DOI: 10/31249/metodannual/2021.11.02

Чебанов С.В.*

На что претендует историзм (эволюционизм) и что у него получается?

Часть 1. Микроэволюция[1]

Аннотация. Выдвинутая Дарвином в середине XIX в. идея происхождения видов путем естественного отбора (дарвинизм-1) в первый момент не вызывает общественного резонанса, но несколько позже становится предметом острой полемики, в ходе которой дарвинизм сводят к огрубленной концепции антропогенеза (дарвинизм-2). Последняя была менее значима, чем более адекватная своему времени идея К. Линнея о включении *Homo* в систему царства животных, но это было сознательно принижено Линнеем. Реакцией на запаздывание историзма в биологии явилась генерализация довольно частной работы Дарвина о происхождении видов в развернутую мировоззренческую доктрину (дарвинизм-3) с разворачивающейся вокруг нее идеологической борьбой. В ходе этой генерализации формируется (хотя и не всегда различается) представление о микро- и макроэволюции, изучение каждой из которых связано со своим кругом проблем.

К 20–30-м годам XX в. яростные дискуссии вокруг микроэволюции привели к созданию синтетической теории эволюции (СТЭ, дарвинизм-4), которая оказалась стандартной научной программой неодарвинизма – демонстрацией того, как макроэволюция складывается из микроэволюции. Основой СТЭ стали математические модели популяционной генетики, динамики численности популяций, экологии популяций, а также относящиеся к смежным проблемам. Исследование этих моделей дало важные математические результаты, но их биологический смысл и отношение к видообразованию остаются не проясненными без тщательной содержательной биологической интерпретации и аккуратного соотнесения с данными эмпирической биологии (примером чего является работа Биометрического семинара О.М. Калинина с 1960-х годов в ЛГУ-СПбГУ).

Вместе с тем более или менее внимательное отношение к видовой организации у разных живых существ обнаруживает ее большое разнообразие, а также радикальное отличие подавляющего числа видов от классических «дарвиновских», так что дарвиновская микроэволюция (продемонстрированная на материале ничтожной доли видов) протекает на фоне микроэволюции других

* **Чебанов Сергей Викторович**, доктор филологических наук, профессор кафедры математической лингвистики филологического факультета, Санкт-Петербургский государственный университет, e-mail: s.chebanov@gmail.com, s.chebanov@spbu.ru.

© Чебанов С.В., 2021

[1] Данная статья представляет собой первую часть готовящейся автором работы по эволюционным концепциям в биологии, которая планируется к публикации в следующих выпусках МЕТОДа.

типов несоизмеримо большего числа недарвиновских видов. Такое несоизмеримо большее разнообразие организации микробов (включая прокариот) и низших организмов (низших растений, беспозвоночных) дает и большее разнообразие концепций микроэволюций, которые обычно обосновываются косвенными свидетельствами и поддерживаются исследованиями в смежных областях, в то время как для конкретных таксонов механизмы микроэволюции представляются весьма различными и часто гипотетическими. Это требует различной методологии исследования исторических реконструкций видообразования с учетом различения истории и генезиса, разнообразия механизмов изменений, их направленности, непрерывности и скачкообразности и т.д., что уже затрагивает проблематику изучения макроэволюции.

Ключевые слова: эволюционизм; Дарвин; дарвинизм; синтетическая теория эволюции; микроэволюция; макроэволюция; биологический вид; видообразование; биологическая таксономия.

Для цитирования: Чебанов С.В. На что претендует историзм (эволюционизм) и что у него получается? Часть 1. Микроэволюция // МЕТОД : Московский ежегодник трудов из обществоведческих дисциплин : ежегод. науч. изд. / РАН. ИНИОН. Центр перспект. методологий социал. и гуманит. исслед. – Москва, 2021. – Вып. 11. – С. 43–72. – URL: http://www.doi.org/10.31249/metodannual/2021.11.02

Абсолютная биология и историческая биология

Как в процессе получения формального образования в университете, так и в неформальном общении с широким кругом представителей разных занятий и поколений за его пределами, автором были сделаны следующие наблюдения.

Зоологи и ботаники (прежде всего систематики и морфологи), читавшие соответствующие курсы в университете, все время оперировали эволюционными категориями, но при возникновении к ним вопросов не могли четко на них отвечать, что было очень показательно. В то же время при чтении курсов со значительно более жесткой логикой, причем выдающимися учеными (молекулярной биологии – И.П. Ашмариным, биофизики – Э.П. Шайтором, генетики – С.Г. Инге-Вечтомовым), несмотря на наличие в курсах соответствующих тем, практически никаких рассуждений о процессе эволюции не было, хотя в ответах на вопросы по поводу лекции или в свободных разговорах все были готовы высказать свои соображения. Не были жестко завязанными на эволюционную проблематику и курсы общей биологии и эмбриологии, читавшиеся Б.П. Токиным, а также цитологии и гистологии, которые вел А.А. Заварзин (тематика эволюционной гистологии Н.Г. Хлопина и А.А. Заварзина-старшего вообще не затрагивалась). Курс же дарвинизма, читавшийся вроде бы сотрудником И.И. Презента А.Г. Агаевым, был просто анекдотичным [ср.: Колчинский, 2010]. В этом же ряду стоит и инцидент на курсе по систематике бактерий М.С. Лойцянской (про которую говорили, что она была комиссаром в гражданскую войну). На вопрос: «Какие есть аргументы в пользу существования эволюции у бактерий?» – был ответ, что если бы сейчас был 1918-й год, то она меня расстреляла бы на месте.

Поэтому все серьезные «разбирательства» с эволюцией как центральной категорией исторической биологии и возможностью создания

абсолютной биологии, свободной от эволюционных суждений, происходили за пределами биолого-почвенного факультета университета.

Дарвинизм, эволюционизм и историческая биология

Прежде всего, чтение литературы, включая книги самого Дарвина (еще в школьные годы), позволило определить суть работ Дарвина и их контекст.

Основы позитивных (в понимании Г. Спенсера и О. Конта) итогов работы Дарвина (прежде всего, «Происхождения видов…», 1859) составляли следующие положения (дарвинизм-1).

– Изменения органического мира осуществляются благодаря появлению новых видов [Дарвин, 2003, Чайковский, 2008 с. 90]. Вопросами происхождения таксонов других рангов (исключая внутривидовые) он специально не занимался, а вопрос о происхождении жизни не обсуждал вовсе.

– В качестве механизма происхождения видов выступает отбор более совершенных вариантов на фоне отсева менее удачных.

– Основным путем изменения видов является дивергенция, которую обеспечивают различные механизмы.

– За единицу изменения вида принимается не особь, а популяция, с присущей ей изменчивостью. Значительно позже это принципиальное достижение Дарвина было осознано как введение нового типа онтологической конструкции – популяционного объекта, с его тремя важнейшими особенностями: сходством всех особей друг с другом, отличием особей друг от друга, взаимодействиями особей друг с другом [Щедровицкий, 1976].

Собственно, это ядро итогов работы Дарвина не очень волновало широкую публику, его восприятие шло с некоторым запозданием, а общественный эффект оказался несколько отсроченным и опосредованным через другие его идеи [Чайковский, 2008, с. 92–99]. Бурная публичная реакция была на работу о происхождении человека, к которой примыкала и работа о «Выражении эмоций у животных и человека», вызвавшие взрыв общественных эмоций, что нашло отражение и во множестве карикатур на Дарвина. При этом надо отметить, что высказывалась всего лишь *гипотеза* о происхождении человека от обезьян. (В главе 6 он писал: «Обезьяны затем разветвились на два больших ствола, обезьян Нового и Старого света, а от последнего, в отдаленном промежутке времени, вышел Человек, чудо и слава Вселенной» [Дарвин, 2009].) Это была весьма мягкая постановка вопроса, причем непосредственно связанная с главным для Дарвина вопросом о происхождении видов.

При этом надо иметь в виду то, что основные работы Дарвина для своего времени были безукоризненно выверены идеологически, и это определялось наличием у него теологического образования, так что они изначально не вызвали протеста и в клерикальной среде [Чайковский, 2008].

Такое положение дел определялось и тем, что капитан «Бигля», на котором Дарвин совершил кругосветное путешествие, оказавшее, как считается, на него сильное влияние и послужившее толчком к написанию «Происхождения видов…», Р. Фицрой, был человеком весьма консервативных религиозных взглядов, которые повлияли и на комплектование библиотеки «Бигля». Исследования же М.Х. Реммель (Вальт) показывают, что чтение книг из библиотеки «Бигля» повлияло на формирование взглядов Дарвина больше, чем работа с полевым материалом во время путешествия и в процессе его камеральной обработки.

В результате в этот первый период своего становления за дарвинизмом (дарвинизмом-2) закрепилось обозначение того, что связывает происхождение человека с обезьяной и отождествляет дарвинизм с очень огрубленной и ныне явно устаревшей концепцией антропогенеза, потянувшей за собой длящийся до сих пор шлейф «обезьяньих процессов».

Главное же понимание дарвинизма (дарвинизма-1) как теории о происхождении видов путем естественного отбора их популяций было оттеснено на периферию.

При этом не следует переоценивать приоритет Дарвина в представлении об изменении видов и происхождении человека.

Здесь представляется важным отметить одно обстоятельство, которое, насколько известно автору, никем не обсуждалось.

Дело в том, что в гуманитарных дисциплинах принцип историзма получил признание и распространение в конце XVIII – начале XIX в. Это – идеи Гердера о духе народа, воспринятые В. Гумбольдтом, братьями Гримм, Ф. Боппом, Р.К. Раском, А.Х. Востоковым, так что к 20–30-м годам XIX в. можно говорить о складывании сравнительно-исторического языкознания, представления историко-филологической герменевтики Ф. Шлейермахера, И.Г. Дройзена и А. Бёка, историзма Дж. Вико, Вольтера, Ж.-Ж. Руссо, Д. Дидро в области изучения культуры, философии истории как разворачивания абсолютной идеи Г.Ф.В. Гегеля. В результате гуманитарная мысль и образование (например, знаменитые классические гимназии, в России – семиклассные гимназии после 1828 г.) оказались построенными на принципах строгого историзма. Примерно в это время (может быть, чуть позже) идет формирование исторической геологии, и Ч. Дарвин активно использует идеи Ж. Кювье, А. Гумбольдта, Ч. Лайеля (в особенности в «Путешествии натуралиста…», описывающем события 1831–1836 гг.) [Дарвин, 2019]. В изучении же растений и животных таких предпосылок историзма в это время не имелось (если не принимать во внимание некоторые идеи Ламарка, явно периферические работы Окена и т.д.). Таким образом, распространение идей историзма в естествознании оказывается сдвинутым на 30–50 лет (в зависимости от того, что принимать за значимые маркеры) по сравнению с распространениема историзма в гуманитарных дисциплинах и геологии. Сам этот факт, как и его причины, практически не попадают в поле зрения исследователей, хотя Ю.В. Чайковский отмечает, что слава Дар-

вина как первооткрывателя изменения видов оказывается весьма специфической, – она относится к общественному мнению, а не к истории научных идей [Чайковский, 2008, с. 100].

