

Экология, теория эволюции и антибиотики К столетию со дня рождения Г.Ф. Гаузе (1910–1986)

Я.М. Галл

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники
им. С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия;
yasha@JG7549.spb.edu

Кратко изложен жизненный путь Георгия Францевича Гаузе — одного из основателей популяционной экологии, экспериментального изучения естественного отбора и учения об антибиотиках. На основе экспериментальных исследований по конкуренции у простейших он сформулировал принцип конкурентного исключения (закон Гаузе). Один из первых экспериментально исследовал взаимосвязь адаптивных модификаций и мутаций в процессе естественного отбора. На основе исследований по стереоизомерии клетки показал единство происхождения всего живого. В 1942 г. вместе с женой Марией Георгиевной Бражниковой открыл первый оригинальный отечественный антибиотик — грамицидин S, который широко использовался для лечения инфицированных ран. После Великой Отечественной войны его основные научные интересы были связаны с поиском антибактериальных и противораковых антибиотиков. Предложил эволюционную интерпретацию происхождения антибиотиков.

Ключевые слова: Георгий Францевич Гаузе, Мария Георгиевна Бражникова, закон Гаузе, грамицидин S.

В 2010 г. исполняется 100 лет со дня рождения одного из крупнейших биологов XX в. Георгия Францевича Гаузе (1910–1986). Будучи ученым широчайшего кругозора, он внес выдающийся вклад в различные области биологии и медицины, включая теоретическую и экспериментальную экологию, теорию эволюции, стереоизомерию клетки, токсикологию, изучение антибиотиков. Его ранние экологические и эволюционные исследования послужили основой для изучения антибиотиков, производимых почвенными микроорганизмами. В лице Гаузе уникальным образом объединились дарования великого экспериментатора и теоретика биологии. Эксперименты и теоретические исследования по экологии и теории эволюции, выполненные Гаузе в 1930–1940-х гг. прошлого столетия, до сих пор публикуются в престижных изданиях и непосредственно влияют на ход развития научного познания. Особенно важную роль закон Гаузе, или принцип конкурентного исключения, сыграл в развитии экологии и теории эволюции.

Труды Гаузе издавались на русском, польском, венгерском, английском, немецком и японском языках, но количество работ, непосредственно посвященных его научному творчеству, совсем невелико. Из зарубежных исследований особый интерес представляет монография Шейрон Кингслэнд по истории популяционной экологии (Kingsland, 1985), в которой почти целая глава посвящена творчеству Гаузе. Ценные, но отрывочные воспоминания о Гаузе содержатся в автобиографической книге крупнейшего американского эколога Эвелина Хэтчинсона (Hutchinson, 1979). На русском языке творчеству Гаузе посвящены работы А.М. Гилярова (1978; 1981; 1990). Гиляров впервые рассмотрел творчество Гаузе в аспекте смены парадигм в экологии и вклад ученого в формирование современной концепции экологической ниши. М.Б. Кона-

шев проанализировал историю написания книги Г.Ф. Гаузе 1934 г. в контексте научных контактов биологов СССР и США (Конашев, 1999). Автор данной статьи посвятил серию работ творчеству Гаузе, уделив большое внимание эволюционной интерпретации закона Гаузе и истории открытия антибиотика грамицидина S (Галл, 1979; 1984; 1997). В совместной статье Я.М. Галла и М.Б. Конашева предложена историко-научная реконструкция взглядов Гаузе в областях экологии и учения об антибиотиках и значение этих исследований для судьбы генетики в СССР (Gall, Konashev, 2001). В.В. Малахов осветил экологические исследования Гаузе в рамках истории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ (Малахов, 2005, 2006). Научное творчество Гаузе он лаконично и очень точно охарактеризовал: «Блеск и простота гения» (Малахов, 2005). М.Г. Бражникова выполнила краткий анализ вклада Гаузе в поиск новых антибиотиков (Brazhnikova, 1987).

Творческий путь

Георгий Францевич Гаузе родился в Москве 27 декабря 1910 года. Его отец Франц Густавович Гаузе родился и вырос в Литве в рабочей семье. Дед Георгия Францевича был столяром. Отец учился в Санкт-Петербурге, где получил специальность архитектора.

Впоследствии он стал профессором и деканом факультета Московского архитектурного института. Франц Густавович опубликовал несколько книг по архитектуре, в том числе и «Железобетон в XX веке» (1927 г.). Мать Надежда Михайловна Гаузе, урожденная Иванова, была балериной Большого театра, ее отец — скрипачом в оркестре этого же театра.

Молодой Георгий еще в школе стал интересоваться зоологией беспозвоночных, и в возрасте 15 лет познакомился с известным московским зоологом Владимиром Владимировичем Алпатовым (1898—1979). В 1925—1927 гг. Гаузе очень часто бывал в Зоологическом музее Московского университета, где работал Алпатов, слушал его лекции и был поражен широким научным кругозором ученого, особенно в области биометрии, экологии, генетики и эволюционного учения. Еще до поступления в университет Гаузе подготовил свою первую научную работу по изменчивости у азиатской саранчи с использованием биометрических методов (Гаузе, 1928). Он изучал сезонную, половую и географическую изменчивость у стадных и одиночных форм. Статья Гаузе заканчивается благодарностью Алпатову за выбор темы и руководство работой, она была опубликована в России и Германии.

В 1927 г., в возрасте 17 лет, Гаузе поступил в Московский университет на биологическое отделение физико-математического факультета. В это время советское правительство проводило политику по активному набору студентов из представителей рабочего класса, поэтому юноше из интеллигентной семьи было очень трудно поступить в университет. Его приняли лишь благодаря ходатайству группы профессоров, в котором отмечались выдающиеся способности Гаузе. Этот документ был подписан директором Зоологического музея университета профессором Г.А. Кожевниковым (1866—1933) и ученым хранителем коллекций музея Алпатовым.

Вскоре после поступления Гаузе в университет, в 1927 г., Алпатов, получив Рокфеллеровскую стипендию, уехал в длительную научную командировку в США. При этом он просил своего коллегу и друга профессора Е.С. Смирнова (1898—1977) руководить

научной работой молодого Гаузе. В 1928 г., когда Гаузе был студентом первого курса, Смирнов пригласил его «по совместительству» поступить младшим научным сотрудником в возглавляемую им лабораторию Биологического института им. К.А. Тимирязева при Коммунистической академии. Институт, возглавляемый Михаилом Сергеевичем Навашиным (1896–1973), в то время был крупнейшим биологическим научным центром в Москве, там работали многие выдающиеся биологи. Гаузе с головой окунулся в жизнь института. Участие в научных конференциях и семинарах, активная исследовательская работа по вопросам математической биологии (которой так увлекался и Смирнов) были очень полезны для становления молодого ученого. В 1929 г. Гаузе совершил научное путешествие на Северный Кавказ, где изучал изменчивость и экологию прямокрылых методами математической статистики, продолжая в природных условиях тему первой статьи, выполненной на музейном материале под руководством Алпатова (Gause, 1930, 1931, 1932). Руководителем этих интереснейших работ, сочетающих натурализм и математику, был Смирнов. Гаузе оставался благодарен Смирнову и сохранил с ним связь на всю жизнь, поздравляя его с юбилеями и праздниками.

Рассматривая историю творческой деятельности Гаузе в целом, можно отметить, что уже в этот ранний период закладывались ростки будущей книги «Борьба за существование», в которой натурализм, эксперимент и математика слились воедино. Однако Гаузе еще предстояло выполнить «решающие эксперименты», поэтому возникает вопрос: каков был путь к ним?

В 1929 г. Алпатов вернулся из США, где он провел два года в лаборатории популяционных исследований проф. Р. Перля (1879–1940) — директора института биологических исследований при университете им. Джонса Хопкинса в Балтиморе. Перль вновь открыл логистическую кривую популяционного роста (Pearl, Reed, 1920). Биологический смысл кривой состоит в том, что в условиях действия лимитирующих факторов (пища, температура, влажность), популяционный рост животных подчиняется S-образной кривой. Свои популяционные исследования Перль начал во время изучения численности населения США, а затем перенес их в лабораторию и проводил на самых разнообразных объектах. После того, как Перль побывал в лаборатории Т. Моргана в Колумбийском университете, его любимым объектом стала плодовая мушка дрозофила (Pearl, 1927, 1932). Алпатов активно включился в «дрозофильный» проект Перля и выполнил ряд экспериментальных исследований по воздействию температуры на продолжительность жизни насекомых при различных плотностях популяции (Alpatov, 1929; Алпатов, 1934). С работ Перля и Алпатова началось развитие экспериментальной биодемографии. Авторы выдвинули концепцию «скорости жизни» (rate-of-living): длительность жизни сокращается пропорционально ускорению метаболизма. Концепция и эксперименты Перля–Алпатова были проверены в 2006 г. М.Д. Голубовским и Н.Я. Вайсман, которые показали, что при оптимальной температуре самки контрольной линии *Drosophila melanogaster* жили 84,7 дня, а самцы — 51,7 дня. При +29 °С срок жизни у разных полов сократился соответственно до 43,7 и 29,6 дней. Напротив, понижение температуры среды до +16 °С продлевало жизнь мух в два-три раза по сравнению с опытом. Отсюда последовал вывод: «Результат опыта находится в полном соответствии с первыми наблюдениями Перля и Алпатова» (Голубовский, Вайсман, 2006, с. 14).

