

УДК 575.1/2

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ ЛЕДЬЯРДА СТЕББИНСА

© 2013 г. В.А. Соколов^{1, 2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения РАН,
Новосибирск, Россия, e-mail: sokolov@mcb.nsc.ru;

² Государственное научное учреждение, Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н.И. Вавилова Российской академии сельскохозяйственных наук,
Санкт-Петербург, Россия

Поступила в редакцию 19 апреля 2012 г. Принята к публикации 29 мая 2012 г.

В статье изложена история формирования идеи эволюционного синтеза на растительных объектах и его экспериментальное обоснование. Показана роль Сергея Михайловича Навашина, Эдварда Бэбкока и Ледьярда Стеббинса в построении экспериментальных оснований эволюционного синтеза на ботаническом материале. Изложена история формирования взглядов Л. Стеббинса на роль гибридизации и полиплоидии в эволюционном процессе у растений. Рассмотрены гениальные предвидения Л. Стеббинса о роли полного удвоения геномов в расширении изменчивости, получить доказательства которых стало возможным только с началом использования методов геномики.

Ключевые слова: полиплоиды, межвидовые гибриды, полиплоидные комплексы, агамные комплексы, апомиксис, эволюция у растений, Джордж Ледьярд Стеббинс, Эрнест Бэбкок, Сергей Михайлович Навашин.

Джордж Ледьярд Стеббинс (младший), родился 6 января 1906 г. и был назван в честь отца. Позже, после его смерти, он предпочитал имя Ледьярд и опускал слово «младший». О своем социальном происхождении он писал: «Моя семья принадлежала к верхнему слою среднего класса, белых протестантов в Нью-Йорке и Новой Англии. Отец был преуспевающим торговцем недвижимостью. Он владел риелторской конторой в штате Мэн и много сделал для развития располагавшегося там горного курортного района «Пустынный остров». Кроме того, он приложил много сил в дело организации Национального парка «Акадия».

В первые восемь лет жизни Л. Стеббинса семья проводила полгода на побережье залива Моржей (штат Мэн) и полгода – в Вудмере на Лонгайленде в Нью-Йорке. Позже по причине болезни матери на зиму они перебирались в Калифорнию или Колорадо. С 1922 г. по 1929 г. Л. Стеббинс на все лето поселялся в заливе Моржей. С раннего детства Л. Стеббинс проявлял стремление проводить время вне дома и

обнаружил увлеченность растениями. Никто из его родителей не был натуралистом-биологом или как-либо связан с наукой, но оба интересовались естественной историей. Они поддерживали интерес сына к природе. Немалую роль в этом сыграл и их сосед, профессор геологии из Йельского университета Эдвард Дана. Родители отметили у ребенка тягу к знаниям с трех лет и стремились дать хорошее образование. Поэтому он обучался только в частных школах. Из-за болезни матери Ледьярд с 8 лет воспитывался в основном гувернерами или наставниками школ и проводил много времени в походах, горных путешествиях и изучении растительного мира. Кроме того, он усердно занимался музыкой и брал уроки игры на фортепьяно в течение 7 лет. Но в связи с врожденной спецификой моторики мышц он не мог исполнять серьезные произведения. Однако Л. Стеббинс через всю жизнь пронес любовь к классической музыке. В студенческие годы он был активным участником мужского хора Гарвардского университета.

Наиболее значительный школьный период взросления, социализации и интеллектуального роста был у него в течение 4 лет в Санта-Барбаре. Здесь он освоил верховую езду на лошади, исследовал горы Санта Инец и попал под влияние ботаника Ральфа Хофмана, который заинтересовал его растениями и естественной историей этого замечательного региона.

В 1924 г. Л. Стеббинс поступил в Гарвард. Это было продиктовано традициями семьи, а также тем, что в это время там учился его старший брат Генри. Поначалу Ледьярд был в затруднении в связи с выбором будущей профессии. Лето после первого курса он провел в изучении растений на берегу залива Бар в штате Мэн. Здесь он встретился с профессором ботаники Университета Пенсильвании, специалистом по мхам Эдгаром Уэрри. Эта встреча, видимо, и определила окончательное решение Л. Стеббинса посвятить свою жизнь исследованию растений.

К выполнению дипломной работы он приступил в 1928 г. в отделе ботаники Университета Гарварда. Полученный в этой работе опыт сформировал его будущий научный стиль. Он на всю жизнь сохранил тенденцию переходить от одного направления исследований к другому, если этого требовала логика развития проводимых экспериментов, невзирая на неминуемые сложности в отношениях с руководителями. Первые флористические исследования Л. Стеббинс выполнил в гербарии Грэя под руководством известного систематика М.Л. Фернолда (M.L. Fernald). Следует отметить, что он быстро потерял интерес к устаревшим таксономическим методам, предложенным руководителем, и был расстроен его жесткостью в отношениях с подчиненными. Он с горечью иронизировал, что самый сухой экспонат в гербарии – профессор М. Фернолд. Его симпатии склонялись к методам таксономии, развиваемым Карлом Саксом (K. Sax), который использовал цитогенетические принципы для углубленного понимания систематических взаимосвязей растений. Докторская работа Л. Стеббинса была посвящена анатомическим и цитологическим исследованиям микроспорогенеза у антеннарии (кошачьей лапки).

Его руководителем стал известный морфолог и цитолог Э.К. Джеффри (E.C. Jeffrey).

Л. Стеббинс легко находил объекты для своих исследований на близлежащих холмах и одновременно изучал географическую изменчивость среди видов этого рода. Работа захватила его, но возникли и все более углублялись разногласия с руководителем. Дело в том, что Э. Джеффри был ортодоксальным ботаником и нетерпимо относился к выходцам из «генетического гнезда» Т.Г. Моргана, к которым принадлежал известный цитогенетик растений К. Сакс. Он был сторонником идиосинкратической теории происхождения видов за счет гибридизации, ранее предложенной Дж. Лотси (Lotsy, 1916). Кроме того, Э. Джеффри вел активную кампанию против моргановской генетики и настаивал на константности генов и отсутствии эволюции у растений за счет наследственной изменчивости. Л. Стеббинс в силу своего образования был готов оценить значение генетических методов в ботанической систематике. Дело в том, что обучаясь в Гарварде, он был частым гостем в библиотеке Института Басси (Bussey Institution) и знакомился с генетическими журналами, такими, как *Hereditas* и *Genetica*, где публиковались А. Мюнтцинг и К. Хаскинс (A. Muntzing, C.L. Huskins). Кроме того, он общался с Э. Истом (E.M. East), а также други-