Несколько проясняют эту ситуацию обстоятельства, связанные с деятельностью К. Линнея, работавшего в то время, в которое можно было бы ожидать зарождения историзма в ботанике и зоологии (термина и понятия «биология» тогда еще не было).

В конце п. 157 «Философии ботаники» [Линней, 1989, с. 94] Линней говорит об отсутствии возникновения новых видов у растений, но добавляет, что сомнения в этом выражали Маршан, он и И. Гмелин, приводя далее некоторые наблюдения. Отсутствие обсуждения этого материала у Линнея С.В. Юзепчук [Юзепчук, 1957] объясняет тем, что «Философия ботаники» предназначалась для начинающих ботаников и не должна была запутывать их.

Совершенно революционным для своего времени было и помещение К. Линнеем рода Homo в систему животного мира, что было сделано уже в первом издании «Системы природы» [Linnaeus, 1735] и сохранено в ней до последнего 12-го издания в 1768 г. Это привело к тому, что, по свидетельству самого Линнея, Папой римским были запрещены его труды, хотя Папа же назначил нового профессора для преподавания системы Линнея в Риме [Бобров, 1970, с. 183].

Таким образом, можно констатировать, что мысли об отношении человека и обезьян, высказанные Линнеем, произвели некоторое потрясение в образованных кругах, но не вызвали такого общественного резонанса, какое вызовет в будущем выход трудов Дарвина. Возможно, что это связано с тем, что в 1730–1760-е годы еще не было средств массовой информации в том виде, в котором они были уже в 50–60-е годы XIX в., а также с различием общественного положения Линнея (с 32 лет имевшего статус королевского ботаника, возведенного в дворянство, и бывшего организатором Шведской королевской академии наук) и Дарвина.

При этом в обсуждаемом вопросе взгляды Линнея были весьма радикальными. В письме И. Гмелину в Петербург Линней писал 14 февраля 1747 г.: «Людям не нравится, что я поместил человека среди антропоморфных. Но человек познает самого себя[1]. Отбросим слова, мне безразлично, каким наименованием пользоваться. Но я спрашиваю тебя и весь мир, в чем же состоит основное различие между человеком и обезьяной, согласно законам естественной истории? Поистине я не знаю ни одного. Пусть кто-нибудь указал бы мне хоть одно! Если бы я назвал человека обезьяной или наоборот, на меня накинулись бы все богословы, но по правилам науки я, пожалуй, должен бы был это сделать» (цит. по: [Райков, Красоткина, 1958, с. 159]). Таким образом получается, что фактически Линней утаил часть имеющихся у него знаний, что и объясняет отмечен-

[1] Примечательно, что этот сюжет прослеживается в сочинении И. Гмелина, которое он выдает за сочинение Линнея [Линней, 1804].

ное запаздывание. Между Линнеем и Дарвином идеи о связи человека и животных высказывались Бюффоном, Ламарком и другими авторами.

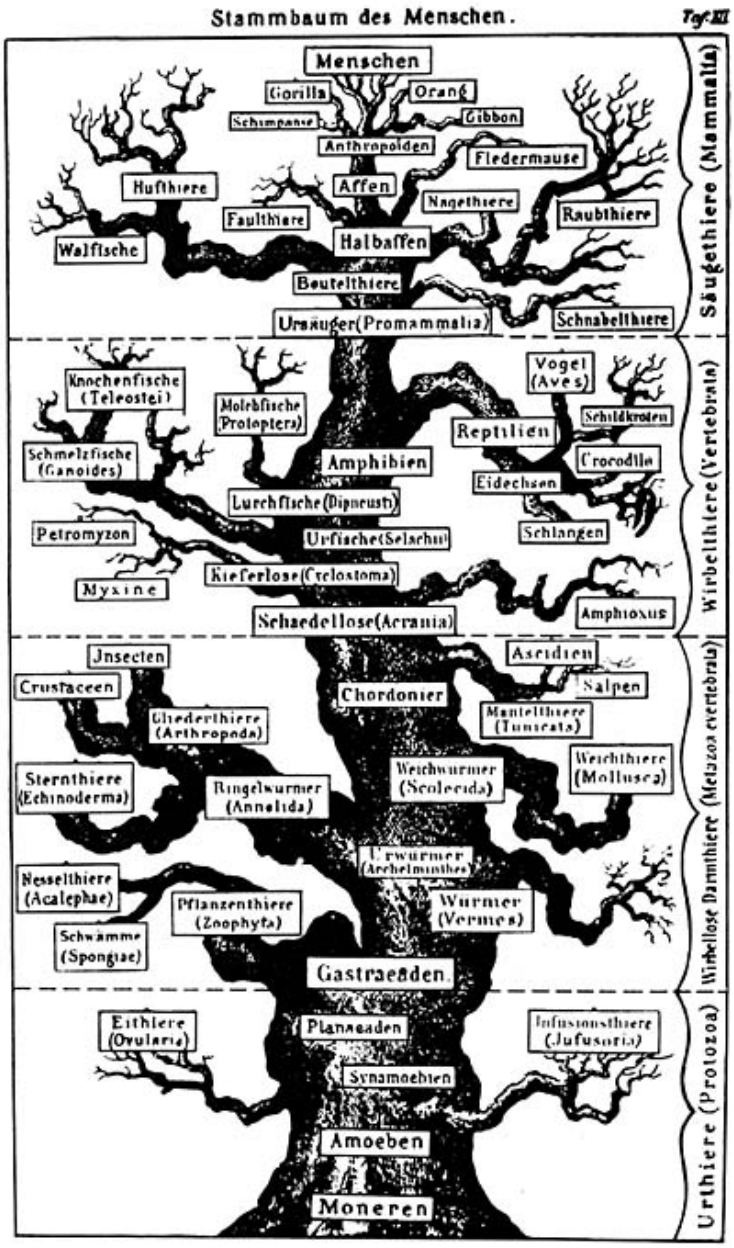

Рис. 1

«Родословное древо человека» из книги Э. Геккеля «Антропогения»

Таким образом, в контексте развития европейской мысли потребность в историзме в биологии не только назрела, но и перезрела. Поэтому после выхода «Происхождения видов…» весьма быстро происходит «историзация» биологии. Ключевая роль в этом принадлежит Э. Геккелю. С 1863 г. (т.е. через четыре года после выхода «Происхождения видов…», что с исторической точки зрения почти одновременно) он начинает пропагандировать дарвинизм, а в 1868 г. выходит его «Естественная история миротворения». Именно Геккелем формулируется биогенетический закон, вопрос о происхождении начинает относиться к высшим таксонам, вводится представление об онтогенезе (а его бы и следовало называть эволюцией – см. далее) и филогенезе, предлагается филогенетический принцип систематики и т.д., т.е. многое из того, что сегодня воспринимается как неотделимая часть представлений самого Дарвина (хотя она к нему отношения не имеет). Это третий смысл начального понимания дарвинизма (дарвинизм-3) [Воронцов, 1984].

Как сама личность Э. Геккеля, так и контекст, в котором оказывается третий начальный дарвинизм-3, делают его в явном виде идеологией [Теория эволюции…, 1998], затягивают в гущу политической борьбы. В контексте распространения позитивизма, вульгаризированного гегельянства, прямолинейно понимаемого прогрессизма, борьбы за права скоточеловечества, основанной на отстаивании принадлежности человека к животному миру и включенности его в обычные биологические процессы, популяризации идей Мальтуса, антиклерикализма он становится средством отстаивания социалистических и революционных идей. При этом «срабатывают» те же силы и энергии, которые привели к скандалу вокруг «Происхождения видов…».

При этом надо отметить, что быстрое распространение относительно плохо фактически обоснованной на тот момент идеи может быть связано с тем, что проявилась универсальная потребность коллективного бессознательного – потребность в генетических мифах. В сложившейся ситуации у всего «человечества» появился общий тотем – обезьяноподобный предок: теперь каждый мог повесить у себя родословное древо человека, как раньше это мог делать аристократ со своим генеалогическим древом.

Примечательным оказалось и то, что филогенетический вариант представления систематики оказывается сходным с росписью родства (родословия), принятой в иудаистской традиции и представленной в Библии (от Адама до сынов Ноя, Иисуса, появления тварей по дням Шестоднева).

Описанные обстоятельства позволяют придать особое напряжение вопросу о том, почему человек нуждается в генетических мифах. Видимо, это связано с потребностью найти свое место в мире, а рационализацией этого является тезис о том, что, зная прошлое, можно понимать настоящее и предсказывать будущее.

Конструктивным следствием идей Геккеля стала возможность говорить о двух типах исторических изменений. На уровне видов ими зани-

мался Дарвин, а после Геккеля это стало возможным и на более высоких уровнях таксономии. Так, выдающийся палеонтолог Э. Коп, в отличие от Дарвина, в качестве основного таксона (как это до сих принято в палеонтологии) рассматривал род [Cope, 1868]. Исторические изменения на уровне видов и внутривидовых таксонов получили со временем название микроэволюции, а на более высоких уровнях – макроэволюции.

Сам же термин «эволюция» был введен Г. Спенсером в 1852 г. [Чайковский, 2008, с. 91] для обозначения процесса появления новых видов путем накопления мелких изменений, т.е. для микроэволюции в современной трактовке. Осмысленность этого будет далее предметом специального обсуждения. Притом что Дарвин этим термином не пользовался, он стал общеупотребимым в обсуждаемой области после работ Геккеля, в результате чего Дарвин и оказался эволюционистом.

Микроэволюция и макроэволюция

Итак, как уже было сказано, микроэволюция – это исторические изменения на уровне видов и внутривидовых подразделений, а макроэволюция – исторические изменения на уровне надвидовых таксонов – родов, семейств, классов, типов (отделов), царств и т.д. [Заварзин, 1973]. Вводя такое различение, можно сказать, что Дарвин занимался только микроэволюцией, а Коп, и тем более Геккель, – макроэволюцией. Стандартная же исследовательская программа дарвинизма, эволюционизма, неодарвинизма, синтетической теории эволюции (СТЭ) заключается в том, чтобы показать, как макроэволюция складывается из микроэволюции.

Микроэволюция

Дарвина интересовала только микроэволюция. Ради фиксации ее наличия и обоснования механизма (отбора) была проделана колоссальная работа, потребовавшая привлечения данных эмбриологии, тератологии, биогеографии, исторической геологии, палеонтологии и даже оценки времени существования Солнца. Полного удовлетворения требования наблюдаемости и обоснованности, однако, несмотря на все это, достичь не удалось, и оставался совершенно неясным вопрос о том, что является источником неопределенной изменчивости. Не был продемонстрирован и сам факт возникновения новых видов, хотя можно было привести иллюстрации того, как это *могло бы* быть (на примере искусственного отбора). Тем не менее представления об эволюции видов получили весьма широкое распространение.

Кризис разразился в начале XX в., после становления генетики. С одной стороны, стало понятно, что источником неопределенной измен-

чивости являются непрерывно появляющиеся мутации, а с другой – оказывалось, что основные генетические процессы не могут закрепить в поколениях появляющиеся мелкие изменения, тем более избирательно дающие селективные преимущества.

