоула вона не ставала, тільки сприяла поступові знань. Справжню, й дедалі більшу небезпеку для наукових і, зокрема, еволюційних досліджень становило втручання в науку з боку вищого партійного керівництва.

Будучи непримиренним критиком усіх форм антидарвінізму, Шмальгаузен водночас виявляв рідкісну для провідного організатора науки толерантність до інших точок зору. На 4-му Всесоюзному з'їзді зоологів, анатомів і гістологів, що відбувся в Києві в 1930 р. (*матеріали див.:* [56]), головою оргкомітету якого був Шмальгаузен, було створено несподівану для тієї (і не тільки для тієї) епохи атмосферу доброзичливості, відсутності демагогії і політиканства, повної свободи критики. Не дивно, що учасники з'їзду згадували про нього з захопленням навіть через десятки років (напр., [57], с. 102; [9], с. 210–211, 218). Таку саму обстановку Шмальгаузен зміг створити і в численних керованих ним установах.

Діяльність Шмальгаузена як організатора вивчена дуже погано, численні деталі залишаються невідомими. Очевидно, він був дуже обережним, що й допомогло йому бути одним із керівників радянської біології

в найстрашніші часи. Займаючи достатньо високі керівні посади, він нічим не запламував себе і в очах колег користувався незаперечним моральним авторитетом (*див.*, *напр.*, [58], с. 123; [9], с. 218–219, 223–224). Іноді він діяв досить рішуче і сміливо. Прикладом може бути історія запрошення в 1936 р. на роботу в Інститут зоології видатного ентомолога О. О. Любищева, який працював до того у Всесоюзному інституті захисту рослин ([59], с. 29; [9], с. 219). У 1937 р. Любищева було звинувачено в навмисному зменшенні економічних збитків від комах-шкідників. Таке обвинувачення могло мати на ті часи найсумніші наслідки і для самого Любищева, і для тих, хто ризикнув би його підтримати. Проте Шмальгаузен не змінив свого рішення й прийняв Любищева на роботу, проігнорувавши категоричний протест директора Інституту захисту рослин. До речі, Любищев був переконаним антидарвіністом і віталістом. Проте цілковита протилежність теоретичних переконань не зашкодила тоді спільній роботі Шмальгаузена й Любищева в Інституті зоології, а трохи пізніше – спільній боротьбі проти лженауки.

VII

Тиск на науку різко посилювався в кінці 30-х років, особливо після арешту М. І. Вавилова (1940) та розгрому керованих ним установ. Проте в перші повоєнні роки біологи спробували організувати опір наступові лисенківщини [60]. У суспільстві існувала думка, що тепер, після того, як радянський народ переміг у світовій війні, мають відбутися зміни у політичному режимі держави: він мав стати нарешті менш жорстким. Відповіддю влади на такі настрої стали нові репресії, погромно-проробочні кампанії та встановлення такого тотального контролю за духовним життям, якого не було, мабуть, навіть і в 30-х роках [61, 62].

Шмальгаузен став одним з ініціаторів спроб відродження науки, організував по-

слідовно антилисенківські виступи [63, 64]. Внаслідок, на серпневій (1948 р.) сесії ВАСГНІЛ Шмальгаузен став одним із головних об'єктів нападок лисенківців нарівні з М. П. Дубиніним, А. Р. Жебраком та іншими провідними генетиками [65]. Виступаючи на цій сесії, Шмальгаузен тільки відкинув усі звинувачення, але, наскільки можна судити за стенограмою його виступу (за деяким даними, "підправленою" лисенківцями: [47], с. 157), навіть не намагався захистити справжню науку ([65], с. 412–418). Втім, трохи пізніше (ймовірно, в кінці 1948 р.) він підготував щось на зразок пояснювальної записки з приводу лисенківської "критики" ([47], с. 103–124). Ця записка особливо цікава тим, що в ній Шмальгаузен, як і раніше не погоджується з генетиками в багатьох питаннях, все одно оцінив генетику як науку надзвичайно високо ([47], с. 124).