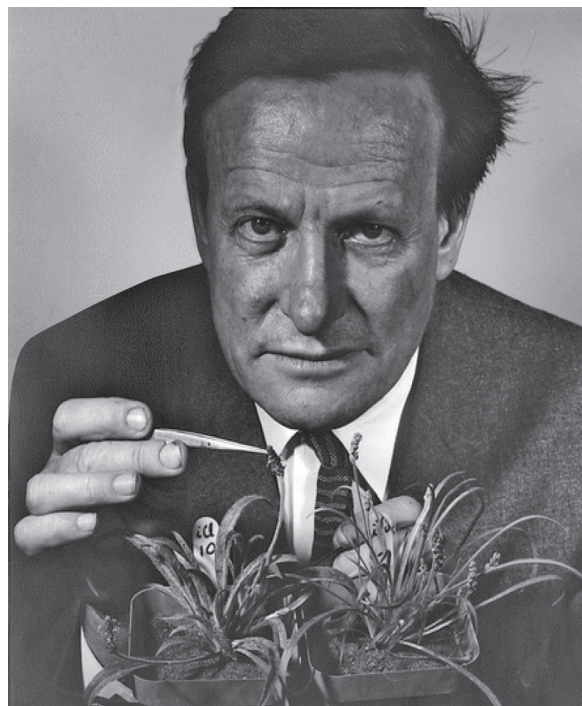


Фото 1. Л. Стеббинс проводит гибридизацию.

ми выдающимися специалистами по генетике кукурузы из Института Басси и прослушал курс генетики У. Кастла (W.E. Castle). Интерес Л. Стеббинса к генетической литературе стал еще глубже после того, как он стал работать с Карлом Саксом. Однако их взаимодействие и дружба вызвали не лучшие чувства у непосредственного руководителя, Э. Джеффри, при обсуждении диссертации Л. Стеббинса. К. Сакс критически высказался относительно ошибок в цитогенетической части работы, после чего возмущенный Э. Джеффри демонстративно покинул зал заседания. В результате Л. Стеббинс оказался под перекрестным огнем со стороны духовного и формального руководителей. Благодаря вмешательству Ральфа Ветмора и других коллег диссертация в итоге была принята к защите. Однако внесение поправок и согласования отняли значительное время как у автора, так и у комитета по рассмотрению споров. До сих пор эта работа хранится в архиве Гарвардского университета как напоминание о противостоянии личностей в отделе ботаники тех времен (рис. 1).

Диссертация была закончена в 1931 г. и опубликована в составе двух работ в 1932 г. (Stebbins, 1932a, b). К этому моменту он уже имел несколько флористических публикаций совместно с М. Фернолдом. Одним из знаковых событий в ранней карьере Л. Стеббинса было участие в Международном ботаническом конгрессе в Кембридже в 1930 г. Там он встретил Эдгара Андерсона (Edgar Anderson), который стал его другом и коллегой на всю жизнь, Ирен Мантон (I. Manton) и Кирила Дарлингтона (C. Darlington). Эти контакты, наряду с другими, еще более укрепили его интерес к занятиям ботаникой и сохранились на всю дальнейшую жизнь. После защиты диссертации Л. Стеббинс 4 года работал в Университете Колгейта (1931–1935 гг.). Позже он вспоминал эти годы как потерянные, по причине того, что подавляющую часть времени забирала учебная нагрузка. Несмотря на все препятствия, он находил время для исследований, сконцентрировавшись на работе по цитогенетике пионов. Эти исследования были проведены совместно с П. Саундерсом (P. Saunders). Они осуществили сравнительные цитогенетические исследования гибридных форм пионов Старого и Нового Света. Эта работа была первой из серии

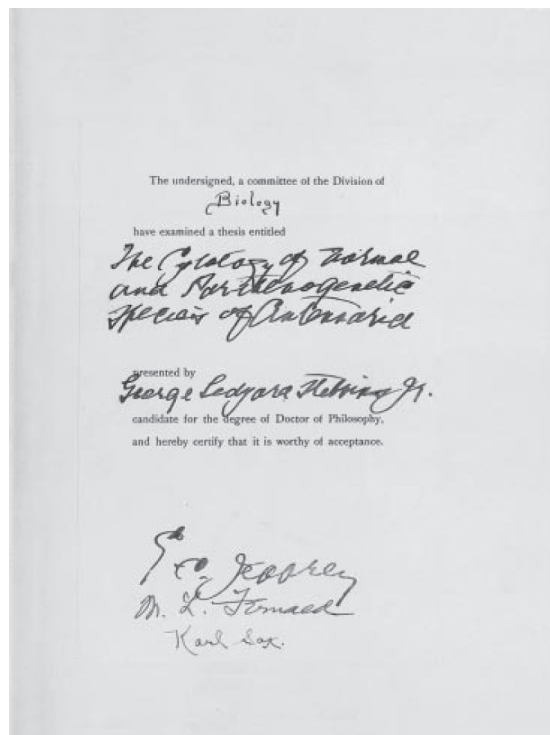


Рис. 1. Обложка диссертации Л. Стеббинса с подписями участников дискуссии Э. Джеффри, М. Фернолда и К. Сакса.

биосистематических исследований обширной группы растений, которые в дальнейшем преобладали в его научной карьере. Примечательно, что эксперименты проводились в цоколе дома П. Саундерса, где они оборудовали лабораторию. У западных североамериканских видов пионов этого рода они обнаружили комплексы структурных гетерозигот. В дальнейшем это открытие поддерживало творческий энтузиазм Л. Стеббинса в цитогенетических исследованиях.

Совместно с П. Саундерсом он участвовал в Генетическом конгрессе в Итаке (1932 г.). Несомненно, что Генетический конгресс имел решающее значение в определении научной судьбы Л. Стеббинса. Очень многие доклады на сессиях и пленарных заседаниях определили развитие генетических исследований на многие годы вперед. Так, сильное впечатление на Л. Стеббинса произвело сообщение Барбары Мак-Клинтон о результатах цитогенетических исследований на кукурузе. Она показала линейное спаривание родительских хромосом в середине профазы или пахитене мейоза и кроссинговер между

ними, а также продемонстрировала присутствие инверсий и транслокаций. Несколькими годами позднее Л. Стеббинс подтвердил некоторые из этих фактов на пионах и был первым, кто показал образование кольцевых хромосом у этого рода. Эта работа не была прорывной, но она подтвердила результаты Б. Мак-Клинтон и других исследователей (Stebbins, Ellerton, 1939). Незабываемыми моментами конгресса для него стали знаменитое послание Т.Г. Моргана и дискуссия К. Сакса и К. Дарлингтона по теории хиазм, равно как и постер Д. Беллинга (John Belling) с демонстрацией хромомер, которые ошибочно идентифицировались как гены.

В 1935 г. профессор Эрнест Бэбкок пригласил Л. Стеббинса в Калифорнийский университет на должность исследователя. В Беркли Л. Стеббинс принял активное участие в выборной компании Ф. Рузвельта, с чего началась его связь с демократической партией, продолжавшаяся до конца жизни.

