

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute for the History of Science and Technology named after S.I. Vavilov
Saint Petersburg Branch

**THE ARCHITECTS OF MODERN
EVOLUTIONARY
SYNTHESIS**

A Volume of Essays

Editor-in-chief E.I. Kolchinsky



Nestor-Historia
Saint Petersburg
2012

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова
Санкт-Петербургский филиал

СОЗДАТЕЛИ СОВРЕМЕННОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Коллективная монография

Ответственный редактор-составитель
Э.И. Колчинский



Нестор-История
Санкт-Петербург
2012

УДК 575.8
ББК 28.02
С 54

Редакционная коллегия:

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

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

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

ISBN 978-5-90598-642-0

“The Architects of Modern Evolutionary Synthesis”, A Volume of Essays / editor-in-chief E. I. Kolchinsky. SPb. : Nestor-Historia, 2012. — 996 p.

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

УДК 575.8
ББК 28.02

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

ISBN 978-5-90598-642-0



9 785905 986420

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

Глава 8

ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ И ЛАНДШАФТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

М. Д. Голубовский, А. И. Ермолаев, Э. И. Колчинский



В истории науки XX в. Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900–1981) занимает особое место. То, что это был великий русский генетик с общепризнанным имиджем, в нашей стране известно почти всем, а не только профессионалам. Этому немало способствовал Даниил Гранин, который в разгар перестройки в СССР опубликовал в журнале «Новый мир» (1987, № 1–2) повесть «Зубр». Нельзя сказать, что до этого имя Тимофеева-Ресовского абсолютно замалчивалось, но настороженное отношение властей привело к тому, что упоминать его в числе классиков отечественной науки считалось явно вызывающим. Поэтому в конце 1980-х гг. не только студенты, но и многие преподаватели познакомились с именем Тимофеева-Ресовского не из профессиональной литературы, а из биографической, основанной на личном общении с ученым, прекрасно написанной повести Д. Гранина.

Хотя Тимофеев-Ресовский умер в 1981 г., не иссякает поток публикаций, в которых рассматривается многообразная деятельность этого биолога-эволюциониста, связанная практически со всеми крупными естественнонаучными событиями XX в. — от расшифровки генетического кода и механизма мутагенеза до биологических последствий атомной радиации, полета человека в космос и учения о биосфере (Satzinger, 1999; Бабков, 2000; Бабков, Саканян, 2002; Струнников, 2003). Особо следует отметить глубокую статью эволюциониста Н. Н. Воронцова «Разноликий Тимофеев-Ресовский» (1995), написанную с огромной любовью и благодарностью к своему учителю. Непрерывно издаются сборники избранных работ Тимофеева-Ресовского, архивных материалов, связанные с различными этапами его непростого жизненного пути, воспоминания самого Тимофеева-Ресовского, а также его учеников (Чтения..., 1983; Николай Владимирович..., 1993; Тимофеев-Ресовский, 1995, 1996, 2000, 2009а, б; Рассекреченный Зубр..., 2003).

На основе идей и развития научного наследия Тимофеева-Ресовского в 2000 г. было создано научное общество «Биосфера и человечество» (на базе Объединенного института ядерных исследований в Дубне — городе,

где работал после 1964 г. и умер ученый). Общество проводит международные конференции по современным проблемы генетики, радиобиологии и эволюции. Последняя из них проводилась в Крыму осенью 2010 г. Один из авторов этой статьи (Голубовский) был организатором и куратором секции эволюции (Корогодина, 2010).

В то же время при обсуждении германского периода исследований Тимофеева-Ресовского есть дискуссионные публикации, авторы которых склонны доказать причастность ученого к выполнению проектов по заданию национал-социалистического режима, включая и разработки оборонного характера (Roth, 1986; Schmaltz, 2005). Этим попыткам противостоят отвергающие подобные обвинения статьи и книги, где приводимые факты анализируются в социально-культурном контексте того времени (Eichler, 1987; Berg, 1990; Воронцов, 1995; Левина, 1995; Junker, 1998; Бабков, 2000; Бабков, Саканян, 2002; Колчинский, 2007; Левит, Хоссфельд, 2011). В целом американские историки науки Диана Паул и Костас Кримбас (Paul, Krimbas, 1992) имели все основания назвать Тимофеева-Ресовского одной из наиболее дискуссионных фигур в науке XX в.

Конечно, быть полностью свободным от тоталитарной идеологической атмосферы нацистской Германии в деятельности руководимого ученым отдела генетики было невозможно. То и дело требовались разные *ритуальные* формы компромисса, и историки науки спокойно на них указывают (Paul, Krimbas, 1992). Вроде тех облигатных ритуальных форм солидарности с режимом, которые были обыденными в СССР: в любой характеристике, для защиты диссертации или научной поездки за рубеж, требовалась подпись секретаря парткома с неизменной «верноподданнической» концовкой «политически грамотен, морально устойчив». Простое непосещение ежегодных ритуальных демонстраций верности режиму (1 Мая, 7 ноября) могло послужить препятствием научной карьере. После же августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. для биологов СССР даже в пределах своей специальности не только «свобода слова» стала невозможной, «но для очень многих несбыточной мечтой стала “свобода молчания”» (Александров, 1993, с. 29). Однако, несмотря на эту тотальную идеологизацию в СССР и облигатную ритуализацию, примеры достойного поведения ученых хорошо известны. В историко-научном анализе, особенно при обсуждении этики ученого, необходимо следовать древнему завету: отделять зерна от ритуальных плевел.

Наиболее объективно, на наш взгляд, эти парадоксальные и необычные для привычных стереотипов обстоятельства жизни Тимофеева-Ресовского рассмотрены в статье американского историка науки Дианы Пол и греческого генетика-эволюциониста Костаса Кримбаса (Paul, Krimbas, 1992). Авторы кратко описывают и анализируют выдающуюся роль Тимофеева-Ресовского во многих областях генетики. В то же время они формулируют и разбирают ряд то и дело возникающих в этой связи трудных этико-институциональных вопросов. Мог ли ученый сохранить достоинство в той идеологической обстановке военного времени? Можно ли было проводить генетические исследования в нацистской Германии, не будучи морально скомпрометированным? И как вообще можно отличить независимого исследователя от недостойного коллаборациониста? Общий вывод историко-научного анализа двух авторов

ясен: научная деятельность и социальная активность Тимофеева-Ресовского в Германии оставались достойными.

Уникальность ситуации связана с рядом обстоятельств. Авторы прежде всего указывают, что «в целом, политическое давление на ученых в нацистской Германии было довольно слабым. Ученые не обязаны были быть членами партии, чтобы получить гранты... и члены партии не имели в этом отношении преимуществ». Далее важно, что в силу своего научного международного престижа Тимофеев-Ресовский «добился необычной независимости для своей лаборатории», включая даже финансовую поддержку от фонда Рокфеллера.

До начала 1990 г. изучению жизни и деятельности Тимофеева-Ресовского препятствовали языковые барьеры, общая обстановка Холодной войны и закрытые архивы восточногерманской (Штази) и советской (КГБ) секретных служб. Их материалы и недавние исследования отечественных и зарубежных коллег позволили более объективно реконструировать различные обстоятельства жизненного пути ученого (Конашев, 1997; Hoffeld, 2001; Рассекреченный Зубр..., 2003; Колчинский, 2007; Левит, Хоссфельд, 2011) и рассмотреть их в контексте общих отношений между ученым и обществом, наукой и властью в XX в.

В аспекте настоящей книги главным является вопрос о роли Тимофеева-Ресовского в создании современной концепции эволюции (ее первый вариант синтеза дарвинистических концепций с генетикой иногда называют «синтетическая теория эволюции», или СТЭ). Тимофеев-Ресовский, однозначно, считал себя одним из главных создателей СТЭ. Выступая в феврале 1971 г. на Всесоюзной конференции по философским проблемам эволюционной теории он заявил: «Мы создатели синтетической теории эволюции. Когда я говорю слова “мы”, я не следую традиции обезличенного повествования о собственных достижениях, принятого в наши дни. Я хочу лишь сказать, что был среди тех, кто в конце 1930-х — начале 1940-х гг. сформировал СТЭ»¹. При этом Тимофеев-Ресовский сдержанно оценивал собственные заслуги. Оглядываясь на прошлое, в 1959 г. по случаю присуждения ему Немецкой академией естествоиспытателей «Леопольдина» плакетки Дарвина, посвященной 100-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов», он заметил: «Я верю, что мы все принадлежим к единому потоку современных исследований, которым досталась увлекательная задача оживить, модернизировать и обусловить новый расцвет классического эволюционного исследования... Меня чрезвычайно радует, что я был участником этой работы» (цит. по: Eichler, 1987, с. 347).

В коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР», вышедшей на исходе советской тоталитарной системы, рьяные сторонники

¹ Верный своей склонности к острому слову Тимофеев-Ресовский не упустил возможности сызвить, что лично ему не нравится сокращение «СТЭ», напоминающее «ВЦСПС». Председательствовавший тогда И. Т. Фролов, впоследствии один из главных идеологов перестройки, член Политбюро и редактор «Правды», а тогда редактор «Вопросов философии», который вместе с Р. С. Карпинской был главным инициатором и организатором этой конференции, рассказывал, что был благодарен Тимофееву-Ресовскому за то, что тот в запале не произнес в качестве примера неудачного сокращения КПСС. В противном случае ему пришлось бы в отделе науки ЦК КПСС объясняться, почему «антисоветская выходка» маститого ученого осталась без ответа.

