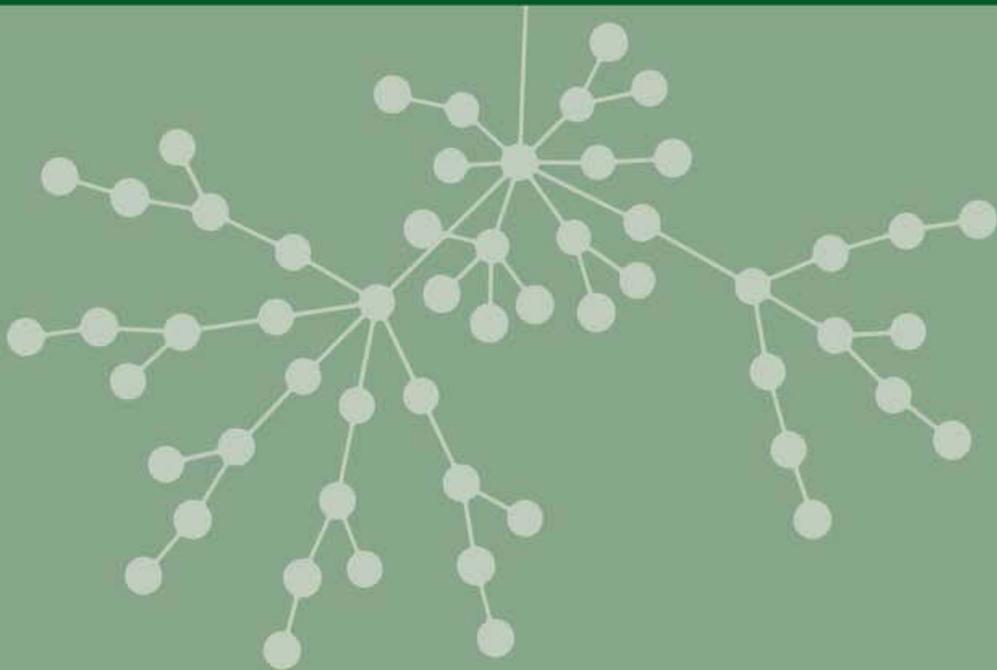


**Э. И. Колчинский**

**ЕДИНСТВО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ  
В РАЗДЕЛЕННОМ МИРЕ XX ВЕКА**



УДК 570(47+430)«19»  
ББК 63.3(2)(4 Гем)6:28.0  
К61



Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Российского гуманитарного научного фонда, проект №14-03-16007

Ответственный редактор  
д-р филос. наук *М. Б. Конашев*

Рецензенты:  
д-р биол. наук *Я. М. Галл*,  
канд. биол. наук. *Л. Я. Боркин*

### **Колчинский Э. И.**

**К61** Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века. —  
СПб. : Нестор-История, 2014. — 716 с.

ISBN 978-5-4469-0301-6

Монография посвящена историко-сравнительному анализу различных попыток осуществить эволюционный синтез в русском, англо-американском и немецком языковых пространствах. Проведен комплексный анализ развития эволюционной теории в разных социально-культурных контекстах с учетом национальных особенностей научных практик, традиций и школ, а также международных и социальных сетей в условиях противостояния национал-социализма, коммунизма и либерализма в 1920–1948 гг., а затем «Запада и Востока» в годы холодной войны. В книге реконструирован сложный и противоречивый характер формирования общебиологической парадигмы в трактовке механизмов и закономерностей эволюции. Главное внимание уделено формированию сообществами биологов разных стран сходных эволюционных концепций и парадигм, а также сходных социально-культурных феноменов: «эволюционного синтеза», «эволюционно-биологического сообщества», «эволюционного этноса», «эволюционного образования» и т. д. Показано, что тенденция к синтезу знаний об эволюции живого, доминировавшая в биологии на протяжении всего XX в., в 1920–1940-х гг. реализовалась одновременно сходным образом в странах с различным политико-экономическим устройством и идеологией. В результате появился целый спектр концепций, претендовавших на объяснение микро- и макроэволюции, их взаимосвязи и взаимозависимости (номогенез Л. С. Берга, неокатастрофизм и сальтационизм Д. Н. Соболева, О. Шиндевольфа, Р. Гольдшмидта, неоламаркизм Г. Осборна, СТЭ и др.).