Після сесії ВАСГНІЛ лисенківці отримали монопольне керівне положення в біології та сільськогосподарських науках. Наукові дослідження в галузі генетики і в суміжних розділах біології були повністю заборонені, викладання цих предметів припинене, тисячі біологів звільнені з роботи як "вейсманісти – менделісти – морганісти". Однак масові вбивства 30-х років не повторилися. Цього разу сталінський режим обмежився ідеологічними проробками, заходами адміністративного тиску, паплюженням тих "морганістів", що не розкаялися, і тих, що покаялися "не щиро".

Після перемоги лисенківців Шмальгаузен був негайно знятий з усіх посад і звільнений з роботи. Але загалом йому відносно пощастило. Хоча Шмальгаузен так ніколи і не "роззброївся перед партією", йому вдалося навіть працевлаштуватися за фахом. Його взяли на роботу в Зоологічний інститут АН СРСР (Ленінград) із правом працювати в Москві та дозволили займатися спеціальними питаннями порівняльної анато-

мії та ембріології, а в 1955 р. призначили завідувачем лабораторії ембріології хребетних. Основною темою цих досліджень Шмальгаузена стали проблеми філогенії земноводних. Згодом їх результати склали книжку "Походження наземних хребетних", видану після смерті вченого [66].

VIII

У 50-х роках Шмальгаузен зблизився з В. М. Сукачовим, видатним ботаніком і екологом, що очолив в ці роки протидію лисенківщині. Керовані Сукачовим часописи "Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический" і "Ботанический журнал" уже в 1952 р. почали спочатку надзвичайно обережно, а пізніше все рішучішу боротьбу зі лженаукою [67].

Характерною рисою авторів антилисенківських виступів 50-х років є безпрецедентний для тих часів рівень незаангажованості й незалежності від ідеологічних стереотипів. Навіть набагато пізніше така свобода мислення просто вражала. Пам'ятаю здивування, з яким я в 1987 р. прочитав у нарисі Шмальгаузена, присвяченому критиці однієї напівлисенківської-напівнаукової статті, такі рядки:

"Третій розділ статті має заголовок "Чи суперечить діалектико-матеріалістичному детермінізму вчення про адекватну, пристосувальну мінливість?" Тим часом біолога цікавить насамперед інше питання: чи не суперечить це вчення фактам? Якщо ж воно суперечить фактам, то тим самим його обговорення стає цілком безпредметним" (1958; *цит. за виданням: [68], с. 184*).

Подібне беззастережне надання науковим фактам пріоритету перед панівною ідеологією є майже безпрецедентним для радянської науки чи філософії. До того ж, висловлене воно Шмальгаузенем прямо, чітко і без реверансів на адресу цієї ідеології. Науковий світогляд не був знищений

тоталітаризмом остаточно: завжди були люди, котрі між догмою та об'єктивним пізнанням робили вибір на користь пізнання.

Очевидно, праця борців із лисенківщиною мала для суспільства надзвичайно позитивні наслідки. Адже саме за їхніми статтями навчалися основ науки ті люди, яким пізніше довелося відроджувати напівзруйновані тоталітаризмом науку та культуру. Досить характерно, наприклад, що автор статті, яку критикував Шмальгаузен у згаданих рядках, філософ І. Т. Фролов, невдовзі приєднався до стану противників лисенківщини, а кількома десятиліттями пізніше став одним із провідних ідеологів демократичних реформ у радянському суспільстві [69, 70].

Утім, наприкінці 50-х років, наше суспільство чекав ще дуже довгий шлях до демократії. Наскільки можна судити, вже тоді антилисенківські публіцисти прекрасно розуміли, що справжню небезпеку для суспільства становить адміністративна система, тоді як лисенківщина – це тільки потворний продукт та інструмент цієї системи. Тому цілком природно рух за відновлення наукової біології став однією із складових більш широкого правозахисного демократичного руху, який почав формуватися саме тоді [61, 62]. Серед критиків лисенківщини ми бачимо деяких відомих у недалекому майбутньому дисидентів (наприклад, ученицю Шмальгаузена, відому еволюціоністку та генетика Р. Л. Берг).