которой всегда с подозрением относились к Н. В. Тимофееву-Ресовскому и стремились всячески принизить его роль в развитии эволюционной биологии, вопреки оказываемому давлению был отмечен его фундаментальный вклад в восстановление современной эволюционной теории в СССР после господства лысенковщины. Более того, ряд его статей конца 1930-х – начала 1940-х гг. был причислен к числу «важных работ, давших старт формированию современного дарвинизма», наряду с трудами Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, И. И. Шмальгаузена и других архитекторов СТЭ (Развитие..., 1983, с. 33). Трудно переоценить значение его деятельности в распространении и защите основных положений СТЭ в СССР в период борьбы с лысенковщиной и в последующие десятилетия. Его знаменитая статья «Микроэволюция» (Тимофеев-Ресовский, 1958), как и написанные в соавторстве с учениками монографии по теории эволюции и популяционной генетике (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, 1977; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1974; и др.), по существу, стали основным введением в круг представлений СТЭ для многих поколений советских биологов в 1950-х и 1970-х гг. При этом особенно важную роль играли его исследования в области экспериментальной и популяционной генетики (по искусственному мутагенезу, сравнительной мутабельности, феноменологии проявления генов, элементарным факторам эволюции), легшие в основу важнейших разделов формирующейся теории микроэволюции и видообразования в рамках СТЭ. Убедительным доказательством реальности процесса симпатрического видообразования в природе стали его совместные статьи с Э. Штреземанном о циркулярной цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая–хохотунья–клуша (Тимофеев-Ресовский, Штреземанн, 1959).

Начиная с конца 1990-х гг. в ряде публикаций историков биологии (Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Junker, 2004; и др.) было убедительно показано, что в немецком языковом пространстве (параллельно с советско-русским и англо-американским) в создании СТЭ участвовали различные протагонисты и, прежде всего, генетик Н. В. Тимофеев-Ресовский, ботаник В. Циммерманн, зоологи Б. Ренш, Г. Геберер, К. Лоренц и др. Более того, ими подчеркивалось, что Тимофеев-Ресовский сыграл ключевую роль во внедрении идей популяционной генетики в практику филогенетических работ, организовав во второй половине 1920-х гг. экспериментальные исследования микроэволюции в Германии. Его многообразная деятельность наглядно демонстрирует, что эволюционный синтез в середине XX в. отчетливо носил международный, а не национальный характер.

Жизненный путь ученого

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский родился 7 (20) сентября 1900 г. в Москве в семье инженера-путейца, имевшей родовые корни в Калужской губернии, в низовьях реки Ресы (откуда и произошла фамилия Ресовских). С детства он проявлял интерес к естественной истории, совершал

натуралистические поездки в Западную Сибирь, Туркестан, Карелию, Приднепровье, собирая зоологические коллекции для музеев Москвы и Киева. Немалую роль в этом, видимо, сыграло общение с учителем Флеровской гимназии С. И. Огневым, впоследствии ставшим крупным зоологом, профессором Московского университета. Однако самому Тимофееву-Ресовскому не удалось получить законченного университетского образования, начатого в 1916 г. в Московском свободном университете им. А. Л. Шанявского, где после 1911 г. был собран цвет российской науки, и продолженного впоследствии после службы в Красной Армии в 1918–1919 гг. на естественном отделении физико-математического факультета МГУ. Документа об университетском образовании Н. В. Тимофеев-Ресовский не получил, но уже с 1920 г. он преподавал биологию на Пречистенском рабфаке, а затем зоологию на биотехническом факультете Практического института и в Московском медико-педагогическом институте на кафедре у Н. К. Кольцова.

Тимофеев-Ресовский считал себя учеником Н. К. Кольцова, основателя московской школы эволюционной генетики. Тот, в свою очередь, был учеником известного зоолога и эволюциониста М. А. Мензбира. Лекции Мензбира по зоологии Тимофеев-Ресовский слушал на первом курсе Московского университета. Особенно же запомнились ему лекции Кольцова и большой кольцовский зоологический практикум. «Кольцов был вообще редким явлением в науке, — заключал Тимофеев-Ресовский. — Обыкновенно очень крупные ученые бывают неважными профессорами, ораторами не Бог весть какими, да и с точки зрения построения их курсы часто бывают сумбурны. И наоборот, так сказать, кафедральные златоусты обыкновенно бывают научными пустышками, ничем не интересными исследователями. Вот одно из редких исключений — это Кольцов. Кольцов, читая лекции по зоологии и сравнительной морфологии, тут же рисовал цветными мелками все схемы и рисунки. Так как он был прекрасным художником и графиком, то это было технически очень хорошо, ясно, много яснее, нагляднее любых изданных таблиц. Но кроме того, огромное значение имела синхронность: вы следили за его изложением и параллельно — за изображением. Это был прием, которым, конечно, мог пользоваться только такой всесторонне одаренный человек, как Николай Константинович Кольцов. Это уж не запомнить — ухитриться надо. Это врежется в память буквально на всю жизнь... И я до сих пор счастлив, что я тогда проявил достаточную лягавость, верхнее чутье, чтобы связаться именно с этим кругом московской зоологии, а не с каким-нибудь другим» (цит. по: Воронцов, 1995).

С 1921 г. учебу и преподавание Тимофеев-Ресовский пытался совместить с научно-исследовательской работой под руководством С. С. Четверикова и С. Н. Скадовского в качестве зоолога-гидробиолога на Звенигородской биостанции МГУ. На следующий год он стал трудиться еще и в Комиссии по изучению естественных производительных сил (КЕПС), возглавляемой создателем учения о биосфере В. И. Вернадским. Особое значение для становления Тимофеева-Ресовского как тонкого экспериментатора и глубокого теоретика имела работа в Институте экспериментальной биологии, созданном и возглавляемом Кольцовым. Именно здесь сложился уникальный коллектив молодых исследователей, сыгравших важную роль в становлении новейших

направлений биологии. Общение и сотрудничество в кольцовском институте и на его биостанциях с С. С. Четвериковым, М. М. Завадовским, С. Н. Скадовским, Г. И. Роскиным, А. С. Серебровским, Н. К. Беляевым, П. Ф. Рокицким, Б. Л. Астауровым, Д. Д. Ромашевым, А. Н. Промптовым, Г. Г. Винбергом, С. М. Гершензоном, С. Л. Фроловой, П. И. Живаго, В. В. Сахаровым, Е. И. Балкашиной способствовало формированию разносторонних научных интересов Тимофеева-Ресовского, включая увлеченность эволюционной теорией. Здесь Николай Владимирович начинал свои исследования по фенотипическому проявлению генотипа и в области популяционной генетики, которые в конце 1930-х гг. использовал при формировании теории микроэволюции. Уже через год работы в генетической лаборатории Института экспериментальной биологии были получены интересные научные результаты: изучая механизмы проявления генов, он пришел к выводу, что единичная мутация может вызывать множественные изменения во внешнем облике организма. Важное значение для приобретения навыков научной дискуссии имело участие Тимофеева-Ресовского в работе неформального семинара «Дрозсоор», или «совместного орания по поводу дрозофилы», организованного Четвериковым.

В 1920-е гг. Германия и Советская Россия были странами-изгоями в послевоенной Европе, что побуждало ученых двух стран к тесному сотрудничеству для преодоления изоляции (см. подр.: Колчинский, 2007). Директор берлинского Института мозга проф. О. Фогт, участвовавший в изучении мозга В. И. Ленина, по рекомендации Н. К. Кольцова и Наркома здравоохранения Н. А. Семашко пригласил в 1925 г. Николая Владимировича в свой институт для организации в его новом помещении в окрестностях Берлина — Бухе — отдела генетики.

До приезда в 1927 г. в Берлин Тимофеева-Ресовского в Германии не было активной группы популяционных генетиков. Два наиболее авторитетных генетика (Г. де Фриз и В. Иоганнсен), которые писали на немецком языке по вопросам эволюции, не имели опыта натуралистов. Объектом исследований у немецких генетиков, чаще всего, были растения, менее интегрированные, чем животные, с широко распространенным 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 палеонтологами и ботаниками (см. подр.: Колчинский, 2002, с. 251–317). Предпринятая в 1929 г. на конференции в Тюбингене попытка достигнуть взаимопонимания между генетиками, натуралистами и палеонтологами закончилась неудачей. Их представители продолжали говорить на разных языках. По воспоминаниям Майра, в те годы в Берлинском университете почти никто всерьез не интересовался проблемами эволюции (The Evolutionary..., 1980, p. 414), включая директора Института зоологии К. Циммера.