Дух экспериментаторства Алпатов привез из Балтимора в Москву. Под влиянием Алпатова московский энтомолог Смирнов и его ученики начали изучение плотности

популяции как экологического фактора (Смирнов, Кузина, 1933; Полежаев, 1934). Многочисленные исследования в данном направлении обобщил в своей работе Алпатов (1934).

И все же самым главным в деятельности Алпатова в 1930-е гг., возможно, следует считать то, что он был учителем и ближайшим другом Гаузе. Алпатов рассказал Гаузе о выдающихся работах Перля по математической и экспериментальной экологии. В это время были опубликованы также классические работы математика Вито Вольтерра (1860–1940) по математической теории борьбы за существование, а также работы в этой области статистика Альфреда Лотки (1880–1949), работавшего некоторое время в институте Перля. Алпатов постоянно контактировал с Лоткой на научных семинарах Перля, где обсуждались новейшие теоретические и экспериментальные исследования в области популяционной биологии. Эти теоретические работы открывали большие перспективы для развития экологии, и молодой Гаузе решил немедленно начать работу в этой области в лаборатории экологии Биологического института. Заведующий лабораторией Смирнов, по словам Гаузе, прекрасно понимавший важность этих работ, обещал не мешать исследованиям. Вначале Гаузе как бы повторил исследование Перля по росту человеческих популяций. Уже в начале 1930 г. он подготовил статью для журнала «Доклады АН СССР» под названием «Логистическая кривая роста населения Ленинграда и Европейской части СССР» (Гаузе, 1930). В 1930–1931 гг. Гаузе выполнил ряд работ с культурами дрожжевых клеток по проблемам роста изолированных и смешанных популяций различных видов (Гаузе, 1934а) При этом у молодого исследователя была возможность общаться с известными микробиологами того времени в Биологическом институте (проф. Е.Е. Успенский, проф. А.Н. Первозванский). Гаузе активно переписывался с Вольтерра, Перлем и Лотка.

В 1931 г. Гаузе окончил университет, и в 1932 г. Алпатов пригласил его работать научным сотрудником в организованную им лабораторию экологии и полезных беспозвоночных Биологического факультета МГУ¹. В этой лаборатории в 1932–1941 гг. Гаузе выполнил все свои основные работы по проблемам борьбы за существование и естественного отбора, а также по диссимметрии протоплазмы.

28 ноября 1932 г. Гаузе послал письмо Перлю с предложением опубликовать в США его книгу «Борьба за существование». Гонорар от публикации Гаузе планировал потратить на приобретение оборудования для своих дальнейших исследований². 15 декабря 1932 г. Перль ответил Гаузе. В целом он поддержал идею издания книги и даже дал согласие написать к ней предисловие. Однако из-за финансовой депрессии указал на возможные трудности с получением гонорара. Вместе с тем Перль заверил Гаузе, что приложит максимум усилий для публикации. «Публикация такой книги косвенно даст Вам значительно большие преимущества, чем деньги»³. В результате в конце 1934 г. книга Гаузе “The struggle for existence” была опубликована в Балтиморе с предисловием Перля. В течение 1960–1970-х гг. она несколько раз переиздавалась в США, в том числе в 1972 и в 2003 г. в серии «Классики математической биологии и экологии» (Gause 1934, 1972, 2003). В настоящее время эту работу легко найти в свободном доступе в сети Интернет. Во Франции книга вышла под названием «Экспериментальная проверка математи-

¹ Архив МГУ. Ф. 443. Оп. № 1. Ед. хр. 36. Л. 16. В личном деле Гаузе есть справка, что с 25 марта по 10 октября 1931 г. он работал младшим научным сотрудником во Всесоюзном институте каучука и гуттаперчи.

² American Philosophical society. В: P. 312. Pearl paper.

³ Ibid.

ческой теории борьбы за жизнь» (Gause, 1935). Во французском издании книги Гаузе значительно расширил математический аппарат, и книга вышла в серии по математической биологии, которую издавали Ж. Тейсье и Ф. Леритье. Она широко цитируется биометриками, но менее доступна для натуралистов.

Гаузе хорошо чувствовал, что после того как проведенные эксперименты и полевые исследования указали на важность концепции экологической ниши, необходимо совершенствовать всю дарвиновскую теорию борьбы за существование. Для такой работы необходим был партнер, безукоризненно владеющий математическим аппаратом. В 1934–1937 гг. Гаузе тесно сотрудничал с известным математическим физиком Александром Адольфовичем Виттом (1904–1938), в соавторстве с которым он опубликовал несколько теоретических статей по математическому моделированию важнейших синэкологических процессов, таких как конкуренция, симбиоз, комменсализм, мутуализм, широко используя предложенный А. Пуанкаре метод изоклин (см.: Gause, Witt, 1935).

Гаузе и Витт исследовали возможные ситуации, когда виды принадлежат к одной или к нескольким экологическим нишам. Эти исследования предопределили дальнейший путь экспериментов Гаузе, где понятие экологической ниши заняло центральное место. Витт был учеником академика Л.И. Мандельштама (1879–1944) и прекрасным специалистом в области теории колебаний и теории относительности. Он регулярно посещал заседания биофизического центра МГУ, где и состоялось его знакомство с Гаузе. Витт был арестован в 1937 г. и сослан на 10 лет в лагерь на Колыму. В 1938 г. Витт был расстрелян. Так внезапно в СССР оборвалась важная теоретическая линия в экологии, получившая международное признание, поскольку совместные работы Гаузе и Витта широко цитировались и переиздавались. Особенно широкую известность получила их статья «Поведение смешанных популяций и проблема естественного отбора» (1935), ссылка на которую дается выше. Работы Гаузе по экспериментальному и математическому изучению борьбы за существование на моделях популяций микроорганизмов и простейших привлекли большое внимание многих экспериментальных биологов из различных стран. В 1936 г. эти работы были успешно защищены Гаузе в качестве докторской диссертации на тему «Исследования по динамике смешанных популяций». Официальным оппонентом на защите диссертации Гаузе выступил В.И. Вернадский.

До поступления на работу в лабораторию Алпатова, Гаузе около года, в 1931–1932 гг., трудился в биохимической лаборатории Политехнического музея в Москве, где в то время работали профессор А.Р. Кизель и его ученики А.Н. Белозерский и В.Л. Кротович. Впоследствии Кизель был арестован в Москве в декабре 1941 г. и расстрелян в 1944 г. (Ванюшин, 2006). В этой лаборатории Гаузе впервые заинтересовался биологическим действием оптических изомеров и проблемой асимметрии протоплазмы (аминокислоты, сахара). Здесь у него сложились дружеские отношения с А.Н. Белозерским, и в самый ранний период работы над антибиотиками, в 1942–1943 гг., он предложил Белозерскому выполнить биохимический анализ грамицидина S (Гаузе, Бражникова, Белозерский, Пасхина, 1944; Belozerskii and Passhina, 1944; Белозерский, Пасхина, 1945).

Летом 1933 г. академик В.И. Вернадский (1863–1945) пригласил Гаузе и Алпатова посетить его в санатории Академии наук «Узкое», где он отдыхал. Во время встречи Гаузе рассказал о своих работах по асимметрии протоплазмы. Эти исследования очень заинтересовали Вернадского, и он пригласил Гаузе работать в своей лаборатории. К сожалению,

Гаузе не смог реализовать эту возможность, но уже через год, в августе 1934 г., он передал Вернадскому первую часть своих «Исследований по диссимметрии протоплазмы», которые были опубликованы в Трудах лаборатории Вернадского (Гаузе, 1937a,b). Начиная с 1934 г. Гаузе часто встречался с Вернадским. Обычно раз в месяц тот приглашал Гаузе к себе домой, и они обсуждали проблемы асимметрии протоплазмы, а также проблемы экологии, которые очень волновали Вернадского, так как его исследования были связаны с закономерностями роста живого вещества в биосфере.

Последняя встреча с Вернадским произошла в декабре 1944 г., когда подполковник медицинской службы Гаузе возвратился со Второго Прибалтийского фронта. Во время встречи Гаузе рассказал о работах по испытанию антибиотиков в полевых госпиталях под руководством академика Н.Н. Бурденко (1876–1946). Владимир Иванович очень обрадовался результатам этих работ, попросил Гаузе подготовить книгу по антибиотикам, адресованную широким кругам медиков, микробиологов и химиков, и дал согласие быть ее редактором. Книга была опубликована в научно-популярной серии АН СССР под названием «Лекарственные вещества микробов» (Гаузе, 1946). В этот написанный доступным, ясным языком труд вложено столько мастерства и творческой энергии, что он читается как увлекательная повесть. На отдельной странице книги содержится посвящение памяти В.И. Вернадского.

Несомненно, встречи и научные контакты между Вернадским и Гаузе были взаимно полезны и интересны обоим. Об этом свидетельствуют слова самого Владимира Ивановича. В письме к академику Н.Г. Холодному он писал: «Я уже давно имею научную связь с выдающимся биологом, Г.Ф. Гаузе, которого очень высоко ставлю» (цит. по: Поруцкий, 1967, с. 166).

Исследования Гаузе по диссимметрии протоплазмы выросли из его ранних работ по экологии и теории эволюции: ученый просто расширил методы изучения экологических и эволюционных процессов, введя новый биохимический аспект. Его эксперименты по эффектам оптических изомеров аминокислот, алкалоидов и синтетическим компонентам, воздействующим на рост простейших и дрожжей, были подробно изложены в книгах «Асимметрия протоплазмы» и «Оптическая активность и живая материя», изданных в СССР в 1940 г. и практически сразу в США — в 1941 г. (Гаузе, 1940с; Gause, 1941b).

