

Глава 25
АДОЛЬФ РЕМАНЕ (1898–1976):
ЕГО ВЗГЛЯДЫ НА СИСТЕМАТИКУ, ГОМОЛОГИЮ
И СОВРЕМЕННЫЙ СИНТЕЗ¹

Ф. Е. Цахос, У. Хоссфельд



Адольф Ремане (1898–1976) был одним из наиболее разносторонних немецких зоологов XX в. В биологии его более всего интересовали морфология и филогенез, но также он работал в области экологии, морской биологии и над множеством других тем, охватывающих все высшие группы животных от морских позвоночных до млекопитающих (см. Weigmann, 1973). Вероятно, за пределами немецкоязычных стран он был больше известен благодаря своему открытию интересициальной фауны (мейофауна в пустотах песка), исследованиям биологии слабосоленых вод и своей теории происхождения целома внутри билатерии, которая объединяла

теорию энтероцеле и происхождение метамерии (Remane, 1950, 1963a) (см. обзор и критику: Zachos, Hofffeld, 2001). Ремане рассматривал целомную сумку у архимерных организмов, таких как иглокожие, и желудочную сумку у кишечнополостных как гомологичные, и поэтому он считал, что предками билатеральных животных были подобные кишечнополостным. Это подразумевает, что родовые формы билатерий уже имели целомную организацию и что целома во всех подгруппах билатерий, особенно в двух главных родах — спиральных и радиальных, гомологичны. Как бы элегантно ни были взгляды Ремане, в свете современной морфологии и исследований по систематике его теория должна считаться опровергнутой. Несмотря на то что Ремане много работал над теоретическими основами систематики и филогенетики, его выводы и теории остались неотмеченными в английской литературе, отчасти потому что они были опубликованы на немецком языке. Эволюционные механизмы не стояли на первом месте в ряду интересов Ремане, который был увлечен скорее моделью эволюции, нежели ее процессом. Тем не менее, поскольку его наиболее плодотворные годы пришлись на время современного синтеза и сам он был убежден, что в основе биологической систематики должен лежать процесс эволюции, Ремане широко комментировал новый взгляд на эволюцию. В данной работе

¹ На эту тему также см.: Ф. Захос и У. Хоссфельд (Zachos, Hofffeld) (2001, 2006, 2010); У. Хоссфельд, Ф. Захос, Т. Юнкер, Л. Расран (2003); Т. Юнкер, У. Хоссфельд, Ф. Захос, Л. Расран (2003);

мы представляем краткое изложение работы Ремане и его идей о систематике и эволюции с особым акцентом на его взглядах на обоснованность синтетической теории.

Биографический эскиз

Адольф Ремане родился 10 августа 1898 г. в Кротошине (современная Польша). После Первой мировой войны он изучал биологию, палеонтологию, антропологию и этнологию в Берлине и получил степень доктора философии (PhD) в 1921 г. за диссертацию о черепах приматов. В 1929 г. он стал экстраординарным профессором в Киле. С 1934 по 1936 г. Ремане был профессором зоологии в г. Халле, но в 1936 г. возвратился в Киль, где стал директором Зоологического института и музея, и оставался на этом посту вплоть до выхода на пенсию в 1967 г. Он также был основателем Института морской биологии при университете Килия и соучредителем Северогерманского филогенетического симпозиума (Norddeutsches Phylogenetisches Symposium).

После падения нацистского режима он был временно отстранен от работы военным правительством, так как считался приспешником нацистов из-за того, что состоял в нескольких организациях, таких как Национал-социалистическая рабочая партия (НСДАП) и ее военизированное формирование СА, но в конце концов был восстановлен в должности профессора. Ремане был членом нескольких научных обществ. В 1963–1964 гг. он был президентом Немецкого зоологического общества и стал почетным членом в 1975 г., за год до своей смерти 22 декабря 1976 г. в Плёне (на севере Германии).

Список из 300 его научных публикаций включает, среди прочих книг, теоретический «труд жизни» (opus magnum) «Основания естественной системы, сравнительной анатомии и филогенетики» (Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik) (Remane, 1952, 2-е изд. — 1956) и два учебника зоологии, ставшие классическими в немецких университетах и переведенные на несколько языков, которые он написал в соавторстве с двумя своими бывшими учениками. В своих лекциях он охватывал темы и предметы, варьирующиеся от систематики и сравнительной анатомии до генетики и биологии моря, от эволюции и экологии до поведенческой биологии, биогеографии, паразитологии и истории биологии.

Естественная система, филогенетика и морфология

В своем главном теоретическом труде 1952 г. Ремане обсуждал основы систематики и филогенетики. По его мнению, естественная система — это отсылочная система, которая благодаря своей силе прогнозирования отличается от всех искусственных систем. Простые классификации, основанные на отдельных, произвольно выбранных свойствах, часто бывают полезными в практических вопросах, таких как определение видов, но только естественная система обладает прочностью, превышающей прочность всех отдельно взятых признаков, использованных при ее конструировании, иными словами, те же