Здесь необходимо вернуться в начало 20-го века и проследить формирование идеологии, которая привела к выдающимся результатам по эволюционному синтезу на основе ботанического материала. Организатором и вдохновителем проекта по изучению факторов эволюции растений являлся Эрнест Бэбкок. По университетскому образованию он был агрономом и занимался селекцией плодовых деревьев (цитрусовые, персики и грецкий орех). В 1901 г. еще студентом Э. Бэбкок познакомился с выдающимся селекционером Л. Бербанком и получил от него первые наставления по подбору исходного материала. В 1903 г. ему посчастливилось прослушать лекции Гуго де Фриза по мутационной теории и он проникся значимостью наследования и варибельности признаков с точки зрения селекции. В 1912 г. декан Агрономического колледжа Калифорнийского университета в Беркли принял решение о создании четырех новых отделов: 1 – агрохимии; 2 – почвоведения; 3 – семеноводства; 4 – основ селекции растений и животных. Последний отдел поручили возглавить Э. Бэбкоку, учитывая его достижения по созданию сортов персика и грецкого ореха. В процессе организационных мероприятий Э. Бэбкок переименовал новое подразделение в «Отдел генетики», создав первое академическое учреждение с таким названием на территории

США. Основной задачей нового подразделения должно было стать теоретическое обоснование селекции на основе знаний о наследовании признаков. Продолжая селекционную работу и преподавание Э. Бэбкок в соавторстве с Р. Клаусеном написал учебник «Genetics in Relation to Agriculture». Эту книгу высоко оценил Ж. Шелл, генетик из Принстона, назвав лучшим из существующих учебных пособий. Ее переработанное издание вышло в 1927 г. Этим учебником долго пользовались в различных университетах США и он выдержал 17 переизданий. Кроме того, Э. Бэбкок совместно с Л. Коллинсом издал практикум по генетике (Babcock, Collins, 1918). Э. Бэбкок считал, что миссия Университета Беркли – это проведение фундаментальных исследований, необходимых для обеспечения селекционного процесса.

Продолжая преподавать моргановскую генетику, Э. Бэбкок постоянно размышлял о том, что с точки зрения агрономии и практической селекции необходимо работать с генетической моделью из царства растений. Такой объект должен удовлетворять целому ряду требований, что позднее было изложено в статье, опубликованной в «American Naturalist» (Babcock, 1920). По мнению Э. Бэбкока, модельные растения должны иметь короткий жизненный цикл, быть удобными в выращивании и гибридизации и давать большое по численности потомство. Э. Бэбкок понимал, что у любого растительного объекта цикл размножения продолжительнее, чем у дрозофилы, но зато растения могут размножаться вегетативно, т. е. клонироваться. Искомая модель должна была иметь малое число хромосом и много морфологических признаков для создания плотной генетической карты. Поначалу он склонялся к тому, чтобы взять *Hemizonia congesta* (амброзию полыннолистную). Но, прочитав работу Э. Иста и узнав, что у скерды диплоидный набор состоит всего из 6 хромосом, он отдал предпочтение этому виду. О своем решении Э. Бэбкок сообщил Ж. Шеллу с просьбой оценить правильность выбора модели и сообщить имена исследователей, работающих с этим растением. Шелл ответил, что малое число хромосом, несомненно, делает его удобным, но необходимо знать, нет ли у него партеногенеза, чтобы не повторить ошибку Менделя с ястребинкой. В Европе с *Crepis* работали

всего 4 исследователя: Н.О. Juel, О. Rosenberg, L. Digby и Михаил Сергеевич Навашин, который опубликовал статью о числах хромосом и их варьировании у видов рода *Crepis* (Навашин, 1915). Последняя работа Э. Бэбкоку была не известна, и только позднее он узнал о молодом российском исследователе из публикации в «Genetics» и смог пригласить его в США (Navashin, 1925a). Кроме малого числа хромосом, *Crepis* имел и другие удобные, с точки зрения экспериментатора, качества: широкую гамму морфологических форм и обширное географическое распространение в Старом и Новом Свете – от пустынь до болот и от морских побережий до альпийских лугов. Род достаточно богат видами – всего более 225. Многие из них дают плодовые гибриды и могут выращиваться в условиях теплиц. Взвесив все обстоятельства, Э. Бэбкок заключил, что *Crepis* вполне подходит на роль модельного объекта и может быть использован в генетических экспериментах (Babcock, 1920). В то время, когда Э. Бэбкок выбирал ботаническую альтернативу дрозофиле, наследование и сцепление признаков уже исследовалось на горохе, ячмене, кукурузе и других растениях. Наиболее удобным был горох с $2n = 14$ и необычайно богатой морфологией, что позволяло создавать генетические карты высокой плотности. Но обнаруженное число групп сцепления у этих видов не соответствовало числу хромосом. Это, видимо, и послужило основным аргументом Э. Бэбкока в окончательном выборе *Crepis capillaris* с $2n = 6$ (Babcock, 1920).

Работа с *Crepis* была начата в 1915 г. и результаты по генетике, полученные к 1922 г., были более чем скромные – две публикации в «Science» в сумме размером менее одной страницы (Babcock, Collins, 1922a, b). Это свидетельствовало о том, что с генетической точки зрения выбор оказался неудачным. Однако анализ данных гибридизации позволил сделать ряд принципиальных выводов относительно механизмов видообразования в роде *Crepis* (Babcock, 1924b). В то время возникновение новых таксонов объясняли, исходя из двух гипотез: 1) в результате мутационного процесса (Т. Морган и Г. де Фриз); 2) продуктом гибридизации существующих видов (Дж. Лотси). Исследования Э. Бэбкока позволили заключить, что оба эти процесса вносят вклад в эволюционные события, но, кроме

того, возможны и ламарковские феномены, т. е. наследование приобретенных признаков (Babcock, 1924a).

Далее, несмотря на первоначальную задачу по генетическому обеспечению селекционного процесса, Э. Бэбкок изменил направление исследований в сторону изучения эволюционных преобразований в этом таксоне. Он верно оценил сложность обнаруженных проблем, препятствовавших использованию скерды в качестве генетической модели. Главная из них – невозможность быстрого создания генетических карт достаточной плотности. Кроме того, обнаружились сложности таксономических связей среди видов *Crepis*. Поэтому, прежде чем проводить генетические исследования, требовалось прояснить эволюционные взаимосвязи среди образцов.