Досить симптоматично, до речі, і те, що деякі критики лисенківщини, навпаки, зайняли невдовзі охоронницькі позиції, посіли провідні позиції в науковій еліті й відзначилися в 70-ті роки підтримкою репресій. І це не дивно, бо корені лисенківщини, як і інших лженаук радянського та пострадянського суспільства – в пануванні адміністративної системи, яка привласнює право вирішувати, які погляди є правильними, які – ні. Якщо зберігається ця система (яку

б назву вона не мала – “демократичний централізм”, “єдиноначальність у керуванні” чи “управлінська вертикаль”), то зберігатимуться й лисенківські методи, хай навіть і без лисенківської доктрини.

...У 50-ті роки на сторінках двох антилисенківських журналів знову починають з'являтися статті Шмальгаузена з проблем еволюції. В них Шмальгаузен дивиться на еволюційний процес під дещо новим кутом зору. Будучи переконаним у науковій неспроможності заперечення або ігнорування активної ролі організму в боротьбі за існування, Шмальгаузен, з іншого боку, не міг не враховувати й успіхів синтетичної теорії еволюції в емпіричному і теоретичному дослідженні процесу еволюції, так само як і того, що молекулярна біологія значною мірою підтвердила ті принципи часткової автономії спадкових зачатків і детермінації ними фенотипних ознак, які він у свій час ставив під сумнів. Щоб поєднати в межах єдиної концепції уявлення про цілісність організму і його активну роль в життєвому змаганні, з одного боку, і притаманну синтетичній теорії еволюції можливість точного кількісного аналізу, з іншого, Шмальгаузен скористався теоретичним апаратом кібернетики і теорії інформації, зробивши спробу охарактеризувати процеси онтогенезу й еволюції в кібернетичних термінах. Ці ідеї добре узгоджувалися з пошуками можливостей математичного опису біологічних явищ, що їх вели в ті роки О. О. Ляпунов і деякі інші дослідники. Проте перспективи таких досліджень в умовах повторного наступу лисенківців (кінець 50-х років) були досить проблематичними, та й мало хто з біологів міг зрозуміти кібернетичний підхід до онтогенезу та еволюції. І хоча Шмальгаузен продовжував енергійно працювати, його листи останніх років часто сумні й позначені відчуттям самотності [71, 72].

Процес онтогенезу був описаний Шмальгаузенем в термінах кібернетики в книжці “Регуляція формотворення в індивідуальному розвитку”, яка побачила світ після смерті автора [73]. Робота з кібернетичної інтерпретації еволюційних процесів залишилася незавершеною. Втім, дещо пізніше останні статті Шмальгаузена, присвячені кібернетичній інтерпретації процесів еволюції, були перевидані, а незавершені рукописи надруковані [68, 74]. Подальший розвиток цих підходів пов’язано з меморіальною збіркою “Проблеми кібернетики” [75], яку було присвячено проблемам інтеграції та саморегуляції біологічних систем, і в якій взяли участь колеги та учні Шмальгаузена (О. О. Ляпунов, Р. Л. Берг, Л. В. Крушинський, М. В. Тимофєєв-Ресовський, М. М. Воронцов, В. О. Ратнер та інші). Наукові концепції та нові ідеї, накреслені в цих працях, залишаються актуальними й досі.

I. I. Шмальгаузен помер у Москві 7 жовтня 1963 р., не доживши кількох місяців до остаточного краху лисенківщини.

Подяки

Хочу подякувати С. В. Межжеріну за вихідну ідею цих нарисів, В. М. Титарю і П. В. Пучкову – за обговорення і цінні рекомендації. Колись Н. П. Бордзиловська і О. І. Шмальгаузен допомогли мені зрозуміти зміст подій історії радянської біології ХХ століття. Крім того, мені пощастило свого часу обговорювати проблеми сучасного еволюціонізму і значення наукової спадщини I. I. Шмальгаузена з Б. М. Медниковим, М. О. Шишкіним, Р. Ланде, В. І. Назаровим, Ю. В. Чайковським. Користуючись нагодою, хотів би висловити їм свою вдячність. Я вдячний також М. Ф. Ковтуну, С. П. Рудій, О. Я. Пилипчуку, В. Мишкіній і С. Голодній за допомогу.