Выход, казалось бы, был найден в неодарвинизме – синтетической теории эволюции (СТЭ) [Воронцов, 1980; Воронцов, 1999], созданной трудами Ф. Добржанского, Дж. Хаксли, Э. Майра, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Г.Ф. Гаузе, Б. С. Холдейна-младшего и многих других и названной так Дж. Симсоном в 1949 г. [Создатели..., 2012]. Это уже четвертая версия дарвинизма (дарвинизм-4). Суть ее можно сформулировать следующим образом [Huxley, 1936].

1. Мутации и естественный отбор – комплементарные процессы, которые по отдельности не могут создать направленные эволюционные изменения.

2. Отбор в природных популяциях чаще всего действует на комплексы генов. Мутации не могут быть полезными или вредными, но их селективная ценность варьирует в разных средах. Механизм действия отбора зависит от внешней и генотипической среды, а вектор его действия – от фенотипического проявления мутаций.

3. Репродуктивная изоляция – главный критерий, свидетельствующий о завершении видообразования. Видообразование может быть непрерывным и линейным, непрерывным и дивергентным, резким и конвергентным.

4. Градуализм и панадаптационизм не являются универсальными характеристиками эволюции. Широко распространенные виды эволюционируют градуально, а малые изоляты – прерывисто и не всегда адаптивно. В основе прерывистого видообразования лежат специфические генетические механизмы (гибридизация, полиплоидия, хромосомные аберрации). Виды и надвидовые таксоны, как правило, различаются по адаптивно-нейтральным признакам. Главные направления эволюционного процесса (прогресс, специализация) – компромисс между адаптивностью и нейтральностью (это положение в определенных аспектах связывает некоторые явления микро- и макроэволюцию).

5. В природных популяциях широко распространены потенциально преадаптивные мутации, играющие важнейшую роль в макроэволюции, особенно в периоды резких средовых перемен (но сейчас это обсуждаться не будет, так как относится к макроэволюции).

6. Концепция скоростей действия генов объясняет эволюционную роль гетерохроний и аллометрии. Синтез проблем генетики с концепцией рекапитуляции ведет к объяснению быстрой эволюции видов, находящихся в тупиках специализации. Через неотению происходит «омоложение» таксона, и он приобретает новые темпы эволюции. Анализ соотношения онто- и филогенеза дает возможность обнаружить эпигенетические механизмы направленности эволюции.

7. В процессе прогрессивной эволюции отбор действует в сторону улучшения организации. С возникновением человека большая биологичес-

кая эволюция перерастает в психосоциальную (это положение, относящееся к макроэволюции, также пока обсуждаться не будет).

Совокупность этих положений, которая является примиряющим итогом очень яростных дискуссий 1920–1930-х годов, на первый взгляд не вызывает категорических возражений.

Математические модели популяционно-генетических процессов как теоретическая основа представлений о механизмах микроэволюции

СТЭ лежит в основе появившихся тогда и развивающихся до сих пор работ, посвященных математическим моделям популяционной генетики, динамики численности популяций, экологии популяций и смежным проблемам (работы С. Райта, Р. Фишера, С.С. Четверикова, Г. Харди, В. Вайнберга и относительно недавние работы А.Г. Боголюбова [Боголюбов, 1995] и др.). При этом высказывается мнение (которое разделяет и автор этих строк) о том, что именно эти модели являются ядром СТЭ [Beatty, 1986; ср. Кайданов, 1996].

Действительно, эти модели как *модели* (безотносительно к тому, что они дают для познания и понимания *моделируемого*) представляют несомненный математический интерес и составляют самостоятельную область прикладной математики. В ней сформированы собственные математические объекты, сформулированы программы и задачи их изучения, получаются результаты, значимые с математической точки зрения, а осуществляющие эту работу модельеры имеют высокий статус в профессиональной среде. Однако с биологической точки зрения возникают вопросы по поводу допущений при построении моделей, а прогностическая сила моделей оказывается не очень хорошей. Ю.В. Чайковский, занимавшийся в свое время такими моделями [Чайковский, 1976; Чайковский, 1977], ныне категорически отрицает смысл таких моделей как из-за того, что они не согласуются с эмпирическими данными (ср. далее), так и из-за того, что они опровергаются компьютерной имитацией (см., напр.: [Чайковский, 2004, гл. 9; Чайковский, 2008, с. 206–209, 254–257 и др.]).

Вместе с тем подобные исследования дали и некоторые действительно интересные результаты.

Во-первых, была показана принципиальная возможность относительно быстрых популяционно-генетических изменений (генетико-автоматические процессы, дрейф генов, эффект бутылочного горлышка – см., напр.: [Исследование..., 1974; Создатели…, 2012]).

Во-вторых, эти исследования привели к уточнению представлений о природе случайности, пониманию сути случайных процессов, выявлению их роли в биологических процессах, что важно не только для разработки расчетно-математических методов (в частности, некоторых разделов био-

метрии), но и для развития методологии и философии изучения статистических процессов (напр.: [Чайковский, 2004]). При этом вероятностное видение мира может даже складываться в самостоятельное мировоззрение – пробабилизм. Так, например, пробабилистом был А.А. Любищев [Любищев, 1982; Мейен, 2015].

В-третьих, пробабилизм, в свою очередь, является основой теологического прочтения работ Дарвина. Так, известный палеоботаник А.В. Гоманьков показывает, что понимание эволюции как случайного процесса является корректным с богословской точки зрения [Гоманьков, 2014]. Представлению о том, что понимания эволюции как случайности достаточно для объяснения эволюции как проявления Божественного Творения, посвящена и книга выдающегося католического мыслителя Дж. Хота [Хот, 2011] (надо, однако, отметить, что Дж. Хот неправомерно отождествляет взгляды Дарвина и СТЭ, т.е. дарвинизм-1 и дарвинизм-4). Отмеченные обстоятельства как делают понятной связь теологических занятий, а также работы Дарвина с библиотекой «Бигля» с содержанием «Происхождения видов…», так и могут объяснять, почему выход этой книги поначалу не вызвал возражений со стороны клерикальных кругов (в особенности на фоне существования пробабилизма как одного из течений католической теологии).

В-четвертых, представление (иногда отличное, а иногда не отличное от (нео)мальтузианства) о значимости процессов отбора в меняющихся по численности популяциях однотипных, но разнообразных особей проникло в экономику, социологию и политологию, вызывая в них бурные дискуссии. Так, отталкиваясь во многом от рассматриваемой модели микроэволюции под влиянием своего брата-биолога А.И. Кудрина, Б.И. Кудрин начинает говорить о техноэволюции [Кудрин, 1976]. В этом качестве он приобретает даже образ «Дарвина в мире машин» [Чирков, 2012], хотя со временем приходит к совершенно другим представлениям об изменении техники во времени [Чайковский, 2021; Чебанов, 2005; Чебанов, 2010; Чебанов, 2014]. При этом со временем Б.И. Кудрин становится лидером изучения гиперболических *H*-распределений, описывающих отличные как от детерминированных, так и от случайных неопределенные процессы, для которых не выполняется центральная предельная теорема теории вероятности (т.е. отсутствует вероятность события как предел частоты его встречаемости), что дает основания для того, чтобы говорить даже о третьей научной картине мира [Кудрин, 1998].

Так или иначе, указанные и некоторые другие работы, связанные с моделированием популяционно-генетических процессов, дали ряд интересных результатов в разных областях.

Математические модели популяционно-генетических процессов и биологические исследования

Математические модели популяционно-генетических процессов нередко приводят к выявлению стационарных решений, циклических и колебательных процессов. Очевидно, что все эти варианты изменения моделирующей системы представляют какие-то изменения в популяциях, но не описывают процессы видообразования, т.е. в принципе не имеют отношения к микроэволюции и ее изучению. Более того, они и не могут описывать процесс видообразования, ключевое значение в котором имеет становление репродуктивной изоляции, поскольку последнюю практически невозможно представить на языке формальных моделей (кое-что можно сделать, вводя пороговые значения частот скрещивания). Поэтому обсуждаемые модели представляют интерес только в том случае, если они подвергаются тщательной содержательной биологической интерпретации и аккуратному соотнесению с данными эмпирической биологии.

Именно такой направленностью отличалась работа основанного по инициативе академика Ю.В. Линника и работавшего под руководством О.М. Калинина в 1970-е годы на факультете прикладной математики и процессов управления университета Биометрического семинара. В его работе участвовали математики-статистики, программисты, широкий круг биологов и медиков. На семинаре разрабатывалась программа статистической обработки (а иногда и сбора) данных с учетом смысла соответствующего биологического исследования, а также активно обсуждался широкий круг самых разнообразных проблем математики, биологии и смежных дисциплин, в том числе и эволюционная проблематика. Никаких идеологических, математических, биологических и прочих ограничений на обсуждение разрабатываемой проблематики не было. Важной особенностью семинара было то, что в нем участвовали представители разных поколений (родившиеся с 1890 по 1960-е годы), причем иногда среди них были также разные поколения исследователей[1].

Значимыми для настоящего обсуждения итогами деятельности Биометрического семинара были следующие.

Были разработаны статистически корректные и биологически адекватные методы количественной обработки эталонных массивов эмпирических данных, собранных выдающимися специалистами, которые были применены к обработке этих данных.

В результате такой обработки были количественно сопоставлены структуры изменчивости признаков близких видов, а для описания временных рядов изменений признаков разработан и применен «метод гусе-

[1] В семинаре, например, участвовали: А.А. Малиновский – сын создателя тектологии А.А. Богданова-Малиновского, Р.Л. Берг – дочка основателя номогенеза Л.С. Берга, С.М. Бауэр – внучка Э.С. Бауэра и др.

ницы» [Главные…, 1997]. При этом были продемонстрированы устойчивые характеристики изменения популяций, сохраняющих свою видовую принадлежность. Было также показано, что корректные математические модели описывают характер различия видов, изменение структуры популяций во времени, но не описывают появление новых видов.

Репродуктивная изоляция – главный критерий, свидетельствующий о завершении видообразования

Если дарвинизм-1 основывается на отборе мелких случайных изменений в популяциях как источнике видообразования, то дарвинизм-4 (СТЭ) допускает и другие механизмы изменений (так, малые изоляты могут изменяться прерывисто за счет гибридизации, полиплоидии, хромосомных аберраций и т.д.; число подобных механизмов можно сейчас значительно расширить). Однако общим (в явном и неявном виде) для всех четырех пониманий дарвинизма является представление о том, что главным критерием того, что произошло образование нового вида, является возникновение у него репродуктивной изоляции (невозможности оставлять гибридам продуктивное потомство) от исходного вида. Однако с использованием этого критерия сопряжено много сложностей.