В то время в Берлине было два биологических центра. Один был расположен на севере города на ул. Инвалидов. Там размещалась большая часть медицинских институтов, Сельскохозяйственный университет, Музей естественной истории и Зоологический институт. В южном пригороде столицы, Далеме, находились Ботанический институт и Биологический институт Общества

кайзера Вильгельма. Вообще оба центра существовали как независимые миры. Два главных эволюциониста Далема Р. Гольдшмидт и К. Штерн часто бывали в длительных заграничных командировках. Вплоть до отъезда в США в 1931 г. будущий архитектор СТЭ Э. Майр ничего не знал ни об открытии Г. Мёллером индуцированного мутагенеза, ни о других новейших достижениях генетики. Ничего ему не было известно и об экспериментальных и полевых исследованиях Н. В. и Е. А. Тимофеевых-Ресовских. В 1933 г. другой будущий архитектор СТЭ — Б. Ренш — сформулировал ряд экологических правил, демонстрирующих адаптивную природу географической изменчивости, по-прежнему комбинируя для их объяснения географическую модель видообразования с ламаркизмом. Но скоро он сделал важный шаг к признанию взаимодействия плейотропии, мелких мутаций и отбора как механизма, обеспечивающего адаптивный и градуальный характер географической изменчивости. Как признавал сам Ренш, эти изменения он внес под влиянием контактов с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и работы в его лаборатории (Rensch, 1979, S. 64–68).

Тимофеев-Ресовский не раз продлевал свою заграничную командировку, мотивируя необходимостью продолжать успешно начатые исследования. Заинтересованные в сохранении научного сотрудничества с дружеской Веймарской республикой советские власти, видимо, не очень на этом настаивали. В результате его никак не затронули ни «Великий перелом» (1929), ни связанная с ним «культурная революция» (1929–1932), положившая начало критике генетики как буржуазной и идеалистической науки (Колчинский, 1999). Приход к власти в Германии национал-социалистов изменил социально-политический контекст деятельности Тимофеева-Ресовского. В результате проведенных расовых и политических чисток из государственных учреждений было уволено, а затем и эмигрировало немало крупных ученых, включая выдающегося генетика-эволюциониста Р. Гольдшмидта. После нескольких лет травли на пенсию был отправлен и О. Фогт, пригласивший Тимофеева-Ресовского в Германию. Преемником Фогта стал нацист Г. Шпатц, который, желая избавиться от Тимофеева-Ресовского, добился выделения из Института мозга Отдела генетики как учреждения самостоятельного в административном, финансовом и научном отношениях. С апреля 1945 г. Отдел генетики стали называть Институтом генетики и биофизики.

Важно отметить, что уровень генетических исследований в Третьем рейхе продолжал оставаться высоким и соответствовал международным стандартам. Большинство лидеров немецкой генетики, включая Тимофеева-Ресовского, предпочитали заниматься фундаментальными проблемами, не вмешиваясь в политику, и сделали карьеру до 1933 г. Им удалось не только сохранить, но и упрочить свои позиции при нацистах, с которыми они с самого начала вступили на путь сотрудничества, но не подчинения. Из трех директоров Института биологии в КВГ, генетиков Ф. фон Веттштейна, М. Гартмана, А. Кюна, только Веттштейн не был членом нацистской партии. Не мог им быть Тимофеев-Ресовский как подданный СССР, гражданином которого он оставался всю свою жизнь. Высокую научную репутацию Тимофеев-Ресовский удачно использовал при нацистах для улучшения технического обеспечения

лаборатории. К удивлению своих американских коллег М. Демерца и Л. Дана, которые считали, что Тимофееву-Ресовскому грозит опасность в нацистской Германии, он отклонил их предложения эмигрировать в США для работы в Институте Карнеги, используя саму переписку по этому вопросу для торга с нацистами (Конашев, 1997). Как советский гражданин, он чувствовал себя политически нейтральным и оценивал свое положение в Германии как вполне нормальное, если не произойдет «коммунистической революции» или войны. В решении нацистов поддержать Тимофеева-Ресовского немалое значение имел тот факт, что они не сомневались в его лояльности, будучи осведомлены о его антикоммунистических убеждениях. Вскоре оказался закрыт и путь к возвращению на Родину. Весной 1937 г. советское консульство отказало в очередной раз продлевать Тимофеевым-Ресовским паспорта, настоятельно предлагая им вернуться в СССР. В разгар «Большого террора», когда два его брата — Дмитрий и Владимир — уже были арестованы, а вскоре и расстреляны, это было бы подлинным безумием. К тому же, по словам самого Тимофеева-Ресовского, Кольцов предупредил его, что в СССР его, очевидно, ждут «большие неприятности». В итоге Тимофеев-Ресовский стал невозвращенцем, продолжая жить и работать в национал-социалистической Германии, активно участвуя в усилиях западного сообщества биологов по созданию СТЭ.

Во время Второй мировой Тимофеев-Ресовский, как и другие немецкие биологи-эволюционисты, оказался в состоянии полной изоляции от своих зарубежных коллег и был отрезан от англоязычной и русскоязычной литературы. Его сын Дмитрий стал членом подпольной антинацистской организации, был арестован гестапо и погиб в концлагере. Сам Тимофеев-Ресовский по мере сил и возможностей помогал соотечественникам, выдавая различные справки «остарбайтерам», бежавшим с фабрик, устраивал их на работу. Весной 1945 г. Николай Владимирович отказался от предложения перевести свой отдел в предполагаемую западную зону оккупации и сохранил весь коллектив и оборудование до прихода Советской Армии. В апреле 1945 г. советская военная администрация назначила его директором Института в Бухе вместо Шпатца, предполагая в дальнейшем использовать его знания и опыт при проведении радиобиологических исследований.

Но из-за нестыковки в планах разных оккупационных ведомств его обвинили в коллаборационизме с национал-социалистами, арестовали 13 сентября 1945 г. и этапировали в Москву, где поместили во внутреннюю тюрьму НКГБ. Там он сидел в одной камере с А. И. Солженицыным. 4 июля 1946 г. Военной коллегией Верховного Суда РСФСР Тимофеев-Ресовский был приговорен к 10 годам заключения и 5 годам поражения в правах по обвинению в измене Родине и отправлен в Карагандинский лагерь — известный своими жестокостями Карлаг. В 1947 г. умиравшего от голода Тимофеева-Ресовского разыскал А. П. Завенягин — начальник 9-го управления, объединившего все «шарашки» ГУЛАГа, работавшие по ядерному проекту. Как специалиста по радиационной генетике Тимофеева-Ресовского подлечили от пеллагры и отправили на «Объект 0211» в Челябинской области (теперь — город Снежинск) для работы по проблемам радиационной безопасности. С 1947 г.

он заведовал здесь созданным им биофизическим отделом «Объекта 0211». В 1951 г. его освободили из заключения, а в 1955 г., через два года после смерти И. В. Сталина, амнистировали. И фактически сразу он активно включился в противостояние лысенковщине, подписав в 1955 г. знаменитое «Письмо трехсот» (Александров, Лебедев, 1989).

Настоящим потрясением в кругу научного сообщества в 1955 г. было появление Тимофеева-Ресовского в Москве, а затем и в Ленинграде с лекциями — в период господства лысенкоизма и недавней борьбы с космополитизмом — ученого с клеймом «невозвращенца», работавшего до и во время войны в Германии. Это был биолог мирового ранга, один из основателей популяционной и радиационной генетики, эволюционист и биофизик, который лично знал и вовлек в неформальные европейские семинары (он их называл «трепы») именитых европейских биологов, химиков, физиков, и в их числе самого Нильса Бора, именуя его в разговоре попросту Нильсушка. В замороженной атмосфере тех лет, хотя и с признаками оттепели, это было подобно комете. На его лекцию в 1955 г. на знаменитой «среде» в институте П. Л. Капицы собралось более 800 человек. На этом же семинаре выступил академик И. Е. Тамм и впервые сообщил о работе Ф. Крика и Дж. Уотсона по расшифровке структуры ДНК.

Тимофеев-Ресовский, как пишет Н. Н. Воронцов (1995), «был человеком трех миров и эпох. В нем сочеталась русская дореволюционная дворянская и университетская культура (последняя оставалась еще не разрушенной до его отъезда за рубеж в 1925 г.) с европейской экспериментальной наукой. Испытав на себе и своей семье репрессии нацизма (арест и гибель старшего сына за участие в группе сопротивления режиму Гитлера), он оставался верным себе и спасал лиц «неарийского происхождения» и «остарбайтеров». После заключения в сталинских лагерях он брал на работу в лабораторию — «шарашку» на Урале — тех, кто сидел с ним и за кем продолжали вести наблюдение «органы»».

Успешно развивая новую область исследования — радиационную биогеоценологию, Тимофеев-Ресовский около 10 лет жил и работал в Свердловске, создав в Уральском филиале Академии наук СССР биофизическую лабораторию, руководил многочисленными летними курсами на недалеко расположенной исследовательской станции на озере Миассово. Здесь формировалась мощная школа генетиков-эволюционистов, костяк которой составляли десятки учеников Тимофеева-Ресовского, ставшие ведущими учеными в различных отраслях отечественной биологии.

«Каждый год, с 1956 по 1962, я неотступно ходил за Тимофеевым на все его доклады и лекции, мы бывали вместе в домах ленинградской интеллигенции, смогли близко познакомиться с классиками отечественной биологии», — признается Воронцов (1995). Такова магическая сила влечения к таланту, к учителю. Подобное влечение, проявляется, конечно, не у всех людей, но лишь у индивидов с врожденной тягой к знаниям, расположенностью к учению, благоговением перед книгой и историей. Они сами интуитивно или сознательно выбирают себе лучших учителей. Большой талант создает вокруг себя атмосферу духовного роста, кристаллизации, и именно в такой среде происходит становление и рост других талантов.