Именно в этом направлении Э. Бэбкок и начал переориентацию своих исследований, используя новые принципы систематики, базирующиеся на генетических и цитогенетических знаниях. Методической основой этих подходов послужили работы его коллег (Hall, Clements, 1923). В итоге направление по систематике и эволюционным взаимоотношениям видов в роде *Crepis* стало ведущим в проекте (Babcock, 1924a, b). В 1927 г. в коллектив отдела генетики вошел советский цитогенетик М.С. Навашин, привезший с собой серию необычных мутантов, часть из которых были получены с использованием X-лучей. Он проработал с Э. Бэбкоком около 3 лет, и в 1930 г. они опубликовали первую в мире монографию по роду *Crepis*, где рассматривались вопросы таксономии, цитологии и генетики. Заключительная глава монографии была посвящена эволюционным факторам, оперирующим в этом роде (Babcock, Navashin, 1930). После детального изложения доказательств Э. Бэбкок и М.С. Навашин сделали выводы о том, что эволюция видов в роде *Crepis* обеспечивается тремя процессами: 1) точечными мутациями; 2) изменением числа и морфологии хромосом; 3) межвидовой гибридизацией. Они не могли расставить акценты в этом списке, т. е. отдать ведущую роль какому-либо из процессов.

По окончании гранта Э. Бэбкок приложил немало усилий, чтобы устроить М.С. Навашина на новую позицию, но ему это не удалось.

Таким образом, работа по цитогенетике эволюционного процесса в роде *Crepis* во время пребывания Михаила Сергеевича в Беркли получила мощный импульс. Ее результатом стали не только выход монографии, но и защита им докторской диссертации и несколько публикаций. На основе этих материалов М.С. Навашин сделал вывод, что эволюция видов *Crepis* определяется редукцией числа хромосом. Это происходит за счет их реконструкции в результате транслокаций (Babcock, 1934). Здесь необходимо отметить, что ранее эту идею высказывал М.С. Навашин (Nawashin, 1925b, 1926). В своих выводах Бэбкок опирался, в том числе, и на работу М.С. Навашина по дислокации (Navashin, 1932). Скорее всего, более ранняя работа Михаила Сергеевича была незнакома Э. Бэбкоку, потому что была опубликована на русском языке (Навашин, 1927). Этот результат расходился с теорией естественного отбора, разрабатываемой С. Райтом, Р. Фишером и Дж. Холдейном.

В 1934 г. Э. Бэбкок расширил исследовательскую программу по *Crepis*, включив в нее подробное изучение географического распространения этого рода и других систематически близких ему таксонов. К 1935 г. результаты изучения *Crepis* представляли сложную картину. Стало совершенно очевидно, что североамериканские виды имеют иной характер генетических взаимосвязей в сравнении с европейскими диплоидными формами ($2n = 6, 8, 10$ и 12). Гибриды между ними были в высокой степени стерильны, с аномальным поведением хромосом в мейозе. В противоположность этому американские формы имели гаплоидное число хромосом от 11 и выше и достаточно легко давали плодовые гибриды. Э. Бэбкок постулировал, что американские виды в основном являются аллополиплоидами (Babcock, 1931, 1934; Babcock, Cameron, 1934). На основе их географического распространения можно было сказать, что они состоят из двух основных групп. Одна обитает на равнинах среднего запада или увлажненных почвах западнее реки Миссури и до восточных склонов Сьерра-Невады. Геномы растений в ней всегда состоят из диплоидного числа хромосом, равного 22.

Другая, более интересная, группа встречается преимущественно в горах от Колорадо на запад вплоть до Калифорнии и характеризуется

хромосомными наборами от $2n = 2x = 22$ до $2n = 4x = 44$. Морфологические характеристики второй группы представляют собой смесь имеющихся у 22- и 44-хромосомных цитотипов. Поскольку многие из этих, по-видимому, гибридных форм имели abortивные пыльники и пыльцу аномальной формы, то Э. Бэбкок предположил, что они апомикты и размножаются бесполосеменным путем (Babcock, 1934).

Когда в 1935 г. Л. Стеббинс присоединился к проекту по *Crepis*, в его обязанности входило изучение хромосомных чисел ближайших родственников этого рода в трибе Cichorieae. Но он не только вел рутинную цитогенетическую работу, но и заинтересовался результатами Э. Бэбкока, полученными при изучении североамериканских видов рода *Crepis*. Они напомнили ему его собственные данные по соотношению некоторых признаков у видов *Antennaria* (кошачья лапка) и у *Paenonia* (пионов). Его достижения по проекту с *Antennaria*, который он выполнял в Гарварде, пролили лишь незначительный свет на эволюцию растений этого рода. Л. Стеббинс нашел гибриды между двумя 28-хромосомными формами *Antennaria*, *A. plantaginifolia* и *A. neglecta*, но они не проявляли апомиксиса и были обычными частично стерильными межвидовыми гибридами. Даже гексаплоидный вид *A. parlinii* из северной Вирджинии не выявлял признаков бесполосеменного размножения. Он был высокостерилен и, следовательно, обладал слабым адаптивным потенциалом. Таким образом, Л. Стеббинсу не удалось выявить каких-либо примеров, свидетельствующих о связи гибридизации и апомиксиса у *Antennaria*. Его работа в университете Колгейта с пионами была более ценна для понимания процессов, наблюдающихся у *Crepis*. В совместной работе с П. Саундерсом они показали, что диплоидные формы пионов являются стабильными и барьер нескрещиваемости между ними обеспечивается разницей в наборах хромосом. Однако некоторые образцы были тетраплоидами и представляли, по всей видимости, смесь разных видов. Когда Л. Стеббинс и П. Саундерс начали изучать их географическое распространение, то обнаружили, что средиземноморские формы очень близки к диплоидам этого ареала из группы *P. coral-line*. Они, в свою очередь, имели непрерывную

цепь переходных форм с диплоидом из группы *P. officinalis*. Некоторые из тетраплоидов *P. officinalis* походили на *P. anomala* из восточной Азии. Л. Стеббинс пришел к заключению, что распространенность цитотипов *Crepis* имеет географические закономерности и напоминает картину, наблюдаемую им у пионов. Это обстоятельство его весьма воодушевило, и он попросил Э. Бэбкока поработать совместно с ним по североамериканским видам. Предложение было принято, и с весны 1936 г. Ледъярд стал соисполнителем двух проектов. Он участвовал в экспедициях по сбору *Crepis*. У собранных образцов определили хромосомные числа, материал был классифицирован по плоидности методами измерения устьиц и оценки качества пыльцы. После этого было проведено сравнение с ранее собранными гербарными образцами. Используя статистический аппарат, созданный Э. Андерсоном, Л. Стеббинс сравнил варибельность диплоидных и тетраплоидных популяций *Crepis*. По окончании этой работы картина взаимоотношений между полиплоидией, гибридизацией и апомиксисом прояснилась.

Результаты этого обширного исследования были опубликованы в 1938 г. (Babcock, Stebbins, 1938; Babcock *et al.*, 1942). Для обоих ученых выход монографии послужил основанием к самоутверждению и сделал их известными.