В чем же суть совершенно новой исследовательской программы Гаузе, которая уже относится к области не классической, а молекулярной биологии? Известно, что все аминокислоты вращают плоскость поляризованного света в левую сторону и называются L-изомерами, а сахара — в правую сторону и называются D-изомерами. Проблема диссимметрии протоплазмы имела длительную историю, начиная с фундаментальных



Г.Ф. Гаузе в лаборатории (1942 г., фотография из архива Я.М. Галла)

исследований Л. Пастера (1822–1895), но изучалась она в основном химиками-органиками и физиками, — Гаузе внес в нее свой оригинальный вклад.

До Гаузе никто не рассматривал данную проблему в аспекте биологической эволюции. Возникновение оптически активной протоплазмы, по Гаузе, представляло собой биологически прогрессивное явление, так как повышало интенсификацию функций клеточных структур. Организмы, которые приобрели диссимметрическую протоплазму, получали преимущество в борьбе за существование. Возникновение оптически «чистой» протоплазмы осуществлялось мутациями и естественным отбором, а не таинственными силами, как предполагал Пастер и его последователи. Соединение эксперимента с эволюционным подходом в проблеме стереоизомерии клетки и предопределили столь внезапный и, можно даже сказать, непредсказуемо огромный успех монографий Гаузе по данной тематике.

После открытия антибиотиков исследования по стереоизомерии клетки приобрели новое звучание, так как вскрывали биохимический и молекулярный механизм действия изомеров у пептидных антибиотиков. В исследованиях Гаузе по антибиотикам сошлись практически все линии ранних довоенных экологических, эволюционных и цитологических исследований (Гаузе, 1947; см. также: Галл, 1997). Сама судьба подготовила Гаузе к тому, чтобы стать одной из важнейших мировых фигур в области изучения антибиотиков.

Еще до исследований по антибиотикам, работая в лаборатории экологии МГУ в 1937–1941 гг., Гаузе начал выполнять важнейшие работы по экспериментальному изучению естественного отбора. Они явились логическим продолжением исследований по борьбе за существование. Применяя разработанные и хорошо апробированные в лаборатории методы исследований к ранее использовавшимся культурам простейших, можно было прямо решать фундаментальные проблемы теории естественного отбора. Остается вопрос — чем был мотивирован переход Гаузе к изучению проблем естественного отбора экспериментальными методами, и как отличалась его обширная исследовательская программа от уже намеченных путей изучения естественного отбора методами генетики популяций, интенсивно развивавшихся в 1920–1930-х гг.?

В 1980-е гг., возвращаясь к истории своих экспериментов по естественному отбору, Гаузе писал: «В 1935–1936 гг. в отечественной литературе по эволюционным вопросам очень широко обсуждались проблемы естественного отбора, и, в частности, вопрос о возможной замене фенотипической геноадаптации в процессе эволюции. Однако, при этом не делалось никаких попыток экспериментально изучить эту проблему, и установить когда, и при каких условиях, возможна замена фенотипической геноадаптации» (Гаузе, 1984, с. 5).

Широкие экспериментальные исследования по выявлению связи между модификациями и мутациями в процессе естественного отбора выполнили Гаузе и младший научный сотрудник Н.П. Смарагдова в 1938–1944 гг. (Гаузе, 1939а; 1940а,б; Gause, 1939b; 1941а; 1942; Смарагдова, Гаузе, 1939; Смарагдова, 1940; 1941; 1944; Гаузе, Алпатов, 1941; Gause, Smaragdova, Alpatov, 1942). Гаузе обобщил эти исследования в монографии «Экология и некоторые проблемы происхождения видов». Эта книга была подписана к печати 29 июня 1941 г., через неделю после начала Великой Отечественной войны, но не была опубликована. До сих пор остается тайной, почему монография Гаузе не увидела свет? Во время войны не прекращался выпуск научной литературы, тем более в Москве. Вероятно, это было связано с фамилией «Гаузе», которая была ближе к немецкому, чем к русскому происхождению. Уже в самом начале войны люди с немецкими или похожими на немецкие фамилиями попадали под особый контроль

НКВД. После окончания войны книга Гаузе была напечатана в сокращенном виде в США под названием «Проблемы эволюции» (Gause, 1947). В полном объеме она увидела свет лишь в 1984 г., книга была подготовлена к печати сотрудниками Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники РАН и опубликована в тематическом сборнике «Экология и эволюционная теория» (Гаузе, 1984).

В сентябре 1939 г. началась Вторая мировая война, ситуация в мире резко изменилась, и Гаузе начал активно работать по оборонной тематике. В 1940 г. по его инициативе Дезинфекционный институт Минздрава СССР заключил договор с лабораторией экологии МГУ по вопросам изучения действия дезинфицирующих веществ. Все те методы, которые применялись Гаузе для изучения борьбы за существование и естественного отбора в культурах простейших, стали использоваться для изучения действия дезинфицирующих веществ. До открытия антибиотиков эти исследования имели оборонное значение и были связаны с защитой от бактериологического оружия.

Главный элемент новизны работ Гаузе состоял в том, что культуры простейших использовались вместо культур бактерий для тестирования дезинфицирующих веществ, а это позволяло быстро получать надежные результаты и резко ускорять темп научно-исследовательских работ. Часть исследований в этом направлении по представлению академика Е.Н. Павловского (1884–1965) была опубликована в Докладах Академии наук СССР. Важнейшее значение в этом цикле имела статья Г.Ф. Гаузе «О действии некоторых дезинфицирующих веществ на бактерии и на простейших» (Гаузе, 1940d).

Работая по оборонной тематике, Гаузе в 1940–1941 гг. близко познакомился с выдающимся деятелем советского здравоохранения академиком П.Г. Сергиевым (1893–1973). Он был главой Народного комиссариата здравоохранения РСФСР, председателем медицинского ученого совета и директором института малярии и медицинской паразитологии НКЗ СССР. На дальнейшее развитие и переход Гаузе к исследованиям в области медицины он оказал влияние, подобное тому, которое ранее оказал Алпатов в области биологии.

Вскоре после начала Великой Отечественной войны Гаузе пришлось покинуть стены университета. Он стал работать заведующим отделом государственной санитарной инспекции Сталинского района Москвы. Одновременно Гаузе работал по совместительству в Институте медицинской паразитологии и малярии Наркомздрава СССР. В это время из заметки, опубликованной в Лондонском журнале “Nature”, Гаузе узнал об успешном применении в американских военных госпиталях антибактериального препарата микробного происхождения тиротрицина, полученного доктором Р. Дюбо.

С того момента как в 1939–1940 гг. в Рокфеллеровском институте медицинских исследований в Нью-Йорке доктор Рене Дюбо (1901–1982) открыл первый лечебный антибиотик тиротрицин — пептидную смесь, создаваемую почвенной бактерией *Bacillus brevis*, — началась новая эра в развитии медицины. Дюбо родился во Франции и был прямым учеником З. Ваксмана, который в 1940 г. открыл актиномицин. В то время этот антибиотик не был внедрен в медицинскую практику из-за высокой токсичности. Правда, после 1950 г., когда началась эра противораковых антибиотиков, он получил новое развитие. Дюбо, по мнению некоторых историков науки, фактически продолжал традиции российских микробиологов в *emigré*: Виноградского, Липмана, Ваксмана (см.: Moberg, 2005).

Всю значимость антибиотиков для медицины в то время понимали лишь немногие, и академик Сергиев был в числе этих немногих. По предложению Гаузе в январе

1942 г. он организовал лабораторию антибиотиков в своем институте в Москве и назначил Гаузе заведующим этой лабораторией.

В 1937 г. Гаузе женился на Марии Георгиевне Бражниковой (1913–1998), которая училась в аспирантуре Всесоюзного института экспериментальной медицины по специальности «биохимия». Они познакомились на лекциях по биохимии в МГУ, которые читал профессор Е.С. Северин. Гаузе, будучи доктором наук, непрерывно пополнял свое образование в области биохимии и микробиологии. Так, по словам Марии Георгиевны, в 1939–1940 гг. Гаузе прослушал и проработал полный практикум по медицинской микробиологии. Мария Георгиевна в то время работала над диссертацией под руководством профессора Д.Л. Рубинштейна на тему «Обмен у эритроцитов калиевого и натриевого типов». В 1940 г. у них родился сын Юра, ныне известный специалист в области молекулярной биологии. В годы войны этот супружеский союз стал и глубоким, плодотворным творческим союзом. Гаузе и Бражникова уже летом 1942 г. получили первый оригинальный отечественный антибиотик грамицидин S (грамицидин советский). Антибиотик изолировали из линии *Bacillus brevis* (var. *Gause-Brajnikova*), обитающей в почвах Подмосковья. Таким образом, талант Бражниковой как химика, выделяющего новые природные соединения, в сочетании с подходом Гаузе как микробиолога и широкого биолога-эволюциониста очень быстро дали важные результаты. Антибиотики являются продуктами борьбы за существование у микробов, и поэтому все прежние исследования Гаузе в области экологии, борьбы за существование и естественного отбора у микроорганизмов составили фундамент для изыскания продуцентов новых антибиотиков. Таким образом исследования по теории эволюции получили свое логическое продолжение в работе по изысканию продуцентов новых антибиотиков.