самые группы обнаруживаются при анализе других признаков. Согласно Ремане, главной задачей систематики является установление отличий жизненно важных признаков от неосновных (Remane, 1952, S. 11), а для естественной системы единственными жизненно важными признаками, и, следовательно, единственными признаками, которые должны быть использованы при конструировании, являются гомологии (концепция гомологии Ремане описана в следующем разделе статьи). Выступая против Э. Геккеля и других, он настаивает на методологическом и логическом главенстве систематики над филогенетикой, поскольку гомологии и естественная система — это первичные результаты исследований, а филогения — это их вторичная интерпретация (Remane 1952, S. 13; 1955). Кроме того, он довольно справедливо отмечает, что представление о естественной системе исторически старше, чем идеи филогении и эволюции. К примеру, позвоночные долго считались естественной группой, тогда как в свете эволюции эта естественность была заново интерпретирована как происхождение от общего предка. Ремане защищает дихотомическое древо как наиболее подходящую форму репрезентации естественной системы, так как он абсолютно уверен в монофилии высших групп. Монофилия, согласно терминологии Ремане, означает уникальное происхождение (что отсылает нас к общему предку), и ее не следует путать с монофилией Хеннига, ведь Ремане принял парафилетическое группирование. Интересно, что Ремане, не используя, конечно, современную терминологию, сам защищал многие принципы систематики, которые благодаря филогенетической систематике В. Хеннига (Hennig, 1950, 1966) и кладизму стали важными инструментами современной систематики. Например, это различие между примитивными и продвинутыми признаками, основными видами и прототипами, и даже внегрупповыми сравнениями (Remane, 1952, S. 140, 154, 156, 159). Ремане не ссылаясь на Хеннига, вероятно, потому, что работал над своей рукописью и даже завершил ее до того, как Хеннинг опубликовал свои идеи.

В отношении Ремане важным вопросом являются его взгляды на идеалистическую морфологию. Эрнст Майр утверждал, что эта типологическая традиция была намного сильнее в Германии, чем в США, и что она оказала огромное воздействие на развитие эволюционной теории в Германии, — в частности, стала причиной задержки в принятии синтетической теории (Starck, 1980; Maug, 1999; Meister, 2005). Согласно Майру, идеалистическая морфология «пропагандировалась в большом количестве весьма успешных книг, написанных А. Ремане, О. Шиндевольфом и В. Троллем» (Maug, 1999, S. 24). К сожалению, Майр не приводит названия книги Ремане, но, вероятно, он имел в виду его главный труд (*opus magnum*) 1952 г. Любопытно, что в этой книге Ремане, казалось бы, весьма решительно отвергает идеалистическую морфологию. Он многократно подчеркивал, что философским ядром идеалистической морфологии была метафизическая интерпретация результатов, к которым привели морфологические и гомологические исследования (Remane, 1948, 1952, p. 13f). Естественная система, возникающая из морфологического анализа, была затем интерпретирована как выявляющая единообразный тип или план строения (Bauplan), иными словами, идею, стоящую за множеством сходных, но разных организмов. Этот тип является метафизической абстракцией, и его нельзя обнаружить в природе.

Ремане, с одной стороны, настаивает на том, что это не принижает ценности морфологических результатов как таковых (безусловно, многое из додарвинского знания об отношении морфологии и систематики не утратило ценности), но, с другой стороны, он сожалеет о том, что не было произведено никакой методологической чистки в филогенетике после появления эволюционного учения (Remane, 1948). Взгляды Ремане на идеалистическую морфологию лучше всего иллюстрирует то, как он разделял названные им самим обобщенный и систематический типы. Это разделение в принципе такое же, как и между (идеалистическими) планом строения и (реальными) основными видами, и описано у Ремане (1948) в четвертой главе «Тип и исходная форма» (*Typus und Stammform*) его книги 1952 г. Ремане недвусмысленно заявляет, что идеалистические типы принадлежат царству натурфилософии, а для естественных наук они бесполезны (Remane 1952, S. 146, сноска 1). Он различает четыре разных типа, среди которых наиболее важными являются обобщенный и систематический типы. На самом деле, то, что Ремане называет систематическим типом, — это далеко не так называемый идеалистический тип, но, к сожалению, он продолжал использовать этот термин, который, возможно, и привел к некоторым неверным истолкованиям его отношения к идеалистической морфологии.

Обобщенный тип включает в себя все признаки, которые присущи группе организмов. Это абстракция живущих организмов, которая как таковая самостоятельно не описывает фактического индивида (Remane, 1952, S. 151f), а, скорее, являет собой идею, скажем, млекопитающего, лишённого всех конкретных признаков *специфического* млекопитающего. Подобие платоническому идеализму очевидно. Ремане отвергает этот идеализм и даже делает его ответственным за «повторные кризисы в царстве теории происхождения» (Remane, 1948, S. 261), приводя, например, типострофизм О. Шиндегольфа как одно из проявлений таких кризисов. В отличие от обобщенного типа, так называемый систематический тип — это явно филогенетический термин. Его реконструкция подразумевает реконструкцию образца основания таксона при исследовании (Remane, 1952, S. 152ff). Систематический тип — это не идеалистический, а реальный организм, то есть вид, относящийся к основным семьям (Ремане их называет *Stammform* — исходная форма, *Urform* — первичная форма или *Urtyp* или изначальный тип), и, следовательно, он может фактически быть найден среди окаменелостей (Remane, 1948, 1952, S. 156). Основываясь на анализе процитированных публикаций, мы отвергаем идею, что Ремане был сторонником идеалистической морфологии в традиции Иоганна В. фон Гёте или Вильгельма Тролля. Мы должны считать Ремане истинным филогенетиком.

Концепция гомологии

Одним из краеугольных камней работы Ремане в области морфологии и филогенетики является концепция гомологии (Remane, 1952, 1955, 1963b). Гомология вообще определяется как «признак, присущий видам, который также был присущ их общему предку» (Ridley 1996, p. 381f). Ремане знал, что это определение представляет теоретическую интерпретацию гомологии, а не ее

суть: «Обнаружение гомологии и естественной системы — это, логически и исторически, первичный результат исследования; филогенетические отношения и древа — это лишь его вторичная интерпретация. [...] *Это не филогения определяет гомологию, а гомология определяет филогению*» (Remane, 1955, S. 171f; курсив Ремане).

