

## АДАПТИВНЫЕ МОДИФИКАЦИИ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР (ЭВОЛЮЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКОЕ НАСЛЕДИЕ Е.И. ЛУКИНА)

Я.М. Галл

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН;  
Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина, г. Пушкин

Ефим Иудович Лукин (1904–1999) хорошо известен зоологам многих специальностей благодаря фундаментальным исследованиям в области систематики, гидробиологии, филогенетики и экологии. На протяжении всей жизни Е.И. Лукин разрабатывал теорию эволюции в самых различных ее аспектах и практически на всех уровнях протекания самого процесса эволюции, от возникновения мутаций и модификаций, факторов, воздействующих на структуру популяций, вида и видообразования, и до происхождения высших таксонов. Все научные исследования Е.И. Лукин выполнил в г. Харькове, который в советское время быстро стал крупнейшим научным и техническим центром страны.

Данная статья не преследует цель дать последовательное изложение взглядов Е.И. Лукина в области исследования теории естественного отбора, вида и природы внутривидовых категорий, хотя эти темы тесно взаимосвязаны в многогранном творчестве крупнейшего биолога-эволюциониста. Изучение данной тематики, доминировавшей в трудах Лукина 1930-х гг., завершилось публикацией классической монографии по географической изменчивости в 1940 г. и позднее было продолжено (Лукин, 1935, 1936, 1939а, б; Лукин, 1940, 1942). Последовательная историческая работа о творчестве Е.И. Лукина в области

теории эволюции – это, скорее, дело будущего. Здесь хотелось бы лишь отметить некоторые дискуссионные моменты в истории науки, которые по истечении «срока давности» видятся несколько в ином свете, чем в «горячий» период публикаций и дискуссий.

Оригинальный вклад Лукина в теорию естественного отбора продиктован, по нашему мнению, двумя важнейшими причинами. В 1920–1930-е гг. в СССР постоянно вспыхивали острые дискуссии между генетиками и ламаркистами по проблеме наследования приобретенных признаков (см.: Gaissinovitsh, 1980). Эти дебаты часто выходили за рамки научных дискуссий и приобретали острый идеологический характер (Колчинский, 1999), а после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. началось массовое гонение на генетиков и биологов-эволюционистов, опиравшихся на генетику или хотя бы в малейшей степени использовавших ее достижения.

Е.И. Лукин всегда защищал генетику, использовал генетические концепции в эволюционных построениях и развивал теорию эволюции именно в самом сложном измерении по отношению к упомянутым дискуссиям. Сейчас можно сказать, что он пытался синтезировать блестящие идеи Ч. Дарвина и Ламарка, которые до работ Лукина всегда трактовались как антитезы<sup>1</sup>. Сам же Лукин полагал, что его рабо-

<sup>1</sup> Дж. Симпсон провел параллели между его исследованиями роли «приобретенных признаков» в эволюции в трудах Болдуина, Осборна и Л. Моргана 1896–1900 гг. и исследованиями советских биологов-эволюционистов 1940-х гг. (публикации на английском языке В.С. Кирпичникова, Г.Ф. Гаузе, И.И. Шмальгаузена 1947 г. и 1949 г.) (Simpson, 1953). Ранние исследования он оценил как попытку разрешить дилемму между неодарвинизмом и неоламаркизмом, а советские работы как компромисс между генетикой и мичуринской биологией. Правда, Симпсон отметил, что первыми работами, по-видимому, были публикации Лукина около 1936 г., но он с ними не знаком, так как они публиковались на украинском и русском языках. Думается, что в любом случае допущена историческая ошибка. Работы Лукина, Кирпичникова и Шмальгаузена появились значительно раньше, и если их рассматривать в контексте социальной истории науки, то они, скорее, были порождены особенностями дискуссий, которые велись в 1920–1930-е гг., т. е. до возникновения мичуринской биологии. В этих дискуссиях участвовали «ламаркисты», не имевшие ничего общего с лысенковским мракобесием, например, Е.С. Смирнов, Ю.М. Вермель, В.С. Кузин.