Результаты последовали очень быстро — грамицидин S оказался весьма эффективным при лечении гнойных инфицированных ран. Его удалось внедрить в практику здравоохранения, и уже в 1943–1944 гг. он широко использовался в госпиталях и в военно-полевых условиях (Гаузе, Бражникова, 1943а; Гаузе Бражникова, 1943b; Циркуленко, Кост, Стенко, 1943; Гуляева, 1943; Бурденко, 1946).

Этот первый лечебный антибиотик, открытый в СССР, до сих пор используется в медицине при лечении горловых инфекционных заболеваний, не имея резистентных штаммов микробов. Только почему-то в аптеках он рекламируется под названием «граммидин». Старый антибиотик не просто улучшает состояние здоровья больного, а именно лечит.

В 1943–1945 гг. Сталинские премии не присуждались, по-видимому, ввиду большой занятости Сталина, ведь все списки номинантов он всегда просматривал лично (Волков, 2004). В 1946 г. состоялось награждение большой группы писателей, музыкантов и ученых. Гаузе, Бражникова и Сергиев были удостоены Сталинской премии третьей степени за открытие и внедрение грамицидина S в медицинскую практику. В 1979 г. Американский институт по истории фармацевтики при финансовой поддержке Американского химического общества провел представительную конференцию по истории антибиотиков. Для исследования истории и специалисты выбрали, по их мнению, три первых важнейших антибиотика: пенициллин, грамицидин S и стрептомицин (Parascandola, 1980).

В статье Гаузе, посланной участникам международного симпозиума по истории антибиотиков, четко отстаивалась линия доказательств, идущая от одной из первых статей по антибиотикам «Борьба за существование у микробов на службе лечения ран»



М.Г. Бражникова в работе над Грамицидином S
(1942 г., фотография из архива Я.М. Галла)

(1943), что его ранние исследования по борьбе за существование и естественному отбору составляют теоретические основы современного учения об антибиотиках (Гаузе, 1943; Gause, 1980). Он постулировал, что антибиотики представляют собой естественный продукт и представляют собой химическое оружие, которое используется микроорганизмами в конкуренции за ресурсы в конкретной среде. В то же время он проявил резкое несогласие с З. Ваксманом, который утверждал, что антибиотогенез — искусственный процесс, создаваемый микробиологом в условиях лаборатории.

В августе 1946 г. Ваксман прочитал курс лекций по антибиотикам в АН СССР, и в том же году они были опубликованы. В лекциях Ваксман прямо заявлял, что «применение дарвинизма в микробиологии себя не оправдывает» (цит. по: Гаузе, 1946, с. 56). В критическом обзоре лекций Ваксмана Гаузе писал: «Ошибочная теоретическая позиция Ваксмана вполне очевидна. Образование антибиотиков представляет собой сложный процесс борьбы за существование между разными микробами» (Гаузе, 1946, с. 57).

В начале 1944 г. грамицидин S был передан по линии Красного Креста британским ученым для более детального структурного анализа. Циклическая декапептидная структура этого антибиотика была изучена нобелевским лауреатом Р. Синжем⁴ (Singe, 1945), а трехмерная структура была установлена другим нобелевским лауреатом Д. Хочкинсом в соавторстве с Г. Шмидтом, беженцем из Германии, а также Б. Аутоном (Schmidt, Hodgkin, Outon, 1948; подр. см.: Ferry, 1998). В работе принимала участие и Маргарет Робертс, которая работала в лаборатории Хочкинса и проводила измерения кристаллов

⁴Synge Richard (1914–1994) — нобелевский лауреат 1952 г. за изобретение парциальной хроматографии. В нобелевский цикл работ вошли исследования по кристаллическому изучению грамицидина S.

при помощи рентгеновских лучей. Она впоследствии ушла из химии в политику и стала всемирно известной под фамилией в замужестве — Маргарет Тетчер.

В 1949 г. Гаузе и Бражникова открыли альбомуцин — антибиотик с очень низкой токсичностью, он широко применялся при лечении воспаления легких даже у детей (Гаузе, Бражникова, 1951; Доброхотова, 1951; Лурь, Линяева, 1951).

В 1951 г. Гаузе и его сотрудники изолировали линию, производящую антибиотик колимицин, который позднее был идентифицирован с неомицином, открытым Ваксманом в это же время (Гаузе, 1959b).

До августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Гаузе работал в рамках широкой международной кооперации, публикуя новейшие данные по антибиотикам в престижных международных изданиях. Но сразу же после сессии, в сентябре 1948 г., состоялось расширенное заседание Президиума АМН СССР, на котором было принято постановление об освобождении от работы Гаузе, Л.Я. Бляхера и Д.Н. Насонова в силу их «менделистски-морганистски-вейсманистских» взглядов. В это же время в «Правде» появилась статья, в которой Гаузе был обвинен в шпионаже за передачу грамицидина S Великобритании (Gall, Konashev, 2001). Однако большая трагедия прошла мимо Гаузе и его сотрудников. Руководство страны и высшие военные чины уже хорошо понимали, что антибиотики являются решающим средством в защите против бактериологического оружия, и только поэтому жизнь и деятельность ученого, направленная на создание национальной безопасности, была не только продолжена, но и получила новое развитие.

В 1948 г. лаборатория Гаузе была выведена из состава Института малярии и медицинской паразитологии и преобразована на правах самостоятельного института в Лабораторию антибиотиков АМН СССР. Лаборатория просуществовала до марта 1953 г. и в дальнейшем постановлением Совета Министров СССР от 23 октября 1953 г. на основе лаборатории, которую возглавлял Гаузе, был организован Всесоюзный научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков АМН СССР. Директором института был назначен С.Д. Юдинцев (1901–1959) — фармаколог по специальности, Гаузе получил должность заместителя директора института по научной работе и заведовал отделом микробиологии. Возглавить институт в период его организации Гаузе не смог по сугубо личным мотивам. Он не принял предложение вступить в КПСС, а это было условием возглавить институт, во всяком случае, поставленным для него лично.

Юдинцев до назначения директором института (1938–1948) в течение 10 лет работал деканом биологического факультета МГУ и был снят с должности в связи с событиями августа 1948 г. Он активно поддерживал все антилысенковские акции в университете, и даже был одним из организаторов в феврале 1948 г. Всесоюзной конференции по дарвинизму, направленной на критику лысенковских взглядов об отсутствии внутривидовой борьбы у организмов (Корсаков, 2010). После увольнения из университета Юдинцев был принят на работу в Лабораторию антибиотиков АМН СССР, которую возглавлял Гаузе, на должность старшего научного сотрудника и вел важные научные исследования в области фармакологии антибиотиков.

В 1960 г. Гаузе был назначен директором института и продолжал работать в этой должности до кончины. Деятельность института протекала по трем основным направлениям: Гаузе возглавлял отдел микробиологии, главная работа которого состояла в поиске продуцентов антибиотиков. Отдел химии возглавила Бражникова, и это подразделение отвечало за изоляцию и изучение химических и физических свойств антибиотиков, включая методы ядерно-магнитного резонанса. В.А. Шорин организовал отдел

фармакологии и химиотерапии, результаты деятельности которого широко использовались медиками как базовые в практической деятельности.

Обстановка в институте была творчески напряженной и дружеской. Гаузе полагал, что он должен знать по имени каждого сотрудника института, поэтому штат сотрудников составлял 200 человек, включая лаборантов и административных работников. При этом отвергались всякие предложения сверху по увеличению штата института. Сами же сотрудники называли свое учреждение институтом «Г.Ф. и М.Г.».

В институте было открыто удивительно много антибактериальных и противораковых антибиотиков, и лишь часть из них была внедрена в медицинскую практику. Многие антибиотики широко использовались в разнообразных структурных и функциональных исследованиях, особенно в области молекулярной биологии.

Среди важнейших антибиотиков, открытых и изученных в институте, следует назвать такие антибактериальные препараты, как мономицин, ристомицин, линкомицин, канамицин, гелиомицин. Широко внедрены в медицинскую практику и противоопухолевые антибиотики: оливомицин, брунеомицин, рубомицин, карминомицин, блеомицин (Гаузе, Дудник, 1987). «Благодаря работе ученых НИИИНА в России после 20-летнего перерыва, наконец, налаживается промышленный выпуск нового гликопептидного антибиотика эремомицина. Это семнадцатая разработка за полувековое существование института» (Ефременкова, 2006). Результат поистине выдающийся, ведь в реальной медицинской практике используется не более 100 антибиотиков.

Гаузе вел научную деятельность в самых различных направлениях, успешно комбинируя теоретические принципы для идентификации новых антибиотиков с практикой, требующей внедрения новых препаратов в медицину. Он разработал эколого-географическую стратегию поиска новых антибиотиков, основанную на допущении, что более богатые почвы с более разнообразной микрофлорой (например, субтропики и тропические области) будут содержать больше антагонистических линий, чем почвы более умеренных климатических зон. Согласно Гаузе, сами антибиотики как орудия в борьбе за существование подвергаются процессу эволюции. Эти принципиальные идеи были изложены им впервые в законченной форме в монографии 1957 г., которая была переведена на английский и немецкий языки (Гаузе, 1957).