В настоящее время число видов (не считая вирусов) оценивается в несколько миллионов (оценки могут различаться в разы и даже на порядок). Так, число видов бактерий по разным оценкам составляет от 10^7 до 10^9 [Schloss, Handelsman, 2004], растений – 320 тыс. [Red List…, 2021], грибов – 100–250 тыс. [Гарибова, Лекомцева, 2005] или 1,5 млн [Дьяков, Шнырева, Сергеев, 2005]. Общее число описанных видов животных составляет более 1,6 млн (включая более 133 тыс. ископаемых видов), из которых большинство представляют членистоногие (более 1,3 млн видов, 78%), моллюски (более 118 тыс. видов) и позвоночные (более 42 тыс. видов – 2.7% [Zhang, 2013]), причем число не описанных видов оценивается как в разы или на 1–2 порядка большее (отсюда вариабильность данных по разным источникам). Общее число вымерших видов оценивается в 500 млн. При этом практически отсутствуют систематические представления о глубоководных фауне и флоре [Галкин, 2002].

Следуя более или менее общепринятым представлениям СТЭ, можно сказать, что вид – это основная единица систематики живых организмов (животных, растений и микроорганизмов), объединяющая организмы с общими морфофизиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, способных к взаимному скрещиванию, которое дает плодовитое потомство, распространенная в пределах определенного ареала и сходно изменяющаяся под влиянием факторов внешней среды. Если принимать во внимание только виды, более или менее изученные во всех перечисленных аспектах, то таковых окажется (в зависимости от того, что принимать за

критерий изученности) от нескольких десятков до первых тысяч, что составляет от 0,001 до 0,1% от общего числа видов (а с учетом вымерших видов – 0,00001%). Говорить о репрезентативности такой выборки не приходится, еще сложнее делать какие-то обобщения по поводу появления новых видов. При этом основные проблемы связаны с установлением отсутствия или присутствия репродуктивной изоляции, знанием ареалов (так, их существование иногда ставится под сомнение для бактерий) и биохимии.

Если же обращать внимание на отдельные группы организмов, то ситуация оказывается еще более неопределенной из-за мозаичности картины.

Например, у ряда грибов и водорослей, всех высших растений (включая мхи), некоторых кишечнополостных, многих гельминтов, сальп из оболочников (низшие хордовые) существует чередование (метагенез) половых и бесполых поколений, что осложняет процессы изменения организмов и крайне затрудняет выяснение наличия или присутствия у них репродуктивной изоляции. Работ по процессам видообразования у многих из этих организмов практически нет (исключения – семенные растения, у которых редуцирован гаметофит).

Далее, существуют значительные группы организмов, у которых вообще (а не только в некоторых поколениях) нет полового процесса с образованием гамет и зиготы (апомиксис). Апомиксис (различные способы бесполого размножения животных и растений) известен у многих перепончатокрылых, жуков, некоторых ящериц, рыб и других организмов, у которых встречаются разные формы нерегулярного полового размножения – партеногенез, гиногенез, андрогенез.

Для строго агамных организмов (таких как амебы, некоторые протококковые зеленые водоросли, бактерии), которые дают клоны (что требует специального рассмотрения существования у них видов [Еленкин, 1936, Полянский, 1956]), предлагаются особые механизмы эволюции, поддерживающие структуру видов [Пшеничнов, 2019]. Однако эти механизмы столь своеобразны, что непонятно, почему соответствующие совокупности организмов надо квалифицировать как биологические, а не таксономические виды [Чебанов, 1980]. Если при этом принять оценку численности видов бактерий в $10^{7–9}$, то окажется, что численность организмов с видовой организацией, отвечающей трактовке, приведенной в начале этого раздела, просто ничтожна. Если же учесть современные трактовки вида (таксономическую В. Хеннига, филогенетическую Б. Мишлера и Э. Териота, филогенетическую К. Уилера и Н. Платника, эволюционную Э.О. Уайли и Р. Мейдена), то ситуация оказывается еще более неопределенной. Оценить величину базы индукции по неполному основанию и составить хотя бы гадательные представления о репрезентативности имеющихся данных о видовой организации в этой ситуации оказывается просто невозможно.

Для дальнейшего обсуждения очень интересны работы по систематике лишайников А.А. Еленкина (1873–1942). Еленкин – лидер отечест-

венной ботаники низших растений (включая грибы и лишайники), соединявший в себе навыки ботаника-практика и биолога-теоретика [Титов, 2008; Чебанов, 2000]. Он был автором работ, посвященных подвижному равновесию, эквивалентогенезу, комбинативной системе лишайников, ортотропному и плагиотропному росту, обоснованию махизма как возможной методологии биологии и т.д. Однако в созданном им отделе низших растений Ботанического института в послевоенный период они не обсуждались. Дело в том, что под сильным административным нажимом Еленкин опубликовал к юбилею Дарвина саморазоблачительную статью [Еленкин, 1939], что, по-видимому, и привело его к суициду. Моного лет спустя стало известно о другой статье, написанной им «в стол» [Еленкин, 1975] и реабилитирующей часть его прежних взглядов. Эти обстоятельства и повлияли на то, что преемник Еленкина М.М. Голлербах фактически наложил запрет на упоминание и обсуждение теоретических работ Еленкина. Знакомство же автора статьи с этими работами еще в студенческие годы закрыло навсегда возможность работы в Ботаническом институте. Только в последние годы, вслед за сменой поколений, стало возможно обсуждать некоторые работы Еленкина [Голуб, 2013; Голуб, 2017].

Одним из направлений работы Еленкина было создание комбинативной системы лишайников. При этом было показано, что при увеличении числа рассматриваемых признаков (т.е. при увеличении детализации рассмотрения) происходит рост числа теоретически возможных таксонов (что тривиально) и относительно небольшой прирост числа таксонов, уже выявленных в эмпирическом материале, при взрывообразном росте числа нереализуемых таксонов. В итоге при достаточно подробной детализации комбинативная система теряет свои преимущества и вполне может быть заменена общепринятой иерархически-древовидной (некоторые логические моменты здесь излагаются схематически). Однако по указанным выше причинам эта работа была практически никому не известна (включая сотрудников отдела Голлербаха, у которых она стояла на полках над их рабочими столами).

Вместе с тем знание этой работы было бы полезно следующим поколениям исследователей. Так, в конце 1960-х – начале 1970-х годов заметное оживление в среду микробиологов и всех, кто интересовался общими вопросами систематики, внесли работы Г.А. Заварзина по фенотипической систематике бактерий [Заварзин, 1974; Заварзин, Старк, 1965; Старк, 1966]. Суть их заключалась в утверждении того, что бактерии как простые организмы характеризуются малым числом признаков, которые могут более или менее свободно комбинироваться друг с другом. Поэтому их эволюция, а соответственно, и система имеют сетчатую структуру, построенную по комбинативному принципу. При возрастании же числа признаков с усложнением организмов у них происходит увеличение числа признаков, за счет чего увеличивается число запретов, так что в результате сетчатая эволюция сменяется дивергирующей, описываемой иерархическим деревом.

При этом то обстоятельство, что количество признаков зависит не только (и не столько!) от сложности организмов, но и от детализации описания, совершенно не принималось во внимание. У Еленкина же все это досконально проанализировано, возможно, при участии Л.Г. Раменского (ср.: [Голуб, 2013]). В связи с этим можно отметить, что вопрос о числе признаков, близости признаков (не их значений!), отборе признаков для исследования таксономии и филогенеза является очень скользким и требует специального анализа [Зеленков, 2015; Чебанов, 1977].

Последний сюжет, иллюстрирующий сложность использования репродуктивной изоляции как законченного видообразования, связан с бактериями и другими прокариотами. Прежде всего, у них нет полового размножения как средства регулярного обновления генома, хотя и существует процесс обмена генетическим материалом между представителями одного вида. Поэтому основной критерий законченного видообразования по отношению к ним в принципе не применим.

Однако в настоящее время показано широкое распространение среди прокариот [Jain, Rivera, Lake, 1999] и даже одноклеточных эукариот [Rivera, Lake, 2004] (в том числе агамных) горизонтального переноса. Значение горизонтального переноса для эукариот в настоящее время является предметом активной дискуссии [Richardson, Palmer, 2007], хотя и высказывается мнение, что наличие горизонтального переноса позволяет говорить о новой парадигме биологии [Gogarten, 2005]. Такой перенос осуществляется вирусами (бактериофагами, если речь идет о горизонтальном переносе у бактерий), причем другие вирусы осуществляют горизонтальный перенос между вирусами [The virophage…, 2008]. При этом изучение первых трех полностью секвенированных геномов кишечной палочки показало их совпадение только на 39%, что позволяет предположить в большой мере собранность их из продуктов горизонтального переноса [Extensive…, 2002].

Совокупность перечисленных обстоятельств позволяет говорить о том, что вирусы являются «дикими» агентами редактирования геномов самых разных организмов [Witzany, 2011], в то время как подобные «культурные» агенты используются в генной инженерии.

Еще одним важнейшим открытием микробиологии последних десятилетий является обнаружение микробиомов растений и животных (включая Homo sapiens). Микробиомом называется сообщество микроорганизмов, населяющих конкретную среду обитания, или совокупность генов микроорганизмов такого сообщества, а их изучение открывает совершенно новые перспективы для биологии [Gibbons, Gilbert, 2015]. При этом оказывается, что макроорганизм обладает микробиомом, насчитывающим сотни разных бактерий, ощутимо влияющих на его жизнь. Так, микробиом человека содержит около тысячи разных микроорганизмов, масса которых в сумме составляет 2–3 кг, а число бактериальных геномов в теле человека примерно в 10 раз больше, чем человеческих геномов во всех его клетках [The applica-

tion…, 2012]. При этом оказывается, что эти бактерии являются источником таких же нейромедиаторов, которые есть в нервной системе человека, так что обнаруживается зависимость психоэмоционального статуса (и не только психоэмоционального, а, например, еще и иммунного) человека от состояния его микробиома [Олескин, 2019; Oleskin, Shenderov, 2019].

Подводя итог этого раздела, можно утверждать следующее. Та трактовка вида, которую условно можно назвать майеровской [De Queiroz, 2005], свойственна малому, если не ничтожному, числу видов (в лучшем случае 2 млн на фоне 1 млрд предполагаемых видов бактерий и 500 млн видов ископаемых организмов, в которые явно не включены вымершие бактерии). Однако только по отношению к «майеровским» видам можно в полной мере говорить о микроэволюции как обретении у вновь возникающих видов репродуктивной изоляции. При этом значение последней на фоне обилия данных о роли горизонтального переноса и наличия микробиомов оказывается очень проблематичным.

При этом обнаруживается, что для многих довольно обширных групп организмов (охватываемых как категориями видо-родовой таксономии, так и категориями жизненных форм) существуют альтернативные половому процессу виды размножения и внерепродуктивного обновления генетического материала. На этом фоне виды с «привычными», «дарвиновскими» способами размножения и обретения неопределенной изменчивости (через половой процесс) являются скорее исключением из того несоизмеримо большего разнообразия биологических процессов и их организации, которое существует у микроорганизмов. При этом изучена очень малая доля даже «дарвиновских» организмов, и ее репрезентативность вызывает большие сомнения[1]. Однако только у «дарвиновских» организмов можно надеяться обнаружить репродуктивную изоляцию, которая рассматривается как критерий законченного видообразования, т.е. того, что имела место микроэволюция.