Линия доказательств и форма обоснований, использованных для понимания эволюции

американских видов, давшие начало концепции полиплоидных комплексов, были сложными, и не всегда очевидными. На основе имевшей место эволюции Л. Стеббинс и Э. Бэбкок классифицировали американские виды *Crepis* на две группы.

Первая из них состояла из вида *C. runcinata*, размножающегося половым путем, который не претерпел хромосомных изменений со времени своего возникновения от гибридизации между 8- и 14-хромосомными видами. Эволюция в этой группе протекала обычным путем – мутации генов и естественный отбор в конкретных условиях обитания. Такие формы немецкий эволюционист Р. Ренч назвал политипическими видами (Rassenkreis), т. е. имеющими множественные фенотипические варианты.

Вторая группа состояла из 9 видов, являвшихся продуктом различных эволюционных процессов, включая полиплоидию, апомиксис и гибридизацию. Половые формы этих видов отличались друг от друга морфологически и имели разные географические зоны распространения, т. е. генетически были изолированы друг от друга. Между ними не были обнаружены диплоидные гибриды, но полиплоиды встречались в изобилии (рис. 2).

Э. Бэбкок и Л. Стеббинс писали, что они были либо идентичны с некоторыми из диплоидов, отличаясь лишь по физическим размерам, либо несли признаки нескольких форм (Babcock, Stebbins, 1938). По всей видимости, такие полиплоиды эволюционировали от диплоидов. Отсюда Э. Бэбкок и Л. Стеббинс заключили, что у них имела место дивергентная эволюция, а приобретенное разнообразие есть результат увеличения числа геномов, апомиксиса и гибридизации (Babcock, Stebbins, 1938; Stebbins, Babcock, 1939). Морфологические изменения, наблюдаемые во второй группе, хорошо укладывались в три основные категории: увеличение размеров (гигантизм – благодаря полиплоидии); рекомбиногенез признаков диплоидов (результат гибридизации); формирование апомиктичных микровидов (или видов, резко отличающихся от других благодаря единичным изменениям). Такие апомикты выявляли совершенно отличающиеся по варибельности образцы и располагались в центре ареала рядом с аналогичными диплоидными формами.

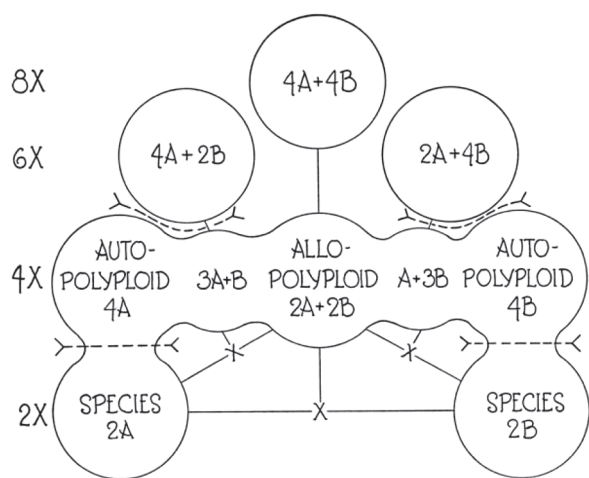


Рис. 2. Гипотетическая диаграмма, иллюстрирующая половой полиплоидный комплекс (Babcock, Stebbins, 1938).

Такое совместное произрастание диплоидов в окружении бесполосеменных полиплоидов Стеббинс и Бэбкок назвали агамными комплексами (рис. 3).

Агамные комплексы демонстрируют высокую вариабельность в центре распределения диплоидных половых форм, прогрессивное уменьшение числа биотипов с удалением от него и все большую разницу между индивидами. Формирование агамных комплексов есть результат скрещивания половых форм, их гибриды дают полиплоиды, которые, в свою очередь, могут быть апомиктичными. По всей видимости, полиплоидия сама по себе дает новые формы со значительно большей скоростью, чем обычные генетические процессы (Babcock, Stebbins, 1938). Отсюда Э. Бэбкок и Л. Стеббинс пришли к заключению о том, что полиплоиды имеют селективные преимущества в быстро меняющихся условиях среды, где скорость репродукции и адаптивность являются предметом отбора. Это объяснение можно было распространить и на быстрое возникновение и распространение некоторых групп покрытосеменных растений после последнего оледенения. Полиплоидия рассматривалась как кратчайший путь, посредством которого виды или роды могут адаптироваться к быстро меняющимся условиям. Роль апомиксиса, который сопровождает гибридизацию и полиплоидию, состоит в быстром производстве и фиксации новых вариантов признаков и в то же время в ограничении изменчивости других. Агамные комплексы в местах, близких к центрам их распространения, лучше адаптированы к меняющимся условиям в сравнении с половыми гетероплоидными комплексами.

Естественно, что монография «The American Species of *Crepis*: Their Interrelationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis» явилась значительным вкладом в систематику растений, но, возможно, еще большее ее значение связано с демонстрацией отличий эволюционных событий у растений в сравнении с таковыми у животных – млекопитающих, птиц и насекомых. Это явилось притягательным моментом для биологов, размышлявших об общей теории эволюции. По этим причинам зоологи «повернулись лицом» к генетике, систематике и биогеографии растений. С конца 1930-х годов Ф. Добржанский

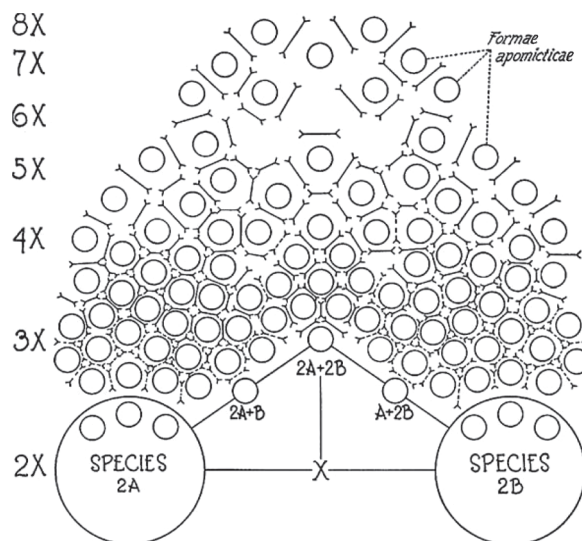


Рис. 3. Гипотетическая диаграмма, иллюстрирующая агамный комплекс (Babcock, Stebbins, 1938).

детально изучал эволюционную генетику *Drosophila pseudoobscura* и одновременно проводил много времени в кругу калифорнийских эволюционистов растений Л. Стеббинса, Р. Клаусена и др. В итоге достижения ботаников на *Crepis* были включены во второе дополненное издание «Генетики и происхождения видов» (Dobzhansky, 1941). Эти подходы Л. Стеббинс развил в последующих статьях (Stebbins, 1940, 1941, 1947). В его классической работе «Types of Polyploids: Their Classification and Significance» были объединены и систематизированы знания о полиплоидах растений, накопленные к этому времени. Предложенная в этой статье номенклатура принята биологическим сообществом и широко используется в научной литературе (Stebbins, 1947).