ты лишь развивают дарвиновскую теорию отбора и позволяют лучше понять ее эволюционную роль на конкретном и очень обширном натуралистическом материале. На материале, полученном, прежде всего, при изучении географической и экологической изменчивости вида, где и после возникновения генетики как науки широко господствовал ламаркизм. Е.И. Лукин боролся за дарвинизм и не претендовал на открытие каких-либо особых форм естественного отбора, как это делали его соотечественники, которых также обычно относят к пионерам в этой области исследования (стабилизирующий отбор по И.И. Шмальгаузену или косвенный отбор по В.С. Кирпичникову).

Речь идет о серии исследований Е.И. Лукина, которые им самим были обозначены следующим образом: о роли адаптивных модификаций и наследственных изменений в эволюции. Практически во всех дискуссиях этот вопрос был в центре внимания, и именно по нему проходил водораздел между генетиками–дарвинистами и ламаркистами. Генетики в этот период уже воспевали Ч. Дарвина и видели свою задачу в развитии генетических основ его учения (Никоро, 2005). Они четко придерживались мнения, что ненаследственные изменения не передаются по наследству и, таким образом, не имеют эволюционного значения. В дальнейшем выяснилось, что из правильной посылки был сделан ошибочный вывод. Ламаркисты также воспевали Ч. Дарвина, но генетика им была не нужна, так как для них вполне достаточными были законы наследования по Ламарку. В эволюционных построениях Е.И. Лукина удалось совместить представления о мутациях и адаптивных модификациях как важнейших факторах эволюции, и это не только не противоречило теории естественного отбора, а напротив, расширяло ее возможности и круг объясняемых явлений.

Важнейшей причиной, побудившей Е.И. Лукина к созданию новых эволюционных построений, явились его собственные исследования по изучению географической и других форм внутривидовой изменчивости у насе-

комых. Возможно, что обе причины взаимосвязаны, но именно широкий натурализм, присущий всему творчеству Лукина, позволил ему создать законченные представления о роли адаптивных модификаций в эволюции. Концепция Лукина в отличие от других близких по содержанию теоретических построений была сформулирована в такой натуралистической манере, что оказалась способной организовать будущие экспериментальные исследования<sup>2</sup>.

При первой нашей встрече в марте 1970 г. Г.Ф. Гаузе прямо сказал мне: «В своих экспериментальных исследованиях по изучению роли адаптивных модификаций в эволюции я исходил из концепции Лукина, так как она оказалась наиболее удобной для такого сорта работ». Хорошо помню, что фамилия Лукина в беседе с Гаузе была названа не случайно. Осенью 1969 г. в Ленинграде проходила конференция по проблемам прогрессивной эволюции, которую организовал К.М. Завадский. Я уже знал, что Лукин – классик теории эволюции (соавтор теории стабилизирующего отбора вместе с И.И. Шмальгаузенем и В.С. Кирпичниковым), и старался на заседаниях сидеть рядом с ним.

В это время я приступил к изучению проблемы борьбы за существование как фактора эволюции в историко-научном плане. В качестве первого «героя» был избран Г.Ф. Гаузе. На одном из заседаний я задал вопрос Ефиму Иудовичу, где сейчас Гаузе, и что произошло с ним, так как он перестал публиковать работы по общей экологии и теории эволюции. Он открыл мне, что Гаузе, эколог и эволюционист, в настоящее время работает директором института по изысканию новых антибиотиков в Москве.

В первый же приезд Лукина из Харькова в ЗИН АН СССР я передал ему слова Гаузе, он был обрадован и несколько удивлен. С присущей ему незлой едкостью он сказал: «Я думал, что эти слова Гаузе говорил только мне». Но имеются веские доказательства, что оценка концепции Лукина содержится не только в их личных беседах и переписке<sup>3</sup>.

<sup>2</sup> Идея о важной роли адаптивных модификаций в эволюции широко обсуждалась в литературе по генетике и теории эволюции и позволила сделать важные теоретические обобщения в виде концепций косвенного и стабилизирующего отбора (Кирпичников, 1935, 1936, 1944; Шмальгаузен, 1938, 1939, 1946).

<sup>3</sup> Автор искренне благодарен А.Е. Лукину – сыну Е.И. Лукина за возможность изучить переписку Е.И. Лукина и Г.Ф. Гаузе.