Особое внимание уделено национальной специфике эволюционного синтеза в решении проблем механизмов и форм видообразования, удельного веса различных факторов эволюции, соотношения адаптивных и неадаптивных преобразований, микроэволюции и макрофилогенеза, эволюции в природе и при domestikации, а также в использовании тех или иных дисциплин (систематики, генетики, экологии, морфологии, палеонтологии и т. д.). В целом в книге дана полномасштабная и сбалансированная картина истории становления эволюционного синтеза в биологии XX в., объединившего некогда противостоявшие друг другу модели эволюции. Даже в разделенном мире, где эволюционная теория была одной из наиболее идеологизированных в биологии, она продолжала играть важную роль в сохранении единства мирового сообщества биологов, и развиваясь в разных политико-идеологических и экономических условиях дала сходный набор альтернативных концепций (неоламаркизм, неodarвинизм, неокатастрофизм и ортогенез).

Издание подготовлено при финансовой поддержке гранта РГНФ № 09-03-00166а  
«Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века»  
(руководитель И. Э. Колчинский)

ISBN 978-5-4469-0301-6



9 785446 903016

© Э. И. Колчинский, 2014  
© СПбФ ИИЕТ РАН, 2014  
© Издательство «Нестор-История», 2014

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|               |   |
|---------------|---|
| Введение..... | 6 |
|---------------|---|

### Часть 1

#### КОГНИТИВНЫЕ И СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В XX в.

|  |    |
|--|----|
| <i>Глава 1.</i> Эволюционный синтез: его создатели и оппоненты.....            | 14 |
| 1.1. Восприятие Ч. Дарвина в XIX — начале XX в. ....                           | 14 |
| 1.2. Синтетическая теория эволюции.....  | 16 |
| 1.3. Создатели СТЭ.....  | 19 |
| 1.4. Синтез эволюционных знаний в недарвиновских концепциях эволюции.....      | 30 |
| 1.5. Становление современной эволюционной парадигмы.....                       | 32 |
| 1.6. Главные архитекторы эволюционного синтеза в XX в. ....                    | 35 |
| Литература.....  | 35 |
| <i>Глава 2.</i> Эволюционная теория в социально-культурном контексте XX в..... | 40 |
| 2.1. Биология между наукой и идеологией.....                                   | 41 |
| 2.2. Социальная история эволюционной теории и ее методология.....              | 50 |
| 2.3. Историко-сравнительный анализ: перспективы и итоги.....                   | 63 |
| 2.4. Основные этапы эволюционного синтеза в СССР, США, Англии, Германии.....   | 69 |
| Литература.....  | 81 |

### Часть 2

#### ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ В АНГЛО-АМЕРИКАНСКОМ ЯЗЫКОВОМ ПРОСТРАНСТВЕ

|  |     |
|--|-----|
| <i>Глава 3.</i> «Родина дарвинизма» и «заповедник креационизма».....   | 86  |
| 3.1. Дарвиновский синтез в социально-культурном контексте XIX — начала XX в. ....  | 86  |
| 3.2. Первые попытки синтеза катастрофизма, эволюционизма и теологии в Англии.....  | 93  |
| 3.3. Креационизм, неоламаркизм и неокатастрофизм<br>в американском эволюционизме второй половины XIX — начала XX в. .... | 103 |
| 3.4. Кризис дарвинизма и празднование юбилея Ч. Дарвина и его теории.....  | 114 |
| 3.5. Палеонтология и проблемы макроэволюции.....   | 122 |
| <i>Глава 4.</i> Возникновение предпосылок эволюционного синтеза в 1901–1920 гг.....                                      | 129 |
| 4.1. Переход от описательных к экспериментальным методам изучения эволюции<br>в США в начале XX в. ....                  | 129 |
| 4.2. Мутационная теория как попытка решения противоречий<br>в развитии эволюционной теории.....                          | 132 |
| 4.3. Исследования мутаций дрозофилы и «генетическая» теория эволюции.....  | 135 |
| 4.4. Экспериментальные исследования эффективности отбора.....  | 141 |
| 4.5. Проблема вида и видообразования.....  | 146 |
| 4.6. Математические модели эволюции.....   | 157 |
| 4.7. Значение работ С. С. Четверикова и его учеников для «эволюционного<br>синтеза» в США.....                           | 161 |
| <i>Глава 5.</i> Эволюционный синтез в англо-американском языковом пространстве.....                                      | 163 |
| 5.1. Основополагающее значение работ Ф. Г. Добржанского для «эволюционного<br>синтеза».....                              | 163 |
| 5.2. Английские протагонисты «нового эволюционного синтеза».....   | 172 |