В этом контексте встает серьезный вопрос об оправданности и целесообразности трактовки биологического вида как основной категории описания биоразнообразия и его изменения [Зеленков, 2015*;* Павлинов, 2009, Пшеничнов, 2019; Ereshefsky, 2001; Panchen, 1992].

По этому вопросу автор многие годы [Чебанов, 1980] отстаивает точку зрения о том, что категории описания разнообразия и описания

[1] Примечательно, что сторонниками альтернативных дарвиновской таксономий и эволюционных концепций были в основном исследователи биологических таксонов с большим разнообразием, сильно отличающихся от позвоночных и цветковых: Любищев, Шапошников – энтомологи, Еленкин – лихенолог и специалист по цианеям, Заварзин – микробиолог, Мейен – палеоботаник, Берг – ихтиолог, низшие водные позвоночные, Соболев – древнейшие аммониты. Микробиологи (в том числе бактериологи) и специалисты по низшим растениям являются авторами и всяких «экстремистских» концепций – например, концепции симбиогенеза. Один из авторов, попавших в поле интереса МЕТОДа, Витзани – специалист по грибам, Маркош и его окружение занимались цианобактериями, Кулль и Чебанов – лишайниками и т.д.

исторического изменения разнообразия должны быть различены. Это необходимо сделать, в частности, потому, что исторические реконструкции должны делаться на основе достоверно описанного эмпирического материала, на что и направлено описание биоразнообразия с таксономической точки зрения [Мейен, 1978]. Такая единица описания многообразия должна быть единой для всех групп организмов, опираться на наблюдаемые признаки и единые логические принципы, и ею мог бы быть семафоронт[1] [Hennig, 1950] в последовательно таксономической трактовке.

Для описания исторических изменений биоразнообразия нужна другая категория (или другие категории). Как ее обозначить терминологически – это другой вопрос, в принципе это может быть и вид. Однако далее надо будет различать разные виды вида: дарвиновские сингамные виды, виды агамов, партеногенетические виды, клональные виды, виды лишайников, виды бактерий (может быть, нужно различать виды эубактерий и архебактерий) и т.д. (на горизонте есть еще и виды вирусов, которые для простоты картины не принимались в рассмотрение); и можно обозначать каждый вид такого расширительно понимаемого вида особым термином, оставив термин «вид» только за дарвиновскими (майеровскими) видами. При этом есть основания полагать, что сообщество биологов, изучающих разные виды видов, будет устроено по-разному, что может отражать особенности организации этих видов [Кировская, Олескин, 2003].

Завершая этот раздел, следует подчеркнуть, что пока рассматривались математическое моделирование микроэволюции и принципиальная возможность дарвиновского видообразования как механизма микроэволюции, наличие которой обнаруживается у довольно узкого круга высших сингамных организмов. Вопрос же о том, наблюдается ли такое видообразование, пока не обсуждался.

Наблюдается ли микроэволюция?

Обсуждать этот вопрос придется в ситуации неразличенности таксономических категорий для описания биоразнообразия и категорий описания исторических изменений каких-то (в данном случае видов) из этих биоразнообразий.

В связи с этим можно начать с вырожденных парадоксальных ситуаций. Собака была описана Линнеем как вид Canis familiaris. Ее одомашни-

[1] Семафоронт (этимол.: носитель признаков) – минимальный отрезок жизненного цикла организма, различимый с помощью фиксированного набора таксономических признаков. Семафоронты объединены токогенетическими линиями, описывающими преобразование особи, которые приводят к их переходу из семафоронта в семафоронт. Совокупность особей, принадлежащих к разным семафоронтам и лежащих на одной мировой линии, – индивид.

вание в некоторой степени зафиксировано в исторической памяти разных народов. Поэтому можно говорить, что имеется пример преобразования одного вида – волка (Canis lupus) в другой – собаку (Canis familiaris). Однако Canis familiaris в 1993 г. реклассифицирован в подвид волка (Canis lupus) [Mammal…, 1993]. Факт *наблюдаемости* микроэволюции (а не простого изменения популяции) стал значительно более сомнительным (тем более на фоне легкости скрещивания собак и волков). Аналогичная ситуация и с домашней кошкой (Felis silvestris catus) и лесной кошкой (Felis silvestris).

Примером противоположной ситуации является выделение в 2002 г. серой вороны в отдельный вид Corvus cornix, отличный от черной вороны Corvus corone, после того как была показана пониженная жизнеспособность их гибридов. После этого удалось проследить их разделение (но это уже не наблюдение, а реконструкция!) в постледниковый период [*The genomic..., 2014*].

Не связаны с классификационными ревизиями следующие примеры. Трехиглая колюшка становится репродуктивно изолированным видом, когда океаническая популяция оказалась изолирована в озере. В таких озерах у рыб, как считается, стремительно меняется генофонд под действием отбора, поощряющего пресноводные качества [Carroll, 2006].

Очень интересными являются исследования Г.Х. Шапошникова (1915–1997) 1957 г. с тлями-монофагами рода Dysaphis. В течение лета они производят 15–18 партеногенетических поколений, давая одно половое перед зимовкой. Шапошников сажал бесполых тлей на растение, для данного вида непригодное, и тли быстро эволюционировали. В 9–10-м поколениях произошел «скачкообразный необратимый переход в новое адаптивное состояние с... резким снижением изменчивости, прекращением естественного отбора... повышением плодовитости; в 8–10-м поколениях возникли существенные морфологические различия между исходной формой и образовавшейся новой, уже неспособной жить на старом хозяине» [Шапошников, 1965, с. 23]. После 11-го поколения тли дожили до появления полового поколения, но не могли скрещиваться с исходным видом, хотя скрещивались с видом, жившим и раньше на этом субстрате. Таким образом, за одно лето за 12 поколений был получен новый вид [Чайковский, 2008, с. 203–205]. Это случай непосредственного наблюдения видообразования (при этом, однако, остаются некоторые вопросы, но довести исследования до конца Георгию Христофоровичу не дали).

Еще один более или менее надежный пример фиксации видообразования в определенные сроки – яблоневая пестрокрылка (*Rhagoletis pomonella)*, впервые найденная в 1864 г. на яблонях, которые были завезены в Северную Америку после 1647 г., и утратившая способность к гибридизации с родительским видом, жившими в Америке и питавшимся боярышником. При этом у нее оказались по-другому устроены части мозга, отвечающие за обоняние, – со специализацией на запахе яблок, а не плодов боярышника.

Перечисление подобных примеров можно было бы продолжить, но их число не было бы очень велико. Таким образом, факт наличия эволюции как процесса возникновения новых дарвиновских видов может считаться обоснованным.

Заключение

Итак, рассмотренный материал позволяет сделать следующие заключения.

Идея изучения истории живых организмов (растений, животных, микробов) уходит корнями в глубокое прошлое и имеет своим основанием генетические мифы, тотемные практики и религиозные доктрины. Во второй половине XVIII в. в контексте складывания исторического подхода в других областях знания возник потенциал и для реализации исторического метода в биологии, который, однако, не был реализован.

В такой ситуации появление «Происхождения видов…» Дарвина в первый момент не вызывает никакого общественного резонанса, но зато несколько позже становится ярчайшим событием светской жизни и идеологической борьбы (в частности, благодаря деятельности Э. Геккеля). При этом происходит генерализация довольно частной работы о происхождении видов посредством естественного отбора в развернутую мировоззренческую доктрину с не очень ясными основаниями, границами и сферой приложения, т.е. в некоторую идеологию, с разворачивающейся вокруг нее политической борьбой. В ходе этой генерализации формируется (хотя и не всегда различается) представление о микро- и макроэволюции, изучение каждой из которых связано со своим кругом проблем.

Кризис изучения микроэволюции начала XX в. связан с появлением генетики, которая, с одной стороны, объясняет появление спонтанного разнообразия популяций, а с другой стороны, – делает непонятной возможность наследственного закрепления новообразований, в том числе дающих организму те или иные преимущества. Выходом из положения оказывается создание в период между Первой и Второй мировыми войнами СТЭ, которая довольно стройно объясняет возможные процессы преобразования популяций в новые виды. Построение признаваемых научным сообществом математических моделей популяционно-генетических процессов придает СТЭ особую основательность. Однако для того, чтобы СТЭ могла соотноситься с эмпирическим материалом, ее сторонники абсолютизируют представление о виде как совокупности популяций организмов, способных скрещиваться, а критерием микроэволюции начинает выступать появление новых видов, находящихся с исходными в отношениях репродуктивной изоляции. Дальнейшие исследования направляются на сбор эмпирического материала, подтверждающего эту доктрину.

При этом, однако, обнаруживается, что число примеров, безусловно подтверждающих эту доктрину, оказывается очень небольшим; и СТЭ, претендующая на то, чтобы быть объяснением эмпирии, оказывается *как бы почти объяснением*. Вместе с тем по мере проведения исследований обнаруживается все большее разнообразие популяционной организации живых существ, подавляющее большинство которых радикально отличаются от тех, которые рассматривал Дарвин. В результате сейчас можно говорить о том, что «дарвиновские» виды, к которым приложима СТЭ, составляют ничтожную часть биоразнообразия, а из него изучено исчезающе малое количество таксонов.

При этом развитие методологии предъявляет все более жесткие требования к обоснованию исторических суждений. Так, в данной работе рассмотрен только один вопрос – фиксация факта происхождения одного вида из другого, для чего рассмотрены аргументы математического моделирования, полевых наблюдений, лабораторных опытов, сопоставления данных по отдельным аспектам организации разных таксонов.

При этом показано, что изучение микроэволюции после Первой мировой войны идет как работа, в которой содержится подсказка правильного решения, что нарушает методологию исследования: тщательное описание фактуры не отделено от интерпретирующих концепций, наблюдения – от реконструкций, категоризация наблюдаемых и реконструированных процессов – от фиксации фактов и т.д. Исследователю очень хочется преподнести свои результаты как абсолютно достоверные, не допускающие никаких сомнений, что приводит к явно неадекватной их интерпретации.

Так, например, недавно была разрекламирована работа, якобы *показывающая* симпатрическое видообразование у рыб [Sympatric…, 2006]. Однако при ее изучении оказывается, что, во-первых, это не наблюдение, а реконструкция прошлого, хотя и не отдаленного (десятки тысяч лет), а во-вторых – сформировавшиеся виды имеют разную кормовую базу, так что о симпатричности можно говорить только в особом смысле.

Таким образом, получается, что представление об эволюции в биологии – это очень запутанный конгломерат идей и фактов, идеологических установок и обобщений, априорной мифологии и локально очень хорошо обоснованных конструктов, разобраться в которых может даже не каждый специалист. Сам факт исторических изменений, в общем, не вызывает сомнений, но он скорее обосновывается косвенными свидетельствами и поддерживается исследованиями в смежных областях, является простейшим объяснением большого массива разнообразных данных. Конкретные механизмы тех или иных процессов представляются весьма различными для разных групп организмов и почти всегда гипотетическими для конкретных таксонов.