В качестве инструмента для выявления гомологий он суммирует и детально объясняет три критерия, которые использовали различные авторы и до Ремане, и даже еще до появления эволюционной теории (Ремане упоминает, например, Гёте); сам термин «гомология» был первоначально предложен Ричардом Оуэном, убежденным антиэволюционистом (Rupke, 1994). Эти критерии: 1) положение, 2) определенное качество и 3) связь через промежуточные формы (критерий непрерывности) (Remane, 1952, гл. 2; 1955).

Согласно критерию положения, два (или более) признака являются гомологичными, если они найдены в том же самом месте в сопоставимых структурах. Таким образом, кости бедра людей и собак являются гомологичными, потому что они обе представляют первую часть заднего члена в относящемся к млекопитающим скелете. Если этот критерий не подтверждается, то все же признаки могут быть гомологичными, если они показывают высокую степень подобия в определенных чертах (и чем более усложнены эти черты, тем лучше). Ремане иллюстрирует это на примере хорды и нервной трубки у оболочников (туникат) и позвоночных животных. Критерий непрерывности, наконец, позволяет обнаружить гомологию даже в отсутствии равенства относительно положения или структуры, если есть промежуточные формы, соединяющие эти два признака при исследовании. Эти промежуточные формы могут быть онтогенетическими стадиями или систематически промежуточными разновидностями. Используя этот критерий, первичный сустав челюсти не относящихся к млекопитающим позвоночных животных и двух слуховых косточек (*malleus* и *incus*) в среднем ухе млекопитающих могут быть представлены как гомологичные, потому что трансформация может быть продемонстрирована как онтогенетически (Starck, 1995), так и филогенетически (Benton, 1997).

В дополнение к трем главным критериям Ремане также вводит три дополнительных критерия, которые могут помочь отделить гомологию от гомоплазии: 1) даже простые структуры можно считать гомологичными, если они возникают во многих родственных видах; 2) вероятность того, что два или более признака являются гомологичными, увеличивается по мере возрастания частоты возникновений других сходных признаков в тех же самых двух (или более) видах и 3) вероятность, что исследуемые признаки являются гомологичными, уменьшается по мере возрастания числа случаев возникновения данного признака у определенно неродственных видов.

Хотя эти критерии Ремане дают хорошее описание гомологии, некоторые из них представляют филогенетическую (но не онтогенетическую!) преемственность, а три дополнительных критерия в свою очередь подразумевают *априорное* знание (или, по крайней мере, гипотезы) о связанности и филогениях. Эти гипотезы, дабы не сводить все к упрощению, должны быть извлечены из иных признаков, нежели те, гомологии или гомоплазии которых требуется проанализировать. Это делает относительно смелое утверждение Ремане

о том, что именно на основании гомологии осуществляется вывод о филогении, а не наоборот, и что это отражено в так называемой филогенетической, или исторической концепции гомологии (см.: Patterson, 1982; Rieppel, 1980, 1992, 2005; обсуждения концепций гомологии и их истории см.: Kleisner, 2007; Szucsich, Wirkner, 2007). Гомология, согласно этой концепции, расценивается как уникально полученный признак, унаследованный от общего предка, другими словами, синапоморфный. Гипотеза гомологии, которая может быть достигнута на основе вышеупомянутых критериев, оценена соответствием распределения этого признака в филогении, которая в свою очередь была получена по другим признакам. Используя принцип экономичности, признак в двух или более таксонах считают гомологичным, если он появляется в филогении как синапоморфия. И наоборот, делается вывод о гомоплазии, если филогения предлагает независимое происхождение идентичного признака в двух или более таксонах. Эта дедуктивная концепция гомологии (Rieppel, 1980) является полной противоположностью той, какой Ремане хотел ее видеть: систематик устанавливает гипотезу о гомологии и затем подтверждает или опровергает ее на основе филогенетического анализа. Однако любой филогенетический анализ должен быть основан на признаках или, более точно, на формах признаков, а чтобы быть в состоянии определить признак, следует иметь представление о том, что такое признак, иными словами, нужно решить, какие структуры являются *сопоставимыми* и какие не являются. Никакой систематик никогда не интерпретировал бы сокращение зубов и сокращение членов как две формы одного признака. Таким образом, *априорные* гипотезы (об определении признаков) также обязательны для дедуктивной концепции гомологии.

Ремане и синтетическая теория эволюции

Выдающаяся репутация филогенетика становится очевидна благодаря тому факту, что Ремане попросили написать главу об истории животных (Remane, 1959a, 1967) во втором и третьем изданиях книги Герхарда Геберера «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1958–1959; 1967), первое издание которой (1943) принадлежало ряду ключевых публикаций на тему эволюционного синтеза в Германии (см.: Hoßfeld, 1997, 1999; Reif и др., 2000; Junker, Hoßfeld, 2001; Junker, 2004). Как уже говорилось во введении, Ремане не особенно интересовался каузальной эволюционной биологией, а его книга 1952 г. посвящена исключительно основам систематики, филогенетики и концепции гомологии, но она также содержит приложение, излагающее причины эволюции, озаглавленное «Современное состояние теорий эволюции. Проблема микро- и макроэволюции» — «Die Evolutionstheorien in ihrem gegenwärtigen Stand. Das Problem der Mikro- und Makroevolution» (Remane, 1952, S. 322–377). В этой главе Ремане сделал различие между видообразованием и тем, что он называет «организационной модификацией». Из контекста становится ясно, что это различие эквивалентно различию между кладогенезом и анагенезом по Б. Реншу (Rensch, 1947). В понимании Ремане, организационная модификация, или анагенез, эквивалентна эволюции, и что интересно, он полагает, что