Перелік літератури

1. Аспиз М. Е. О пяти поколениях семьи Шмальгаузенев в России // Вопросы истории естествознания и техники. – 2001. – № 4. – С. 80–88.
2. Аспиз М. Е. Академик Иван Иванович Шмальгаузен // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 4. – С. 275–277.
3. Вейк Д. Предисловие к американскому изданию книги И. И. Шмальгаузена “Факторы эволюции” // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 563–566.
4. Дзевєрін I. I. Шмальгаузен та біологія його часу // Біологія і хімія в школі. – 2000. – № 6. – С. 42–45.
5. Дзевєрін I. Іван Іванович Шмальгаузен (до 120-річчя від дня народження) // Хімія. Біологія. – 2004. – № 22. – С. 3–11.
6. Іван Іванович Шмальгаузен. К.: Наукова думка, 1984. – 99 с.
7. Манзій С. Ф., Пилипчук О. Я. Біолог-енциклопедист: До 100-річчя з дня народження академіка I. I. Шмальгаузена // Вісник АН УРСР. – 1984. – № 4. – С. 85–91.
8. Медведева І. М. Краткий обзор эволюционного наследия академика И. И. Шмальгаузена // История и теория эволюционного учения. Вып. 2. – Л.: 1974. – С. 18–27.
9. Шмальгаузен О. И. Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963). – М.: Наука, 1988. – 256 с.
10. Levit G. S., Hossfeld U., Olsson L. From the “Modern Synthesis” to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology // Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.). – 2006. – Vol. 306B. – P. 89–106.
11. Гудзь Ю. П., Пилипчук О. Я. Іван Федорович Шмальгаузен. – К.: Наукова думка, 1991. – 150 с.
12. Северцова Л. Б. Алексей Николаевич Северцов. Биографический очерк. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 370 с.
13. Всеукраїнська публічна дискусія “Світоглядний вибір і майбутнє науки та освіти в ХХІ столітті”: З нагоди 200-річчя з дня народження Ч. Дарвіна та 150-річчя виходу його книги “Походження видів”. – 2009. –

- Доступно в Інтернет за адресами: <http://nt-creaz.org.ua/data/conf-05-2009-ukr.htm>, <http://www.Darwin-2009.com.ua>.
14. Аспиз М. Е. Ольга Ивановна Шмальгаузен (к 90-летию со дня рождения) // Онтогенез. – 2001. – Т. 32, № 4. – С. 319–320.
 15. Васецкий С. Г., Гончаров Б. Ф., Строева О. Г. Ольга Ивановна Шмальгаузен (1911–2008) // Онтогенез. – 2008. – Т. 39, № 6. – С. 475–476.
 16. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. – М.-П.: Госиздат, 1923. – VIII. – 425 с.
 17. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. – Изд. 2-е, испр. и доп. – М.; Л.: Гос. изд. биол. и мед. лит., 1935. – 924 с.
 18. Шубин Н. Жертвы прошлого // В мире науки. – 2009. – № 4. – С. 38–41.
 19. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. Т. 1. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 359 с.
 20. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. Т. 2. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 408 с.
 21. Корж В. П. Введение Бориса Балинского в эмбриологию // Онтогенез. – 2005. – Т. 36, № 6. – С. 465–478.
 22. Журавский Д. Террор // Вопросы философии. – 1993. – № 7. – С. 125–146.
 23. Гершензон С. М. Тропкою генетики. – К.: Наукова думка, 1992. – 176 с.
 24. Гершензон С. М. Воспоминания о встречах с Иваном Ивановичем Шмальгаузенем // Доклады на чтениях, посвященных 110-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена. – К.: Институт зоологии НАН Украины, 1994. – С. 5–8.
 25. Шмальгаузен І. Значення індивідуальних кореляцій в еволюції ембріона // Праці Науково-дослідного інституту біології (Київський державний університет). – 1937. – Т. 1. – С. 7–31.
 26. Гиляров М. С. О трудах академика И. И. Шмальгаузена по закономерностям филогенетического развития // Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. – М.: Наука, 1983. – С. 3–11.
 27. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – 144 с.
 28. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 232 с.
 29. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 396 с.
 30. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма: Уч. пособие для биофаков ун-тов и педвузов. – М.: Советская наука, 1946. – 528 с.
 31. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. – М.: Наука, 1983. – 360 с.
 32. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. – 2-е изд. – Л.: Наука, 1969. – 494 с.
 33. Берг Р. Л. Межвидовая и внутривидовая изменчивость жилкования крыла в семействе дрозофилид (*Drosophilidae*) // Применение математических методов в биологии. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1960. – С. 47–64.
 34. Берг Р. Л., Калинин О. М., Колосова Л. Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) // Журнал общей биологии. – 1973. – Т. 34, № 2. – С. 216–226.
 35. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 364 с.
 36. Дзеве́рін І. І. Еволюційна нестабільність складних фенотипних структур // Доповіді Національної академії наук України. – 2000. – № 4. – С. 188–192.
 37. Dzeverin I. I. The regressive trend of complex phenotypic structures in neutral evolution // Vestnik Zoologii. – 2007. – Vol. 41, No. 1. – P. 53–69.
 38. Gingerich P. D. Rates of evolution: effects of time and temporal scaling // Science. – 1983. – Vol. 222. – P. 159–161.
 39. Estes S., Arnold S. J. Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales // The American Naturalist. – 2007. – Vol. 169, No. 2. – P. 227–244.
 40. Lande R., Arnold S. J. The measurement of selection on correlated characters //

