

# ДОКУМЕНТЫ И ПУБЛИКАЦИИ

DOI 10.24412/2076-8176-2025-3-123-137

## Эволюционная бригада и ее исследования: материалы к истории

*К.О. Россиянов*

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН,  
Москва, Россия; rossiianov@yandex.ru

Статья посвящена анализу документов, собранных известным историком науки В.В. Бабковым (1946–2006) и связанных с деятельностью Эволюционной бригады — группы исследователей, работавших в 1934–1940 гг. в Институте экспериментальной биологии под руководством генетика Д.Д. Ромашова. Доказывается, что документы группы, использованные В.В. Бабковым при создании монографии «Московская школа эволюционной генетики» (1985), нуждаются в новом осмыслении. Продолжив вслед за работами С.С. Четверикова изучение природных популяций различных видов дрозофил, Эволюционная бригада понимала характерные свойства этих популяций совершенно по-новому. Историко-научный анализ документов группы позволяет выявить преемственность ее исследований работам Д.Д. Ромашова и Н.П. Дубинина, посвященных изучению генетико-автоматических процессов (дрейфа генов), описанных ими в 1931–1932 гг. одновременно и независимо от С. Райта. Показано, что своеобразие проводившихся Эволюционной бригадой исследований определялось значением, которое группа придавала процессам дрейфа, делающим природные популяции дрозофил резко отличными от популяций лабораторных. Внимание группы к проблеме генетического разнообразия («неоднородности», или «гетерогенности») природных популяций и способам его фенотипической реализации побуждает задуматься об историческом измерении проблемы разнообразия, интерпретировавшегося генетиками, работавшими в 1920–1930-е гг. в СССР, США и Германии, по-разному. Впервые публикуется письмо одного из сотрудников группы, известного орнитолога А.Н. Промптова ее руководителю Д.Д. Ромашову, позволяющее по-новому увидеть проблему синтеза генетики и эволюционной теории в первой половине XX в. — проблему сложного и противоречивого взаимодействия генетиков и ученых-натуралистов.

**Ключевые слова:** история генетики, Эволюционная бригада, С.С. Четвериков, Д.Д. Ромашов, история синтетической теории эволюции, экспериментальная и натуралистическая традиция в истории биологии, генетический дрейф, генетическое разнообразие.

Выдающимся вкладом российских генетиков в мировую науку стало изучение природных популяций различных видов дрозофил, которое было начато С.С. Четвериковым и его учениками в середине 1920-х гг., значительно раньше, чем учеными других стран. Предвосхитив важные достижения будущего, работы Четверикова и его группы, получившей неформально-шутливое наименование «Дрозсоор», были также новаторскими по «жанровому» замыслу, возникнув на стыке экспериментальной и натуралистической традиции: природные популяции изучались методами экспериментальной генетики (см.: Астауров, 1974; Adams, 1968, 1970; Рокицкий, 1975; Тимофеев-Ресовский, Глотов, 1980; Бабков, 1985; Голубовский, 2012). Как известно, группа Четверикова, связанная с Генетической лабораторией Института экспериментальной биологии (ИЭБ), завести которой Четвериков пригласил в 1921 г. директор Института Н.К. Кольцов, а также с двумя подмосковными опытными станциями ИЭБ, перестала существовать вслед за арестом в июне 1929 г. и ссылкой Четверикова (см.: Калинина, 2002; Россиянов, Помелова, 2019). Однако через пять лет его ученик и член Дрозсоора Дмитрий Дмитриевич Ромашов (1899–1963) продолжил исследования генетики популяций, организовав при участии двух других бывших членов группы, своей супруги Е.И. Балкашиной и А.Н. Промптова, так называемую Эволюционную бригаду (впоследствии носившую также название Эволюционной лаборатории и Лаборатории экспериментальной экологии и эволюции<sup>1</sup>), которая работала в составе ИЭБ в 1934–1940 гг.

Документы Эволюционной бригады — отчеты, протоколы заседаний и другие материалы — были собраны известным историком биологии Василием Васильевичем Бабковым (1946–2006), использовавшим эти документы при создании фундаментальной монографии «Московская школа эволюционной генетики» (Бабков, 1985; см.: Музрукова, 2007). Однако тема монографии — рассмотрение исследований Эволюционной бригады в рамках истории школы Четверикова — предполагала преемственность работ учеников и учителя, оставляя в тени резкое своеобразие Ромашова и его группы, чей подход к изучению природных популяций дрозофил существенно отличался от подхода Четверикова. Обращение к собранным В.В. Бабковым документам позволяет лучше понять принципиальную новизну исследований, проводившихся созданной Ромашовым группой, а также увидеть в ее работах одну из малоизвестных попыток «комплексного», по словам Ромашова, исследования эволюции, соединяющего в себе данные и методы различных биологических дисциплин, прежде всего генетики и систематики. Документы Эволюционной бригады были после кончины В.В. Бабкова спасены от уничтожения Т.Б. Авруцкой, хранителем Мемориального музея Н.И. Вавилова в Институте общей генетики РАН. В настоящее время данное собрание документов передается из Мемориального музея Н.И. Вавилова на постоянное хранение в Архив РАН, в котором будет, по-видимому, существовать в составе фонда В.В. Бабкова. Краткое

<sup>1</sup> Последнее название фигурирует в недатированном письме Н.К. Кольцова, предположительно относящемся к 1938 или 1939 г. Архив Российской Академии наук. Ф. 450. Оп. 4. Д. 96. Л. 1–6.

описание этого, пока еще не систематизированного архивного собрания было приведено в появившейся ранее англоязычной статье (Rossiianov, Avrutskaya, 2015).