При этом оказываются открытыми вопросы (и допускается, что ответы на них для разных таксонов будут разными) о методологии исторических реконструкций, возможности различения синхронического и исто-

рического разнообразия, различении истории и генезиса, механизмах изменений, их направленности, непрерывности и скачкообразности и т.д. Но это – проблематика, уже очень тесно переплетающаяся с проблематикой изучения макроэволюции.

Список литературы

Бобров Е.Г. Карл Линней. 1707–1778. – Ленинград : Наука, 1970. – 286 с.

Боголюбов А.Г. Математические модели эколого-генетических процессов конкуренции видов : дис. … доктора физ.-мат. наук (спец. 05.13.16). – Санкт-Петербург : Санкт-Петербургский государств. техн. ун-т, 1995. – 292 с. (рукопись)

Воронцов Н.Н. Эрнст Геккель и судьбы учения Дарвина // Природа. – 1984. – №. 8. – С. 75–87.

Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всес. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева. – 1980. – Т. 25, № 3. – С. 293–312.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва : Прогресс-Традиция : ABF, 1999. – 639 с.

Галкин С.В. Гидротермальные сообщества Мирового океана. Структура, типология, география. – Москва : ГЕОС, 2002. – 200 с.

Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов : учебное пособие. – Москва : КМК, 2005. – 220 с.

Главные компоненты временных рядов: метод «Гусеница» / под ред. Д.Л. Данилова и А.А. Жиглявского. – Санкт-Петербург : С-Петербург. гос. ун-т, 1997. – 308 с.

Голуб В.Б. Утраченная в СССР концепция «подвижного равновесия» // Историко-биологические исследования. – 2017. – Т. 9, № 1. – С. 40–67.

Голуб В.Г. Штрихи к биографии Л.Г. Раменского (дополнения и комментарии к письму В.П. Савича Т.А. Работнову) // Растительность России. – Санкт-Петербург, 2013. – № 23. – С. 122–132.

Гоманьков А.В. Библия и природа. Эволюция, креационизм и христианское вероучение. – М. : ГЕОС, 2014. – 188 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – Москва : Тайдекс Ко, 2003. – 494 с.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. – Москва : Терра, 2009. – Т. 1–2.

Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». – Москва : Юрайт, 2019. – 439 с.

Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю. Введение в генетику грибов. – М. : Академия, 2005. – 304 с.

Еленкин А.А. Несостоятельность закона подвижного равновесия и теории эквивалентогенеза // Советская ботаника. – 1939. – № 6/7. – С. 113–124.

Еленкин А.А. Понятия «лишайник» и «лишайниковый симбиоз» // Новости систематики низших растений. – 1975. – Т. 12. – С. 3–81.

Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР : монография пресноводных и наземных Cyanophyceae, обнаруженных в пределах СССР. Общая часть. – Москва ; Ленинград : Изд-во Акад. наук СССР, 1936. – 683 с.

Заварзин Г.А., Старк Ю.С. Анализ запрещенных вариантов в систематике микроорганизмов // Изв. АН СССР, сер. биол. – 1965. – № 5. – С. 766–768.

Заварзин Г.А. Систематика бактерий: пространство логических возможностей // Известия АН СССР, сер. биол. – 1973. – № 5. – С. 706–716.

Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. – Москва : Наука, 1974. – 143 с.

Зеленков Н.В. Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения // XIV Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). – Алматы, 2015. – Т. 2 : Доклады. – С. 138–165.

Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух Drosophila melanogaster / Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. // Генетика. – 1974. – Т. 10, № 4. – С. 72–83.

Кайданов Л.З. Генетика популяций. – Москва : Высшая школа, 1996. – 320 с.

Рузавин Г. И Пробабилизм // Энциклопедия эпистемологии и философии науки. – Москва : Канон + РООИ Реабилитация, 2009. – URL: http://philosophy.niv.ru/doc/encyclopedia/epistemology/articles/768/probabilizm.htm (дата обращения: 21.03.2021).

Кировская Т.А., Олескин А.В. Популяционно-коммуникативная парадигма и сетевая структура в отечественном микробиологическом сообществе XX века // Сеть и биополитика как метафоры междисциплинарной философии. – Москва, 2003. – С. 133–150.

Колчинский Э.И. В центре биологических дискуссий : к столетию со дня рождения К.М. Завадского (1910–1977) // Ист.-биол. исслед. – 2010. – Т. 31, вып. 4. – С. 68–99.

Кудрин Б.И. Применение понятий биологии для описания и прогнозирования больших систем, формирующихся технологически // Электрификация металлургических предприятий Сибири. – Томск : Изд-во Томского университета, 1976. – Вып. 3. – С. 171–204.

Кудрин Б.И. Технетика: новая парадигма философии техники (третья научная картина мира). – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. – 40 с.

Линней К. (Гмелин И.) Система Природы. – Санкт-Петербург : Императорская Академия Наук, 1804. – XII + 376 с.

Линней К. Философия ботаники. – Москва : Наука, 1989. – 456 с.

Любищев А.А. Механизм и витализм как рабочие гипотезы (1917) // Любищев А.А., Гурвич А.Г. Диалог о биополе. – Ульяновск, 1998. – С. 69–100.

Любищев А.А. Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – Москва, 1982. – С. 149–188.

Мейен С.В. А.А. Любищев: введение в круг его идей // Lethaea rossica. – 2015. – Т. 11. – С. 16–46.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–508.

Олескин А.В. Взаимодействие симбиотической микробиоты желудочно-кишечного тракта с нервной системой организма-хозяина // Физическая и реабилитационная медицина, медицинская реабилитация. – 2019. – Т. 2, № 2. – С. 90–100.

Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии – еще один взгляд // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. – 2009. – С. 250–271.

Полянский В.И. О виде у низших водорослей: доложено на девятом ежегодном Комаровском чтении 15 дек. 1954 г. АН СССР. Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1956. – 72 с.

Пшеничнов А.С. Обновляющийся вид. Общее популяционно-генетическое объяснение феномена вида для сингамных и агамных организмов // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80, № 1. – С. 14–21. –DOI: 10.1134/S004445961805007 X

Райков Б.Е., Красоткина Т.А. Переписка Карла Линнея с деятелями Петербургской Академии наук (И. Амманом, Г.-Ф. Миллером, И.-Я. Лекселем, И.Я. Лерхе) / А.А. Щербакова (ред.) // Карл Линней : сборник статей. [250 лет со дня рождения, 1707–1957]. – Москва : АН СССР, 1958. – С. 155–168.

Создатели современного эволюционного синтеза : коллективная монография / отв. ред.-сост. Э.И. Колчинский. – Санкт-Петербург : Нестор-История, 2012. – 996 с.

Старк Ю.С. Принцип запрещения в систематике // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1966. – № 5. – С. 686–693.

Теория эволюции: наука или идеология? Труды XXV Любищевских чтений. – Вып. 7. : «Ценологические исследования». – Москва : Московское общество испытателей природы – Центр системных исследований, 1998. – 320 с.

Титов А.Н. Профессор А.А. Еленкин – основатель лихенологической школы России // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 2. : Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 246–249.

Хот Дж. Бог после Дарвина. Богословие эволюции / пер. с англ. Л. Ковтун, под ред. А. Лысакова и П. Лебедева. – Москва : ББИ, 2011. – XII + 236 с.

Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 727 с.

Чайковский Ю.В. Выживание мутантного клона. Сообщ. 1, 2 // Генетика. – 1977. – Т. 13, № 8. – С. 1467–1488.

Чайковский Ю.В. О природе случайности : монография. – Москва : Центр системных исследований – Институт истории естествознания и техники РАН, 2004. – 280 с.

Чайковский Ю.В. Проблема наследования и генетический поиск (описание проблемы и простейший пример поиска) // Теоретич. и эксперимент. биофизика : межвузовский сб.. – Калининград, 1976. – Вып. 6. – С. 148–164.

Чайковский Ю.В. Кудрин без Дарвина. – URL: – http://www.kudrinbi.ru/public/434/index.htm (дата обращения: 11.03.2021).

Чебанов С.В., Любищев А.А., Еленкин А.А. Сравнительный анализ рецепции теоретических представлений // Наука и техника: вопросы истории и теории. – Санкт-Петербург : СПбФ ИИЕТ РАН, 2000. – С. 61–63.

Чебанов С.В. Борис Иванович Кудрин // Междисциплинарность ценологических представлений. Общая и прикладная ценология : Труды XIV конференции-семинара с международным участием по технетике и ценологии (Москва, 19 ноября 2009 г.) «Ценологические исследования». – Москва : Технетика, 2010. – Вып. 43. – С. 230–248.

Чебанов С.В. Внутренние и внешние системы в теории классификации // Системные исследования. 1979. – Москва : Наука, 1980. – С. 140–146.

Чебанов С.В. Теория классификаций и методика классифицирования // Научно-техническая информация. Сер. 2: Информационные процессы и системы. – 1977. – № 10. – С. 1–10.

Чебанов С.В. Ядро концептуального аппарата Б.И. Кудрина: техноценозы или пройеномериды, технетика или пройеномеридология? // Ценологические исследования. Ценологическое видение сообществ материальных и идеальных реальностей: фундаментальность теории и всеобщность практики. – Москва : Технетика, 2014. – Вып. 53. – С. 132–179.

Чебанов С.В. Полный цикл деятельности и рефрен *H*-распределений: описывается ли Б.И. Кудриным рекультивация? // Техногенная самоорганизация и математический аппарат ценологических исследований. Ценологические исследования. – Москва : Центр системных исследований, 2005. – Вып. 28. – С. 60–65.

Чирков Ю.Г. Дарвин в мире машин. – Москва : Ленанд, 2012. – 288 с.

Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями // ЭнО. – 1965. – № 1. – С. 3–25.

Щедровицкий Г.П. Проблемы построения системной теории сложного «популятивного» объекта // Системные исследования : Ежегодник, 1975. – Москва : Наука, 1976. – С. 176–214.

Юзепчук С.В. Линней и проблема вида // Вестник АН СССР. – 1957. – № 5. – С. 44–50.

Beatty J. The Synthesis and the Synthetic Theory // Integrating Scientific Disciplines. – Dordrecht : Springer Netherlands, 1986. – P. 125–135. – DOI: 10.1007/978-94-010–9435–1_7

Carroll S.B. The making of the fittest: DNA and the ultimate forensic record of evolution. – N.Y. : W.W. Norton & Company, 2006. – 301 p.

Cope Ed. On the origin of genera // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1868. – T. 20. – P. 242–300.

De Queiroz K. Ernst Mayr and the modern concept of species // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2005. – T. 102, № suppl 1. – P. 6600–6607.

Ereshefsky M. The poverty of the Linneaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy. – Cambridge : Cambridge University Press, 2001. – 316 p.

Extensive mosaic structure revealed by the complete genome sequence of uropathogenic Escherichia coli / Welch R.A., Burland V., Plunkett G., Redford P., Roesch P. // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2002. – Vol. 99, iss. 26. – P. 17020–17024. – DOI: 10.1073/pnas.252529799.