Наряду с огромной научно-исследовательской работой Гаузе в 1940–1950-е гг. преподавал на биологическом факультете МГУ, читая оригинальный курс под названием «Учение об антибиотиках». Курс имел огромный успех у студентов и преподавателей, и лекции Гаузе, впервые изданные в 1949 г., несколько раз переиздавались (см., напр.: Гаузе, 1959а). Постоянные связи Гаузе с МГУ позволили ему отбирать студентов для работы в свою лабораторию, а позднее и в его отдел микробиологии института.

В 1950 г. С. Хакманн открыл противораковое действие актиномицина, и Гаузе сразу же окупился в новую область творческого поиска (Гаузе, 1954). Позднее, используя *in vitro* культуры раковых клеток, он вместе со своим учеником Ю.В. Дудником разработал модели для изучения механизмов действия антибиотиков на молекулярном уровне (Гаузе, Дудник 1982). Деятельность Гаузе и его института быстро получила мировое признание. В 1966 г. Гаузе был приглашен в общество химической индустрии Лондона прочитать лекцию на тему «Аспекты исследования антибиотиков» (Gause, 1966). Вся она посвящена методам поиска противораковых антибиотиков — Гаузе дал сравнительный анализ поиску противораковых антибиотиков в трех ведущих странах в этой области исследования: США, СССР и Японии.

Гаузе вместе с учениками создали оригинальный «Определитель актиномицетов», изданный АН СССР в 1983 г., который вскоре был переведен в Венгрии на английский язык (Гаузе, Преображенская, Свешникова, Терехова, Максимова, 1983).

Заслуги Гаузе в области теории эволюции очень высоко были оценены в юбилейный год Ч. Дарвина. В 1959 г. в Чикаго состоялась крупномасштабная конференция, посвященная 150-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 100-летию выхода в свет «Происхождения видов» и вошедшая в историю науки как триумф современного дарвинизма. Гаузе был приглашен в качестве почетного гостя конференции и на первом заседании находился в президиуме вместе с Ф. Добржанским, Э. Майром и Дж. Симпсоном. Его поездка состоялась благодаря гранту, полученному от Национальной академии наук США. На конференции Гаузе выступил с докладом «Дарвинизм, микробиология и рак», в котором показал, что вся сравнительная патология возникла и развивается в духе дарвиновых идей (Gause, 1960). По словам Н.Н. Воронцова, когда он приступил к подготовке первого тома «Проблем эволюции», то сразу же пригласил Гаузе дать материалы для тематического сборника. Тот любезно согласился и вскоре прислал статью под названием «Некоторые проблемы раковой клетки в свете эволюционной биологии» (Гаузе, 1968). Позже Гаузе принял активное участие в издании коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (Галл, Гаузе 1983). В последние годы жизни он интересовался методологическими и философскими проблемами биологии и вместе с Р.С. Карпинской, которая была консультантом методологических семинаров в его институте, написал много статей и рецензий (см. напр.: Гаузе, Карпинская, 1980).

Таким образом, во всей своей разнообразной научной деятельности Гаузе следовал эколого-эволюционному подходу, который был разработан им в совсем еще молодые годы.

Умер Георгий Францевич 2 мая 1986 г. в Чернобыльские дни. В 2002 г. по ходатайству Президиума РАМН, Институту по изысканию новых антибиотиков РАМН присвоено имя Г.Ф. Гаузе.

Книга Г.Ф. Гаузе “The struggle for existence”: экологическая ниша и закон Гаузе

Великие научные открытия бывают совершенно разными: это и чисто теоретическое обобщение, поражающее своей радикальной мыслью, и остроумный эксперимент, иногда называемый решающим, удивительный результат которого сигнализирует о поворотном пункте в развитии науки. Теория эволюции Дарвина — хороший пример деятельности гениального синтетического ума. Примером второго рода деятельности служат эксперименты Гаузе по конкуренции. Никто из биологов не оспаривает тот факт, что это одни из наиболее четких экспериментов. Их привлекательность заключается в красоте и простоте. Хотя до Гаузе ряд натуралистов высказывались о конкурентном вытеснении видов, никто не мог экспериментально показать, как это происходит на самом деле. Микроскопические организмы (дрожжевые клетки, простейшие) оказались таким удобным объектом, что в кратчайший срок были получены результаты необходимой точности, которые и по сей день нельзя получить на других



Г.Ф. Гаузе в лаборатории
(1970-е годы, фотография из архива Я.М. Галла)

объектах. Даже критики закона Гаузе очень высоко оценивали экспериментальный гений и артистическое чувство ученого (Ayala 1970).

Выражение «закон Гаузе» появилось в сороковых годах, после того как Гаузе в экспериментах на простейших (1931–1935 гг.) показал, что два вида не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если они конкурируют за ресурс, ограниченность которого является непосредственным и единственным фактором, лимитирующим обе видовые популяции. Иногда закон Гаузе формулируется в терминах экологической ниши: два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу. Представления об экологической нише существовали давно. Так, американский натуралист Дж. Гриннелл (Grinnell, 1917), впервые предложивший данный термин, характеризовал его как пространственное распределение видов. Экологическая ниша определялась в качестве понятия, близкого к местообитанию. Позднее английский натуралист Ч. Элтон (Elton, 1927, 1931) создал функциональную концепцию ниши, в которой подчеркивалась специфическая роль вида в экосистеме, в особенности его отношение к пище. Но до экспериментов Гаузе концепция экологической ниши никак не связывалась с идеей о конкурентном вытеснении видов.

Эксперименты Гаузе по конкуренции у простейших просто восхитительны и не случайно один из лидеров современной экологии Э. Хэтчинсон именно эти эксперименты и книгу Гаузе 1934 г. “The struggle for existence” назвал «краеугольным камнем современной экологии» (Hutchinson, 1978).

Вначале для экспериментов объектами исследований служили *Paramecium aurelia* и *P. caudatum*. Был изучен рост каждого вида в чистой культуре, вычислены коэффициенты размножения, внутривидовой конкуренции, максимальная численность популяции в определенном объеме среды обитания. Затем были созданы смешанные культуры

из двух видов, в которых определялся уровень межвидовой конкуренции, и выяснялись причины протекающих процессов. В этих исследованиях небольшая часть популяции ежедневно изымалась при помощи платиновой петли, и следовательно, искусственная смертность приближала ситуацию к естественным условиям, в которых часть организмов всегда погибает.

Конкуренция между двумя видами инфузорий, которые питались одним из видов дрожжей и обитали в одном пространстве, всегда заканчивалась вытеснением одного из видов. При этом исход конкуренции зависел не только от факторов среды, но также и от наличия продуктов обмена веществ конкурирующих видов. Это было новым и важным выводом, поскольку теоретические расчеты Вольтерра—Лотки обычно основывались лишь на учете исходных биологических свойств взаимодействующих видов.

Совсем по-иному складывались конкурентные отношения между *P. aurelia* и *P. bursaria*. Хотя и в этих опытах инфузории конкурировали за пищу и пространство, ни один из видов не исчезал, оба могли существовать неопределенно долгое время. Поскольку пищей для инфузорий в этой серии опытов служил смешанный корм, состоящий из дрожжей и бактерий, причину сосуществования видов можно было усмотреть в их пищевой специализации, которая должна была ослабить интенсивность конкуренции. Действительно, оказалось, что *P. bursaria* обитала в основном на дне пробирки и питалась оседающими дрожжевыми клетками, а *P. aurelia* находилась в верхней части пробирки и питалась преимущественно бактериями. Но и на корме, состоящем из одних только дрожжевых клеток, достигалось равновесие между видами, но при одном условии: если пробирка интенсивно освещалась. Объяснялось это тем, что вид, обитающий на дне пробирки, неминуемо исчез бы не от недостатка пищи, а от недостатка кислорода. Но этого не происходило, так как вид существовал в симбиозе с водорослью зоохлореллой, которая при ярком освещении снабжала его кислородом. Вид, более чувствительный к недостатку кислорода, обитал в верхней части пробирки, где воздуха было вполне достаточно. Следовательно, каждый вид существовал в своей собственной зоне, но выживание одного из них обеспечивалось симбиозом с водорослью.

На основании этих экспериментов Гаузе предложил свою концепцию экологической ниши, в которой объединил положение вида в пространстве и его функциональную роль в сообществе. Эти опыты по конкурентному вытеснению видов составили экспериментальную основу положения, вошедшего в мировую литературу под названием закона Гаузе, или принципа конкурентного исключения.

После проведения экспериментально-теоретических работ перед Гаузе встал вопрос о приложимости закона, который он сформулировал, к природным ситуациям. Георгий Францевич обратился за консультацией к Алпатову. Владимир Владимирович ответил, что необходимым материалом как энтомолог он не обладает, но на третьем этаже работает широкий полевой зоолог, который, вероятно, сможет помочь. Речь шла об Александре Николаевиче Формозове. Георгий Францевич провел длительную беседу с Формозовым, но так и не получил удовлетворительного ответа. И уже в конце беседы Формозов вдруг вспомнил случай, который он наблюдал на берегу Черного моря. Четыре вида крачек живут вместе и питаются сходной пищей, они добывают эту пищу на разном расстоянии от берега, и именно таким образом достигается сосуществование видов. Так закон Гаузе проник в натуралистический материал.

Результаты исследований Гаузе были опубликованы во многих отечественных и зарубежных изданиях. Но наиболее известной стала его книга “The struggle for existence”, вышедшая в свет в 1934 г. Книга Гаузе представляла собой очень естественный

синтез теоретической, экспериментальной и полевой экологии. В ней были намечены контакты между различными отраслями экологии и очерчена концептуальная схема синтеза экологических знаний (теория ниши и закон Гаузе). История биологии не знает случая, чтобы исследователь в возрасте 24 лет издал книгу, ставшую настольной для многих поколений экологов, натуралистов и математических биологов.