Всё в Тимофееве-Ресовском — раскованный, свободный стиль поведения, энергия громового голоса, красочные рассказы и «трепы» — производило завораживающий и прямо-таки магический эффект. Феерическая комбинация европейских манер, шарма и внутреннего достоинства в сочетании с молодецкой удалью былинного русского богатыря — «раззудись плечо, размахнись рука!». Он был заводилой в любой компании и даже в стенах Бутырской камеры сумел организовать семинар. В его незабываемой по лексикону, образности и экспрессии речи ясность и глубина описания биологических явлений непременно соседствовали с метафорами, терпкими присловьями и «приколами», дабы не было никакой «звериной серьезности».

Хотя после 1955 г. власти разрешили Тимофееву-Ресовскому приезжать в Москву и Ленинград, где его всегда ждали с докладами или лекциями, только в 1962 г. он получил возможность покинуть Урал с «волчьим» паспортом, по которому можно было постоянно жить лишь за 101-м километром от столиц. С 1964 г. он стал «жителем Калужской губернии» в Обнинском институте медицинской радиобиологии, куда его пригласил заведовать отделом директор Г. А. Зедгенидзе.

Тимофеев-Ресовский основал в институте Отдел генетики и радиобиологии, где проводились разнообразные исследования в области радиобиологии, радиационной генетики, цитогенетики, фенотипики и генетики популяций, математической теории эволюции, биогеоценологии. Одновременно в ряде других учреждений страны по его программам проводились исследования в области радиоэкологии, фенотипологии животных, факторов механизмов эволюции и др., организовывались неформальные семинары и летние школы по генетике и теоретической биологии.

В эру Лысенко, продолжавшуюся до 1964 г., у Тимофеева-Ресовского было немало трудностей, так как развитая им еще в начале 1930-х гг. теория мишеней, базирующаяся на представлении о генах как молекулах, прямо противоречила мичуринской генетике. Только после снятия Н. С. Хрущева, покровительствовавшего Лысенко, ВАК утвердил защищенную еще в 1963 г. докторскую диссертацию Тимофеева-Ресовского по радиобиологии. Но на протяжении всей послевоенной жизни Тимофеева-Ресовского сопровождали обвинения в сотрудничестве с национал-социалистами. Штатные и добровольные осведомители («дятлы») постоянно информировали власть о его свободных высказываниях и шутках по поводу режима. В конечном счете в 1968 г. ему запретили читать лекции, уволили из созданного им отдела. В дни празднования 70-летнего юбилея Н. В. Тимофеева-Ресовского из издательства «Наука» даже сообщили, что «сверху» поступило указание больше его не упоминать и ссылки на его статьи не пропускать. Как удалось впоследствии выяснить при помощи тогдашнего академика-секретаря Отделения общей биологии Б. Е. Быховского, Отделу науки ЦК КПСС не понравилось, что в связи с юбилеем Тимофеева-Ресовского в Бюллетене Московского общества естествоиспытателей природы должна была появиться статья, где его изображали чуть ли не героем антифашистского сопротивления. Было «рекомендовано» этого не делать. При передаче же негласного указания по бюрократической цепочке, как это чаще всего и случается, произошло искажение в сторону глупости.

Последние годы он работал научным консультантом в Институте медико-биологических проблем АМН СССР, участвуя в разработке программы биологических экспериментов на искусственных спутниках Земли и подготовке научных кадров в области космической биологии. Умер Тимофеев-Ресовский 28 марта 1981 г. в Обнинске, но еще более десяти лет продолжалась борьба за его реабилитацию, которая увенчалась успехом только в июне 1992 г.

Работы Тимофеева-Ресовского по фенотипике

Начальные исследования Тимофеева-Ресовского органично входили в проблематику Московской школы эволюционной генетики во главе с Н. К. Кольцовым и С. С. Четвериковым. Одно из достижений этой школы — исследования на грани генетики популяций и генетики развития. Коллеги Тимофеева-Ресовского, входившие в знаменитый четвериковский семинар по эволюционным проблемам, столкнулись с неожиданным фактом, что основу популяционной изменчивости разных морфологических аббераций в популяциях *Drosophila funebris* составляют не четкие менделевские мутации, а группа наследственных изменений со сложным и запутанным характером наследования. При этом сходные отклонения от нормального фенотипа (к примеру, неполная поперечная жилка крыла) зависели в своем наследовании от разных генотипов.

Первая же статья Тимофеева-Ресовского (1925) помогла понять причины этого явления. Статья была посвящена фенотипике — исследованию путей проявления генов в фенотипе. В фено- и эволюционную генетику вошли предложенные им тогда новые понятия, необходимые для описания изменчивости и причуд наследования сложных признаков. На модельном объекте — дрозофиле — в разных линиях-отводках изучалась сначала общая зависимость признака от генов (есть или нет наследование), затем степень его выраженности в фенотипе (экспрессивность)² и, наконец, анализ зависимости этих двух параметров от варьирования условий среды.

Тимофеев-Ресовский предложил общую схему проявления зависимых от определенного гена(ов) признаков, которая выделяла три основных модуля фенотипического проявления наследуемого признака — пенетрантность, экспрессивность и специфичность (время и место действия). Все три параметра зависят в своем выражении от генотипической среды, набора геномодификаторов и могут варьировать относительно независимо друг от друга. Оказалось, что линии, выделенные из географически удаленных популяций, различны по наборам генов-модификаторов, влияющих на параметры проявления и выражения контролируемого генного признака.

Изучая механизмы действия гена, Тимофеев-Ресовский выяснил, что действие повышенной температуры на изменчивость данного наследуемого

² Термины «пенетрантность» и «экспрессивность» Тимофеев-Ресовский ввел в оборот позднее (Timofeeff-Ressovsky, Vogt, 1926); в статье же 1925 г. он назвал соответствующие явления «силой фенотипического проявления» и «силой фенотипического выражения». На русском языке новые термины появились в его статье в 1928 г. (Тимофеев-Ресовский, 1928), а не в 1929-м, как ошибочно указано в «Избранных трудах» (Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 14).

признака эффективно лишь в определенный критический период онтогенеза. При этом для пенетрантности и экспрессивности температурный ответ может не совпадать по знаку. На этой основе Тимофеев-Ресовский пришел к заключениям, созвучным выводам его современников Р. Гольдшмидта и Дж. Хаксли.

В онтогенезе любого признака есть две важные цепи реакций: 1) образование определенного «формативного вещества» как онтогенетической перво-причины признака (в современных терминах это значит период транскрипции гена и трансляции РНК-белок); 2) конечный этап формирования признака, зависящий от реакционной способности данной ткани или органа. Эти два периода в современной трактовке относят к детерминации и дифференцировке.

Значение генотипической среды и роль комбинативной изменчивости были продемонстрированы в простых и важных опытах Тимофеева-Ресовского по анализу жизнеспособности особей, носителей какой-либо одной мутации или комбинации разных мутаций. Оказалось, что мутации, вредные поодиночке, в комплексе могут оказаться полезными за счет взаимоослабления вредных сторон воздействия. Так, сочетание мутаций *'miniature + bobbed'* (*miniature* – маленькие крылья, *bobbed* – маленькие щетинки) ведет к повышению относительной жизнеспособности с 69 (*miniature*) и 85 (*bobbed*) до 96,6 %. Другие сочетания мутаций могут вести к усилению негативного эффекта по сравнению с носителями единичных мутаций.

По дорогам, протоптанным Тимофеевым-Ресовским еще в середине 1920-х гг., ведутся в настоящее время популяционно-генетические исследования и человека, прежде всего анализ наследственного предрасположения к болезням или наследование свойств психики и интеллектуальных способностей. Отсюда понятно, почему именно Тимофеев-Ресовский по рекомендации своего учителя Кольцова был приглашен в 1925 г. в Германию продолжить свои работы.

Работа Тимофеева-Ресовского по изменчивости проявления генотипов сразу заинтересовала директора института О. Фогта, увидевшего ее возможное применение для нужд медицины, что и было продемонстрировано в статье «Об идиосоматических группах изменчивости и перспективах их применения для классификации болезней» (Timofeeff-Ressovsky, Vogt, 1926; ее перевод см.: Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 60–64). В 1920-е гг. Тимофеев-Ресовский опубликовал немало работ (часть из них в соавторстве с женой), выполненных на дрозофиле: о специфичности проявления генов, о влиянии температуры на проявление генов, о зависимости жизнеспособности некоторых мутаций от генотипа и внешней среды. В 1930-х гг. феногенетические закономерности были обобщены Тимофеевым-Ресовским в двух обзорных статьях, перевод которых с немецкого языка появился в России только в 2009 г. (Тимофеев-Ресовский, 2009а, с. 65–74, 75–123).