Настоящая публикация является попыткой историко-научного освоения собранных В.В. Бабковым документов и одновременно нового прочтения истории Эволюционной бригады. Ее цель — привлечь внимание к комплексу задач, которые ставила перед собой группа и которые едва ли могут быть поняты при анализе одних лишь опубликованных работ ее членов. Важно и то, что документы группы позволяют увидеть в ее исследованиях не только реализацию изначально сформулированной программы, но и отражение различных, зачастую не совпадавших друг с другом устремлений ее участников. Общую «канву» идейной истории можно воссоздать по присутствующим в собрании Бабкова отчетам, к сожалению, относящимся лишь к последнему периоду существования группы (за 1937–1938 гг., за четвертый квартал 1938 г. и первую половину 1939 г., за 1934–1940 гг.). Наиболее информативным является итоговый «Краткий отчет» за 1934–1940 гг., составленный Ромашовым в связи с закрытием Эволюционной бригады и цитируемый в дальнейшем как Отчет. Согласно тексту Отчета, главным толчком к созданию группы послужили работы Д.Д. Ромашова и Н.П. Дубинина, посвященные так называемым генетико-автоматическим процессам — дрейфу генов, которые Ромашов и Дубинин (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Ромашов, Дубинин, 1932) описали в 1931–1932 гг. независимо от С. Райта (см.: Provine, 1989; Ермолаев, 2012; Гайсинович, 1988, с. 258). Как следствие этих работ, «...в лаборатории генетики Института экспериментальной биологии усилился интерес к вопросам эволюционной теории и дарвинизма»<sup>2</sup>. Отметим, что упомянутая Ромашовым «лаборатория генетики» — уже не та генетическая лаборатория, что была организована Четвериковым в 1921 г. и перестала существовать после его ареста, а созданный заново Генетический отдел ИЭБ, заведовать которым директор Института Н.К. Кольцов пригласил в 1932 г. Н.П. Дубинина. Осенью 1932 г. Ромашовым был организован Эволюционный семинар, а через два года, в октябре 1934 г. начала работу Эволюционная бригада, обязанная своим названием духу времени — появлению так называемых ударных бригад в советской промышленности. Ее руководитель Д.Д. Ромашов, именуемый в документах «бригадиром», работал ранее на созданной ИЭБ под Москвой Центральной генетической станции, а после передачи станции и ее лаборатории Всесоюзному институту животноводства на короткое время переехал в Гатчину, весной же 1931 г. вернулся в Москву (см.: Бабков, 1985, с. 113; Балкашина, Беляева, Головинская, Черфас, 1975).

Открытие генетико-автоматических процессов определило новое понимание природных популяций — отличное от понимания Четверикова. Как известно, важнейшим итогом его исследований стало открытие у свободноживущих дрозофил высокой степени генетической «неоднородности» — присутствия большого числа рецессивных мутаций при сохранении, как отмечал Четвериков, фенотипической однородности. Однако сделанный ученым вывод заключался в том, что природные популяции подобны лабораторным: мутационный (согласно терминологии Четверикова, «геновариационный») процесс происходит в природе «совершенно так

<sup>2</sup> Ромашов Д.Д. Краткий отчет о работе Эволюционной лаборатории (Эволюционной бригады) при Институте экспериментальной биологии с 1934 по 1940 г. // Архивное собрание В.В. Бабкова (в книге Бабкова (Бабков, 1985, с. 22) документы фигурируют как «Материалы Комиссии по истории отечественной генетики и селекции МО ВОГИС им. Н.И. Вавилова»).

же, как он происходит и у нас в лаборатории» (Четвериков, 1926, с. 48). Это позволило увидеть в мутациях, которые многие биологи считали тогда (см.: Четвериков, 1926, с. 5–6; Timoféeff-Ressovsky, 1940, p. 85) наблюдаемым лишь в лаборатории феноменом, источник дарвиновской неопределенной изменчивости. В то же время дрейф генов, первоначально получивший у Ромашова название «автоматических процессов», был понят им как фактор, определяющий радикальное несходство природных популяций с лабораторными — присутствие в них совершенно новых форм генетической «неоднородности». Отправной точкой для Ромашова послужило неожиданное, наблюдавшееся в природных популяциях явление: локальные популяции отличались друг от друга высокими концентрациями мутаций в не совпадавших друг с другом хромосомных локусах. Подобная особенность не могла быть ни следствием естественного отбора, поскольку эффект большей части мутаций был в лучшем случае нейтральным, ни следствием мутационного процесса, который не мог идти в различных популяциях столь по-разному (Ромашов, 1931). Найденное объяснение заключалось в том, что «генетико-автоматические процессы», согласно термину вскоре присоединившегося к исследованиям Дубинина (Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932), порождали различия в небольших, ограниченных популяциях, случайным образом увеличивая концентрацию той или иной мутации. Примечательно, что если у С. Райта идея дрейфа возникла в рамках теоретических размышлений о свойствах популяций и проблеме эволюционной изменчивости, то у Ромашова представление о стохастических генетических процессах, впоследствии разрабатывавшееся математически, сформировалось в связи с открытием, сделанным в ходе полевых, натуралистических исследований.

Изучение «генетического строения» природных популяций дрозофил — первая из упомянутых в Отчете задач группы — предполагало исследование генетического разнообразия («неоднородности», или «гетерогенности»), которое в малых популяциях в значительной степени определяется генетико-автоматическими процессами. На первый план вышли условия существования популяций, определяющие характерные формы изоляции, а также — периодические изменения численности (в частности, открытые Четвериковым «волны жизни»), поскольку генетико-автоматические процессы, которые группой рассматривались как ключевой, незаменимый фактор эволюции, возможны лишь в небольших, частично изолированных популяциях. Согласно протоколам заседаний, на них, в частности, обсуждался вопрос об «оптимальной», с точки зрения эволюционного процесса, численности популяций — этой теме было посвящено несколько докладов А.А. Малиновского<sup>3</sup> (см.: Бабков, 1985, с. 149), и эта же проблема была в 1935 г. подвергнута математическому анализу А.Н. Колмогоровым (Колмогоров, 1935), сотрудничавшим с Ромашовым еще на раннем этапе создания теории генетико-автоматических процессов. В то же время своеобразие исследований Эволюционной бригады заключалось и в том внимании, которое уделялось идее проявления мутаций, важной потому, что именно фенотипическая «неоднородность» открывает поле действия для отбора признаков. Так, согласно Ромашову и Балкашиной, мутации могут достигать в небольших популяциях столь высоких концентраций, что начинают «выщепляться непосредственно в природных сообществах» (Балкашина, Ромашов, 1935, с. 104). Чрезвычайно важно

<sup>3</sup> См.: Протоколы Эволюционной бригады, заседания 9 ноября 1934, 5 марта 1935 и 3 апреля 1937 г. // Архивное собрание В.В. Бабкова.

и то, что проявление новых мутаций понималось как зависящее от свойств популяций: их численности, влияющей на эффективность генетико-автоматических процессов и частоту выщепления рецессивных мутаций, а также от насыщенности неаллельными, воздействующими на проявление генами.