проблема видообразования была в основном решена объединенной работой систематиков и генетиков (Remane 1952, S. 323). Он первоначально запланировал посвятить второй том своей книги в 1952 г. понятиям вида и видообразования, но этот том так и не вышел в свет. Тем не менее Ремане, казалось, не сомневался в ценности синтетической теории, в тех вопросах, которые касались видообразования и микроэволюции. В этом контексте интересно взглянуть на литературу, на которую Ремане ссылается в своей книге. В сноске к главе об эволюции в первом издании он объясняет, что текст был написан за семь лет до его публикации, то есть в 1945 г., и поэтому он не ссылается на недавние работы Б. Ренша, Дж. Хаксли, Р. Гольдшмидта и Дж. Г. Симпсона. Эта сноска уже не появляется во втором издании (Remane, 1956), но ссылок на Хаксли (Huxley, 1942), Майра (Mayr, 1942), Симпсона (Simpson, 1944) и Ренша (Rensch, 1947) по-прежнему нет. Единственный из тех, чье имя связывают с современным синтезом и на кого ссылается Ремане, — это Феодосий Добржанский (1937, нем. пер. — 1939). Кроме того, он обращается к главам в томе, изданном Герхардом Геберером (*Die Evolution...*, 1943), и к публикациям Тимофеева-Ресовского (1939a, b), которые были неотъемлемыми частями синтеза в Германии (ср.: Hoffeld, 1998; *Die Entstehung...* 1998, Reif и др. 2000; Junker, Hoffeld, 2001, Junker 2004). Таким образом, несмотря то, что он одобрял ценность синтетической теории в царстве видообразования, не ясно, прочитал ли Ремане действительно все ключевые работы о синтезе к 1956 г.

Ремане различает пять теорий о причинах эволюции: 1) теория комбинации (*Kombinationstheorie*); 2) теория мутаций (*Mutationstheorie*); 3) наследование модификаций (*Erblichwerden von Modifikationen*); 4) ортогенез; 5) теория прямой адаптации (*Theorie der direkten Anpassung*) (Remane, 1952, S. 323, 328). В то время как теория комбинаций и теория мутаций основаны на наблюдаемых и проверяемых генетических изменениях и являются «с научной точки зрения правильным подходом» (*ibid*, S. 324), другие теории подчеркивают качества индивидуальных организмов (онтогенетические изменения, модификации и т. д.) вместо генетических изменений и поэтому должны быть рассмотрены весьма критически (*ibid*, S. 324). Соответственно, он отвергает ламаркизм (наследование модификаций и теория прямой адаптации) и ортогенез. Ортогенез — телеологическая идея о том, что эволюция не является суммой независимых случайных шагов, но следует по пути, предопределенному внутренними силами, — был популярной теорией, особенно среди палеонтологов (напр., О. Шиндевольф, К. Бойрлен и О. Абель). Ремане явно использует аргументы селекционизма в контексте ортогенеза, когда объясняет филетические линии на примере эволюции лошадей и возникновение гипертрофических вторичных половых признаков (два классических примера в теории ортогенеза) в результате направленного отбора (ортоселекции) и полового отбора, соответственно (*ibid*, S. 331, 334).

Относительно теории комбинации, которая основана на явлении перекомбинации материнских и отеческих аллелей во время полового воспроизводства, Ремане считает, что этот механизм не достаточен для создания изменчивости, которая необходима, чтобы объяснить эволюционные процессы. Это также не применимо к таксонам, которые воспроизводятся асексуально или путем партеногенеза (S. 345f).

Последняя теория, с которой Ремане имеет дело, — это теория мутаций. Важно подчеркнуть, что эта теория не имеет никакого отношения к сальтационизму Г. де Фриза. Ремане был убежденным противником сальтационистов в трактовке Г. де Фриза или Р. Гольдшмидта и О. Шиндевольфа (Remane 1948, 1957), но только в том, что касалось отрицания ими макроэволюции как постепенного процесса (см. ниже). Фактически, весьма очевидно, что то, что Ремане называл теорией мутаций, было на самом деле синтетической теорией, и ссылался он на Р. Фишера, С. Райта, Ф. Г. Добржанского, Н. А. Тимофеева-Ресовского и Вильгельма Людвига, который опубликовал много трудов о естественном отборе (напр., Ludwig, 1933, 1943). Согласно Ремане, теория мутации пытается объяснить эволюцию через эффекты случайных мутаций и отбора и также расценивает популяционные волны и изоляцию как дополнительные факторы (Remane, 1952, S. 349). На его взгляд, нельзя отрицать, что «эти факторы, *особенно отбор*» (ibid, S. 349; курсив наш. — Ф. З., У. Х.), действительно, функционируют как эволюционные механизмы, как показано достаточным количеством экспериментальных данных. Решающий вопрос — в состоянии ли они объяснить эволюцию в целом, и тут Ремане указывает на различия между генетиками и микросистематиками, с одной стороны, и морфологами и палеонтологами, с другой. Иными словами, он обращается к вопросу, должна ли макроэволюция рассматриваться как экстраполяция процессов микроэволюции или нет. Начиная с утверждения Н. В. Тимофеева-Ресовского, который считал, что все изменения признаков объясняются мутациями — что было расценено Ремане как «несомненно опрометчивое» заключение (ibid, S. 354), — он пытается исследовать, какие из филогенетически значимых фенотипических признаков имеют наблюдаемый аналог среди мутаций и какие — не имеют. Эти наблюдаемые мутации Ремане называет «реальными мутациями» (Realmutationen — термин, изобретенный им в одной из более ранних публикаций — Remane, 1939). Для Ремане сравнение фенотипических и генотипических изменений — это единственный способ раскрыть причины эволюции, поскольку из-за исторического характера эволюционной биологии «абсолютно точное объяснение причин филогенетических процессов» невозможно (Remane, 1939, S. 208). В соответствии с его более ранней оценкой синтетической теории в царстве видообразования он признает, что различия на уровне видов и родов хорошо совпадают с определенными мутациями, например появлением бескрылых мутантов среди насекомых, или мутациями, приводящими к умножению органов или изменениям в пропорциях или цветочной симметрии (для классификации различных морфологических результатов его реальных мутаций) (см.: Remane 1949, 1952, S. 357ff). Однако он также считает, что есть аспекты эволюционного процесса, которые еще не охвачены феноменом наблюдаемых мутаций. Это те аспекты, которые Ремане называет дифференцированием и синорганизацией. Дифференцирование происходит, когда сходные элементы становятся различными в ходе функциональных изменений (Remane, 1952, S. 233, 367), например, в ходе эволюции различных типов клеток в многоклеточных организмах, при полиморфизме колоний полипа *Cnidarians* или при формировании различных типов позвонков вдоль позвоночного столба (Remane, 1939). Синорганизация, согласно Ремане, является формированием нового сложного аппарата от