Исследования искусственного мутагенеза, принцип попадания и теория мишени

До 1927 г. считалось, что гены не подвержены влиянию внешней среды. Когда Г. Мёллер в 1927 г. обнаружил свои результаты искусственного мутагенеза у дрозофилы под действием рентгеновских лучей, это произвело среди

генетиков впечатление разорвавшейся бомбы. Вслед за первооткрывателем подобные исследования стали проводить ученые из разных стран, в том числе и российские (Захаров, Шварцман, 1983). Вскоре были не только полностью подтверждены данные Мёллера (см., напр.: Серебровский и др., 1928), но тот же эффект был показан в опытах с кукурузой, ячменем и другими организмами. 1930-е гг. — это время интенсивного развития исследований по радиационному мутагенезу. И очень многие из основополагающих работ этого периода связаны с именами Тимофеева-Ресовского и сотрудников его лаборатории в Бухе³. Кульминацией этого периода явилось создание теории мишени, которая была результатом объединенных усилий генетиков и биофизиков.

Мощное биологическое воздействие рентгеновских лучей поначалу поставило физиков в тупик. Ведь речь шла о крайне малых количествах энергии. Как образно выразилась Шарлотта Ауэрбах (1978, с. 86), оказывалось, что калорий, содержащихся в чашке чая, достаточно, чтобы убить человека, если он получит эту энергию в виде рентгеновских лучей. Оставалось предположить, что в клетке существуют какие-то участки (например, гены), поглощение которыми энергии некоторых частей спектра, приводит к несоразмерно сильному эффекту. Для того чтобы выяснить, действует ли облучение непосредственно на эти «мишени», либо приводит к общему поражению организма, а на гены уже воздействуют опосредовано некие возникающие и диффундирующие в гонады химические вещества, в лаборатории Тимофеева-Ресовского были поставлены обширные опыты.

Один из опытов состоял в том, что самцов дрозофилы подвергали облучению очень большими дозами, но не жесткого, а мягкого рентгеновского излучения. Такое излучение не достигает гонад, но поражает поверхностные ткани организма. Авторы исходили из того, что если в облученной ткани возникают некие «мутагенные» вещества, то они будут проникать в гонады и либо вызовут мутагенный эффект сами по себе, либо создадут в хромосомах «предрасположенность» к мутациям, и те сильнееотреагируют на последующую дозу жестких лучей. Оказалось, что это не так. При жестком излучении доза всего в 3000 рентген вызывала 8,8 % летальных мутаций, а в двенадцать раз более крупная доза мягких рентгеновских лучей (50 000 рентген) привела к появлению лишь 0,3 % леталей, что лишь на 0,1 больше, чем в контроле. Самцы, облученные сначала мягким, а затем жестким излучением, давали на выходе те же 8 % леталей. Таким образом был сделан вывод о том, что радиация, не достигающая гонад, не вызывает мутации в генеративных клетках и не повышает чувствительность хромосом этих клеток к мутагенному действию проникающей радиации.

В итоге был дан утвердительный ответ на вопрос о прямом действии X-лучей. Это и послужило отправной точкой для биофизической интерпретации. На основании построенного Тимофеевым-Ресовским и его сотрудником Циммером графика линейной зависимости частоты мутаций от дозы облучения

³ Примечательно, что когда первооткрыватель искусственного мутагенеза Г. Мёллер получил Рокфеллеровскую стипендию для работы в течение года за рубежом, то он выбрал для своей стажировки именно отдел Тимофеева-Ресовского, и в 1932–1933 гг. работал в Берлин-Бухе. Именно из этого отдела Мёллер по приглашению Н. И. Вавилова поехал работать в СССР.

(частота связанных с полом мутаций росла прямо пропорционально дозе в рентгенах), был сделан вывод, что причина мутации — это удар кванта излучения, вызывающий акт ионизации участка хромосомы (принцип попадания). Усилиями многих генетиков и биофизиков было показано, что «чувствительный объем», ионизация внутри которого приводит к мутации, вполне сопоставим с размером гена. Это был максимум, которого можно было достигнуть на уровне классической генетики первой половины XX в.

Все эти данные были подытожены в знаменитой публикации Н. В. Тимофеева-Ресовского, К. Циммера и М. Дельбрюка «О природе генных мутаций и структуре гена» (Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, Delbrück, 1935). В научных кругах того времени она сразу стала известна как «Зеленая тетрадь» (по цвету обложки). Эта работа, квалифицированная Тимофеевым-Ресовским как «биофизический анализ мутационного процесса», вошла в число работ, приведших в итоге к появлению новой науки — молекулярной биологии. Благодаря ей утвердилось представление о гене как молекуле. В Берлин-Бухе вокруг Тимофеева-Ресовского сложилась так называемая «Буховская группа», в которую кроме самого Н. В. Тимофеева-Ресовского входили Е. А. Тимофеева-Ресовская, М. Дельбрюк, К. Циммер, Х. Борн, А. Кач, К. Пэтау и некоторые другие ученые. Эта группа сыграла важнейшую роль в разработке проблем мутагенеза в 1930–1940-х гг.

Учитель Тимофеева-Ресовского Кольцов был первым, кто стал рассматривать хромосому как гигантскую макромолекулу, а его ученик попытался оценить размеры одного гена. Развивая идею Кольцова о матричном способе репродукции хромосом, Тимофеев-Ресовский сформулировал и широко пропагандировал принцип «конвариантной редупликации» наследственных молекул.

Одним из тех, кто по-настоящему понял и оценил значение «Зеленой тетради», был Нобелевский лауреат (1933) физик Эрвин Шрёдингер, которого она вдохновила на ряд лекций и написание книги, послужившей основой для широкого внедрения физико-химических методов в биологические исследования, играющие ключевую роль в формировании эволюционного синтеза XXI в. Его цикл лекций, изданный в 1944 г. под названием «Что такое жизнь с точки зрения физики» (русский перевод — 1947), стал, по сути, популяризацией идей Тимофеева-Дельбрюка-Циммера. Ученик Дельбрюка, другой Нобелевский лауреат (1962), Дж. Уотсон совместно с Ф. Криком смог доказать молекулярную природу кольцовских «наследственных молекул» и показать, что именно ДНК обладает тем свойством конвариантной редупликации, которое постулировал Тимофеев-Ресовский для молекул со способностью к матричному синтезу.

Углубленные исследования мутационного процесса во второй половине века (1950–1970-е гг.) показали, что реальное положение вещей значительно сложнее, чем можно было предположить исходя из теории мишени. Изучение процессов репарации выявило, что начальное повреждение хромосомы, вызванное ударом кванта энергии, в большинстве случаев легко «залечивается» клеткой в ходе репарации. «Настоящие» мутации возникают, как правило, тогда, когда клетка испытывает стресс и начинают ошибаться репарационные

системы (физиологическая теория мутационного процесса, одним из авторов которой был ленинградский генетик М. Е. Лобашев). Это не умаляет заслуг авторов теории мишени, потому что она была абсолютно необходимым этапом на пути изучения мутационного процесса.

Достаточно сказать, что при практическом измерении степени генетической опасности тех или иных радиационных воздействий до их пор используется наработка 1930-х гг. Уже в эпоху упомянутых молекулярно-генетических исследований виднейший специалист в этой области Шарлотта Ауэрбах писала: «В своей строгой форме теория мишени сохранила обоснованность и пригодность и еще широко применяется к генетическим данным в экспериментах по облучению и химическим воздействиям» (Ауэрбах, 1978, с. 93).

Кроме того, лишь добившись хотя бы предварительного понимания сущности мутационного процесса (что и произошло в результате исследований Г. Мёллера, Н. В. Тимофеева-Ресовского и других ученых того времени), генетика могла начинать искать пути к эффективному взаимодействию с эволюционной теорией. Вспомним, что на начальном этапе развития генетики многие ученые были склонны видеть основу эволюции в процессах рекомбинации генов, а вовсе не в мутагенезе.

От исследований роли радиации в мутагенезе Тимофеев-Ресовский еще в конце германского периода деятельности переходит к анализу накопления радиоизотопов в экосистемах. К уральскому периоду деятельности Тимофеева-Ресовского относятся труды, в которых были заложены основы радиационной биогеоценологии и радиоэкологии. Как пишет Н. Н. Воронцов (1995): «Значение этих работ в полной мере мы осознали лишь после Чернобыля. В экологии и биогеоценологии Тимофеев в широком плане был последователем В. В. Докучаева, его труды высоко ценили классики нашей экологии В. Н. Сукачев и Л. А. Зенкевич. И сегодня, когда обнаруживаются все новые “пятна” и “брызги” Чернобыля, все большее число исследователей обращается к бедно изданным на Урале трудам 35-летней давности, где в экспериментах супругов Тимофеевых и их учеников заложены основы радиационной биогеоценологии (Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, 1959). К сожалению, власти отвергли проект Тимофеева о немедленной организации на Урале радиобиологического центра, где бы изучались последствия Кыштымской ядерной аварии 1957 г. (о ней молчали до 1989 г.). Этот бесценный опыт был в условиях режимной науки лишь в крайне малой степени использован для проведения широких радиобиологических исследований».