Второе и третье из указанных в Отчете направлений работы: «изучение экологического и генетического строения таксономических единиц у сазана» и исследования Математической группы — оформились не сразу, что заставляет обратиться к зафиксированной в протоколах Эволюционной бригады хронологии. После состоявшегося 5 марта 1935 г. 17-го заседания работа группы прерывается, возобновляясь более чем через год — 28 октября 1936 г. В 1934–1935 гг., в первый период работы Эволюционной бригады, ее постоянными, штатными сотрудниками были, кроме Ромашова, генетики А.А. Малиновский и В.С. Кирпичников. Однако права полноправных участников группы принадлежали присутствовавшим уже на первом ее заседании, состоявшемся 28 октября 1934 г., Н.П. Дубинину, А.Н. Промптову, Е.И. Балкашиной, Е.Д. Ильиной и, по-видимому, Г.Г. Фризену<sup>4</sup>. Получив после возобновления своей работы название Эволюционной лаборатории и в какой-то момент — Лаборатории экспериментальной экологии и эволюции<sup>5</sup>, Эволюционная бригада включила в свой состав Математическую группу, состоявшую из приглашенных в институт математиков В.И. Гливенко и Н.В. Смирнова. Новыми сотрудниками стали также Д.В. Шаскольский, В.Н. Беляева, Н.Д. Дусеева, К.А. Панина и впоследствии — Е.А. Хохлина (см.: Бабков, 1985, с. 155). Согласно тексту неопубликованного доклада В.С. Кирпичникова и А.А. Малиновского<sup>6</sup>, после возобновления работы Эволюционной бригады в ее Математическую группу был также приглашен А.А. Ляпунов.

Причиной прекращения исследований стала высылка в 1935 г. из Москвы в Усть-Каменогорск Е.И. Балкашиной и приступ тяжелого психического заболевания у ее мужа Д.Д. Ромашова. По свидетельству З.С. Никоро, Балкашина была сослана, так и не вернувшись впоследствии к своим исследованиям, в результате ареста сестры, переписывавшейся с уехавшей за границу подругой и получавшей от нее посылки (Никоро, 2005, с. 169–170). После выздоровления Ромашов попытался в октябре 1936 г. привлечь к продолжению работы, среди других членов Эволюционной бригады, Александра Николаевича Промптова (1898–1948), ученика Четверикова, опубликовавшего несколько генетических работ, но посвятившего жизнь не генетическим опытам, а исследованию поведения, экологии и эволюции птиц (Формозов, 1999). В ответе Ромашову Промптов от сотрудничества решительно отказался. За год до этого он ушел из ИЭБ, зарабатывая на жизнь чтением лекций во Втором медицинском институте, однако за нежеланием возвращаться к работе в Эволюционной бригаде стояли и более важные, характерные для Промптова как исследователя-натуралиста причины.

Отказ Промптова от сотрудничества представляет, на наш взгляд, интерес для понимания «гибридных» практик ученых, стремившихся соединить методы экспе-

<sup>4</sup> Протоколы Эволюционной бригады...

<sup>5</sup> См. примечание 1.

<sup>6</sup> *Кирпичников В.С., Малиновский А.А.* «Эволюционный семинар и эволюционная бригада (лаборатория) Института экспериментальной биологии (1932–1940 гг.)» // Архивное собрание В.В. Бабкова.

риментальной генетики с полевыми исследованиями природных популяций дрозофил. Характеризуя подобные практики, одним из наиболее впечатляющих примеров которых стали начатые в 1930-е гг. работы Ф.Г. Добржанского, американский историк науки Р. Колер использовал метафору «пограничных зон», возникавших при колонизации древними римлянами прибрежных областей и населенных как римлянами, так и «варварами» (Kohler, 2002, p. 17). Колонизация, однако, предполагает иерархию, которая «варварами» — исследователями-натуралистами — может восприниматься болезненно. Еще в пору занятий генетикой, живя на созданной ИЭБ Центральной генетической станции, на которой изучалась, в частности, генетика курицы, Промптов с долей иронии писал о «писке» вылупляющихся в инкубаторе «новорожденных генотипов» (Промптов, 1924, с. 882), что согласуется с его последующими замечаниями о том, что генетики чрезмерно большое внимание уделяют «генотипам», игнорируя населяющие природную среду «фенотипы». Справедливо, по-видимому, и замечание Н.Л. Кременцова: даже когда «Промптов стал заниматься лабораторным изучением птиц, он пытался воспроизвести в лаборатории настолько полно, насколько возможно, естественную среду их обитания» (Krementsov, 2007, p. 670). На первом заседании Эволюционной бригады 28 октября 1934 г. обсуждались темы Промптова, связанные с натуралистическим, а не лабораторным изучением птиц: «Экологические факторы изоляции у птиц» и «Динамика ареала и ее экологические факторы»<sup>7</sup>.

Разочарование Промптова работой в Эволюционной бригаде делает оправданной публикацию полного текста его письма, цитировавшегося (Бабков, 1985, с. 156–157; Krementsov, 2007, p. 663), но никогда не приводившегося полностью. Письмо позволяет, на наш взгляд, лучше понять последующие работы группы, а также проблему синтеза генетики и дарвинизма в первой половине XX в. как проблему взаимодействия двух научных «культур»: культуры экспериментаторов и культуры натуралистов<sup>8</sup>.

Дорогой Дмитрий Дмитриевич!

Все это время я очень занят (срочные корректуры двух книг<sup>9</sup>) и никак не могу зайти к Вам. Увидимся как-нибудь попозднее. Вчера у меня был Ал.[ександр] Ал.[ександрович] [Малиновский] и принес Ваше письмо. О моем участии в Эволюционной бригаде у меня был с ним разговор еще раньше, в институте, и я просил его передать Вам, что по ряду причин я не могу включиться снова в эту работу. Ближайшие месяцы у меня ежедневные лекции и большая литературная работа, а затем я вероятно на 1 — 1½ мес.[яца] уеду в Ленинград, в музей Акад.[емии] Наук, и т. д. Все остальное свободное время я должен употребить на более актуальные для меня дела.

Работа в бригаде для меня — пройденный этап, возвращаться к которому мне «не по пути». Бригада не давала мне никакого «планирования» (как Вы пишете), а споры лишь показывали, насколько ортодоксальные генетики оторваны от живой природы. Различия взглядов в бригаде были необъятные, начиная с усмешечек Ник.[олая] Петровича [Дубинина] и кончая

<sup>7</sup> Протоколы Эволюционной бригады...

<sup>8</sup> Публикуемое письмо датировано Промптовым 15 октября 1936 г., подчеркивания в тексте принадлежат, по-видимому, Д.Д. Ромашову.

<sup>9</sup> См. две вышедшие в 1936 и 1937 гг. книги (Промптов, 1936, 1937).

витающими в небесах математическими спекуляциями. Если бригада и возродится — ей надо будет сначала найти общий язык, т. е. проработать сообща ряд сводок и материалов.