единичных структур (Remane, 1952, S. 253, 367). Преобразование первичного сустава челюсти в слуховые косточки у млекопитающих (см. выше) является хорошим примером такого явления. Ремане знает о широко распространенном возражении на его линию аргументации, — а именно на то, что эти изменения достигаются путем множества мелких мутаций, — но, с его точки зрения, это только привело бы к созданию дополнительной (*ad hoc*) гипотезы, и вероятность успешного формирования новой структуры уменьшится, если оно будет зависеть от множества однонаправленных, но независимых случайных мутаций (S. 368). Ремане считал, что «феномен мутации как эволюционного механизма все еще неэффективен» (S. 370), но признавал, что это не означает опровержения теории мутации, так как возможно, что недостающие типы мутации будут найдены в будущем и окажутся идентичными известным реальным мутациям. Одного конкретного случая дифференцирования и синорганизации, вызванных наблюдаемыми мутациями, было бы достаточно, чтобы теория мутации была подтверждена, но пока дело обстоит не так, Ремане отвергает любые заявления об объяснительной ценности этой теории для эволюционного процесса, цитируя Г. Бауэра и Н. В. Тимофеева-Ресовского (Bauer, Timoféeff-Ressovsky, 1943, S. 371). В этом контексте имеет важное значение то, что некоторые сторонники синтетической теории разделяли скептицизм Ремане: Эрвин Баур (Baur, 1919, S. 346) говорил о пока еще неизвестных категориях мутаций, объясняющих различия между более высокими категориями (однако он удалил эту мысль из более поздних изданий (см. Junker, 2000)), и даже Ренш в своей книге 1947 г., которая имеет международное признание как одна из основных публикаций синтеза, упоминает определенные макроэволюционные правила или законы, которые не могут быть получены непосредственно из генетически изученных микроэволюционных процессов (Rensch, 1947, p. 1; позже, получив доступ к международной литературе, особенно книгам Дж. Хаксли, Э. Майра и Дж. Г. Симпсона, он окончательно утвердился в этом вопросе — см. предисл. Rensch, 1972). Более того, в написанной им части широко известной книги по истории современного синтеза (*The Evolutionary Synthesis...*, 1980) Ренш, хотя и критикуя пессимизм Ремане, все же заявляет, что тот «верно утверждал, что генетики должны искать мутации, которые могли особенно способствовать пониманию филогенетического развития новых органов» (Rensch 1980, S. 289). Также заслуживает внимания и то, что один вид типа мутаций, необходимых с точки зрения Ремане, был фактически обнаружен — это так называемые мутации *Hox*. Гены *Hox* — это гены развития, управляющие основной структурой тела и дифференцированием сегментов тела. Интересно, что исследования генов *Hox* на мышах показали, что мутации в этих локусах могут изменить идентичность произведенного позвонка (Kostic, Capecchi, 1994) — вот один из примеров процессов дифференцирования по Ремане, на который еще (то есть соответственно в 1939 или 1952 гг.) не распространились наблюдаемые мутации! Сегодня общепринята истина, что дубликации гена *Hox* играли ключевую роль в происхождении позвоночных животных и, вероятно, у самих позвоночных животных — в происхождении жвачных форм (см. резюме у Carroll, 1997). Иными словами, два главных перехода в эволюции были, вероятно, вызваны неизвестными до настоящего времени ключевыми генными мутациями.