В 1939 г. Л. Стеббинс был приглашен в качестве ассистента профессора в отдел генетики Сельскохозяйственного колледжа в Беркли. Этот карьерный шаг был осуществлен при поддержке Э. Бэбкока, который находился под сильнейшим впечатлением от энергичной и целеустремленной работы своего ученика. До этого его попытка получить позицию в отделе ботаники не имела успеха, и он был чрезвычайно расстроен этим обстоятельством. Хотя Л. Стеббинс и считал себя ботаником, его коллеги полагали, что он недостаточно сосредоточен на кураторской части работы, которой требовала эта вакансия. Должность в отделе генетики

предполагала чтение общих курсов по эволюции и была более близка Л. Стеббинсу, поскольку его интересы склонялись к зарождавшейся в тот момент эволюционной генетике. Кроме того, увлечение эволюцией подогревалось двумя дополнительными обстоятельствами. Первое – общение с уникальной группой биологов, сосредоточившихся на изучении эволюции и систематики, называвших себя «биосистематиками». Кроме того, он активно общался с выдающимся эволюционистом Ф. Добржанским, что подпитывало его растущий интерес к этому разделу биологической науки. Начиная с середины 1930-х годов район залива Сан-Франциско был «парником» для эволюционистов. Новое поколение систематиков, пришедших из генетики и экологии, пустило корни в нескольких местах: в Университете Стэнфорда, Институте Карнеги, Калифорнийской академии наук и в Университете Беркли. «Систематики» ежемесячно проводили встречи для обсуждения результатов исследований и обмена методами (Hagen, 1984). Практически с самого начала работы этого неформального объединения Л. Стеббинс был его заметным функционером. Он активно приглашал докладчиков, некоторые из них приезжали из других регионов. Главным «идеологом» в команде биосистематиков была междисциплинарная группа из Института Карнеги. В нее входили датский специалист по экологической генетике Йенс Клаусен (J. Clausen), систематик Дэвид Кек (D. Keck) и физиолог Вильям Хиси (W. Khacey). Эта группа длительное время систематически исследовала изменчивость растений и ее роль в адаптации к степным районам Калифорнии. Л. Стеббинс пристально следил за работой коллег непосредственно в полевых условиях недалеко от Йосиметского национального парка.

Знакомство и дружба с Ф. Добржанским начались во время визита Л. Стеббинса в Калифорнийский технологический институт в 1936 г., где тот уже занимался генетикой природных популяций *Drosophila pseudoobscura*. Позднее они постоянно общались в Беркли, куда Ф. Добржанский часто заезжал для встреч со своим коллегой Михаилом Лернером. В свою очередь, Л. Стеббинс контактировал с М. Лернером два раза в месяц в генетической ассоциации, где докладывались рефераты пуб-

ликаций. Л. Стеббинс с удовольствием слушал дискуссии этих ученых, несмотря на то что в пылу спора они часто переходили на русский язык (Smokovitis, 1994).

Дружба с Ф. Добржанским стала поворотным моментом в научной судьбе Л. Стеббинса, так как его собственные интересы все более склонялись к эволюционной генетике, кроме того, это подкреплялось необходимостью чтения курса эволюции. Ф. Добржанский, опубликовавший неординарную монографию «Генетика и происхождение видов» в 1937 г. (Dobzhansky, 1937), пробудил у Л. Стеббинса интерес к генетическим проблемам эволюционного учения. В 1940-е годы они контактировали особенно тесно, так как встречались во время полевых работ в районе Мазера. Кроме того, оба любили верховые прогулки на лошадях и часто совершали их вместе. Переехав из Калифорнии в Нью-Йорк (Колумбийский университет), Ф. Добржанский пригласил Л. Стеббинса в 1946 г. прочесть там очень престижные Джесаповские лекции (Jesup Lectures). Выбор Л. Стеббинса в качестве лектора был не случаен, так как он лучше кого-либо мог осуществить синтез генетики и эволюции у растений. В 1941 г. такая же задача была поставлена Эдгару Андерсону и он прочел лекции совместно с Эрнстом Майром, позднее выпустившим книгу «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942). К сожалению, Э. Андерсон так и не издал свои лекции (Kleinman, 1999). Лекции Л. Стеббинса были изданы в виде монографии «Variation and Evolution in Plants» (Stebbins, 1950). Эта книга завершила серию из четырех классических трудов по синтетической теории эволюции и стала наиболее значительной публикацией по этому разделу биологии растений в XX столетии. Первой в этом ряду была работа Ф. Добржанского (Dobzhansky, 1937), за ней следовали «Systematics and the Origin of Species» Эрнста Майра (Mayr, 1942) и «Tempo and Mode in Evolution» Джоржа Симпсона (Simpson, 1944; Симпсон, 1948). Основное достижение этих книг – объединение дарвиновской идеи естественного отбора с последними на тот момент достижениями генетики и создание научного направления, получившего название «синтетическая теория эволюции» (фото 2).

Ф. Добржанский осветил взгляд с позиции генетики, Э. Майр – как зоолог и систематик,



Фото 2. Творцы синтетической теории эволюции, Л. Стеббинс, Дж. Симпсон и Ф. Добржанский (слева направо).

а Дж. Симпсон — как палеонтолог. Растения с их уникальной генетикой, физиологией и эволюционными преобразованиями оказались вне синтеза этих дисциплин с дарвинизмом. Поэтому монография Л. Стеббинса стала заметным вкладом в представления о генетических основах эволюционного процесса у растений. Он подчеркнул центральную роль естественного отбора, но уделил весьма скромное внимание случайному дрейфу и неадаптивной эволюции, которые были важной частью второго дополненного издания книги Ф. Добржанского (Dobzhansky, 1941). Труд Л. Стеббинса изложен на 643 страницах с более чем 1250 ссылками и является самой большой из четырех книг, изданных Колумбийским университетом по материалам Джесаповских лекций, посвященных факторам и генетическим основам эволюции. Здесь следует подчеркнуть, что Л. Стеббинс в большом объеме процитировал советских исследователей, в том числе источники на русском языке. По всей видимости, он не только воспользовался помощью Ф. Добржанского и М. Лернера при знакомстве с этими работами, но и мог читать на русском, во всяком случае при необходимости он мог прочесть резюме или выводы. Я пришел к такому заключению на основе того, что на прогулке в окрестностях новосибирского Академгородка он прочел слово «шлагбаум» и с улыбкой сказал, что в русском языке много заимствований из немецкого.