Я с удовлетворением работаю сейчас в области орнитологической экологии и зоогеографии, «освещая» ее общей генетической концепцией и занимаясь несравненно более реальными вещами, чем раньше, чувствую себя на интересной и верной дороге. Я очень советовал бы Вам (говорил это не раз и раньше) использовать свой большой систематический опыт по жукам и перейти на них к конкретному изучению эколого-географической изменчивости и к проверке и разработке генетико-эволюционных положений (ГАП и др.), которые без этого висят в воздухе, точнее — находятся только в урнах и тиражах<sup>10</sup>. Мои рукописи сейчас не в таком состоянии, чтобы их можно было читать. Понемногу готовлю в этой области докторскую диссертацию<sup>11</sup>. В № 6 Биологического журнала печатается мой очень краткий реферат<sup>12</sup> основных положений о эволюционной дивергенции у птиц.

Дмитрий Дмитриевич, я очень рад, что Вы вернулись в Москву и снова будете работать в Институте. Этим Вы хоть несколько уравновесите чересчур «слюнную» тематику<sup>13</sup> генетического отдела.

Пожалуйста, не обижайтесь на меня, если я что-либо написал здесь слишком прямо и резко.

Всего доброго!

Ваш Ал. Промптов

Упрек в «оторванности» генетиков от «живой природы», повторенный Промптовым в печати (Промптов, 1936b), Дубинин и Ромашов отвергли в статье, опубликованной совместно с М.А. Гептнер и З.А. Демидовой (1937, с. 336), подчеркнув, что в исследованиях генетиков учитывается «зависимость движения генов от комплекса эколого-географических условий». Тем самым исследователи имеют дело со знанием, почерпнутым в «живой природе», а не исходящим из лаборатории и не заключенным лишь в математических моделях, «урнах и тиражах». И это означает, что письмо Промптова едва ли могло побудить пересмотреть математическую составляющую работ Эволюционной бригады. Как раз после перерыва в работе — по-видимому, в начале 1937 г. (Бабков, 1985, с. 149) — создается Математическая группа, в исследованиях которой, согласно написанному Ромашовым Отчету, принимал «непосредственное руководящее участие директор Института математики МГУ acad. [емик] А.Н. Колмогоров»<sup>14</sup>.

<sup>10</sup> Имеются в виду так называемые статистические опыты, в которых происходящие в популяциях стохастические процессы моделировались на примере «урн» с вынимаемыми из них шарами («тиражами») (Дубинин, Ромашов, 1932). Свой тезис Промптов развѣт в появившейся вскоре журнальной статье: «...в природе живут и встречаются между собой не гены и генотипы (как шарики в урне), а фенотипы, развившие и выработавшие свои признаки и особенности в некоторой внешней среде, в определенной экологической обстановке» (Промптов, 1936b, с. 1003).

<sup>11</sup> Докторская диссертация не была завершена (Формозов, 1999).

<sup>12</sup> См.: Промптов, 1936b.

<sup>13</sup> Имеется в виду разработанный в 1933–1934 гг. Т. Пейнтером (Theophilus S. Painter) метод изучения гигантских хромосом в слюнных железах дрозофил, позволивший исследовать тонкие детали их структуры и открывший, в частности, новые перспективы для работ по генетике популяций.

<sup>14</sup> См.: Ромашов Д.Д. Краткий отчет о работе Эволюционной лаборатории (Эволюционной бригады) при Институте экспериментальной биологии с 1934 по 1940 г. // Архивное собрание В.В. Бабкова.

В то же время критика Промптова могла стать толчком к тому, что во второй период существования группы усилилась натуралистическая составляющая исследований, столь характерная уже для раннего периода работы. Так, с самого начала особенностью Эволюционной бригады являлось изучение генетического строения популяций различных видов дрозофил: *Drosophila melanogaster*, *D. funebris*, *D. phalerata*, *D. transversa* и ряда других. Однако после возобновления работы круг изучаемых организмов еще больше расширился: к популяциям дрозофил прибавляются популяции карпа (сазана). Выйти за рамки «дрозофилиной» тематики побудило, по-видимому, характерное затруднение, связанное с изучением дрозофил и делавшее критику Промптова в «оторванности» от природы отчасти обоснованной, по крайней мере, учитывая стремление группы к синтезу генетики популяций и традиционной систематики. С одной стороны, проявление мутаций в природных популяциях мыслилось как своего рода первое звено в формировании таксономически важных признаков, а возникающие вследствие генетической неоднородности популяций «абerrации» понимались как низшая систематическая единица в смысле А.П. Семенова-Тянь-Шанского (см.: Дубинин, Ромашов, Гептнер, Демидова, 1937, с. 330–331). С другой стороны, следующий шаг в синтезе генетики популяций и систематики — понимание того, как образуются локальные и географические расы, а затем биологические виды, — был едва ли возможен при изучении морфологических абerrаций у дрозофилы. Хорошие, морфологически различимые расы с четкими диагностическими признаками практически не были известны ученым (Timoféeff-Ressovsky, 1935, S. 245), а среди ныне известных видов дрозофил большую долю составляют сиблинговые, морфологически неразличимые виды.

27 мая 1937 г. на 40-м заседании Эволюционная бригада признает, что исследования по генетике карпа (сазана), к которым еще в начале 1930-х гг. приступил В.С. Кирпичников, являются приоритетными по сравнению с его же работами по генетике дрозофилы. Самостоятельной задачей группы становится, по словам Отчета, изучение «экологического и генетического строения таксономических единиц у сазана», наряду с работами Математической группы и изучением природных популяций дрозофилы<sup>15</sup>. Под «таксономическими единицами» имелись в виду экологические и географические расы карпа, которые, как явствует из работ Кирпичникова, понимались как «низшая таксономическая единица» и при этом «наиболее реальная, простая единица...» (Кирпичников, 1933, с. 616). Включая «мельчайшие низшие таксономические единицы» (Кирпичников, 1933, с. 617), понятие расы позволяло, казалось бы, интегрировать систематику с генетикой популяций, давая надежду на применение разработанных при изучении дрозофил методов к изученным, хорошо известным зоологам таксонам. Попытку осмыслить проблему «расовых признаков» с точки зрения «абerrативного полиморфизма», наблюдаемого в популяциях, предпримет позднее Ромашов в совместной работе с Е.Д. Ильиной, посвященной абerrациям окраски пушных зверей (Ромашов, Ильина, 1943).

Отметим, что отсутствие видимых морфологических различий у рас дрозофилы не только не помешало, но, напротив, стало, по нашему убеждению, фактором успеха у приступившего в это же время к исследованиям природных популяций Ф.Г. Добржанского. Поскольку проблема становления новых видов была реше-

<sup>15</sup> См.: Протоколы...; Краткий отчет...