Gibbons S.M., Gilbert J.A. Microbial diversity – exploration of natural ecosystems and microbiomes // Current opinion in genetics & development. – 2015. – T. 35. – P. 66–72.

Gogarten J.P., Townsend J.P. Horizontal gene transfer, genome innovation and evolution // Nat. Rev. Microbiol. – 2005. – N 3. – P. 679–687. – DOI: 10.1038/NRMICRO1204

Hennig W. Grundzuge einer Theorie des phylogenetischen Systematik. – Berlin : Dtsch. Zentralverlag, 1950. – 370 S.

Huxley J. Natural Selection and Evolutionary Progress // Nature. – 1936. – Vol. 138. – P. 603–605. – URL: https://doi.org/10.1038/138603a0

Jain R., Rivera M.C., Lake J.A. Horizontal gene transfer among genomes: the complexity hypothesis // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1999. – T. 96, N 7. – C. 3801–3806. – DOI: 10.1073/pnas. 96.7.3801.

Linnaeus C. Caroli Linnaei, Sveci, Doctoris Medicinae systema naturae, sive, Regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species. – Lugduni Batavorum [Leiden, the Netherlands] : Apud Theodorum Haak : Ex Typographia Joannis Wilhelmi de Groot, 1735. – 12 p.

Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference / Corbet G.B., Hill J.E. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). – Washington, DC : Smithsonian Institution Press, 1993. – 1206 p.

Oleskin A.V., Shenderov B.A. Probiotics and psychobiotics: the role of microbial neurochemicals // Probiotics and antimicrobial proteins. – 2019. – T. 11, N 4. – P. 1071–1085.

Panchen A.L. Classification, evolution, and the nature of biology. – Cambridge : Cambridge University Press, 1992. – 403 p.

Red List of Threatened Species : Summary Statistics. – URL: https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics#Summary%20Tables (дата обращения: 11.03.2021)

Richardson A.O., Palmer J.D. Horizontal Gene Transfer in Plants // Journal of Experimental Botany. – 2007. – January, vol. 58. – P. 1–9 [1]. – DOI: 10.1093/jxb/erl148.

Rivera M.C., Lake J.A. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes // Nature. – 2004. – September, vol. 431, N 7005. – P. 152–155. – DOI: 10.1038/nature02848

Schloss P.D., Handelsman J. Status of the microbial census // Microbiology And Molecular Biology Reviews : MMBR, 2004. – December, vol. 68, N 4. – P. 686–691. – DOI: 10.1128/MMBR. 68.4.686–691.2004

Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish / Barluenga M., Stolting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. // Nature. – 2006. – T. 439, № 7077. – P. 719–723.

The application of ecological theory toward an understanding of the human microbiome / Costello E.K., Stagaman K., Dethlefsen L., Bohannan B.J.M., Relman D.A. // Science. – 2012. – T. 336, N 6086. – P. 1255–1262.

The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows / Poelstra J.W., Vijay N., Bossu Ch.M. et al. // Science. – 2014. – Vol. 344 (6190). – P. 1410–1414. – DOI: 10.1126/science.1253226

The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus / La Scola B., Desnues C., Pagnier I., Robert C., Barrassi L., Fournous G., Merchat M., Suzan-Monti M., Forterre P., Koonin E., Raoult D. // Nature. – 2008. – September, vol. 455, N 7209. – P. 100–104. – DOI: 10.1038/nature07218

Witzany, G. The agents of natural genome editing // J. Mol. Cell Biol. – 2011. – N 3. – P. 181–189. – DOI: 10.1093/jmcb/mjr005

Zhang Z.Q. Phylum Arthropoda / Zhang Z.-Q. (Ed.) // Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013) // Zootaxa. – 2013. – T. 3703, № 1. – P. 17–26.

Sergey Chebanov*

What does historicism (evolutionism) claim and what does it get? Part 1. Microevolution

Abstract. Put forward by Darwin in the middle of the nineteenth century, the idea of the origin of species by natural selection (Darwinism-1) did not initially cause public resonance. Somewhat later Darwinism became the subject of acute controversy, during which time it was reduced to a coarse concept of anthropogenesis (Darwinism-2). The latter was less significant than the more adequate idea of K. Linnaeus concerning the inclusion of Homo in the system of the animal kingdom, but this was deliberately belittled by Linnaeus. The reaction to the lag of historicism in biology was the generalization of Darwin's rather narrow work on the origin of species into an expanded ideological doctrine (Darwinism-3) with an ideological struggle unfolding around it. In the course of this generalization, an idea of micro- and macroevolution was formed (although it does not always differ), the study of which is associated with its own range of problems.

By the 20–30s of XX century, fierce discussions around microevolution led to the creation of a synthetic theory of evolution (STE, Darwinism-4), which turned out to be the standard scientific program of neo-Darwinism to demonstrate how macroevolution develops from microevolution. Mathematical models of population genetics, population dynamics, population ecology and related problems became the basis of STE. The study of these models yielded important mathematical results, but their biological meaning and relation to speciation remains unclear without careful meaningful biological interpretation and accurate correlation with the data of empirical biology (an example of which is the work, since the 1960s, of the Biometric Seminar of O.M. Kalinin in Leningrad State University-Saint Petersburg State University).

At the same time, a more or less attentive attitude to the species organization in various living beings reveals its great diversity, as well as a radical difference between the overwhelming number of species from the classical «Darwinian» ones, so that Darwinian microevolution (demonstrated on the material of an insignificant fraction of species) proceeds against the background of the microevolution of a disproportionately larger number of non-Darwinian species. Such a disproportionately greater diversity of the organization of microbes (including prokaryotes) and lower organisms (lower plants, invertebrates) also gives more variety to the concepts of microevolution, which is usually substantiated by indirect evidence and supported by

* **Sergey Chebanov**, St. Petersburg State University, e-mail: s.chebanov@gmail.com, s.chebanov@spbu.ru.

research in related fields, while for specific taxa the mechanisms of microevolution appear to be very different and often hypothetical. This requires a different methodology for the study of historical reconstructions of speciation, taking into account the distinction between history and genesis which entailes a variety of mechanisms of change, direction, continuity and discontinuity, etc., which already affects the problems of studying macroevolution.

Keywords: evolutionism; Darwin; Darwinism; synthetic theory of evolution; microevolution; macroevolution; biological species; speciation; biological taxonomy.

For citation: Chebanov, S.V. (2021) What does historicism (evolutionism) claim and what does it get? Part 1. Microevolution. *METHOD: Moscow Yearbook of Social Studies, 11*, P. 43–72. http://www.doi.org/10.31249/metodannual/2021.11.02

References

Barluenga, M., Stölting, K.N., Salzburger, W., Muschick, M., & Meyer, A. (2006). Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, *439*(7077), 719–723.

Beatty, J. (1986). The Synthesis and the Synthetic Theory. *Integrating Scientific Disciplines*. Science and Philosophy. 2. Springer Netherlands. pp. 125–135.

Bobrov, E.G. (1970). Karl Linnej: 1707–1778. Nauka. Leningr. otd-nie. (In Russ.)

Bogolyubov, A.G. (1995). Matematicheskie modeli ekologo-geneticheskih processov konkurencii vidov (Doctoral dissertation, Sankt-Peterburg. tekhn. un-t). (In Russ.)

Carroll, S.B. (2006). *The making of the fittest: DNA and the ultimate forensic record of evolution*. W.W. Norton & Company.

Chajkovskij Y.V. (1977). Vyzhivanie mutantnogo klona. Soobshch. 1, 2 // *Genetika*, t. 13, N 8.

Chajkovskij, Y.V. (1976). Problema nasledovaniya i geneticheskij poisk (opisanie problemy i prostejshij primer poiska). *Teoreticheskaya i eksperimental'naya biofizika. Mezhvuzovskij sbornik*, (6), 148–164. (In Russ.)

Chajkovskij, Y.V. (2004). O prirode sluchajnosti. M.: Centr sistemnyh issledovanij – Institut istorii estestvoznaniya i tekhniki RAN. (In Russ.)

Chajkovskij, Y.V. (2008). Aktivnyj svyaznyj mir: opyt teorii evolyucii zhizni. Tovarishchestvo nauchnykh izdaniĭ KMK. (In Russ.)

Chebanov, S.V. (1977). Teoriya klassifikacij i metodika klassificirovaniya. Nauchno-tekhnicheskaya informaciya. seriya 2: *Informacionnye processy i sistemy*, (10). (In Russ.)

Chebanov, S.V. (1980). Vnutrennie i vneshnie sistemy v teorii klassifikacii. In Sistemnye issledovaniya. 1979. (In Russ.)

Chebanov, S.V. (2000). A.A. Lyubishchev i A.A. Elenkin: sravnitel'nyj analiz recepcii teoreticheskih predstavlenij. In *Nauka i tekhnika: voprosy istorii i teorii*.

Chebanov, S.V. (2005). Polnyj cikl deyatel'nosti i refren N-raspredelenij: opisyvaetsya li BI Kudrinym rekul'tivaciya? *In Tekhnogennaya samoorganizaciya i matematicheskij apparat cenologicheskih issledovanij*, 28, 60–65. (In Russ.)

Chebanov, S.V. (2010). Boris Ivanovich Kudrin. In Mezhdisciplinarnost' cenologicheskih predstavlenij. Obshchaya i prikladnaya cenologiya. *Trudy XIV konferencii-seminara s mezhdunarodnym uchastiem po tekhnetike i cenologii (Moskva, 19 noyabrya 2009 g.)* «*Cenologicheskie issledovaniya*» (pp. 230–248). Tekhnetika. (In Russ.)

Chebanov, S.V. (2014). Yadro konceptual'nogo apparata B.I. Kudrina: tekhnocenozy ili projyonomeridy, tekhnetika ili projyonomeridologiya?. In *Cenologicheskie issledovaniya Vyp. 53. Cenologicheskoe videnie soobshchestv material'nyh i ideal'nyh real'nostej: fundamental'nost' teorii i vseobshchnost' praktiki*. (pp. 132–179). Tekhnetika. (In Russ.)

Chirkov Yu.G. (2012). Darwin v mire mashin. M.: Lenand, 288 s. (In Russ.)

Corbet G.B., Hill J.E., Wilson D.E., Reeder D.M. (Eds). (1993) Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Costello, E.K., Stagaman, K., Dethlefsen, L., Bohannan, B.J., & Relman, D.A. (2012). The application of ecological theory toward an understanding of the human microbiome. *Science*, *336*(6086), 1255–1262.

Danilov, L. & Zhiglyavskij, A.A. (Eds) (1997). Glavnye komponenty vremennyh ryadov: metod «Gusenica». S.-Peterburg. gos. un-tet. (In Russ.)

Darwin Ch. (2009). Proiskhozhdenie cheloveka i polovoj otbor. T.t. 1–2. Terra. (In Russ.)

Darwin Ch. (2019). Puteshestvie naturalista vokrug sveta na korable «Bigl» Yurajt. (In Russ.)