Монография Л. Стеббинса была сразу широко признана во всем мире благодаря ее неожиданному и смелому синтезу научных направлений. Она открыла новые горизонты исследований для молодых ученых, посвятивших себя эволюционной биологии (Smokovitis, 1994). Выдающееся значение «Разнообразия и эволюции растений» состоит в том, что монография уничтожила сколько-нибудь серьезные альтернативы генетической трактовке эволюции растений, такие, как ламаркизм или мягкое наследование, которые еще поддерживали некоторые ботаники. Л. Стеббинс принял биологическую концепцию вида, предложенную ранее Ф. Добржанским и Э. Майром. Большинство специалистов квалифицировали этот труд по систематике и эволюции как наиболее влиятельный в XX столетии (Raven, 1974). К сожалению, в СССР она не была переведена в отличие от книг Э. Майра и Дж. Симпсона (Майр, 1947; Симпсон, 1948), равно как и монография Ф. Добржанского. Перевод последней на русский язык был осуществлен только в 2010 г. и почему-то с первого издания (!?), которое позднее было дополнено и переработано автором (Добржанский, 2010).

Здесь хотелось бы подчеркнуть, что Л. Стеббинс прозорливо предсказал важное значение полиплоидии в эволюции растений. Этому феномену в его монографии уделено две главы, в которых рассмотрены частота возникновения, таксономическое распределение и географическое

распространение полиплоидов (Polyploidy I: Occurrence and nature of polyploid types. P. 289–341; Polyploidy II: Geographic distribution and significance of polyploidy. P. 342–379). В них подробно рассмотрены причины образования полиплоидов и факторы, способствующие их закреплению в экологических нишах. Значительное внимание уделено прямым эффектам кратного увеличения числа геномов, полиплоидным комплексам, успешной адаптации к экстремальным местам обитания и их роли в эволюции и селекции. Кроме того, закономерно, что следующий за ними раздел рассматривает специфическое проявление эффекта полиплоидии в феномене апомиксиса, поскольку все известные бесполо-семенные формы несут более двух геномов. В этой главе впервые сформулирована гипотеза о двух элементах апомиксиса – апомейозе и партеногенезе – как независимо контролируемых компонентах апомиктического размножения (Apomixis in relation to variation and evolution. P. 380–419). Примечательно, что современные методы геномного анализа подтвердили предположения Стеббинса, позволив выявить множественные полные удвоения геномов у травянистых растений в ходе эволюции и их структурные преобразования.

Вторая значительная книга Л. Стеббинса – «Эволюция на уровне выше видового» – вышла в 1974 г. и была издана на основе Пратнеровских лекций, прочитанных им в Гарварде (Stebbins, 1974). Ее можно рассматривать как современное изложение монографии, изданной в 1950 г. В 1965 г. он совместно с Гербертом Бейкером стал редактором книги «Генетика колонизирующих видов», обобщавшей труды конференции в Асиломаре (The Genetic ..., 1965). Позже вышли книги: «The Basis of Progressive Evolution» (Stebbins, 1969); учебник «Chromosomal Evolution in Higher Plants» (Stebbins, 1971) и популярная книга с двойным названием «Darwin to DNA – Molecules to Humanity» (Stebbins, 1982). Л. Стеббинс был вдумчивым и энциклопедически образованным ученым, умевшим как никто другой объединять биологические знания. Его научное наследие обширно и включает работы по ботанике, генетике и эволюции. В течение 7 десятилетий своей научной деятельности он написал множество обзоров и стал признан-

ным мастером жанра научных публикаций. Всего им опубликовано более 250 научных работ.

В 1950 г. Л. Стеббинс принял приглашение организовать отдел генетики в Калифорнийском университете в Дэвисе, который оставался его домом вплоть до последних дней. Он очень любил Дэвис и оставался руководителем отдела до 1963 г. Л. Стеббинс был особенно горд тем, что привлек для работы в Дэвисе своего ближайшего друга Ф. Добржанского вместе с его ассистентом Ф. Айялой.

Л. Стеббинс был главным руководителем у 33 аспирантов. Ежегодно он с удовольствием читал популярный курс эволюции нескольким сотням студентов. Окончание последней лекции Л. Стеббинса в связи с его уходом на пенсию в 1973 г. сопровождалось продолжительными аплодисментами. Он очень заботился о преподавании эволюции и тесно сотрудничал с другими биологами, привлеченными к написанию школьных учебников.

С 1960 г. по 1964 г. он исполнял обязанности генерального секретаря Международного союза биологических наук. Л. Стеббинс известен также как борец за охрану дикой природы; так, в 1967 г. он был избран президентом Калифорнийского общества диких растений. Он прилагал много усилий по охране природных ландшафтов и защите диких растений, организовывал недельные полевые путешествия по охраняемым территориям под лозунгом: «не делай ничего, кроме фотографий и не оставляй ничего, кроме следов обуви». В 1967 г. Л. Стеббинс предотвратил разрушение естественного ландшафта на полуострове Монтерей, который теперь называется Ботанический регион Морзе, и где, по его словам, можно наблюдать все проблемы и принципы эволюции растительных видов. Он обладал энциклопедическими знаниями в таксономии растений, и детально знал флору Калифорнии и охотно делился своими обширными познаниями со студентами, коллегами и друзьями. В течение многих лет я получал его рождественские открытки с рисунками новых видов растений, открытых или найденных им в Калифорнии.

Уйдя на пенсию в 1973 г., на протяжении следующих 20 лет он вел активную научную работу, продолжая исследования и публикуя



Фото 3. Слева направо: автор статьи В.А. Соколов, академик В.К. Шумный, Л. Стеббинс, академик Д.К. Беляев, В.В. Хвостова в парке у коттеджа академика М.А. Лаврентьева. 1975 г.. Фото Барбары Стеббинс.

статьи и книги. В качестве приглашенного профессора Л. Стеббинс побывал в Чили, Австралии, Франции, Карлтон Колледже (Миннесота), Университете Сан-Франциско, Огайо, Колледже Святого Олафа (Миннесота) и Университете Леона (Испания).

В 1975 г. по программе обмена учеными с США он более месяца провел в СССР. Одну неделю он находился в Академгородке под Новосибирском, знакомясь с работами Института цитологии и генетики СО АН СССР (фото 3).

Еще при его жизни научные достижения Л. Стеббинса стали предметом науковедческих исследований. Ему были посвящены многочисленные конференции, публикации и диссертации (Smocovitis, 1994, 1997).

Скончался Л. Стеббинс 19 января 2000 г. в Дэвисе, через две недели после своего 94-го дня рождения. По воле покойного тело был кремировано, а прах развеян в заповеднике его имени недалеко от любимого им Дэвиса в Калифорнии.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность Бетти Смоковитис за обсуж-

дение материалов статьи и помощь в получении биографических данных Э. Бэбкока и Л. Стеббинса.

Работа выполнена при поддержке интеграционного гранта СО РАН № 140.