В итоговой монографической работе по экспериментальному изучению естественного отбора, озаглавленной «Problems of Evolution», Гаузе кратко изложил историю концепции органического отбора, получившей позднее в трудах зарубежных биологов-эволюционистов название «эффект Болдуина» (Дж. Болдуин, Г. Осборн, Л. Морган). Переломным годом в данной области исследования назван 1936 г. При оценке статьи Лукина Гаузе не ограничился ее упоминанием, а указал на ключевые моменты, которые были использованы в ходе экспериментальных исследований. Целесообразно привести это по оригиналу:

«Для истории человеческой мысли примечательно, что принцип органического отбора был независимо открыт в России около 1936 г. В этом году доктор Лукин опубликовал важную теоретическую статью под названием «Про причини заміни в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору». В этой работе автор рассмотрел параллелизм между фенотипической и генотипической изменчивостью и пришел к следующим выводам: 1) организмы часто отвечают на средовые изменения путем адаптивных фенотипических модификаций; 2) у географических рас, живущих в соответствующих средах, подобные адаптивные признаки могут быть закреплены генотипически; 3) доказано, что превращение модификаций в мутации невозможно; 4) следовательно, модификации могут лишь *замещаться (substituted)* (курсив Г.Ф. Гаузе) совпадающими мутациями, но при условии, если последние связаны с некоторыми преимуществами в процессе естественного отбора».

Вполне очевидно, что Е.И. Лукин заново открыл принцип органического отбора, который ему не был известен и которым все пренебрегали в период написания его работы. В монографии «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов», опубликованной в Москве на русском языке в 1940 г., Е.И. Лукин дал глубочайший теоретический анализ предполагаемого преимущества генотипической адаптации перед фенотипической адаптацией. Он полагал, что это преимущество может быть ответственно за процесс замещения модификаций мутациями. *Генотипическая специа-*

*лизация может быть предпочтительнее фенотипической пластичности в тех случаях, когда она более эффективна, как, например, когда желательнее более раннее проявление адаптивного признака в онтогенезе»* (курсив Я. М. Галл) (Gause, 1947, P. 22). Гаузе очень четко «извлек» из статьи Лукина 1936 г. все основные положения, а последнее положение, выделенное мной курсивом, вошло в одно из основных обобщений Г.Ф. Гаузе и В.В. Алпатова об обратной зависимости между приобретенными и врожденными признаками, впервые опубликованное в 1941 г. Это правило отражает зависимость между удельным весом адаптивных модификаций и наследственной резистентностью к различным экологическим факторам при адаптации (см. Галл, 1997).

Если просто просмотреть огромную серию экспериментальных работ Г.Ф. Гаузе, часть из которых была выполнена совместно с В.В. Алпатовым и Н.П. Смарагдовой, то становится вполне очевидным, что экспериментальная работа велась в русле теоретических положений Е.И. Лукина (Gause, 1947; Гаузе, 1984; Галл, 1997). Статья Е.И. Лукина 1936 г. действительно стимулировала экспериментальные исследования, и в этом ее преимущество перед другими аналогичными гипотезами. Вполне естественно, что она может стимулировать и современные исследования на стыке широкого натурализма и генетики, включая и молекулярную генетику. Но это требует основательной подготовки в зоологии, ботанике, общей физиологии растений и животных, чего как раз и не хватает многим современным специалистам в области эволюционной биологии, которых, прежде всего, интересуют «новинки» молекулярной биологии.

Отрывок из работы Г.Ф. Гаузе ставит и крайне интересные историко-научные проблемы: действительно ли российские ученые лишь заново открывали ранние исследования Осборна, Моргана и Болдуина; только ли своевременным их появлением можно объяснить их популярность, во всяком случае, в Советском Союзе?

Л. Морган и Г. Осборн были ближе к биологам-эволюционистам, так как изучали поведение у животных и эволюционную палеонтологию (Осборн – прямой учитель Симпсона).