на им как проблема возникновения изолирующих механизмов и репродуктивных барьеров, то морфологические признаки потеряли значение, которое придавалось им, в частности, Эволюционной бригадой. «Главными элементами (units) расовой изменчивости являются популяции и гены, а не комплексы признаков, с которыми в общественном сознании (popular mind) связываются расовые различия» (Dobzhansky, 1937, p. 62). В то же время интересы Эволюционной бригады стали после возобновления работы еще более «необъятными», проявившись во множественности объектов исследования и не позволяя сосредоточиться на немногих «модельных» организмах, как, в частности, изучавшиеся Добржанским расы *A* и *B* у *D. pseudoobscura*, впоследствии известные как *D. pseudoobscura* и *D. persimilis*. Однако за интересом Эволюционной бригады к морфологическим признакам и различиям скрывалась, как уже было сказано, и чрезвычайно оригинальная и исторически важная особенность — признание фенотипического проявления мутаций как значимого эволюционного фактора. Внешне заметные при просмотре огромного числа мух «абберрации» подвергались детальному генетическому анализу, позволявшему выявить вклад генетико-автоматических процессов, а также описанных группой так называемых массовых изменений, происходящих сходным образом в различных популяциях вида (см.: Бабков, 1985).

Вопрос о причинах, вызвавших ликвидацию Эволюционной бригады в 1940 г., остается неисследованным и из материалов группы неясен. Похоже, однако, что завершение работы не было следствием каких-либо внутренних, научных разногласий, но объясняется глубокой реорганизацией Института экспериментальной биологии, последовавшей за резкими нападками на Н.К. Кольцова, его увольнением в 1939 г. с должности директора института и постановлением Президиума Академии наук, признавшим институт «соединением лабораторий, не связанных между собой единством тематики» (Гайсинович, Россиянов, 1989, № 6, с. 102). Дальнейшая судьба и научные труды членов Эволюционной бригады выходят за рамки настоящей публикации, безусловно, заслуживая подробного рассмотрения. Отметим лишь, что в составе материалов Эволюционной бригады имеется сделанная В.В. Бабковым краткая запись телефонного разговора с В.Н. Беляевой<sup>16</sup>, проливающая свет на обстоятельства жизни ученого, которые не могли быть отражены в книге Бабкова по цензурным условиям советского, доперестроечного времени. Бывшая сотрудница Эволюционной бригады, работавшая с Ромашовым также в последующие годы, Беляева сопровождала Ромашова во время пребывания на Кропотовской биостанции в мае 1948 г., когда ученого арестовали. Впоследствии Ромашов оказался в Казанской тюремной психиатрической больнице и был выпущен на поселение в Красноярске. Весной 1953 г. он был, согласно Беляевой, амнистирован и в дальнейшем вернулся, как известно, к научной работе (см.: Балкашина Е.И., Беляева В.Н., Головинская К.А., Черфас Н.Б., 1975).

Собранные В.В. Бабковым материалы включают и другие связанные с судьбой Ромашова документы, относящиеся ко времени его студенчества, — материалы Кружка имени Ламарка, председателем которого был Е.С. Смирнов, секретарем — Б.С. Кузин, а Ромашов выполнял в 1921–1922 гг. обязанности товарища

<sup>16</sup> Бабков В.В. Запись разговора по телефону с Верой Николаевной Беляевой, состоявшегося 25 марта 1978 г. // Архивное собрание В.В. Бабкова.

председателя<sup>17</sup>. Среди документов Эволюционной бригады присутствует также список ее опубликованных и оставшихся в рукописи работ, отчет Ромашова о работе Эволюционного семинара ИЭБ в 1931–1934 гг. с перечислением сделанных докладов, а также материалы работавшего в 1934–1940 гг. при Эволюционной бригаде Эволюционного «коллоквия» («Дарвиновского семинара»)»<sup>18</sup>, роль которого в обсуждении эволюционных проблем была подытожена Ромашовым в 1940 г. в его Отчете. Поскольку «...постановка эволюционной проблемы во всей своей широте возможна только в форме комплексного исследования...», то, по словам Ромашова, работа коллоквия «шла по линии все более широкого охвата новых отраслей биологии (теория эволюции, генетика, экология, систематика, механика развития, общая физиология и т. д.)»<sup>19</sup>.

Задумываясь о значении работ Эволюционной бригады, мы неизбежно обращаем внимание не только на характерное для группы стремление к широким обобщениям, синтезу данных различных дисциплин, но и на своеобразие собственно генетического подхода к изучению природных популяций. Отличие от более ранних работ Четверикова и его учеников, входивших в группу Дроздоор, заключалось в том исключительном значении, которое придавалось открытым в 1931–1932 гг. генетико-автоматическим процессам. Играя, по мнению членов группы, незаменимую роль в эволюции, эти процессы определяли одновременно важные особенности природных популяций, отличавшие их от популяций лабораторных, что проявлялось, частности, в спонтанно возникающих резких различиях популяций — присутствии высоких концентраций различных не сходных друг с другом мутаций. Интерес к условиям жизни вида (его «экологии», согласно терминологии Эволюционной бригады) определялся тем, что генетико-автоматические процессы, или процессы дрейфа, эффективно идут лишь в небольших популяциях. Свообразие исследований заключалось также в том, что большое значение придавалось фенотипической реализации генетического разнообразия. Отмечая в 1935 г. «необходимость пересмотреть так часто повторяющееся утверждение о полной внешней однородности популяций *Drosophila*», Балкашина и Ромашов полемизировали с Четвериковым, его идеей внешней однородности вида, сохраняющейся до тех пор, пока вид не начинает под влиянием мутационного процесса «стареть» — «расшатываться в своих признаках» (Четвериков, 1926, с. 49). В то же время вопрос об условиях, способствующих проявлению новых мутаций, несомненно, служил предметом раздумий Четверикова. Уже в работе 1926 г. он сформулировал тезис о влиянии на проявление генов «генотипической среды», а впоследствии был хорошо знаком с работами Эволюционной бригады. В конце жизни, комментируя присланную ему Н.В. Тимофеевым-Ресовским в Горький работу, Четвериков увидел ее недостаток в том, что Тимофеев «совсем об-

<sup>17</sup> Отчет и меморандум Кружка имени Ламарка («Два года деятельности Кружка имени Ламарка»), списки прочитанных докладов (1920–1922 гг.) // Архивное собрание В.В. Бабкова.

<sup>18</sup> Ромашов Д.Д. Отчет о работе Эволюционного семинара Института экспериментальной биологии; Отчет о работе Эволюционного коллоквия (Дарвиновского семинара) при Институте экспериментальной биологии; Список работ Эволюционной бригады // Архивное собрание В.В. Бабкова.