Ремане не определял микро- и макроэволюцию как процессы, относящиеся к уровню видов (микроэволюция) и к более высоким категориям (макроэволюция), но вслед за Ричардом Волтереком, как морфолог, считал, что микроэволюция — это изменение пропорций положения и редукций признаков, а макроэволюция — это изменение в организации, являющейся более или менее эквивалентной дифференцированию и синорганизации (Remane, 1952, S. 373). Таким образом, макроэволюция — это часть эволюционного процесса, которая еще не была объяснена в соответствии с синтетической теорией. Ремане заключает, что «пока еще есть только свидетельство вероятности (Wahrscheinlichkeitsbeweise) в поддержку различных филогенетических процессов в микро- и макроэволюции, но это свидетельство существует» (ibid, S. 374). Хотя он настойчиво отвергал любой вид сальтационистской теории макроэволюции или теории макромутаций и настаивал, что и сравнительная анатомия, и палеонтология показали, что макроэволюция идет постепенно и мелкими шагами (ibid, S. 374; Remane, 1939, 1957, 1959a, S. 417; об отрицании внезапного типогенеза см. Remane, 1948), все же этот скептицизм являет ясный контраст по отношению к одному из основных принципов синтетической теории, согласно которому нет никаких определенных факторов, управляющих макроэволюцией, кроме процессов, наблюдаемых в популяциях.

Таким образом, единственным реальным различием между Ремане и сторонниками синтетической теории, было, как кажется, различие в представлениях о том, насколько глубоко мутации и отбор, которые могли быть экспериментально наблюдаемы, способны объяснить царство эволюции вне прямого эмпирического наблюдения. Мы сомневаемся в том, что, как утверждает Юнкер (Junker, 2000), Ремане хотел преуменьшить роль генетики в эволюционной биологии. Фактически, Ремане согласился с Тимофеевым-Ресовским по вопросу о лидерстве генетики в распутывании причин эволюции (ср.: Timoféff-Ressovsky 1939a, S. 161 и Remane, 1939, S. 220). Но в ходе жарких споров о макроэволюции Ремане изобрел идею «давления мутации» как возможное решение проблемы: «Оценивая ситуацию в целом, мне кажется наиболее вероятным, что определенные мутации происходят в высоких частотах и *в значительной степени в направленной манере*, и что это накопление повторяет себя через многие поколения. Поэтому филогенетик желает, чтобы [...] *направленные мутации* [...] объяснили эволюционные тенденции» (Remane, 1959b, S. 225; курсив наш. — Ф. З., У. Х.). Это давление мутации, согласно Ремане, уменьшает или отменяет потребность в интенсивном выборе. Он признает, что этот вид мутации все же неизвестен, но надеется на его открытие (Remane, 1959b). Это, конечно, явно противоречит синтетической теории и современным знаниям в генетике. Не удивительно, учитывая спекулятивный характер его догадки, что Ремане не входит в дальнейшие детали. Юнкер (Junker, 2000, 2004) заключает, что главная причина противоречия между Ремане и сторонниками синтетической теории была философской: столкновение пантеистической идеологии Ремане, с одной стороны, и прагматического материализма, присущего синтезу, с другой. Однако единственным свидетельством того, что Ремане придерживался пантеистических взглядов, было упоминание его бывшего коллеги об этом в его некрологе. Юнкер даже считает Ремане антидарвинистом из-за его

скептицизма относительно роли отбора в макроэволюции. И хотя эта оценка зависит от определения дарвинизма (которых существует немало), все же, она, возможно, немного преувеличена. Есть общее несоответствие между довольно описательным и часто нейтральным стилем публикаций Ремане и тем образом, в котором он запечатлен в памяти современников. Эрнст Майр, например, вспоминая первый филогенетический симпозиум в Гамбурге в 1956 г., заявляет, что «главным представителем оппозиции синтетической теории был Ремане, который все сводил к мутациям Г. де Фриза, тем самым демонстрируя полное незнание современной генетики» (Maug, 1999, p. 24; Kraus, Hoffeld, 1998). Майр здесь рассматривает А. Ремане, О. Шиндевольфа и В. Тролля как видных сторонников идеалистической морфологии в зоологии, палеонтологии и ботанике, соответственно (Maug, 1999). Типологический (идеалистический) подход в морфологии действительно был преобладающим в Германии в то время, и, как показано, Ремане следовал ему, но при этом он не был сальтационистом в духе Г. де Фриза. Фактически, будучи явным противником важных составляющих синтетической теории, Ремане полностью не отвергал синтез, и даже более того, он, кажется, полностью принимал его в отношении микроэволюции. Что касается макроэволюционных процессов, то он был весьма сдержан и искал альтернативные объяснения. Дебаты о макроэволюции, однако, идут до сих пор, и такие гипотезы, как теория прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972, всестороннюю дискуссию см. — Gould, 2002), видového отбора (Stanley, 1975, 1979) и нейтральная теория молекулярного развития (Kimura, 1968, 1983), показывают, что в то время как основополагающая ценность синтетической теории не подвергается сомнению, множество проблем, связанных с отбором, градуализмом и макроэволюцией, все еще находятся в стадии обсуждения (см. также: В тени..., 2003).

Заключение

Адольф Ремане был, без сомнения, одним из самых влиятельных зоологов XX столетия в немецкоязычном мире. Вне этих стран, однако, он был известен исключительно в связи с его теоретическими публикациями. В отличие от главных работ Б. Ренша и В. Хеннига его книга 1952 г. никогда не переводилась на английский язык, и в английской литературе крайне редко можно встретить цитаты из его публикаций. Три критерия гомологии, введенные Ремане, были также упомянуты Ридли (Ridley, 1996) и Футуймой (Futuyma, 1998) — авторами двух учебников по эволюции, которые были, вероятно, самыми читаемыми в свое время, но ни в одном из учебников нет ссылки на Ремане. Ни одна из его работ не процитирована и Гоулдом в его недавно изданной толстой книге (Gould, 2002). Ссылку на Ремане мы найдем у Майра в книге «Зоологический вид и эволюция» (Maug, 1963), но не в ее сокращенной версии (Maug, 1970), и у Джеффриса (Jefferies, 1986). Эти два автора, однако, являются двуязычными. Эрнст Майр несколько лет назад в нескольких письмах к одному из нас (Уве Хоссфельду) написал, что Ремане только разглагольствовал о своей приверженности естественному отбору и что его, вероятно, будут помнить еще