На Западе сторонники синтетической теории эволюции подвергли резкой критике сам «принцип Болдуина», а также работу Г.Ф. Гаузе 1947 г. (Simpson, 1953; Майр, 1968). Исключением является Дж. Хаксли (Huxley, 1942), который, можно сказать, в одиночку защищал старые классические теоретические работы, и позднее – исследования К. Уоддингтона. Однако и он «впал в немилость». Критической оценке принципа Болдуина и взглядов Дж. Хаксли посвящена упомянутая специальная статья Дж. Симпсона под названием «Эффект Болдуина» (Simpson, 1953)<sup>4</sup>. Однако в рецензии Гаузе на книгу Хаксли 1942 г. отмечено, что Хаксли поддержал концепцию органического отбора, но в этой части он мало оригинален, так как в России исследования в данном направлении ушли далеко вперед и о них совсем не упоминается (Гаузе, 1944). Позднее Гаузе дополнил и расширил оценку взглядов Хаксли и четко высказался о причинах упадка интереса к изучению эволюционной роли модификаций. Обращает на себя внимание и тот интереснейший факт, что Гаузе полагал, что без изучения эволюционной роли модификаций невозможно было начать экспериментальную работу по естественному отбору. «В целом это направление исследований (*изучение органического отбора – Я.М. Галл*) пришло к концу: практически оно целиком игнорировалось. Причины этому явлению легко обнаружить. В период этих исследований (около 1900 г.) ситуация в биологии не была достаточно благоприятной для исследований в области органического отбора. Классификация вариаций на две фундаментально различные категории – модификации и мутации – не была популярной, и экспериментальное изучение естественного отбора вряд ли можно было начать. Даже в наши дни, как верно отметил Дж. Хаксли (1942) этот важный принцип, по-видимому, незаконно пренебрегался современными эволюционистами» (Gause, 1947, p. 22). Оценка Гаузе ранних работ важна и потому, что он совершенно иначе, чем Симпсон оценил ситуацию в науке. После того как генетика установила, что модификации не переда-

ются по наследству, генетики двух поколений основывали свои работы лишь на теории мутаций. В этом смысле ранние работы по органическому или совпадающему отбору, по Осборну, опережали исследовательский темп. По Симпсону же вопрос о роли модификаций в эволюции отпал сам по себе с возникновением синтетической теории эволюции. Конечно, для синтетической теории эволюции, построенной в первую очередь на достижениях генетики популяций, такая постановка, по меньшей мере, неинтересна, так как возрождает неоламаркизм, который наряду с витализмом расценивался Симпсоном как «мертвая» концепция. Он главным делом жизни считал борьбу за «чистый» материализм.

Э. Майр полностью поддержал оценки Симпсона, но усилил аргументацию: все исследования по эффекту Болдуина носят типологический характер, так как оценки эффекта идут по отдельному генотипу или по экспериментальным линиям (Майр, 1968, с. 484). Здесь же дана критическая оценка работ К. Уоддингтона и его концепции «генетической ассимиляции». Все исследования Е.И. Лукина построены на изучении именно природных популяций. Э. Майр в начале карьеры был ламаркистом, а Е.И. Лукин в это время уже вел борьбу с ламаркизмом и утверждал дарвинизм в союзе с генетикой. Лукин не вел борьбу с музейными систематиками, но всю жизнь стоял на позициях концепции политипического вида.

Целесообразно кратко рассмотреть работу Болдуина 1896 г. под названием «Новый фактор эволюции», так как под его именем концепция о замене адаптивных модификаций мутациями в ходе эволюции вошла в мировую литературу, а сама статья была даже перепечатана в сборнике мировых классических работ по эволюционной генетике (Jameson, 1977). Составитель и редактор сборника поместил статью Болдуина в первой части под названием «Начало», где содержатся и статьи Ч. Дарвина, А. Уоллеса, Ф. Гальтона, Г. Менделя. Идеи Болдуина и, следовательно, соавторов гипотезы органического отбора были оценены

<sup>4</sup> Статья Симпсона носила столь агрессивно-наступательный характер, что представляется, такого тона испугалась редколлегия. В это время главным редактором журнала «Evolution» был палеонтолог Э. Олсон, а членами редколлегии – Б. Ренш и Е. Карсон. Вслед за статьей Симпсона была помещена статья К. Уоддингтона «Генетическая ассимиляция и наследование приобретаемых признаков» (Waddington, 1953).