<sup>19</sup> Ромашов Д.Д. Краткий отчет о работе Эволюционной лаборатории (Эволюционной бригады) при Институте экспериментальной биологии с 1934 по 1940 г. // Архивное собрание В.В. Бабкова.

ходит молчанием “реализацию признака”, ... а ведь отбор идет не по генотипу, а по реальным признакам» (Четвериков, 2002, с. 324).

Возможно, главным открытием генетиков, приступивших в 1920–1930-е гг. к изучению природных популяций дрозофил и видевших в этом изучении важную предпосылку для понимания эволюции, стала сама идея генетического разнообразия — «гетерогенности» или «неоднородности», — столь отличавшего их от мира лабораторных организмов, в котором исходное, естественное разнообразие было искусственно подавлено (Kohler, 1994, p. 250). История Эволюционной бригады демонстрирует, насколько несходно понималось генетическое разнообразие учеными в различных странах — членами Эволюционной бригады в СССР, Ф.Г. Добржанским в США и Н.В. Тимофеевым-Ресовским в Германии, уехавшим в эту страну в 1925 г. вместе с двумя другими членами Дрозсоора: Е.А. Тимофеевой-Ресовской и С.Р. Царапкиным. По крайней мере отчасти это несходство определялось различным пониманием эволюционной роли генетико-автоматических процессов Ромашовым и Дубининым, с одной стороны, и генетического дрейфа С. Райтом, с другой. В первом случае идущие в малых популяциях стохастические процессы повышали концентрации отдельных мутаций, тогда как во втором — значение дрейфа виделось Райту в создании удачных, адаптивно выгодных комбинаций генов. Идея подобных сочетаний, вообще говоря, ограничивающая пространство разнообразия, была чрезвычайно значима для Добржанского, заимствовавшего у Райта метафору «пиков» и «долин» приспособленности. В свою очередь представления Н.В. Тимофеева-Ресовского о эволюционно удачных комплексах генов восходят, скорее всего, к представлениям С.С. Четверикова о «генотипической среде», которая самим Четвериковым и его остававшимися в СССР учениками понималась, однако, иначе — как среда, влияющая на проявление признака, а не в связи с возникновением комплексов генов, определяющих приспособленность тех или иных генотипов. Можно надеяться, что дальнейший сопоставительный анализ и обращение к новым документальным источникам приведут и к новому пониманию самой идеи генетического разнообразия — не только как натуралистического феномена, но и как проблемы истории науки: различных представлений о разнообразии, его соперничающих и взаимно дополняющих версий.

## Литература

- Астауров Б.Л. Жизнь С.С. Четверикова // Природа. 1974. № 2. С. 57–67.
- Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 214 с.
- Балкашина Е.И., Ромашов Д.Д. Генетическое строение популяций *Drosophila*. Генетический анализ Звенигородских (Московской обл.) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda // Биологический журнал. 1935. Т. 4. № 1. С. 81–106.
- Балкашина Е.И., Беляева В.Н., Головинская К.А., Черфас Н.Б. Д.Д. Ромашов и его роль в развитии генетики // Из истории биологии. Вып. 5. М., 1975. С. 76–91.
- Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 422 с.
- Гайсинович А.Е., Россиянов К.О. «Я глубоко убежден, что я прав...» Н.К. Кольцов и лысенковщина // Природа. 1989 (885). С. 86–95; №6 (886). С. 95–103.
- Голубовский М.Д. С.С. Четвериков — основатель генетики популяций // Архитекторы эволюционного синтеза / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Санкт-Петербургский филиал ИИЕТ РАН, 2012. С. 111–125.

- Дубинин Н.П.* Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журнал экспериментальной биологии (А). 1931. Т. 7. Вып. 5–6. С. 463–479.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д.* Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биологический журнал. 1932. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А., Демидова З.А.* Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (sin. — *melanogaster* Meig.) // Биологический журнал. 1937. Т. 6. Вып. 2. С. 311–354.
- Ермолаев А.И.* Роль Сьюэла Райта в создании популяционной генетики // Историко-биологические исследования. 2012. Т. 4. № 2. С. 61–95.
- Калинина Т.Е.* Происхождение Сергея Сергеевича Четверикова. Его жизненный путь // С.С. Четвериков. Документы к биографии, неизданные работы, переписка и воспоминания. М.: Наука, 2002. С. 13–43.
- Кирпичников В.С.* К вопросу об образовании рас у рыб (расы и эволюция) // Биологический журнал. 1933. Т. 2. Вып. 6. С. 609–627.
- Колмогоров А.Н.* Уклонения от формул Харди при частичной изоляции // Доклады АН СССР. 1935. Т. 3 (8). № 3 (63). С. 129–132.
- Музрукова Е.Б.* Прощальное слово. Памяти Василия Васильевича Бабкова (1946–2006) // Вопросы истории естествознания и техники. 2007. Т. 28. № 1. С. 196–199.
- Никоро З.С.* Это моя неповторимая жизнь. Воспоминания генетика. М.: Academia, 2005. 288 с.
- Промптов А.Н.* Аниковская генетическая станция // Человек и природа. 1924. № 11. С. 874–882.
- Промптов А.Н.* Общая биология. М.–Л.: Биомедгиз, 1936а. 352 с.
- Промптов А.Н.* Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц // Биологический журнал. 1936б. Т. 5. Вып. 6. С. 1001–1010.
- Промптов А.Н.* Птицы в природе: Руководство для определения и изучения птиц в природных условиях. М.: Гос. Учеб.-педагог. изд., 1937. 380 с.
- Рокицкий П.Ф.* С.С. Четвериков и развитие эволюционной генетики // Из истории биологии. Вып. 5. М., 1975. С. 63–75.
- Ромашов Д.Д.* Об условиях «равновесия» в популяциях // Журнал экспериментальной биологии (А). 1931. Т. 7. Вып. 4. С. 442–454.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д.* Об аберративной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журнал общей биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Россианов К.О., Помелова М.А.* Опытные станции Института экспериментальной биологии и развитие отечественной генетики (1917–1929 гг.) // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 1. С. 28–40.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Глотов Н.В.* Сергей Сергеевич Четвериков // Выдающиеся советские генетики. М., 1980. С. 69–76.
- Четвериков С.С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журнал экспериментальной биологии (А). 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54; вып. 4. С. 237–240.
- Четвериков С.С.* Документы к биографии, неизданные работы, переписка и воспоминания / Сост. Т.Е. Калинина, отв. ред. И.А. Захаров. М.: Наука, 2002. 643 с.
- Формозов А.А.* Промптов Александр Николаевич // Московские орнитологи / Отв. ред. В.Е. Флинт, О.Л. Россолимо. М.: Изд-во МГУ, 1999. С. 375–399.
- Adams M.B.* The Founding of Population Genetics: Contributions of the Chetverikov School 1924–1934 // Journal of the History of Biology. 1968. Vol. № 1. P. 23–39.
- Adams M.B.* Towards a Synthesis: Population Concepts in Russian Evolutionary Thought, 1925–1935 // Journal of the History of Biology. 1970. Vol. 3. № 1. P. 107–129.