В 1940–1950-е гг. было показано принципиальное значение закона Гаузе для создания теории нишевой структуры биологических сообществ. Это стало особенно очевидным после развития Э. Хэтчинсоном (Hutchinson, 1944, 1957) концепции многомерной ниши. Согласно этой модели экологическую нишу можно представить как часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида. Расхождение экологических ниш разных видов путем дивергенции происходит за счет приуроченности к разным местообитаниям, разной пище и разному времени использования одного и того же местообитания (закон Гаузе).

Закон Гаузе и эволюционный синтез

Эксперименты Гаузе по конкуренции вошли практически во все учебники по общей и популяционной экологии. Но каким образом закон Гаузе получил эволюционную интерпретацию? Кто осуществил синтез популяционной экологии и теории эволюции?

Современная биологическая концепция вида утверждает, что вид всегда создает свою специфическую экологическую нишу, а видообразование характеризуется не только созданием репродуктивных изолирующих механизмов геномов, но и формированием новых экологических ниш. Более того, нишевой подход к видообразованию является более широким, чем чисто генетический, так как приложим к видам с асексуальными формами размножения. Э. Майр очень точно охарактеризовал современную концепцию вида, акцентируя внимание не только на генетических аспектах видообразования, но и на экологии вида и видообразования (Мауг, 1982, р. 274–275). Целесообразно привести его оценки, имеющие принципиальное значение для историков науки.

«В ходе развития современной концепции вида, вначале акцент исключительно делался на репродуктивной изоляции. Дэвид Лэк был человеком, который внес наибольший вклад в понимание экологического значения вида (Lack, 1944; 1947). **Исторически, интересно сравнить его эволюционную интерпретацию размера клюва у различных видов вьюрков Галапагоса** [Выделено мной. — Я.Г.]. В ранней статье (1945, но написанной около 1940 г.) он интерпретировал размер клюва как специфический видовой сигнал, т.е. как изолирующий механизм. В более поздней книге (1947), Лэк интерпретировал размер клюва как адаптацию к специфической видовой трофической нише, и именно эта интерпретация подтверждается многими исследованиями. Репродуктивная изоляция и нишевая специализация (конкурентное исключение) являются, таким образом, просто двумя сторонами одной монеты, или единого процесса видообразования. И лишь в одном случае, когда репродуктивная изоляция не может быть использована в качестве критерия вида, а именно, — в случае асексуальных форм, критерий оккупации экологической ниши приобретает самостоятельное или единственное значение». (Мауг, 1982, р. 274–275).

Майр ясно показал, как произошел синтез концепций репродуктивных изолирующих механизмов и экологической ниши и кто осуществил этот синтез. Но как все это произошло, и какое место закон Гаузе занимает в этом новом синтезе? Из каких личных наблюдений и литературных источников выросла двухступенчатая модель видообразования Лэка?

Разные источники свидетельствуют о том, что анализ формирования воззрений Лэка на видообразование нужно начинать с работ по вьюркам Галапагоса. Идейная основа первой статьи Лэка по вьюркам (Lack, 1940) и книги «Вьюрки Галапагоса» (Lack, 1945) одинакова. Книга 1945 г. была полностью подготовлена к печати в течение 1939–1940 гг. на основе материалов экспедиции (1938–1939) и изучения музейных экземпляров, имевшихся в США и Великобритании. В книге имеется раздел: «Функция межвидовых различий в размерах клюва» (ibid, p. 119–121). Но ни о каких экологических функциях речи нет. «Подобно другим видам близкородственные виды *Geospizinae* отличаются в размерах тела. Но нет доказательств, что эти различия связаны каким-либо образом с различиями в потребляемой пище, способе ее добычи или другими различиями в образе жизни видов» (ibid, p. 119).

Но еще в марте 1944 г. состоялось заседание Британского экологического общества, посвященное значению закона Гаузе для экологии и теории эволюции (Anonymous, 1944; Harvey, 1945). В докладе Лэка, прочитанном на заседании общества и в статье, опубликованной в журнале “Ibis” (Lack, 1944), развивались принципиально новые воззрения. Чем это объясняется?

Знаменитая книга «Дарвиновы вьюрки» (Lack, 1947) однозначно свидетельствует о том, что в течение 1943–1944 гг. Лэк «нашел время для написания настоящей книги по вьюркам, поставив себе целью дать более широкую разработку эволюционных проблем. Пересмотр первоначального материала совершенно неожиданно заставил меня заметно изменить свои взгляды на межвидовую конкуренцию и на различия в размерах клюва у вьюрков. Развитие новой точки зрения послужило одной из основных тем книги. **Мне странно, что вещи, кажущиеся сейчас очевидными, ускользнули от моего внимания четыре года назад** [Выделено мной. — Я.Г.]» (Lack, 1947, p. 6). О каких вещах идет речь? В краткой автобиографической заметке, помещенной в его книге «Экологическая изоляция у птиц», Лэк писал:

«В 1942 г. Майр впервые обосновал аллопатрическое видообразование, и его взгляды постепенно были приняты. В том же году Хаксли написал, что различия в размерах между близкородственными видами птиц означают экологическую изоляцию. В 1943 г., когда я переосмысливал эволюцию Дарвиновых вьюрков, я скомбинировал эти точки зрения и постулировал, что два хорошо отличимых подвида с достаточными генетическими различиями, предотвращающими свободное скрещивание, могут сохраняться в том же самом ареале лишь при условии, что они также достаточно отличаются в экологии. Это не позволяет одному из них элиминировать другого посредством конкуренции. Экологические различия могут быть небольшими, когда подвиды встречаются впервые, но с тех пор, как они встретились, особи с подобными различиями будут лучше выживать, чем организмы, у которых нет отличий. Эти различия будут усиливаться естественным отбором до тех пор, пока два вида не перестанут эффективно конкурировать за необходимые ресурсы» (Lack, 1971, p. 6).

Хаксли лишь постулировал экологическую изоляцию, которая может возникать между близкородственными видами в зоне перекрывания ареалов. Но где же было взять теоретические принципы, которые объяснили бы ее формирование и механизм



Слева направо: М.Г. Бражникова, Г. Гаузе, Р. Синж, его жена.
(Подмосковье, 1958 г., фотография из архива Я.М. Галла)

действия? По этому сложному вопросу Лэк сказал: «Я шел к идее экологической изоляции медленно, очень мучительно. В 1939 г. я читал и прямо отвергал утверждение Гаузе (Gause, 1939a) о важности экологической изоляции. В 1942 г. я полностью пренебрег точкой зрения Хаксли о значении различий в размерах тела у птиц и млекопитающих. Но именно обе идеи составили основу моих воззрений» (Lack, 1971, p. 6–7).

Интересно, что в списке литературы к статье 1944 г., ссылаясь на книгу Гаузе 1934 г., он отметил в ней 18–20-ю страницы, как самые, по-видимому, для него важные. На них Гаузе изложил концепцию ниши Элтона в своей трактовке в связи с принципами конкуренции и ее приложение к птицам и млекопитающим, а также ряд экспериментальных исследований, которые упомянуты в статье Лэка. Но на этих же страницах Гаузе изложил наблюдение Формозова над крачками, которые интерпретировались в аспекте сосуществования близкородственных видов, разделяющих пространственно-трофические ниши. Наблюдения Формозова уже прямо давали ключ к пониманию ситуации с вьюрками Галапагоса и воробьиными Британии (см.: Hutchinson, Formozov, 1989).

Именно наблюдения Формозова, изложенные Гаузе в аспекте конкурентного вытеснения или сосуществования близкородственных видов, могли убедить Лэка в том, что размер клюва, как и размер тела, могут создавать пищевые преферендумы и формируют пространственно-трофические ниши.

Я долго искал по литературным источникам слова самого Лэка на сей счет и составил довольно ясную картину, которая кратко изложена выше, а в более полной форме — в монографической статье 1984 г. (Галл, 1984). Но в 2006 г. я работал с архивом Лэка, который хранится в зоологической библиотеке Оксфордского университета. Именно при этом университете, будучи директором Института полевой орнитологии им. Эдварда Грея, Лэк выполнил все свои основные орнитологические и эволюционные работы.

В архиве хранится автобиографический очерк ученого объемом 26 страниц под названием «Моя жизнь как орнитолога-любителя». Архивный материал подтверждает картину эволюции взглядов Лэка, которая была составлена на базе литературы.

Нет сомнений в том, что благодаря книге Гаузе Лэк, наконец, нашел общий теоретический принцип, позволивший понять эволюционное значение конкуренции не просто как агента естественного отбора в процессах микроэволюции, но и как важнейшего фактора видообразования. Модель Лэка представляла настоящий синтез географической модели видообразования и закона Гаузе. Очень часто эволюционные изменения начинаются в условиях географической изоляции близкородственных популяций, когда прекращается поток генов между изолятами, но завершающая стадия происходит после вторичного контакта популяций. В этих условиях естественный отбор действует в сторону дивергенции (элиминация менее приспособленных гибридов), завершая формирование изолирующих механизмов.