по самым высоким меркам<sup>5</sup>. Да и редакторские комментарии полностью соответствуют положению статьи в сборнике.

Болдуин был пионером в области экспериментальной психологии и приложил много усилий к развитию эволюционной психологии, которая в наши дни получила широкое развитие.

Болдуин – автор многих книг по теории эволюции, генетике, психологии и философии. В 1902 г. вышла в свет его книга «Development and Evolution», которая использовалась как учебник. Именно в этой книге Болдуин достаточно полно развил свою концепцию органического отбора, и его новые идеи широко обсуждались в литературе. В приложении к книге Болдуин собрал много высказываний об органическом отборе, из которых следует, что концепция привлекла внимание биологов (Baldwin, 1902). Книга Болдуина прямо свидетельствует о том, что он обсуждал проблему органического отбора в аспекте Evo-Devo.

Болдуин суммировал свое исследование как имеющее под собой основание в большой проблеме: онтогенез, филогенез, наследственность. Разумеется, он был специалистом по психологии и в центре его внимания стояла проблема механизмов наследования приобретенных признаков в ходе обучения. «Последние (приобретенные в индивидуальной жизни признаки – Я.М. Галл) представляют собой адаптивные модификации, которые организм приобретает в ходе онтогенеза, они могут быть названы «приобретенные признаки», но я предпочитаю их называть в качестве формы «онтогенетических вариаций», если слово “вариации” использовать в широком смысле» (Baldwin, 1896, P. 442). Но существуют и совпадающие или филогенетические вариации, которые также воздействуют на интеллект и нервную систему. Именно эти филогенетические (наследственные) вариации и замещают адаптивные модификации. Это и есть орга-

нический отбор или то, что позднее было названо «эффектом Болдуина».

Статья Болдуина в изобилии содержит такие выражения, как «наследование приобретенных признаков» или «упражнение» и «неупражнение» органов, и при первом просмотре не оставляет сомнений в том, что она откровенно ламаркистская. Но Болдуин провел различие между естественным и органическим отбором. В случае естественного отбора отбираются случайные вариации. В случае же с органическим отбором отбираются совпадающие вариации, т. е. те, которые копируют адаптивные модификации. Концепция Болдуина построена на примерах, хорошо ему известных и тщательно отобранных из области психологии и неврологии, в частности, из области умственного развития ребенка. В этой области он был специалистом и пытался через особенности постнатального развития решать проблемы наследования признаков в ходе филогенетического развития. До возникновения генетики статья Болдуина казалась ламаркистской и пользовалась популярностью, а после возникновения генетики как науки была по тем же причинам отвергнута. Болдуин стремился выстроить триаду: индивидуальное развитие – филогенез – наследственность. Сейчас эта проблема вновь в центре внимания, но, конечно же, исследования ведутся на совершенно другом уровне.

Статью Болдуина трудно сопоставлять со статьей Е.И. Лукина 1936 г., изданной на украинском языке в Харькове. В работах ставились и решались совершенно разные задачи. Болдуин фактически решал проблемы эволюции онтогенеза, и в этом отношении его работа хорошо сопоставима с трудами И.И. Шмальгаузена в области теории стабилизирующего отбора. Лукин ставил и решал конкретные и вполне верифицируемые проблемы на самом разнообразном натуралистическом материале: образование географических и экологических рас, образование внутривидового поли-

<sup>5</sup> Д. Джеймсон (Jameson, 1977) в разделе «Hammer and tongs» (Молоток и клещи) переиздал классическую статью С.С. Четверикова 1926 г. и его доклад на 5-м Международном генетическом конгрессе в 1927 г. (Берлин), на котором были доложены некоторые итоги первых в мире исследований генетической структуры природных популяций дрозофилы, выполненных под его руководством. Эти исследования доказали справедливость метафорического утверждения Четверикова о виде как «губке», впитывающей в гетерозиготном состоянии много разнообразных мутаций. Концепция Е.И. Лукина о замене адаптивных модификаций мутациями в ходе эволюции в значительной степени опиралась и на исследования С.С. Четверикова и его учеников, так как в ней было использовано представление о насыщенности природных популяций множеством мутаций, в том числе и сходных по фенотипическому проявлению с адаптивными модификациями и морфозами.