лет 50 благодаря его открытию промежуточной фауны, но о его теоретических представлениях забудут. Мы надеемся, что смогли показать, что Ремане внес ценный вклад в теорию систематики и филогенетику и что он не должен расцениваться как абсолютно заблуждающийся теоретик. Выяснить то, насколько верным сторонником (или противником) современного синтеза в действительности был Ремане, остается интересной, но, возможно, невыполнимой задачей. Может оказаться и так, что он был намного более дипломатичен в своих письменных работах, чем в дискуссиях при встрече с оппонентами, скрывая или преуменьшая таким образом свою антипатию к синтезу (что могло бы объяснить поразительное несоответствие между воспоминаниями Майра и многими из цитат, представленных здесь). Но также может оказаться правдой и то, что столкновение таких сильных и уверенных в себе личностей, как Ремане, Майр и Тимофеев-Ресовский, привело к искусственному раздуванию теоретических различий в научных взглядах и заставило их казаться большими, чем они фактически были.

Литература

В тени дарвинизма: альтернативные теории эволюции в XX веке / ред. Г. Левита и др. СПб. : Fineday press, 2003. 248 с.

Зоолог Адольф Ремане и его взгляды на проблему биологической эволюции // Эволюционная биология. История и теория / ред. Э. И. Колчинский и И. Ю. Попов. СПб. : Политехника-Сервис, 2003. С. 200–217.

О разногласиях между Адольфом Ремане и Николаем В. Тимофеевым-Ресовским в 1939 году / Т. Юнкер и др. // В тени дарвинизма: альтернативные теории эволюции в XX веке / ред. Г. Левит и др. СПб. : Fineday Press, 2003. С. 126–137;

Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Third and fourth edition. Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1919. 298 S.

Bauer H., Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren / Hrsg. G. Heberer // Die Evolution der Organismen. Jena : Gustav Fischer, 1943. S. 335–429.

Benton M.J. Vertebrate Palaeontology. 2nd ed. London etc. : Chapman & Hall, 1997. 472 p.

Carroll R.L. Patterns and Processes of Vertebrate Evolution. Cambridge (UK) ; New York ; Melbourne : Cambridge Univ. Press, 1997. 464 p.

Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker & E.-M. Engels. Verh. zur Geschichte und der Theorie der Biologen. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1998. Bd. 2. 380 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. Jena: G. Fischer, 1943. 774 S.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 2. Aufl., 2 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1958–1959.

Die Evolution der Organismen / Hrsg. G. Heberer. 3. Aufl., 3 Bde. Stuttgart : G. Fischer, 1967–1974.

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

Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Übersetz. Von Witta Leriche, Jena : Gustav Fischer, 1939. VIII + 252 S.

Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism / ed. T. J. M. Schopf // Models in Paleobiology. San Francisco : Freeman, Cooper & Co, 1972. P. 82–115.

Futuyma D.J. Evolutionary Biology. 3rd ed. Sunderland (Mass) : Sinauer Associates, Inc. 1998. 763 p.

Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 2002. 1464 p.

Henning W. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin : Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.

Henning W. Phylogenetic Systematic. Urbana : Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

Hofsfeld U. Gerhard Heberer (1901–1973) – Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert // Jb f. Geschichte und Theorie der Biologie. Suppl. Bd 1. Berlin :Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1997. 209 S.

Hofsfeld U. Die Entstehung der Modernen Synthese im deutschen Sprachraum / Hrsg. E. Aescht, G. Aubrecht, E. Krauß, F. Speta, C. Luckeneder // Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen. Stapfia 56, N. F. 131. 1998. S. 185–226.

Hofsfeld U. Moderne Synthese und *Die Evolution der Organismen* // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker, E.-M. Engels.. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999. S. 189–225.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : George Allen & Unwin, 1942. 652 p.

Jefferies R. P. S. The ancestry of the vertebrates. British Museum (Natural History), London ; New York : Cambridge Univ. Press, 1986. VIII + 376 p.

Junker T. Adolf Remane und die Synthetische Theorie // Berichte zur Geschichte der Hydro- und Meeresbiologie / Hrsg. E. Höxtermann, J. Kaasch, M. Kaasch, R. Kinzelbach. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung. 2000. S. 131–157.

Junker T. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. Marburg : Basiliken-Press, 2004. 633 S.

Junker T., Hofsfeld U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001. S. 264.

Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. Vol. 217. P. 624–626.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge (UK.) : Cambridge University Press, 1983. 367 p.

Kleisner K. The formation of the theory of homology in biological sciences // Acta Biotheoretica. 2007. Vol 55. P. 317–340.

Kostic D., Capeccchi M. R. Targeted disruptions of the murine *Hoxa-4* and *Hoxa-6* genes result in homeotic transformations of components of the vertebral column // Mech. Develop. 1994. Vol. 46. P. 231–247.

Kraus O., Hofsfeld U. 40 Jahre „Phylogenetisches Symposion“ (1957–1997): eine Übersicht. Anfänge, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung // Jb für Geschichte und Theorie der Biologie. 1998. Bd. 5. S. 157–186.

Ludwig W. Der Effekt der Selektion bei Mutationen geringen Selektionswerts. Biologisches Zentralblatt. 1933. Bd. 53. S. 364–379.