В научном мире книга Лэка никогда не упоминается среди фундаментальных трудов, заложивших основы синтетической теории эволюции. Она вполне могла бы носить название «Экология и происхождение видов». Более того, теория эволюции, состыкованная с теоретической и экспериментальной экологией, стала поистине синтетической. Но и популяционная экология, «овеянная эволюционным синтезом», по удачному выражению Ф. Дарлингтона (Darlington, 1980), предлагала самым широким кругам натуралистов небольшое число довольно простых и красивых теоретических принципов для объяснения сложной реальности.

Заключение

Перечитывая труды Гаузе, посвященные борьбе за существование и естественному отбору, приходится удивляться умелому выбору тем — он творил как настоящий скульптор, отсекая все „лишнее“, и хорошо знал, что независимо от исследовательского темпа полученные результаты «выпадут в твердый осадок». В самом деле, теория естественного отбора вошла в современную эволюционную биологию и широко используется как объяснительное начало в любом исследовании — от популяционной динамики до эволюционной биологии развития.

Вклад Гаузе в теорию естественного отбора состоит в том, что он со свойственным только ему почерком подошел к решению экспериментальных проблем не с позиций специализированного направления, например экологии или генетики популяций, а как широкий зоолог, владеющий всем арсеналом знаний, необходимых для проведения работ «такого сорта». Поэтому в наши дни, когда резко возрос интерес к проблеме адаптивных модификаций с позиций мобильной и эпигенетики, не мешает вновь обратиться к экспериментам Гаузе, несущим таинственное универсальное знание.

В стране и в мире Гаузе был однозначно признан как один из крупнейших ученых. Официально он являлся академиком РАМН, иностранным членом Польской академии наук, иностранным членом Лондонского зоологического общества, советником ВОЗ по антибиотикам, иностранным членом Американского микробиологического общества и общества по общей микробиологии, членом Американской ассоциации по исследованиям рака, иностранным членом Нью-Йоркской академии наук. Он подготовил более 40 кандидатов и докторов наук и оказал влияние на их дальнейшую карьеру.

Великолепный ученый и врожденный лидер, он активно работал в самых тяжелых условиях, без компромиссов и негодных действий. Вполне естественно, что Институт по изысканию новых антибиотиков РАМН носит имя этого блестящего ученого и великого человека.

Автор выражает благодарность Наталье Берегой и Светлане Зенкевич за большую помощь в работе.

Литература

- Алпатов В.В.* Плотность населения как экологический фактор // Успехи современной биологии. 1934. Т. 3. Вып. 1. С. 229–251.
- Алпатов В.В.* Лаборатория экологии // Ученые записки Моск. гос. ун-та. Юбил. сер. Биол. 1940. Вып. 54. С. 51–59.
- Белозерский А.Н., Пасхина Т.С.* О химической природе грамицидина «С» // Биохимия. 1945. Т. 10. Вып. 4. С. 344–352.
- Бурденко Н. Н.* Лечение огнестрельных ранений // Труды 25-го Всесоюзного съезда хирургов. М.: Медгиз, 1946. С. 32–52.
- Ванюшин Б. Ф.* Воспоминания об учителе // Белозерский Андрей Николаевич. Научная и педагогическая деятельность. Воспоминания и материалы. К 100-летию со дня рождения. М.: Наука, 2006. С. 225–232.
- Волков С.* Шостакович и Сталин: художник и царь. М.: ЭКСМО, 2004. 256 с.
- Галл Я.М.* К дискуссии о законе Гаузе // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 50–60.
- Галл Я.М.* Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 109–152.
- Галл Я. М. Г. Ф.* Гаузе: эколог и эволюционист. СПб.: Альманах, 1997. 157 с.
- Галл Я.М., Гаузе Г.Ф.* Экспериментальное изучение борьбы за существование // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С.203–221.
- Гаузе Г.Ф.* К изменчивости у азиатской саранчи *Locusta migratoria L.* // Бюллетень постоянного Бюро Всерос. энтомофитопат. съездов. 1928. Т. 4. № 6. С. 915–929.
- Гаузе Г.Ф.* Логистические кривые роста населения Ленинграда и СССР // Докл. АН СССР. 1930. Сер. А. № 25. С. 663–666.
- Гаузе Г.Ф.* Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // Бюллетень МОИП. 1934. Отд. биол. Т. 43. Вып. 1. С. 69–87.
- Гаузе Г.Ф.* Пространственное строение протоплазмы // Тр. биогеохим. лаб. 1937а. Вып. 4. С. 273–293.
- Гаузе Г.Ф.* Исследования по диссимметрии протоплазмы. I. Сравнительный анализ влияния изомеров цинхонина на простейших // Тр. биогеохим. лаб. 1937б. Вып. 4. С. 295–299.
- Гаузе Г.Ф.* Естественный отбор у животных // Зоол. журн. 1939а. Т. 18. Вып. 4. С. 557–571.
- Гаузе Г.Ф.* Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солености среды // Зоол. журн. 1939б. Т. 18. Вып. 4. С. 631–641.
- Гаузе Г.Ф.* Исследования по естественному отбору у простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солонатоводных инфузорий рода *Euplotes* // Зоол. журн. 1940а. Т. 19. Вып. 3. С. 363–378.
- Гаузе Г.Ф.* Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. 1940б. Т. 1. № 1. С. 105–120.
- Гаузе Г.Ф.* Асимметрия протоплазмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940с. 156 с.

Гаузе Г. Ф. О действии некоторых дезинфицирующих веществ на бактерии и простейших // ДАН СССР. Новая серия. 1940d. Т. 27. № 6. С. 622–625.

Гаузе Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 2. С. 193–209.

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование у микробов на службе лечения ран // Успехи современной биологии. 1943. Т. 16. Вып. 5. С. 530–552.

Гаузе Г. Ф. Лекарственные вещества микробов. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946а. 71 с.

Гаузе Г. Ф. [Рец. на кн.:] Ваксман З. Антибиотики, их природа, получение и применение // М.: Изд-во АН СССР, 1946b; Сов. книга. № 12. С. 56–57.

Гаузе Г. Ф. Антибиотики и оптическая активность // Успехи современной биологии. 1947. Т. 23. Вып. 3. С. 404–412.

Гаузе Г. Ф. О влиянии антибиотиков на рост злокачественных опухолей // Вестник Академии медицинских наук СССР. 1954. Вып. 4. С. 29–33.

Гаузе Г. Ф. Лекции по антибиотикам. 3-е изд., доп. М.: Медгиз, 1959а. 355 с.

Гаузе Г. Ф. Предисловие // Антибиотик колимицин и его применение в клинике. М.: Медгиз, 1959b. С. 3–5.

Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5–105.

Гаузе Г. Ф., Алпатов В. В. 1941. Об обратной зависимости между врожденными и приобретенными свойствами организмов // Докл. АН СССР. Т. 30. № 3. С. 252–253.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Некоторые новые антибактериальные вещества, вырабатываемые микроорганизмами // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1943а. Вып. 4–5. С. 74–77. [первая публикация по грамицидину S]

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Грамицидин и его свойства // Советский грамицидин и лечение ран / Под ред. П. Г. Сергиева. М.: Медгиз, 1943b. С. 5–36.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г. Действие альбомидина на бактерий // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомидин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 3–7.

Гаузе Г. Ф., Бражникова М. Г., Белозерский А. Н., Пасхина Т. С. Биологическая и химическая характеристика кристаллического грамицидина С // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1944. Т. 13. № 10–11. С. 3–6.

Гаузе Г. Ф., Дудник Ю. В. Исследование молекулярных механизмов действия и применение противоопухолевых антибиотиков в СССР // Антибиотики. 1982. № 12. С. 9–18.

Гаузе Г. Ф., Дудник Ю. В. Противоопухолевые антибиотики. М.: Медицина, 1987. 157 с.

Гаузе Г. Ф., Карпинская Р. С. Методологические аспекты современного биологического эксперимента // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 21–36.

Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешинова М. А., Терехова Л. П., Максимова Т. С. Определитель актиномицетов. М.: Наука, 1983. 245 с.

Гиляров А. М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи современной биологии. 1978. Т. 85. Вып. 3. С. 431–446.

Гиляров А. М. Методологические проблемы современной биологии: смена ведущих концепций // Природа. 1981. № 9. С. 96–103.

Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 190 с.

Голубовский М. Д., Вайсман Н. Я. Гены рака, стресс и долголетие: гармонический антагонизм // Природа. 2006. № 12. С. 11–19.

Гуляева Н. М. Опыт применения грамицидина в клинике // Советский грамицидин и лечение ран / Под ред. П. Г. Сергиева. М.: Медгиз, 1943. С. 50–53.

Доброхотова А. И. Применение в педиатрии нового антибиотика — альбомидина // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомидин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 35–38.

Ефременкова О. В. Антибиотики: жизнь продолжается // Наука и жизнь. 2006. № 8. С. 48–54.

Конашев М.Б. Научные контакты русских и американских генетиков и эволюционистов в 20–30-е годы и книга Г.Ф. Гаузе «Борьба за существование» // На Переломе. Отечественная наука в первой половине XX века. Вып. 2. СПб.: 1999. С. 92–106.

Корсаков С.Н., Декан С.Д., Юдинцев // Природа. 2010. № 3. С. 63–71.

Лурье Е.И., Линяева Е.А. Опыт применения альбомуцина у грудных детей при пневмониях // Новости медицины. Новый антибиотик — альбомуцин (экспериментальные данные и применение в педиатрии). 1951. Вып. 23. С. 38–44.