морфизма. Позднее, благодаря работам Г.Ф. Гаузе, гипотеза Е.И. Лукина в известной мере прошла проверку и на экспериментальном материале. Очевидно, работа Лукина не была переложением работы Болдуина. Это был оригинальный и совершенно другой научный поиск. Корни теоретических поисков Е.И. Лукина следует искать в иных исследовательских сферах.

Каковы причины возрождения около 1936 г. вопроса об эволюционной роли адаптивных модификаций? Известный американский историк генетики и теории эволюции М. Адамс выполнил интересные исследования, посвященные выявлению вклада С.С. Четверикова и его школы в формирование эволюционной генетики и синтетической теории эволюции. Он рассмотрел этот вклад в период с 1925 по 1935 гг. Этот проект был выполнен в контексте исторического исследования путей синтеза натурализма, биометрии и генетики. Удалось показать, что все эти компоненты до возникновения исследований С.С. Четверикова и его школы существовали в изоляции, и только московская школа эволюционных генетиков осуществила синтез. Сам С.С. Четвериков был одновременно натуралистом, биометриком и генетиком, что и предопределило общий успех в реализации такой обширной программы (Adams, 1968, 1970).

Пожалуй, в данном контексте одним из самых интересных событий в эволюционной теории после 1935 г., разумеется, в рамках упомянутой триады Адамса было широкое обсуждение вопроса о роли ненаследственных факторов в эволюции.

Е.И. Лукин был одновременно и натуралистом, и хорошо образованным в области генетики. Вопрос о роли ненаследственных факторов в эволюции был поставлен Е.И. Лукиным в ходе обширной программы исследований по проблеме вида, его структуры, образования внутривидовых единиц и начальных этапов видообразования. Программа Е.И. Лукина в полной мере была реализована в его монографии, изданной в 1940 г. Книга Е.И. Лукина представляла собой синтез ботанического и зоологического знания и одновременно была выполнена в теоретическом и историко-научном ракурсе. Эта книга почти забыта и слабо цитируется в литературе по теории эволюции. Причин такой судьбы интереснейшей

книги несколько. Она была опубликована накануне войны, а после войны началось лысенковское мракобесие. Книга Е.И. Лукина получила высшие похвалы в переписке и в официальных рецензиях Ф. Добржанского, Г.Ф. Гаузе и И.И. Шмальгаузена. Полностью привожу письмо Шмальгаузена к Лукину, датированное 21 апреля 1941 г.: «Многоуважаемый Ефим Иудович! Большое спасибо за Вашу книгу. Это очень важная сводка, которая очень многим поможет разобраться в большом материале по географической изменчивости организмов. К сожалению, против Вас (и попутно против меня) готовится поход за эту книгу. (Шмальгаузен был ответственным редактором – Я.М. Галл). В основном, по-видимому, за внимание к работам ВИРа. Поход, очевидно, столь серьезный, что у нас в редакции боятся пускать в очередной номер Вашу статью – хотят выждать и посмотреть. С искренним приветом Ваш И. Шмальгаузен».

По мнению А.Л. Тахтаджяна – одного из авторитетных экспертов в области теории эволюции, книга Е.И. Лукина должна быть переиздана, так как она является классической монографией по теории эволюции, в которой впервые в истории биологии была последовательно изложена концепция политипического вида.

Г.Ф. Гаузе дал итоговую оценку работ Е.И. Лукина в опубликованной статье, которая датируется 26 февраля 1945 г.: «Дорогой Ефим Иудович! Я был очень рад получить Ваше письмо. Ваши работы по совпадающему отбору я считаю самыми интересными из всего цикла этих работ, и с Вашей работой 1942 г. я вполне согласен. Видели ли Вы рецензию Добржанского на Вашу книгу о географической изменчивости в “Science”? Он Вас очень хвалит. ... Ваш Г. Гаузе».

Генетикам, зоологам и биологам-эволюционистам есть все основания отметить 100-летие со дня рождения профессора Ефима Иудовича Лукина. В память о нем и подготовлена настоящая публикация.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 04-06-80436).