*Dobzhansky Th.* Genetics and the Origin of Species. NY: Columbia University Press, 1937/ xyi, 364 p.

*Kohler R.E.* Lords of the Fly: *Drosophila* Genetics and the Experimental Life. Chicago etc.: University of Chicago Press, 1994. xy, 321 p.

*Kohler R.E.* Landscapes and Labscapes: Exploring the Lab-Field Border in Biology. Chicago: Chicago University Press, 2002. Xy, 326 p.

*Kremontsov N.* A Particular Synthesis: Aleksandr Promptov and Speciation in Birds // Journal of the History of Biology. 2007. Vol. 40. No. 4. P. 637–682.

*Provine W.B.* Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago & London: University of Chicago Press, 1989. xyi, 545 p.

*Rossiianov K., Avrutskaya T.* Rethinking Russian Studies on the Genetics of Natural Populations: Vassily Babkoff's Papers and the History of the 'Evolutionary Brigade', 1934–1940 // The Mendel Newsletter. 2015. Vol. 20. P. 15–24.

*Timoféeff-Ressovsky N.W.* Über geographische Temperaturrennen bei *Drosophila funebris* // Archiv für Naturgeschichte. N.F. 1935. Bd. 4. H. 2. S. 245–257.

*Timoféeff-Ressovsky N.W.* Mutations and geographical variation // The new systematic / Ed. J. Huxley. London etc.: Oxford University Press, 1940. P. 73–136.

## Evolutionary Brigade and its investigations: materials for its history

*KIRILL ROSSIIANOV*

S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences  
Moscow, Russia; rossiianov@yandex.ru

In this article, I analyze the documentary collection of the late historian of science Vassily Babkoff (1946–2006). This collection deals with the history of so-called 'Evolutionary Brigade' — a group of researchers who worked at Nikolai Kol'tsov's Institute of Experimental Biology in 1934–1940. Re-examining these documents, I argue that the group's approach to the genetic study of natural populations of *Drosophila* was very different from the approach taken by Sergei Chetverikov and his students in the 1920s. My research reveals a crucial connection between the group's interests and the work of Dmitrii Romasov and Nikolai Dubinin who discovered genetic drift ("automatic genetic processes", according to their terminology) in 1931–1932, quite independently from Sewall Wright. According to members of the Evolutionary Brigade, it was drift that shaped the genetic diversity ("heterogeneity") of natural populations, making them radically different from the laboratory populations of *Drosophila*. Furthermore, the group's focus on the diversity in populations raises an important question about the political and cultural dimension of genetic diversity, which was understood very differently by the students of natural populations in Soviet Russia, the US, and Germany in the 1930s. As part of this article, I also publish the 1936 letter of Alexander Promptov, the group's member and prominent ornithologist, which he sent to the group's leader, geneticist Dmitrii Romashov. I believe that the letter may help better understand the history of evolutionary synthesis as a problem of complex, contradictory relationship between the experimenters and the naturalists — the "Romans" and the "barbarians", according to Robert Kohler's metaphor.

**Keywords:** history of genetics, the Evolutionary Brigade, Sergei Chetverikov, Dmitrii Romashov, history of the Modern Synthesis, naturalists and experimentalists in the history of biology, genetic drift, genetic diversity.

## References

- Adams, M.B. (1968). The Founding of Population Genetics: Contributions of the Chetverikov School, 1924–1934, *Journal of the History of Biology*, 1 (1), 23–39.
- Adams, M. B. (1970). Towards a Synthesis: Population Concepts in Russian Evolutionary Thought, 1925–1935, *Journal of the History of Biology*, 3 (1), 107–129.
- Astaurov, B. L. (1974). Zhizn' S.S. Chetverikova [The life of S.S. Chetverikov], *Priroda*, 2 (792), 57–67 (in Russian).
- Babkoff, V.V. (1985). *Moskovskaia shkola evoliutsionnoi genetiki* [The Moscow school of evolutionary genetics], Moscow: Nauka (in Russian).
- Balkashina, E.I., Romashov, D.D. (1935). Geneticheskoe stroenie populatsii *Drosophila*. I. Geneticheskii analiz Zvenigorodskikh (Moskovskoi oblasti) populatsii *Drosophila phalerata* Meig., *Transversa Fall* i *vibrissina* Duda [The genetic structure of the *Drosophila* populations. I. Genetical analysis of the Zvenigorod (Moscow region) populations of *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall, and *vibrissina* Duda], *Biologicheskii zhurnal*, 4 (1), 81–106 (in Russian).
- Balkashina, E.I., Beliaeva, V.N., Golovinskaia, K.A., and Cherfas, N.B. (1975). D.D. Romashov i ego rol' v razvitiu genetiki [D.D. Romashov and his role in the development of genetics], *Iz istorii biologii*, 5, 76–91.
- Chetverikov, S.S. (1926). O nekotorykh momentakh evoliutsionnogo protsessa s tochki zreniia sovremennoi genetiki [On certain features of the evolutionary process from the viewpoint of modern genetics], *Zhurnal eksperimental'noi biologii* (A), 2 (1), 3–54; 2 (4), 237–240.
- Chetverikov, S.S. (2002). *Dokumenty k biografii, neizdannye raboty, perepiska I vospominaniia*. [Biographical documents, unpublished works, correspondence, and recollections], Moscow: Nauka (in Russian).
- Dobzhansky, Th. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Dubinina, N.P. (1931). Genetiko-avtomaticheskie protsessy i ikh znachenie dlia mekhanizma organicheskoi evoliutsii [Automatic genetic processes and their significance for the mechanism of organic evolution], *Zhurnal eksperimental'noi biologii* (A), 7 (5/6), 463–479 (in Russian).
- Dubinina, N.P., Romashov, D.D. (1932). Geneticheskoe stroenie vida i ego evoliutsiia. I. Genetiko-avtomaticheskie protsessy i problema ekogenotipov [The genetic structure of the species and its evolution. I. Automatic genetic processes and the problem of ecogenotypes], *Biologicheskii zhurnal*, 1 (5/6), 52–95 (in Russian).
- Dubinina, N.P., Romashov, D.D., Geptner, M.A., Demidova, Z.A. (1937). Aberrativnyi polimorfizm u *Drosophila fasciata* Meig. (sin. — *melanogaster* Meig.) [Aberrant polymorphism in *Drosophila fasciata* Meig. (sin. — *melanogaster* Meig.)], *Biologicheskii zhurnal*, 6 (2), 311–354 (in Russian).
- Ermolaev, A.I. (2012). Rol' S'iuella Raita v sozdanii populatsionnoi genetiki [Sewall Wright and his role in the development of genetics of populations], *Istoriko-biologicheskie issledovaniia*, 4 (2), 61–95 (in Russian).
- Formozov, A.A. (1999). Promptov Aleksandr Nikolaevich [Promptov, Aleksandr Nikolaevich] In V.E. Flint, O.L. Rossolimo (Eds.), *Moskovskie ornitologi* [The Moscow ornithologists], pp. 375–399, Moscow: Izdatel'stvo MGU (in Russian).
- Gaissinovitsh, A.E. (1988). *Zarozhdenie i razvitiie genetiki* [The origins and the development of genetics], Moscow: Nauka (in Russian).
- Gaissinovitsh, A.E., Rossianov, K.O. (1989). “Ia gluboko ubezhdien, chto ia prav...” N.K. Kol'tsov i lysenkovshchina [“I am deeply convinced that I am right...” N.K. Kol'tsov and Lysenkoism], *Priroda*, 1989, 5 (885), 86–95; 6 (886), 95–103 (in Russian).
- Golubovskii, M.D. (2012). S.S. Chetverikov — osnovatel' genetiki populatsii [S.S. Chetverikov, the founder of the genetics of populations]. In E. Kolchinskii (Ed.). *Architektory evoliutsionnogo sinteza* [Architects of Modern Synthesis], pp. 111–125, Saint Petersburg: The St.-Petersburg branch of the S.I. Vavilov Institute for History of Science and Technology (in Russian).
- Kalinina, T.E. (2002). Proiskhozhdenie Sergeia Sergeevicha Chetverikova. Ego zhiznennyi put' [The background of Sergei Sergeevich Chetverikov. His life path]. In Chetverikov S.S. *Dokumenty k biografii, neizdannye raboty, perepiska i vospominaniia* [Biographical documents, unpublished works, correspondence, and recollections], pp. 13–43, Moscow: Nauka (in Russian).
- Kirpichnikov, V.S. (1933). K voprosu ob obrazovanii ras u ryb (rasy i evoliutsiia) [Concerning the Race formation in fishes (races and evolution)], *Biologicheskii zhurnal*, 2 (6), 609–627 (in Russian).