Работы в области генетики популяций и синтетической теории эволюции

В капитальной сводке «Развитие эволюционных идей в биологии» Н. Н. Воронцова (2004, с. 288) Тимофеев-Ресовский назван в числе трех главных протагонистов эволюционного синтеза (наряду с Ф. Г. Добржанским и И. И. Шмальгаузенем). Вспомним, как рассматривал свое участие в создании СТЭ сам

Тимофеев-Ресовский. Для этого приведем пространную цитату из его лекций, прочитанных в Свердловске в 1964 г. (Тимофеев-Ресовский, 2009б, с. 105–107):

«Дело в том, что наша московская, так называемая четвериковская группа с самого начала, еще с 20-х годов, одной из главных задач поставила себе изучение с современных генетических позиций ряда эволюционных проблем. В группу мы пришли из разных разделов биологии, часть из нас, в том числе и я, Елена Александровна [Тимофеева-Ресовская], Балкашина, еще некоторые, были гидробиологами, Ромашов и сам Четвериков были энтомологами-систематиками, еще несколько человек были сравнительными морфологами — Астауров, Беляев.

С середины 20-х годов именно в нашей группе были поставлены опыты и созданы основы популяционной генетики, изучения генетической структуры природных популяций. Первая из опубликованных работ была как раз наша с Еленой Александровной 1927 года, сделанная на *Drosophila melanogaster*. Она была опубликована в 1928 году. В 1928–29 году, к сожалению, очень кратко, была опубликована работа Сергея Сергеевича Четверикова с его несколькими сотрудниками, тоже по анализу природной популяции, только другой, той же *Drosophila melanogaster*. А затем понемногу во всем мире стали появляться популяционно-генетические работы, как в Москве, так и в нашей лаборатории в Бухе, в Англии и в Америке, куда переехал работать к Моргану Феодосий Григорьевич Добржанский.

[...] Основными центрами были наша буховская лаборатория, Лондон и Оксфорд в Англии.

[...] И вот ко второй половине 30-х годов учение о микроэволюционных процессах созрело для выделения в хорошо сформировавшееся направление. Ну, сами термины “микроэволюция” и “микроэволюционные процессы” совершенно случайно пришлось ввести в литературу мне, в качестве, так сказать, некоторой антитезы макроэволюции. Подразделение на макро- и микроэволюционные направления мы стали применять в нашей группе, затем в несколько ином смысле это переняли Гольдшмидт и Хаксли».

В отличие от западных создателей генетики популяций, Тимофеева-Ресовского вслед за его учителем Четвериковым интересовали не модели, а реальные процессы в реальных природных популяциях (Timofeeff-Ressovsky, 1927, 1932, 1935b, 1935c, 1937). Бывшие дрозсооровцы (Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские в Германии, С. М. Гершензон, Я. Я. Лус, Д. Д. Ромашов и Н. П. Дубинин в СССР), Добржанский в США впервые в мире изучили генетические процессы в природных популяциях дрозофил и божьих коровок, чаек и хомяков. При этом им удалось доказать правоту пионерской работы Четверикова (1926), предсказавшего особую роль рецессивных мутаций в эволюции природных популяций.

В мае 1936 г. на совещании в Лондонском королевском обществе Н. В. Тимофеев-Ресовский объяснил действием отбора адаптивные изменения генетической структуры популяции дрозофил. Два года спустя, выступая на симпозиуме «Генетика и эволюция», организованном Немецким генетическим обществом в Вюрцбурге, Тимофеев-Ресовский дал концентрированное изложение своих взглядов на механизмы микроэволюции, опубликовав их на следующий

год в виде обобщающих сводок (Timofeeff-Ressovsky, 1939a, 1939b). Он сформулировал представление об элементарных факторах эволюции, анализировал сезонный полиморфизм, роль рецессивных мутаций в динамике генетической структуры популяций. В работе созданного Н. В. Тимофеевым-Ресовским генетического семинара активно участвовал Ф. Райниг, изучавший изменчивость в популяциях птиц и насекомых. По его мнению, всю эволюцию можно объяснить действием пяти факторов: случайные мелкие мутации, их рекомбинации, волны жизни, изоляция и отбор (Reinig, 1939). Сходные позиции занимали сотрудники Института биологии КВГ К. Пэтау и Г. Мельхерс, а также генетик и биофизик Г. Гаас-Бессел (Pätau, 1939; Melchers, 1939; Haase-Bessel, 1941a, b). Как отмечал в своих воспоминаниях орнитолог Б. Ренш, именно под влиянием трудов Тимофеева-Ресовского он начал рассматривать проблему географической дифференциации видов с позиций естественного отбора (Rensch, 1979).

Более того, Тимофеев-Ресовский участвовал в двух монографиях, которые наиболее ярко выражают дух СТЭ как результата коллективных усилий ученых разных стран и разных специальностей. Первая из них — это «Новая систематика», для написания которой Дж. Хаксли собрал международный коллектив из Великобритании, Германии, Новой Зеландии, СССР и США. В главе «Мутации и географическая изменчивость» Тимофеев-Ресовский обобщил огромный литературный материал и результаты собственных исследований по генетическим различиям подвидов и близкородственных видов (Timofeeff-Ressovsky, 1940a). Три года спустя вместе с генетиком Г. Бауэром Тимофеев-Ресовский написал главу «Генетика и эволюционные исследования на животных» (Baueer, Timofeeff-Ressovsky, 1943) в коллективную монографию «Эволюция организмов», подготовленную под редакцией Г. Геберера (см. гл. 11). Эта книга считается одной из главных в оформлении СТЭ в рамках немецкого языкового пространства, в ней ведущие немецкие ученые, работавшие в самых различных отраслях эволюционной биологии и разных городах Германии, посчитали необходимым обратиться к комплексному рассмотрению проблем эволюции с позиций синтеза генетики и учения о естественном отборе. В главе Г. Бауэра и Н. В. Тимофеева-Ресовского объемом около 80 страниц развиваются те же идеи, которые были изложены в статье Тимофеева-Ресовского в 1939 г., но на еще более обширном фактическом материале.

Надо сказать, что после ареста и репатриации Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, смерти Ф. фон Веттштейна, ухода Б. Ренша в другую тематику и прочих событий, развитие СТЭ в Германии сильно замедлилось. Хотя Г. Геберер выпустил два существенно расширенных издания «Эволюции организмов», он не имел должного веса в академическом сообществе из-за своего активного сотрудничества с национал-социалистами. После войны В. Циммерманн в трудах по ботанике и истории науки избегал открытой конфронтации с противниками дарвинизма, а генетик В. Людвиг даже допускал высказывания в поддержку ламаркизма. Лидирующее положение на несколько десятилетий заняли сторонники ламаркизма, сальтационизма и идеалистической морфологии в ФРГ и лысенкоисты в ГДР.

Это обусловило маргинальное положение современного немецкого эволюционизма в мировой науке, что, в конечном счете, привело к забвению заслуг

Тимофеева-Ресовского в создании СТЭ. Фактически же почти одновременно с Ф. Г. Добржанским он сформулировал представления о факторах и механизмах микроэволюции и видообразования, ставшие важным разделом СТЭ. Тем самым его труды вышли далеко за рамки немецкоязычного и русскоязычного пространств и приобрели международное значение. Подобно Ф. Добржанскому, он активно способствовал экспорту идей русской эволюционной мысли, прежде всего популяционной генетики, в мировое научное сообщество биологов-эволюционистов. Именно Тимофеев-Ресовский одним из первых попытался формализовать основные понятия теории микроэволюции, выделив ее элементарные факторы и явления. Более того, среди создателей СТЭ Тимофеев-Ресовский в наибольшей степени способствовал осознанию необходимости изучения эволюции как сопряженного процесса, одновременно протекающего на разных уровнях организации живого от молекулярно-генетического до биосферного.

На русском языке синтетическая теория эволюции была впервые изложена в обобщенном виде в статье Тимофеева-Ресовского (1958) «Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса», а впоследствии им же в соавторстве с учениками были опубликованы капитальные монографии (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973), которые стали настольными книгами для последующих поколений советских биологов.

В 1965 г. был организован Научный совет по проблемам генетики и селекции, а при нем Секция популяционной и эволюционной генетики. Секцию возглавил известный генетик Д. К. Беляев, его заместителем стала Р. Л. Берг. Одному из авторов этой статьи (М. Д. Голубовскому) было предложено стать ученым секретарем секции, и он решил начать с составления Проблемной записки. С этой целью летом в 1966 г. во время работы одной из летних биологических школ под Можайском Голубовский обратился к Тимофееву-Ресовскому за советом и помощью. И вот буквально в течение одного часа Тимофеев-Ресовский изустно диктовал, а Голубовский записывал текст Проблемной записки. Она демонстрирует тот обширный ландшафт эволюционной биологии, в котором Тимофеев-Ресовский мыслил задачи популяционной и эволюционной биологии. Ниже мы приводим ее содержание (Проблемная записка..., 2000):

Основные задачи исследователей, входящих в состав Секции, состоят в изучении генетических основ внутривидовой и межвидовой изменчивости, закономерностей мутационной, комбинативной и модификационной изменчивости, динамики генофонда популяций, генетических основ видообразования, эволюции генетических систем. К этому кругу основных проблем генетики популяций примыкают проблемы, разрабатываемые в области, смежной между генетикой и экологией.

Разработка проблемы популяционной и эволюционной генетики приобретает все большее практическое значение в решении ряда задач селекции, теории и практики акклиматизации и интродукции, управления численностью популяций вредных и полезных для человека организмов.