- Evolution. – 1983. – Vol. 37, No. 6. – P. 1210–1226.
41. Phillips P. C., Arnold S. J. Visualizing multivariate selection // Evolution. – 1989. – Vol. 43, No. 6. – P. 1209–1222.
 42. Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Часть вторая. – Л.: Госучпедиздат, 1940. – 495 с.
 43. The evolution of eyes: Special issue // Evolution: Education and Outreach. – 2008. – Vol. 1, No. 4. – P. 351–559.
 44. Дзевєрін І. І. Стереотипи в дискусіях об еволюції // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення: Збірник статей. – К.: Вірій, 2001. – С. 133–146.
 45. Шмальгаузен І. І. Дарвінізм і неodarвінізм // Успехи современной биологии. – 1939. – Т. 11, Вып. 2. – С. 204–216.
 46. Шмальгаузен І. І. Представления о целом в современной биологии // Вопросы философии. – 1947. – № 2. – С. 177–183.
 47. Шмальгаузен І. І. Вопросы дарвинизма: Неопубликованные работы. – М.: Наука, 1990. – 160 с.
 48. Felsenstein J. Phylogenies and quantitative characters // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1988. – Vol. 19. – P. 445–471.
 49. Lande R. Quantitative genetics and evolutionary theory // Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics. – Sunderland: Sinauer, 1988. – P. 71–84.
 50. Manly B. F. J. The statistics of natural selection on animal populations. London – New York: Chapman and Hall, 1985. – XVI+484 p.
 51. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – 404 с.
 52. Gilbert S. F. Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world // Developmental Biology. – 2001. – Vol. 233. – P. 1–12.
 53. Докинз Р. Эгоистичный ген. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
 54. Чайковский Ю. Крайности сходятся // Новый мир. – 1990. – № 7. – С. 253–257.
 55. Шмальгаузен І. І. Дарвінізм і теорії направленої еволюції // Зоологічний журнал. – 1939. – Т. 18, Вып. 4. – С. 544–556.
 56. Труды Четвертого Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов в Киеве, 6 - 12 мая, 1930 г. Киев, Харьков: Госмедиздат УССР, 1931. – 379 с.
 57. Любищев А. А. В защиту науки: Статьи и письма 1953-1972. – Л.: Наука, 1991. – 296 с.
 58. Берг Р. Л. Из воспоминаний генетика // Вопросы философии. – 1993. – № 7. – С. 93–124.
 59. Равдель Е. А. Биографический очерк // Александр Александрович Любищев (1890–1972). Л.: Наука, 1982. – С. 9–37.
 60. Из истории борьбы с лысенковщиной // Известия ЦК КПСС. – 1991. – № 4. – С. 125–141. – № 6. – С. 157–173. – № 7. – С. 109–121.
 61. Верт Н. История советского государства. 1900-1991. – Пер. с фр. – М.: Прогресс: Прогресс-Академия, 1992. – 480 с.
 62. Хоскинг Д. История Советского Союза 1917–1991. – Изд. 2-е, испр. и доп. – Пер. с англ. – М.: Вагриус, 1995. – 512 с.
 63. Внутривидовая борьба у животных и растений. – М.: Изд. МГУ, 1947. – 48 с.
 64. Конференция по проблемам дарвинизма (3-8 февраля 1948 года). Тезисы докладов. – М.: Изд. МГУ, 1948. – 88 с.
 65. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина 31 июля – 7 августа 1948 г. М.: ОГИЗ – Сельхозгиз, 1948. – 534 с.
 66. Шмальгаузен І. І. Происхождение наземных позвоночных. – М.: Наука, 1964. – 272 с.
 67. Лебедев Д. В. Из воспоминаний антилысенковца с довоенным стажем // Репрессированная наука. – Л.: Наука, 1991. – С. 264–282.
 68. Шмальгаузен І. І. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
 69. Грэхем Л. Р. Естествознание, философия и науки о человеческом поведении в Совет-