Малахов В.В. Из истории зоологии беспозвоночных в Московском университете // Природа. 2005. № 1. С. 26–34.

Малахов В.В. Почерк гения // Малахов В.В. Очерки по истории кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. М.: КМК, 2006. С. 53–60.

Полежаев В. Борба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 3. С. 485–505.

Поруцкий Г.В. Николай Григорьевич Холодный. М.: Наука, 1967. 215 с.

Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. 613 с.

Смарагдова Н.П. Исследования по естественному отбору у простейших. III. Естественный отбор в популяциях *Paramecium bursaria* // Зоол. журн. 1940. Т. 19. Вып. 2. С. 211–217.

Смарагдова Н.П. Географическая изменчивость парамеций и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 71–84.

Смарагдова Н.П. Исследования по естественному отбору у простейших. VI. К механизму возникновения географической изменчивости // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 1. С. 26–28.

Смарагдова Н.П., Гаузе Г.Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. II. Сравнительный анализ приспособления *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина // Зоол. журн. 1939. Т. 18. Вып. 4. С. 642–655.

Смирнов Е.С., Кузина О. Экспериментально-экологические исследования над паразитами мух // Зоол. журн. 1933. Т. 12. Вып. 4. С. 96–109.

Циркуленко К.М., Кост Е.А., Стенко М.И. Лечение грамицином инфицированных ран и гнойных процессов // Советский грамицидин и лечение ран / Под ред. П.Г. Сергиева. М.: Медгиз, 1943. С. 37–50.

Alpatov W.W. Egg production in *Drosophila melanogaster* and some factors which influence it // The Journ. Exp. Zool. 1929. Vol. 63. № 1. P. 85–109.

Anonymous. // J. Anim. Ecol. 1944. Vol. 13. N 2. P. 176–177.

Ayala F. Competition, coexistence and evolution // Essays in evolution and genetics. New York: Columbia Univ. Press, 1970. P. 121–128.

Belozerskii A.N., Passhina T.S. The chemistry of gramicidin “S” // Amer. Rev. Sov. Med. 1944. Vol. 2. N 2. P. 138–140.

Brazhnikova M.G. Georgii Frantsevich Gause: 1910–1986. Obituary // The Journal of Antibiotics. 1987. Vol. 60. № 7. P. 1079–1080

Darlington P. Evolution for Naturalists: The simple principles and complex reality. New York: Wiley, 1980. 262 p.

Elton Ch. Animal ecology. New York: Macmillan and Co, 1927. 207 p.

Elton Ch. 1930. Animal ecology and evolution. Oxford: At the Clarendon Press, 1930. 96 p.

Fisher R. The genetical theory of Natural selection. Oxford: At the Clarendon Press, 1930. 272 p.

Ferry G. Dorothy Hodgkin: a life. London: Granta books, 1998. 493 p.

Gall Ya.M., Konashev M.B. The discovery of Gramicidin S: Intellectual transformation of G.F. Gause from biologist to researcher of antibiotics and its meaning for the fate of Russian genetics // History and Philosophy of the Life Sciences. 2001. Vol. 23. № 1. P. 137–150

Gause G.F. Studies in the ecology of the *Orthoptera* // Ecology. 1930. Vol. 11, N 1. P.307–325.

Gause G.F. The influence of ecological factors on the size of population // Amer. Nat. 1931. Vol. 65. N 696. P. 70–76.

Gause G.F. Ecology of population // Quart. Rev. Biol. 1932. Vol. 7. №. 1. P. 27–46.

Gause G.F. The Struggle for Existence. Baltimore: Willkins, 1934; 2nd — New-York; London: Hafner Publishing Co, 1964; 3^d — New York: Dover, 1972; New York: 4th — New York: Dover Publishing House, 2003. 163 p.

Gause G.F. Verification experimentales de la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris: Hermann et Co. 1935. 61 p.

Gause G.F. Experimental populations of microscropic organisms // Ecology. 1937. Vol. 18. № 12. P. 173–179.

Gause G.F. Discussion of the paper by Thomas Park “Analytical population studies in relation to general ecology” // Amer. Midland Natur. 1939a. Vol. 21. № 1. P. 255.

Gause G.F. The problem of integration // Quart. Rev. Biol. 1939b. Vol. 14. № 1. P. 65–67.

Gause G.F. The effect of Natural selection in the acclimatization of *Euplotes* to different salinities of the medium // J. Exp. Zool. 1941a. Vol. 87. № 1. P. 87–100.

Gause G.F. Optical activity and living matter. Missouri: Biodynamica, Normandy, 1941b. 166 p.

Gause G.F. The relation of adaptability to adaptation // Quart. Rev. Biol. 1942. Vol. 17. P. 99–114.

Gause G.F. Problems of evolution // Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci. 1947. Vol. 37. P. 17–68.

Gause G.F. Aspects of antibiotic research // Chemistry and industry. 1966. September 3. P. 1506–1513.

Gause G. F. Gramicidin S and early antibiotic research in Soviet Union // The History of antibiotics. American Institute of the history of Pharmacy: Madison and Wisconsin, 1980. P. 90–97.

Gause G.F., Smaragdova N.P., Alpatov V.V. Geografic variation in *Paramecium* and the role of stabilizing selection in the origin of geographic differences // Amer. Nat. 1942. Vol. 76. № 762. P. 63–74.

Gause G.F., Witt A.A. Behaviour of mixed populations and problem of natural selection // Amer. Nat. 1935. Vol. 69. N 724. P. 526–609.

Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // Auk. 1917. Vol. 34. № 2. P. 427–433.

Harvey L. Symposium on the ecology of closely allied species // J. Ecol. 1945. Vol. 33. № 1. P. 115–116.

Hutchinson E. Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relation ship between phytoplankton, periodicity and chemical changes in lake Naters // Ecology. 1944.. Vol. 25. № 1. P. 3–26.

Hutchinson E. Concluding remarks // In: Cold Spring Harbor Symposia on quantitative biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Hutchinson E. An introduction to population ecology. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1978. 260 p.

Hutchinson E. The kindly fruit of the earth: Recollections of an ebyro ecologist. New Haven, London: Yale Univ. Press, 1979. 264 p.

Hutchinson E and Formozov N. The role of A. N. Formozov in the development of ecological theory // Archives of Natural History. 1989. Vol. 16. № 2. P. 143–145.

Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 3^d ed., With a new introduction. London: Allen and Unwin, 1974. 705 p.

Kingsland S. Modeling Nature. Chicago: Chicago Univ. Press, 1985. 267 p.

Lack D. Habitat selection in birds // J. Anim. Ecol. 1933. Vol. 2. № 2. P. 239–262.

Lack D. Evolution of the Galapagos finches // Nature. 1940. Vol. 146. № 3697. P. 324–327.

Lack D. Ecological aspects of species-formation passerine birds // The Ibis, a Quarterly J. Ornithology. 1944. Vol. 86, July. P. 260–286.

Lack D. The Galapagos Finches (Geospizinal): A study in variation // Occasional papers on the California Academy of sciences. San Francisco, 1945. № 21. P. 1–151.

Lack D. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1947. 208 p.

Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford-Edinburgh: Blackwell, 1971. 404 p.

Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambr.-Mass.: The Belknap Univ. Press, 1982. 974 p.

Moberg C. Rene Dubos friend of the good Earth. Washington: Asm Press, 2005. 260 p.

Parascandola J. (ed). The history of antibiotics: A Symposium. Madison, Wisconsin: American Institute of the History of Pharmacy, 1980. 136 p.

Pearl R.. The growth of populations // *Qurt. Rev. Biol.* 1927. Vol. 2. P. 532–548.

Pearl R. The influence of density of population upon egg production in *Drosophila melanogaster* // *J. Exp. Zool.* 1932. Vol. 63. № 1. P. 57–84.

Pearl R., Reed L. On the rate of growth of the population of the United States science 1790 and its mathematical representation // *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*. 1920. Vol. 6. P. 275–288.

Schmidt G., Hodgkin D., and Oughton B. Possible molecular models for Gramicidin C and their relationship to present ideas of protein structure // *Acta chemistry.* 1948. Vol. 2. P. 468.

Synge R. Gramicidin S: over-all chemical characteristics and amino-acid composition // *Biochem. Journ.* 1945. Vol. 39. P. 363–367.

G.F. Gause (1910–1986): Ecology, evolutionary theory and antibiotics

YA.M. GALL

Institute for the History of Science and Technology named after Sergey I. Vavilov, St. Petersburg Branch, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia; Yasha@JG7549.spb.edu

Georgii Frantsevich Gause was one of the founders of population ecology, experimental approach to the study of natural selection and doctrine of antibiotics. His biography is described briefly. According to experimental research of the competition among protists Gause formulated the competitive exclusion principle (Gause's Law). He was one of the first who experimentally studied the interrelation of adaptive models and mutations in the process of natural selection. According to research of stereoisomeria of the cell Gause pointed out the unity of the origin of all living organisms. In 1942 he and his wife Maria Georgijevna Brazhnikova discovered the first proprietary Russian antibiotic Gramicidin S which was widely used to cure infected wounds. After the Great Patriotic War his main scientific interests were to search antibiotics for bacteria and cancer. Gause proposed an evolutionary interpretation of the origin of antibiotics.

Keywords: Georgii Frantsevich Gause, Maria Georgijevna Brazhnicova, Gause's Law (competitive exclusion principle), Gramicidin S.