Ludwig W. Die Selektionstheorie / Hrsg. G. Heberer. // Die Evolution der Organismen. Jena : G. Fischer, 1943. S. 479–520.

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

Mayr E. Animal l species and evolution. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

Mayr E. Populations, species and evolution. An abridgement of animal species and evolution. Belknap Press, Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.

Mayr E. Thoughts on the evolutionary synthesis in germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Hrsg. T. Junker & E.-M. Engels. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999. S. 19–29.

Meister K. Metaphysische Konsequenz. Die idealistische Morphologie Edgar Dacques // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol., Abh. 2005. Bd. 235. H. 2. S. 197–233.

Patterson C. Morphological characters and homology / eds. K. Joysey & A. Friday // Problems of Phylogenetic Reconstruction. London : Academic Press, 1982. P. 21–74.

Reif W.-E., Junker T., Hoßfeld U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci. 2000. Vol. 119. P. 41–91.

Remane A. Der Geltungsbereich der Mutationstheorie // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1939. Bd. 41. S. 206–220.

Remane A. Die Theorie sprunghafter Typenneubildung und das Spezialisationsgesetz // Die Naturwissenschaften. 1948. Bd. 35. S. 257–261.

Remane A. Die morphologischen Typen der Mutationen // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1949. S. 31–36.

Remane A. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Zool. Anz. 1950. 14 Suppl. S. 16–23.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik // Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig : Geest & Portig 1952. 400 S.

Remane A. Morphologie als Homologienforschung // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1954 in Tübingen. 1955. S. 159–183.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik // Theoretische Morphologie und Systematik I. 2-Afl. Leipzig : Geest & Portig, 1956. 364 S.

Remane A. Fortschritte und heutige Probleme der Stammesgeschichte. Makro- und Mikroevolution // Naturwissenschaftliche Rundschau. 1957. Bd. 10. S. 163–169.

Remane A. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen / Hg. G. Heberer. Vol. I. 2 Afl. Jena : Gustav Fischer, 1959a. S. 340–422.

Remane A. Aussprache [Trends in der Evolution] // Zool. Anz. 1959b. Bd. 162. S. 222–228.

Remane A. The Enterocelic origin of the celom / eds. E. C. Dougherty, B. Norwood, E. Hanson, W. Hartman // The lower metazoa. Comparative biology and phylogeny. Berkeley : Los Angeles : Univ. California Press, 1963a. P. 78–90.

Remane A. Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäßen, Nerven) und Hohlräumen // Zool. Anz. 1963b. Bd. 170. S. 489–502.

Remane A. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen / Hg. G. Heberer. Vol. I. 3 Afl. Jena : Gustav Fischer, 1967. S. 589–677.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1947. 436 S. (English translation: Evolution above the Species Level. London : Methuen, 1959 ; New York : Columbia University Press, 1960).

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 3 Afl. Stuttgart : Ferdinand Enke, 1972. XI + 468 S.

Rensch B. Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology / eds. E. Mayr & W. Provine. Cambridge (Mass.) ; London : Harvard Univ. Press, 1980. P. 284–303.

Ridley M. Evolution. 2nd ed. Oxford ; Cambridge (Mass.) : Blackwell Science, 1996. XXI + 719 p.

Rieppel O. Homology, a deductive concept? // Zs. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1980. Bd. 18. S. 315–319.

Rieppel O. Homology and logical fallacy // J. Evol. Biol. 1992. Vol. 5. P. 701–715.

Rieppel O. Modules, kinds and homology // J. Experim. Zool. (Mol Dev Evol) 2005. Vol. 304B. P. 18–27.

Rupke N. A. Richard Owen: Victorian naturalist. London ; New Haven. Yale Univ. Press, 1994. 368 p.

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

Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc Natl. Acad. Sci. USA. 1975. Vol. 72. P. 646–650.

Stanley S. M. Macroevolution. Pattern and process. Baltimore ; London : The Johns Hopkins Univ. Press. 1979 [1998]. XXVIII + 332 p.

Starck D. Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen // Medizinhistorisches Journal. 1980. Vol. 15. P. 44–56.

Starck D. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd II/5, äugetierte. Stuttgart ; New York ; Jena : Gustav Fischer, 1995. IX + 694 S.

Szucsich N. U., Wirkner C. S. Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns // Zool. Scripta. 2007. Vol. 36. P. 281–289.

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

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zs. induct. Abstammungs-Vererbungslehre, 1939a. Bd.. 76. H. 1/2. S. 188–219.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolutionsforschung // Verh. Dtsch. Zool. Gesell. Zoologischer Anzeiger. Supplementband, 1939b. Bd. 12, S. 157–169.

Weigmann G. Verzeichnis der wissenschaftlichen Schriften von Prof. Dr. Dr.h.c. Adolf Remane // Faunistisch-ökologische Mitteilungen. 1973. Bd. 4. S. 273–281.

Zachos F., Hoßfeld U. Adolf Remane: Biographie und ausgewählte evolutionsbiologische Aspekte in seinem Werk // Darwinismus und/als Ideologie. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie / Hrsg. U. Hoßfeld & R. Brömer. Bd. 6. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 2001. Bd. 6. S. 313–335.

Zachos F., Hoßfeld U. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis // Beyond Synthetic Darwinism – former concepts / eds. L. Olsson, U. Hoßfeld & O. Breidbach // Morphology, Paleontology, and Embryology. Special Issue Theory in Biosciences. 2006. Vol. 124. № 3–4. P. 335–348.

Zachos F. E., Hoßfeld U. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis // Ист.-биол. исслед. 2010. Т. 2. № 1. С. 51–64.