- ском Союзе. Пер. с англ. – М.: Политиздат, 1991. – 480 с.
70. Фролов И. Т. Философия и история генетики – поиски и дискуссии. – М.: Наука, 1988. – 416 с.
71. Воронцов Н. Н. И. И. Шмальгаузен и А. А. Ляпунов // Вопросы истории естествознания и техники. – 2001. – № 4. – С. 53–68.
72. Переписка И. И. Шмальгаузена и А. А. Ляпунова // Вопросы истории естествознания и техники. – 2001. – № 4. – С. 69–79.
73. Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии (Научно-популярный очерк). – М.: Наука, 1964. – 136 с.
74. Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции = снижения энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л., 1972. – С. 5–24.
75. Проблемы кибернетики. Вып. 16. – М.: Наука, 1966. – 248 с.

*Представлено В.А. Кунахом
Надійшла 1.07.2009*

ПУТЬ К СИНТЕЗУ: ДАРВИНИЗМ, ГЕНЕТИКА
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ
И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

И. И. Дзеверин

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН
Украины
Украина, 01601, Киев, ул. Б. Хмельницького, 15
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua.

Освещены основные факты биографии И. И. Шмальгаузена (1884–1963) – автора классических исследований в области сравнительной анатомии позвоночных, биологии развития и теории эволюции. Как организатор науки Шмальгаузен стремился сохранить высокий профессиональный уровень и этические ценности науки в условиях тоталитарного режима, был решительным и принципиальным борцом против лысенковщины. В разрабо-

танной им оригинальной версии дарвинизма Шмальгаузен стремился охарактеризовать эволюцию в понятиях онтогенетических преобразований целостных организмов, тогда как в концепциях, основанных на принципах генетики, процесс эволюции описывается в терминах варьирования генных частот. Это различие постепенно преодолевается в ходе дальнейшего развития науки об эволюции.

Ключевые слова: И. И. Шмальгаузен; эволюция; целостность организма; дарвинизм; генетика; лысенковщина.

TOWARDS THE SYNTHESIS: DARWINISM,
GENETICS AND SCHMALHAUSEN'S
EVOLUTIONARY CONCEPT

I. I. Dzeverin

Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of
Ukraine,
Ukraine, 01601, Kiev, B. Khmel' nitskogo str., 15
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua.

This paper highlights the principal events from the biography of I. I. Schmalhausen (1884-1963), the author of classical researches in vertebrate comparative anatomy, developmental biology and evolutionary theory. As the organizer of science, Schmalhausen tried to keep high professional level and ethical values of a science under the totalitarian regime, uncompromisingly opposed the Lysenkoism. Schmalhausen developed the original version of Darwinism, in which he aspired to characterize evolution in terms of ontogenetic transformations in integrated organisms whereas in the concepts based on principles of genetics the evolution process was being described in terms of variation in gene frequencies. These positions have been gradually converging during the further development in the science of evolution.

Key words: I. I. Schmalhausen; evolution; organism integrity; Darwinism; genetics; Lysenkoism.