Основные вопросы, входящие в круг интересов Секции

Экспериментальная генетика популяций (факторы микроэволюции):

а) анализ генетического состава природных популяций в пространстве и во времени, изучение динамики численности генетически анализируемых популяций, а также миграционной способности индивидов и их потомков за разные отрезки времени с конечной целью определения давления естественного отбора, роли изоляции и мутационного процесса, периодических и аperiodических колебаний численности (генетического дрейфа) на генетический состав популяций;

б) изучение внутривидового полиморфизма, т. е. длительного, в течение ряда годовых циклов и поколений сосуществования двух или нескольких морфологических и физиологических хорошо различимых форм в состоянии динамического равновесия, с целью последующего анализа механизмов, лежащих в его основе;

в) анализ генетических процессов, протекающих в модельных популяциях с контролируемой численностью и контролируемыми генетическими и физиологическими параметрами, с целью изучения зависимости генетических и биологических характеристик популяций от внешних и внутренних воздействий.

Изучение и анализ механизмов микроэволюционного процесса:

а) сравнительное изучение и строгая формулировка понятия «популяция» у различных групп живых организмов;

б) изучение и анализ давления мутационного процесса;

в) изучение и анализ популяционных волн;

г) изучение и анализ различных форм территориально-механической и биологической изоляции;

д) изучение и анализ различных форм непрямого отбора, роли модификаций, коррелятивной и гомологической изменчивости;

е) анализ механизмов внутривидовой дивергенции.

Эколого-генетические проблемы:

а) работы по популяционной экологии, динамике численности в популяциях, половому и возрастному составу популяций и их вариациям, проводимые на основе популяционно-генетических представлений;

б) работы по анализу внутривидовых (внутригрупповых) отношений как важного фактора действия отбора и регулирования структуры популяций;

в) работы по феногеографии различных объектов, имеющие целью служить основой для разработки геногеографии соответствующих видов и позволяющие оценивать характер, объем и географическую группировку генофондов этих видов. Данные работы могут служить основой для оценки ряда практических мероприятий (использование природных ресурсов, селекция, интродукция, акклиматизация и т. д.) и для разработки ряда теоретических положений внутривидовой систематики и биогеографии.

1. Теоретико-математическое моделирование популяционно-генетических процессов: а) систематизация и критическая оценка математических моделей популяционных процессов; б) математическая разработка моделей; в) построение алгоритмов и программ для машинного моделирования популяционных процессов.

2. Видообразование: а) изучение и анализ конкуренции внутривидовых таксонов; б) изучение и анализ механизмов аллопатрического и симпатрического видообразования.

3. Сравнительное изучение генетических систем: а) сравнительное изучение генетических управляющих систем; б) изучение генетических систем совместимости, стерильности и фертильности у различных объектов; в) сравнительная кариосистематика.

4. Генетико-биоэкологические работы: а) анализ взаимоотношений между компонентами биогеоценоза и условий динамического равновесия в биоценозе; б) изучение и анализ действия различных генетических и микроэволюционных факторов в биогеоценозах в зависимости от биотической и абиотической среды.

5. Популяционно-генетические и эволюционные основы теории селекции, интродукции и акклиматизации: а) проблема гетерозиса в популяционном аспекте; б) применение популяционно-генетических принципов к теории и практике селекции, интродукции и акклиматизации; в) разработка биометрических методов изучения количественной изменчивости, корреляций и регрессий, а также коэффициентов морфологического сходства и различия применительно к задачам популяционной генетики и теории селекции; г) разработка и анализ вопросов уровня оптимального промысла и оптимальной структуры популяций промысловых и хозяйственно используемых биологических объектов.

Легко видеть, что Тимофеев расширял проблематику генетики популяций до биоэкологических проблем. Исследования его самого и исследования его учеников по существу проходили в рамках четких задач, определенных Проблемной запиской Секции. Об этом можно судить по трудам, которые собраны в вышедшей в 2009 г. книге его избранных работ, около половины которых впервые были опубликованы на русском языке (Тимофеев-Ресовский, 2009а).

Тимофеев-Ресовский как методолог и историк биологии

В условиях, когда генетика в СССР была в опале, невозможно не оценить подвижнического труда Тимофеева-Ресовского как пропагандиста истории генетики и ее историографа.

На своих семинарах в Миассово, на лекциях в Свердловске (Тимофеев-Ресовский, 2009б) он преподавал молодым ученым как основы генетики, так и историю этой науки. Многие из них позже вспоминали, что именно от Тимофеева-Ресовского они впервые услышали генетические истины. Также огромное значение он придавал воспитанию у своих учеников правильного методологического подхода к биологии.

Ученик Тимофеева-Ресовского Н. Н. Воронцов в одной фразе точно и емко определил уникальность спектра научных интересов своего учителя: «Ему удалось соединить широту натуралистического взгляда на природу, свойственного отечественным школам естествоиспытателей, с точным каузальным анализом и выявлением элементарных процессов» (Воронцов, 1995). Как естествоиспытатель Тимофеев-Ресовский всегда явно или неявно

следовал трехступенчатому подходу к анализу биологических и генетических явлений: 1) вдуматься, понять суть сложного феномена, 2) выявить его элементарные составляющие и 3) затем провести их количественный анализ.

Методологии у Тимофеева учились не только биологи, но и крупные физики и математики, вовлеченные им в биологию и внимавшие учителю на семинарах.

Ведь человек и суетен, и грешен,
Не отличает в слепоте своей
Немногие существенные вещи
От многих несущественных вещей.

Чему Вы только нас не обучали!
Но если все до афоризма сжать,
То главное — и в счастье, и в печали
Существенное в жизни отличать.

Это строки из юбилейного послания к 80-летию Тимофеева-Ресовского, которые написал участник его миассовских семинаров, известный биофизик Лев Александрович Блюменфельд, основатель кафедры биофизики Московского университета. Именно здесь Воронцов читал лекции по истории эволюционных идей в биологии, рассчитанные на «интеллигентного читателя».

Интересно общее биологическое мировидение Тимофеева-Ресовского. В ответ на вопрос о том, как возникла жизнь на Земле, он ответил: «Nobody knows, кроме Опарина... Мы все такие материалисты, что нас всех безумно волнует, как возникла жизнь. При этом нас почти не волнует, как возникла материя. Тут все просто. Материя вечна, она всегда была и не нужно вопросов. Всегда была. А вот жизнь, видите ли, обязательно должна была возникнуть. А может быть, она тоже всегда была? И не надо вопросов. Просто всегда была и всё» (Петров, 1993).

Литература

- Александров В. Я. Трудные годы советской биологии. СПб. : Наука, 1993. 261 с.
- Александров В., Лебедев Д. Это было «Письмо трёхсот» // Правда. 1989. 27 янв.
- Ауэрбах Ш. Проблемы мутагенеза / пер. с англ. под ред. Н. И. Шапиро. М. : Мир, 1978. 464 с.
- Бабков В. В. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (к столетию со дня рождения) // Информ. Вестник ВОГИС. № 15. 2000. С. 8–14.
- Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М. : Наука, 1985. 215 с.
- Бабков В. В., Сакарян Е. С. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. 1900–1981 / отв. ред. Б. С. Соколов. М. : Памятники ист. мысли, 2002. 671 с.
- Воронцов Н. Н. Разноликий Тимофеев-Ресовский // Природа. 1995. № 10. С. 90–105.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : КМК, 2004. 432 с.
- Воронцов Н. И., Голубовский М. Д. Популяционная и эволюционная генетика в СССР в вавилонское время (1917–1941) // Вавилонское наследие в современной биологии / отв. ред. В. К. Шумный. М. : Наука, 1989. С. 270–298.
- Галл Я. М. Джулиан Сорелл Хаксли. СПб. : Наука, 2004. 293 с.
- Гранин Д. А. Зубр // Нов. мир. 1987. № 1. С. 19–95 ; № 2. С. 7–92.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5/6. С. 52–95.

Захаров И. А., Шварцман П. Я. Экспериментальное изучение мутагенеза // Развитие эволюционной теории в СССР: 1917–1970-е гг. / ред.-сост. Э. И. Колчинский; отв. ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л.: Наука, 1983. С. 79–91.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» биологии и философии. Дискуссии и репрессии 20-х — начала 30-х гг. СПб.: Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.

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

Колчинский Э. И. Биология в Германии и России—СССР. СПб.: Нестор-История, 2007. 637 с.

Конашев М. Б. Несостоявшийся переезд Н. В. Тимофеева-Ресовского в США // На переломе: советская биология в 20–30-х годах / отв. ред. Э. И. Колчинский. СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН, 1997. С. 94–106.

Корогодина В. Л. Конференция «Современные проблемы генетики, радиобиологии и эволюции» // Информ. вестник ВОГИС. 2010. № 4. С. 769–764.

Левина Е. С. Вавилов, Лысенко, Тимофеев-Ресовский... Биология в СССР. История и историография. М.: АЙРО-XX, 1995. 257 с.

Левит Г., Хоссфельд У. Тимофеев-Ресовский в Берлине-Бухе: новые документы — старые обвинения // Ист.-биол. исслед. 2011. Т. 3. № 1. С. 39–44.