Darwin, Ch. (2003). Proiskhozhdenie vidov putem estestvennogo otbora. M.: Tajdeks Kyo. (In Russ.)

De Queiroz, K. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(suppl 1), 6600–6607.

D'yakov, Y.T., Shnyreva, A.V., & Sergeev, A.Y. (2005). Vvedenie v genetiku gribov. v Academia. (In Russ.)

Ed, C. (1868). On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, *20*, 242–300.

Elenkin A.A. (1936). Sinezelenye vodorosli SSSR. Monografiya presnovodnyh i nazemnyh Cyanophyceae, obnaruzhennye v predelah SSSR. Obshchaya chast'. Izd-vo Akad. nauk SSSR. (In Russ.)

Elenkin, A.A. (1939). Nesostoyatel'nost' «zakona» podvizhnogo ravnovesiya i teorii ekvivalentogeneza. *Sovetskaya botanika*, (6–7), 113–128. (In Russ.)

Elenkin, A.A. (1975). Ponyatiya «lishajnik» i «lishajnikovyj simbioz». *Novosti sistematiki nizshih rastenij,* 12, 3–81. (In Russ.)

Ereshefsky, M. (2001). The poverty of the Linneaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy. Cambridge University Press, Cambridge.

Galkin, S.V. (2002). Gidrotermal'nye soobshchestva Mirovogo okeana: struktura, tipologiya, geografiya. GEOS. (In Russ.)

Garibova, L., & Lekomceva, S. (2018). Osnovy mikologii. Morfologiya i sistematika gribov i gribopodobnyh organizmov. Litres. (In Russ.)

Gibbons, S.M., & Gilbert, J.A. (2015). Microbial diversity – exploration of natural ecosystems and microbiomes. *Current opinion in genetics & development*, *35*, 66–72.

Gogarten, J.P., Townsend, J.P. (2005) Horizontal gene transfer, genome innovation and evolution // *Nat. Rev. Microbiol.*, 2005 (3), 679–687. – DOI:10.1038/NRMICRO1204

Golub, V.B. (2013). SHtrihi k biografii LG Ramenskogo (Dopolneniya i kommentarii k pis'mu VP Savicha TA Rabotnovu). *Rastitel'nost' Rossii*, 2013 (23). (In Russ.)

Golub, V.B. (2017). Utrachennaya v SSSR koncepciya «podvizhnogo ravnovesiya». Istoriko-biologicheskie issledovaniya, 9(1). (In Russ.)

Golubovskij, M.D., Ivanov, YU.N., Zaharov, I.K., & Berg, R.L. (1974). Issledovanie sinhronnyh i parallel'nyh izmenenij genofondov v prirodnyh populyaciyah plodovyh muh Drosophila melanogaster. Genetika, 10(4), 72–83. (In Russ.)

Goman'kov, A.V. (2014). Bibliya i priroda: evolyuciya, kreacionizm i hristianskoe verouchenie. Geos. (In Russ.)

Hennig W. (1950) Grundzuge einer Theorie des phylogenetischen Systematik. Dtsch. : Berlin Zentralverlag.

Hote, D. (2011). Bog posle Darvina: bogoslovie evolyucii. BBI. (In Russ.)

Huxley, J. (1936). Natural Selection and Evolutionary. Progress Nature, 138, 603–605.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN Red List of Threatened Species: Summary Statistics – https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics (access: 20.03.2021).

Jain, R., Rivera, M.C., & Lake, J.A. (1999). Horizontal gene transfer among genomes: the complexity hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(7), 3801–3806.
Yuzepchuk S.V. (1957). Linnej i problema vida. *Vestnik AN SSSR*, 5, 44–50. (In Russ.)
Kajdanov, L.Z. (1996). Genetika populyacij. Vysshaya shkola. (In Russ.)
Rusavin, I. (2009). Probabilism. *Enciklopediya epistemologii i filosofii nauki.* M.: Kanon+.
Kolchinskij, E.I. (2010). V centre biologicheskih diskussij: k stoletiyu so dnya rozhdeniya K.M. Zavadskogo (1910–1977). *Istoriko-biologicheskie issledovaniya*, 2(3). (In Russ.)
Kolchinskij, E.I., (Ed.) (2012). Sozdateli sovremennogo evolyucionnogo sinteza. SPb, Nestor-Istoia (In Russ.)
Kudrin, B.I. (1976). Primenenie ponyatij biologii dlya opisaniya i prognozirovaniya bol'shih sistem, formiruyushchihsya tekhnologicheski. Elektrifikaciya metallurgicheskih predpriyatij Sibiri, 1976 (3), 171–204. (In Russ.)
La Scola, B., Desnues, C., Pagnier, I., Robert, C., Barrassi, L., Fournous, G.,... & Raoult, D. (2008). The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus. *Nature*, *455*(7209), 100–104.
Linnaeus C. (1735). Caroli Linnaei, Sveci, Doctoris Medicinae, Systema Naturae, sive Regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species. Lugduni Batavorum: apud Theodorum Haak, MDCCXXXV. Ex typographia Joannis Wilhelmi de Groot, [12].
Linnaeus, C. (1989). Filosofiya botaniki. Ripol Klassik. (In Russ.)
Linnaeus, C. (Gmelin I.) (1804). Sistema Prirody SPb Imperatorskaya Akademiya Nauk, XII, (In Russ.)
Lyubishchev A.A. (1982) Problema celesoobraznosti. In *Problemy formy, sistematiki i evolyucii organizmov,*149–188. (In Russ.)
Lyubishchev, A.A. (1998). Mekhanizm i vitalizm kak rabochie gipotezy (1917). *Dialog o biopole*. Ul'yanovsk, 69–100. (In Russ.)
Meyen, S.V. (2015). A.A. Lyubishchev: vvedenie v krug ego idej. Lethaea rossica. *Rossijskij paleobotanicheskij zhurnal*, 11, 16–46. (In Russ.)
Meyen, S.V. (2017). Osnovnye aspekty tipologii organizmov. Lethaea rossica. *Rossijskij paleobotanicheskij zhurnal*, 14, 116–126. (In Russ.)
Oleskin, A.V. (2019). Vzaimodejstvie simbioticheskoj mikrobioty zheludochno-kishechnogo trakta s nervnoj sistemoj organizma-hozyaina. *Fizicheskaya i reabilitacionnaya medicina, medicinskaya reabilitaciya*, 1(2), 90–100. (In Russ.)
Oleskin, A.V., & Shenderov, B.A. (2019). Probiotics and psychobiotics: the role of microbial neurochemicals. *Probiotics and antimicrobial proteins*, *11*(4), 1071–1085.
Panchen, A.L. (1992). *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge University Press.
Pavlinov, I.Ya. (2009). Problema vida v biologii – eshchyo odin vzglyad. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 313(S1), 250–271. (In Russ.)
Poelstra, J.W., Vijay, N., Bossu, C.M., Lantz, H., Ryll, B., Müller, I.,... & Wolf, J.B. (2014). The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science*, *344*(6190), 1410–1414.
Polyanskij, V.I. (1956). O vide u nizshih vodoroslej. (In Russ.)
Pshenichnov, A.S. (2019). Obnovlyayushchijsya vid. Obshchee populyacionno-geneticheskoe ob'yasnenie fenomena vida dlya singamnyh i agamnyh organizmov. *Jurnal obshchej biologii*, 80(1), 14–21. (In Russ.)
Rajkov B.E., Krasotkina T.A. (1958). Perepiska Karla Linneya s deyatelyami Peterburgskoj Akademii nauk (I. Ammanom, G.-F. Millerom, I.-Y. Lekselem., I.Y. Lerhe) // A.A. Shcherbakova (red.). *Karl Linnej. Sbornik statej. [250 let so dnya rozhdeniya*, 1707–1957]. M.: AN SSSR, 155–168. (In Russ.)
Richardson, A.O., & Palmer, J.D. (2007). Horizontal gene transfer in plants. *Journal of experimental botany*, *58*(1), 1–9.

Rivera, M.C., & Lake, J.A. (2004). The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature*, *431*(7005), 152–155.

Schloss, P.D., & Handelsman, J. (2004). Status of the microbial census. *Microbiology and molecular biology reviews*, *68*(4), 686–691.

Shaposhnikov, G.H. (1965). Morfologicheskaya divergenciya i konvergenciya v eksperimente s tlyami (Homoptera, Aphidinea). *Entomol. obozr,* 44(1), 3–25. (In Russ.)

Shchedrovickij, G.P. (1975). Problemy postroeniya sistemnoj teorii slozhnogo «populyativnogo» ob'ekta. *Sistemnye issledovaniya. Ezhegodnik,* 1976, 176–214. (In Russ.)

Stark, Yu.S. (1966). Princip zapreshcheniya v sistematike. *Izv. AN SSSR. Ser. biol,* 5, 686–693. (In Russ.)

Teoriya evolyucii: nauka ili ideologii. (1998). *Trudy XXV Lyubishchevskih chtenij.* M.: Centr sistemnyh issledovanij.

Titov, A.N. (2008). Professor A.A. Elenkin – osnovatel' lihenologicheskoj shkoly Rossii. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale hkhi veka*, 27(5), 246. (In Russ.)

Voroncov, N.N. (1980). Sinteticheskaya teoriya evolyucii: ee istochniki, osnovnye postulaty i nereshennye problemy. *Zhurn. Vses. him. o-va im. DI Mendeleeva,* 25(3), 293–312. (In Russ.)

Voroncov, N.N. (1984). Ernst Gekkel' i sud'by ucheniya Darvina. Priroda, (8), 75–87. (In Russ.)

Voroncov, N.N. (1999). Razvitie evolyucionnyh idej v biologii. Progress-Tradiciya. (In Russ.)

Welch, R.A., Burland, V., Plunkett, G.I., Redford, P., Roesch, P., Rasko, D.,... & Blattner, F.R. (2002). Extensive mosaic structure revealed by the complete genome sequence of uropathogenic Escherichia coli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(26), 17020–17024.

Witzany, G. (2011). The agents of natural genome editing. *Journal of molecular cell biology*, *3*(3), 181–189.

Zavarzin, G.A. (1973). Sistematika bakterij: prostranstvo logicheskih vozmozhnostej. *Izvestiya AN SSSR. Ser. Biol, (5),* 706–716. (In Russ.)

Zavarzin, G.A. (1974). Fenotipicheskaya sistematika bakterij: Prostranstvo logicheskih vozmozhnostej. Nauka. (In Russ.)

Zavarzin, G.A., Stark, Y.S. (1965). Analiz zapreshchennyh variantov v sistematike mikroorganizmov. *Izv. AN SSSR. Ser. biol, (5),* 766–768. (In Russ.)

Zelenkov, N.V. (2015). Metody filogenetiki i evolyucionnoj biologii: dostizheniya i ogranicheniya. In *XIV Mezhdunar. ornitol. konf. Sev. Evrazii (Almaty, 18–24 avgusta 2015)* (Vol. 2, p. 138). (In Russ.)

Zhang, Z.Q. (2013). Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.Q. (Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). Zootaxa*, *3703*(1), 17–26.