ЛИТЕРАТУРА

- Добржанский Ф. Генетика и происхождение видов. М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2010. 383 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Иностранная литература, 1947. 504 с.
- Навашин М.С. Гаплоидные диплоидные и триплоидные ядра у *Crepis virens* Vill. // Зап. Киев. об-ва естествоиспытателей. 1915. 25. С. 139–152.
- Навашин М.С. Морфология клеточного ядра у видов *Crepis* L. в связи с вопросом о видообразовании: Сб. им. С.Г. Навашина. М.: ГосНИИ им. К.А. Тимирязева, 1927. С. 171–186.
- Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Иностранная литература, 1948. 358 с.
- Babcock E.B., Collins L. Genetics Laboratory Manual. McGraw-Hill, 1918. 56 p.
- Babcock E.B. *Crepis* – A promising genus for genetic investigation // Am. Nat. 1920. V. 54. P. 270–276.
- Babcock E.B., Collins L. Special articles a case of duplicate genes in *Crepis capillaries* (L.) WALIR // Science. 1922a. V. 56. No. 1449. P. 392.

- Babcock E.B., Collins L. Inheritance of glandular in *Crepis capillaries* (L.) WALIR // Science. 1922b. V. 56. No. 1449. P. 392.
- Babcock E. Genetics and plant taxonomy // Science. 1924a. V. 59. No. 1528. P. 1327–1328.
- Babcock E. Species hybrids in *Crepis* and their bearing on evolution // Am. Nat. 1924b. V. 58. P. 296–310.
- Babcock E.B., Navashin M.S. The genus *Crepis*. Bibliographia // Genetica. 1930. V. 6. P. 1–90.
- Babcock E.B. Cyto-genetics and the species-concept // Amer. Nat. 1931. V. 65. P. 4–17.
- Babcock E.B., Cameron D.R. Chromosomes and phylogeny in *Crepis*, II. The relationships of one hundred eight species // Univ. Calif. Publ. Agr. Sci. 1934. V. 6. No. 11. P. 287–324.
- Babcock E.B. Genetic evolutionary processes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1934. V. 20. P. 510–515.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. The American Species of *Crepis*: Their Interrelationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis. Washington, DC: Carnegie Inst. of Washington, 1938. Publ. No. 504. 200 p.
- Babcock E.B., Stebbins G.L., Jenkins J.A. Genetic evolutionary processes in *Crepis* // Am. Nat. 1942. V. 76. P. 337–363.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. 2nd. ed. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1941. 446 p.
- Hall H.M., Clements F.E. The Phylogenetic Method in Taxonomy. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington, 1923. No. 326.
- Hagen J.B. Experimentalists and naturalists in twentieth century botany, 1920–1950 // J. Hist. Biol. 1984. V. 17. P. 249–270.
- Kleinman K. His own synthesis: Edgar Anderson and evolutionary theory in the 1940s // J. Hist. Biol. 1999. V. 32. P. 293–320.
- Lotsy J.P. Evolution by Means of Hybridization. The Hague, M. Nijhoff, 1916. 166 p.
- Mayr E. Systematics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1942. 334 p.
- Navashin M.S. Polyploid mutation in *Crepis*. Triploid and pentaploid mutation of *Crepis capillaries* // Genetics. 1925a. V. 10. P. 583–592.
- Nawashin M.S. Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung // Ztschr. Zellforsch. 1925b. Bd. 2. No. 1. S. 98–111.
- Nawashin M.S. Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung // Ztschr. Zellforsch. 1926. Bd. 4. No. 2. S. 171–215.
- Nawashin M.S. The dislocation hypothesis of evolution of chromosome numbers // Ztschr. Ind. Abst und Vererbungslhre. 1932. Bd. 63. No. 3. S. 224–231.
- Raven P. Plant systematics 1947–1972 // Ann. Missouri. Bot. Gard. 1974. V. 61. P. 166–178.
- Simpson G.G. Tempo and Mode in Evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.
- Smocovitis V.B. Organizing evolution: founding the society for the study of evolution (1939–1950) // J. Hist. Biol. 1994. V. 27. P. 241–309.
- Smocovitis V.B. Ledyard Stebbins, Jr. and the evolutionary synthesis (1924–1950) // Am. J. Bot. 1997. V. 84. P. 1625–1637.
- Stebbins G.L.Jr. Cytology of *Antennaria*. I. Normal species // Bot. Gaz. 1932a. V. 94. P. 134–151.
- Stebbins G.L.Jr. Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species // Bot. Gaz. 1932b. V. 94. P. 332–345.
- Stebbins G.L., Babcock E.B. The effect of polyploidy and apomixis on the evolution of species in *Crepis* // J. Hered. 1939. V. 30. P. 519–530.
- Stebbins G.L., Ellerton S. Structural hybridity in *Paeonia Californica* and *P. brownii* // J. Genet. 1939. V. 38. P. 1–36.
- Stebbins G.L.Jr. The significance of polyploidy in plant evolution // Am. Nat. 1940. V. 74. P. 54–66.
- Stebbins G.L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1941. V. 7. P. 507–542.
- Stebbins G.L. Types of polyploids: Their classification and significance // Adv. Genet. 1947. V. 1. P. 403–429.
- Stebbins G.L. Variation and Evolution in Plants. N.Y.: Columbia University Press, 1950. 643 p.
- Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Arnold, 1971. 216 p.
- Stebbins G.L. Flowering Plants: Evolution above the Species Level. Cambridge: Mass. Harvard Univ. Press, 1974. 480 p.
- Stebbins G.L. Darwin to DNA: Molecules to Humanity. San Francisco: W.H. Freeman, 1982. 491 p.
- Stebbins G.L. The Basis of Progressive Evolution. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 1969. 150 p.
- The Genetics of Colonizing Species / Eds G.L. Stebbins, H. Baker. N.Y.: Academic Press, 1965. 173 p.

EVOLUTIONARY SYNTHESIS BY LEDYARD STEBBINS**V.A. Sokolov^{1,2}**

¹ Institute of Molecular and Cellular Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russia, e-mail: sokolov@mcb.nsc.ru;

² Vavilov Institute of Plant Industry, Russian Academy of Agricultural Sciences,
St. Petersburg, Russia

Summary

The paper concisely reviews the history of establishment of the idea on evolutionary synthesis involving plant objects and its experimental justification. The roles of S. Navashin, E. Babcock, and G.L. Stebbins in the construction of experimental background for evolutionary synthesis involving botanical material are described. The history of the development of Stebbins' views of the role of hybridization and polyploidy in plant evolution is considered, as well as his brilliant insight into the role of whole genome duplication in the expansion of variation, which were proven only after the advent of the genomics approach.

Key words: polyploids, interspecific hybrids, polyploid complexes, agamic complexes, apomixis, plant evolution, George Ledyard Stebbins, Ernest Babcock, Sergei M. Navashin.