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. Очерки. Воспоминания. Материалы / отв. ред. и сост. Н. Н. Воронцов. М.: Наука, 1993. 394 с.

Онтогенез, эволюция, биосфера: Сб. науч. тр. / отв. ред. А. В. Яблоков. М.: Наука, 1989. 293 с.

Петров Р. В. Миассовский университет // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. М.: Наука, 1993. С. 286.

Проблемная записка Секции популяционной и эволюционной генетики Научного совета по проблемам генетики и селекции АН СССР (Сост. в 1966 г. Н. В. Тимофеевым-Ресовским при участии М. Д. Голубовского) // Информ. вестник ВОГИС. 2000. № 15. С. 46–47.

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

Расскрещенный Зубр. Следственное дело Н. В. Тимофеева-Ресовского / сост.: Я. Г. Рокитянский, В. Гончаров, В. В. Нехотин. М.: Академия, 2003. 576 с.

Струнников В. А. Красота человеческой личности (реп. на кн.: Бабков В. В., Сакарян Е. С. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский) // Вестник РАН. 2003. № 1. С. 72–75.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П., Агол И. И., Слепков В. Н., Альтшулер В. Е. Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1928. Сер. А. Т. 4. Вып. 3–4. С. 161–180.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1925. Т. 1. Вып. 3–4. С. 93–142.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Влияние температуры на образование поперечных жилок на крыльях одной геновариации у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1928. Т. 4. Вып. 3–4. С. 199–214.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные и соматические геновариации определенного гена в противоположных направлениях под действием рентгеновских лучей // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1929. Т. 5. Вып. 1. С. 25–31.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Соматические геновариации определенного гена в разных направлениях под воздействием X-лучей // Тр. Съезда по ген. и сел. Л., 1930а. Т. 2. С. 473–482.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные геновариации и изменчивость гена в разных направлениях // Журн. эксперим. биол. 1930б. Т. 6. Вып. 1. С. 3–8.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция: Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Воспоминания / авт. вст. ст. С. Э. Шноль. М. : Прогресс, 1995. 381 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Избранные труды: Генетика. Эволюция. Биосфера / под ред. О. Г. Газенко, В. И. Иванова. М. : Медицина, 1996. 478 с. (Из ист. мед. мысли).

Тимофеев-Ресовский Н. В. Воспоминания: Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами / сост. и ред. Н. В. Дубровина. М. : Согласие, 2000. 876 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Избранные труды / ред. О. Г. Газенко, В. И. Иванов. М. : Наука, 2009а. 512 с. (Памятники отеч. науки XX в.).

Тимофеев-Ресовский Н. В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании: Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. Екатеринбург : Токмас-Пресс, 2009б. 240 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 408 с. (2-е изд. — 1977).

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И. Применение принципа попадания в радиобиологии. М. : Атомиздат, 1968. 228 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Распределение излучателей в водоемах Пермь, 1959. 21 с. (Тр. совещания по вопросам эксплуатации Камского водохранилища. Вып. 1).

Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземан Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая–хохотунья–клуша // Бюл. Урал. отд-ния МОИП. 1959. Вып. 2. С. 99–115.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М. : Знание, 1974. 63 с. (Новое в жизни, науке и технике. Сер. биол., вып. 11)

Хоссфельд У. Документы Н. В. Тимофеева-Ресовского в архивах КГБ и Штази // Русско-немецкие связи в биологии и медицине. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 2002. С. 208–214.

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

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

Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского [25–27 мая 1983 г.]. Ереван : Изд-во АН Арм. ССР, 1983. 248 с.

Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren // Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre / Hrsg. H. Heberer. Jena : Fischer, 1943. S. 335–429.]

Berg R. L. In Defence of N. V. Timofeeff-Ressovsky // Quart. Rev. of Biol. 1990. Bd. 65. № 4. P. 457–479.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York : Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.

Eichler W. Timofeeff-Ressovsky — ein genialer Biologe voller Menschlichkeit // Biol. in d. Schule. 1987. Bd. 36. S. 345–348.

Haase-Bessell G. Evolution // Der Biologe. 1941a. Bd. 10. S. 233–247.

Haase-Bessell G. Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung. Jena : Fischer, 1941b. VI + 76 S.

Hossfeld U. In the «invisible vise» the secret documents of the geneticist Nicolaj V. Timofeef-Ressovsky // *Medizinhistorisches Journal*. 2001. Bd 36. H. 3–4. S. 335–367.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen and Unwin Ltd., 1942. 645 p.

Junker T. Factors Shaping Ernst Mayr's Concepts in the History of Biology // *J. Hist. Biol.* 1996. Vol. 29. P. 29–77.

Junker T. Eugenik, Synthetische Theorie und Ethik. Der Fall Timofeef-Ressovsky in internationalen Kontext // *Ethik der Biowissenschaften; Geschichte und Theorie*. Berlin: VWB, 1998. S. 7–40.

Junker Th. Die Zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924–bis 1950. Marburg : Basiliken-Press, 2004. 635 S.

Kolchinsky E. Darwinism and Dialectical Materialism in Soviet Russia // *The Reception of Charles Darwin in Europe* / eds. E.-M. Engels, T.V. Glick. Vol. 1–2. New York ; London : Continium, 2009. P. 522–552.

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

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

Mayr E. One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London: Penguin Books, 1991. XVI + 195 p.

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

Melchers G. Genetik und Evolution (Bericht eines Botanikers) // *Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre*. 1939. Bd. 76. S. 229–259.

Pätau K. Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge // *Zs. induktiven Abstammungs- und Vererbungslehre*. 1939. Bd. 76. S. 220–228.

Paul D., Krimbas C. B. Nikolai W. Timofejew-Ressowsky // *Scient. Amer.* 1992. Vol. 266. P. 86–92.

Ratner V. A. Nikolaj Vladimirovich Timofeef-Ressovsky (1900–1981): Twin of the century of genetics // *Genetics*. Vol. 158. P. 933–939.

Reinig W. F. Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger Supplementband 12*. 1939. S. 170–206.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart ; New York : G. Fisher, 1979. 268 S.

Roth K. H. Schöner neuer Mensch. Der Paradigmenwechsel der klassischer Genetik und seine Auswirkung auf die Bevölkerungsbiologie des “Dritten Reichs” // *Der Griff nach der Bevölkerung. Aktualität und Kontinuität nazistischer Bevölkerungspolitik* / Hrsg. H. Kaupfen-Haas. Nördlingen: Greno, 1986. S. 11–63.

Satzinger H., Vogt A. Elena Aleksandrovna Timofeef-Ressovsky und Nikolaj Vladimirovich Timofeef-Ressovsky // *Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte*. Preprint № 112. Berlin, 1999.

Schmaltz F. Kampfstoff-Forschung im Nationalsozialismus. Göttingen : Wallstein, 2005. 676 S.

Smocovitis V. Disciplining evolutionary biology: Ernst Mayr and the founding of the Society for Study of Evolution and evolution // *Evolution*. 1994. Vol. 48. № 1. P. 1–8.

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

Stadler L. J. Genetic effects of X-rays in maize // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1928. Vol. 14. P. 69–75.

The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification / ed. E. Mayr, W. B. Provine. Cambridge (Mass.), London : Harvard Univ. Press, 1980. XVII + 487 p.

The Reception of Charles Darwin in Europe / eds. E. Engels, Th. Glick. Vol. I–II. London ; New York, 2009.

Timofeeff-Ressovsky N. W. A reverse genovariation in *Drosophila funebris* // Genetics. 1927. Vol. 12. P. 125–127.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der „normalen“ Allele der White-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster* // Biol. Zbl. 1932. Bd. 52. № 8. S. 469–476.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *D. funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten // Arch. Naturgesch., N. R. 1933. Bd. 2. № 2. S. 285–290.

Timofeeff-Ressovsky N. W. The experimental production of mutations // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1934a. Vol. 9. P. 411–457.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps // Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol. 1934b. Bd. 1. № 6. S. 53–106.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris* // Arch. Naturgesch., N. F. 1935a. Bd. 4. № 2. S. 245–257.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei *Drosophila melanogaster*. I. Versuche innerhalb normaler Temperaturgrenzen // Ztschr. Ind. Abst. Vererb. 1935b. Bd. 70. № 1. S. 125–129.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen // Der Erbarzt. 1935c. Dd. 2. № 8. S. 117–118.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden ; Leipzig : Steinkopff, 1937. 181 S.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Ztschr. induct. Abstammungs-Vererbungslehre. 1939a. Bd. 76. № 1/2. S. 158–218.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft; Zoologischer Anzeiger. Supplementband. 1939b. Bd. 12. S. 157–169.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation // The new systematics. Oxford, 1940a. P. 73–136.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. // Biol. Zbl. 1940b. Bd. 60. № 3–4. S. 130–137.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Frage über „Eliminationsregel“: Die geographische Grossenvariabilität von *Emberiza Aureola* Pall. // J. für Ornithologie. 1940c. Bd. 88. № 2. S. 334–340.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Vogt O. Über idiomatische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für diese Klassifikation der Krankheiten // Naturwissenschaften. 1926. Bd. 14. № 50/51. S. 1188–1190.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbrück M. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur // Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Neue Folge. 1935. Bd. 1. № 13. S. 189–245.