Kohler, R. E. (1994). *Lords of the Fly: Drosophila Genetics and the Experimental Life*. Chicago etc.: University of Chicago Press.

Kohler, R.E. (2002). *Landscapes and Labscapes: Exploring the Lab-Field Border in Biology*. Chicago: Chicago University Press.

Kolmogorov, A.N. (1935). Ukloneniiia ot formuly Hard pri chastichnoi izoliatsii [The deviations from Hardy's formulas under conditions of partial isolation], *Doklady Akademii nauk SSSR*, 3 (8), 129–132 (in Russian).

Kremontsov, N. (2007). A Particular Synthesis: Aleksandr Promptov and Speciation in Birds, *Journal of the History of Biology*, 40 (4), 637–682.

Muzrukova, E.B. (2007). Proshchal'noe slovo. Pamiati Vasiliiia Vasil'evicha Babkova (1946–2006) [Word of farewell. To the memory of Vasilii Vasil'evich Babkoff (1946–2006)], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, 28 (1), 196–199 (in Russian).

Nikoro, Z.S. (2005). *Eto moia nepovtorimaia zhizn'. Vospominaniia genetika* [This was my unforgettable life. The recollections of a geneticist], Moscow: Academia (in Russian).

Promptov, A.N. (1924). Anikovskaiaa geneticheskaiia stantsiia [The Anikov genetic station], *Chelovek i priroda*, 11, 874–882 (in Russian).

Promptov, A.N. (1936a). *Obshchaia biologiiia* [General biology], Moscow – Leningrad: Biomedgiz (in Russian).

Promptov, A.N. (1936b). Ekologo-geograficheskie faktory evoliutsionnoi divergentsii u ptits [Ecological and geographical factors in the evolutionary divergence in birds], *Biologicheskii zhurnal*, 5 (6), 1001–1010 (in Russian).

Promptov, A.N. (1937). *Ptitsy v prirode: Rukovodstvo dlia opredeleniia i izucheniiia ptits v prirodnykh usloviiaakh* [Birds in nature: A manual for identification and study of birds under natural conditions], Moscow: Gos. Ucheb.-pedagog. izd. (in Russian).

Provine, W. B. (1989). *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago & London: University of Chicago Press.

Rokitskii, P.F. (1975). S.S. Chetverikov i razvitie evoliutsionnoi genetiki [S.S. Chetverikov and the development of evolutionary genetics], *Iz istorii biologii*, 5, 63–75 (in Russian).

Romashov, D.D. (1931). Ob usloviiaakh „ravnovesiia“ v populiatsiiaakh [On the conditions for “equilibrium” in populations], *Zhurnal eksperimental'noi biologii* (A), 7 (4), 442–454 (in Russian).

Romashov, D.D., Il'ina, E.D. (1943). Ob aberrativnoi izmenchivosti v populiatsiiaakh pushnykh zveri [On aberrant variability in the populations of fur animals], *Zhurnal obshchei biologii*, 1943, 4 (5), 286–312 (in Russian).

Rossianov, K., Avrutskaya, T. (2015). Rethinking Russian Studies on the Genetics of Natural Populations: Vassily Babkoff's Papers and the History of the 'Evolutionary Brigade', 1934–1940, *The Mendel Newsletter*, 20, 15–24.

Rossianov, K.O., Pomelova, M.A. (2019). Opytnye stantsii Instituta eksperimental'noi biologii i razvitie otechestvennoi genetiki (1917–1929 gg.) [Experimental stations of the Institute of experimental biology and the development of Soviet genetics, 1917–1929], *Ontogenez*, 50 (1), 28–40 (in Russian).

Timoféeff-Ressovsky, N.W., Glotov, N.V. (1980). Sergei Sergeevich Chetverikov. In D.K. Beliaev, V.I. Ivanov (Eds.), *Vydaiushchiesia sovetskie genetiki* [The outstanding Soviet geneticists], pp. 69–76, Moscow: Nauka (in Russian).

Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1935). Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris*, *Archiv für Naturgeschichte*. N.F., 4 (2), 245–257.

Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1940). Mutations and geographical variation. In J. Huxley (Ed.). *The new systematics*, pp. 73–136. London etc.: Oxford University Press.