### Литература

Галл Я.М. Г.Ф. Гаузе – эколог и эволюционист. СПб.: Альманах, 1997. 160 с.

- Гаузе Г.Ф. J. Huxley. Evolution: The Modern Synthesis (рецензия) // Усп. соврем. биологии. 1944. Т. 17. Вып. 3. С. 400–401.
- Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5–105.
- Кирпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журнал. 1935. Т. 4, № 5. С. 775–800.
- Кирпичников В.С. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 1. С. 121–152.
- Кирпичников В.С. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // Усп. соврем. биологии. 1944. Т. 18, № 3. С. 314–339.
- Колчинский Э.И. В поисках советского «союза» философии и биологии. СПб., 1999. 273 с.
- Лукін Е.І. Проблема географічної мінливості організмів // Учені записки Харківського університету. 1935. № 2/3. С. 15–22.
- Лукін Е.І. Про причини заміни в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору // Учені записки Харківського університету. 1936. С. 200–208.
- Лукін Е.І. Про локальну та сезонну мінливість *Pyrhocoris apterus* // Праці науково-дослідного зоолого-біологічного інституту. 1939а. № 6. С. 57–82.
- Лукін Е.І. Про географічну мінливість величини деяких комах // Праці науково-дослідного зоолого-біологічного інституту. 1939б. № 6. С. 74–82.
- Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 311 с.
- Лукин Е.И. Приспособительные ненаследственные изменения организмов и их эволюционная роль // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3, № 4. С. 235–261.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Никоро З.С. Из жизни Центральной генетической станции // Природа. 2005. № 3. С. 67–73.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. 1938. Переизд.: М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 1946. Переизд.: М.: Наука, 1968. 451 с.
- Adams M. The founding of population genetics: contribution of the Chetvericov school, 1924–1934 // J. Hist. Biol. 1968. V. 1, N 1. P. 3–39.
- Adams M. Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935 // J. Hist. Biol. 1970. V. 3, N 1. P. 107–129.
- Baldwin J.A. New factor in evolution // Amer. Nat. 1896. V. 30. P. 441–445 / Reprinted in: Evolutionary Genetics (ed. D. Jameson). Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson, 1977. P. 45–50.
- Baldwin J. Development and Evolution. N. Y.: Macmillan Co., 1902. 395 p.
- Gaissinovitsh A.E. The origin of soviet genetics and the struggle with Lamarckism // J. Hist. Biol. 1980. V. 13, N 1. P. 1–51.
- Gause G.F. Problems of evolution // Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci. 1947. V. 37. P. 17–68.
- Evolutionary Genetics / Ed. D. Jameson. Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson, 1977. 332 p.
- Kirpichnikov V.S. The problem of non-hereditary adaptive modifications (coincident or organic selection) // J. Genet. 1947. V. 48, N 2. P. 164–175.
- Simpson G. The Baldwin effect // Evolution. 1953. V. 7, N 1, P. 110–117.
- Waddington C. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. 1953. V. 7, N 1. P. 118–126.

## The development of the natural selection theory in the works of E.I. Lukin

Ya.M. Gall

St.-Petersburg Affiliation of Institute of Natural History and Technique of the RAS;  
Pushkin Leningrad State University, Pushkin, Russia

### Summary

This article overviews the discussion that took place in evolutionary theory due to the publication of the classic work of E. Lukin in 1936 in Ukrainian language. In this work Lukin raised a question about the role of non-hereditary changes in the origin of geographical and ecological races. He proposed a hypothesis about replacing of adaptive modifications by mutations which are similar in phenotypic manifestation, in the process of natural selection. This approach analyses the critique of J. Simpson' and E. Mayr's conceptions of the role of adaptive modifications in evolution. Also it gives the comparative analysis of the works of J. Baldwin and E. Lukin in the aspect of the thematic analysis of science. It shows the estimation of Lukin's conception made by I.I. Schmalgausen and G.F. Gause. The author of the article concludes that the publication of Lukin's conception in 1936 was the important landmark in the development of evolutionary theory, and it defined the direction of experimental and theoretical research that nowadays becomes a practice of evolutionary and ecological genetics.