|   |     |
|---|-----|
| 5.3. Синтез систематики, генетики и дарвинизма в трудах Э. Майра.....                         | 178 |
| 5.4. Синтез палеонтологии, генетики и дарвинизма в трудах Дж. Г. Симпсона.....                | 185 |
| 5.5. Частная теория эволюции растений в трудах Г.Л. Стеббинса .....                           | 197 |
| 5.6. Об архитектурах «эволюционного синтеза» в англо-американском языковом пространстве ..... | 205 |
| 5.7. Институциональные аспекты «эволюционного синтеза» .....                                  | 211 |
| 5.8. Триумф СТЭ и начало ее тотальной критики.....  | 223 |
| Литература.....   | 229 |

Часть 3

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ МЕЖДУ НАУКОЙ И ИДЕОЛОГИЕЙ  
В РУССКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

|   |     |
|---|-----|
| <i>Глава 6.</i> «Вторая родина дарвинизма» или «первая родина антидарвинизма» .....                                     | 267 |
| 6.1. Российская биология в европейском пространстве .....   | 267 |
| 6.2. Креационизм, натурфилософия и российские «предшественники» Ч. Дарвина .....  | 273 |
| 6.3. Социально-культурный контекст восприятия дарвинизма в России.....  | 283 |
| 6.4. Борьба за существование и гармония в природе: восприятие дарвинизма в российской геоботанике .....                 | 291 |
| 6.5. Особенности дарвинизма в России .....  | 296 |
| 6.6. Недарвиновская революция в России.....   | 302 |
| 6.7. Кризис дарвинизма и его особенности в России.....  | 308 |
| <i>Глава 7.</i> Кризис общества и пути синтеза теории естественного отбора с новейшими отраслями биологии .....         | 314 |
| 7.1. Социально-культурный контекст развития эволюционной теории в СССР в 1920–1930-е гг. ....                           | 314 |
| 7.2. Преподавание эволюционной теории в средней школе .....   | 323 |
| 7.3. Изучение генетических факторов микроэволюции .....   | 328 |
| 7.4. Изучение борьбы за существование и естественный отбор.....   | 333 |
| 7.5. Изучение географической изменчивости и экологической структуры вида.....   | 341 |
| 7.6. Теория филэмбриогенеза и морфологические закономерности эволюции .....   | 354 |
| 7.7. Гипотезы симбиогенеза и эволюции биосферы.....   | 357 |
| 7.8. Недарвиновские концепции эволюции.....   | 365 |
| <i>Глава 8.</i> Насильственно прерванный синтез (конец 1920 — 1948 гг.) .....   | 370 |
| 8.1. Идеологизация и советизация биологии: 1930–1948 гг. ....   | 370 |
| 8.2. СТЭ и лысенкоизм .....   | 386 |
| 8.3. Н. И. Вавилов: синтез микросистематики, генетики, биогеографии. Растениеводство и теории естественного отбора..... | 395 |
| 8.4. М. А. Розанова и Е. Н. Синская: синтез политической концепции вида и дарвинизма.....                               | 402 |
| 8.5. Е. И. Лукин: синтез систематики, биогеографии и дарвинизма.....  | 408 |
| 8.6. Синтез экологии и теории естественного отбора в трудах С. А. Северцова и Г. Ф. Гаузе.....                          | 413 |
| 8.7. И. И. Шмальгаузен: теория стабилизирующего отбора и синтез учений о микро- и макроэволюции.....                    | 420 |
| 8.8. Эволюции механизмов эволюции.....  | 436 |
| 8.9. Борьба за выживание и возрождение СТЭ.....   | 446 |
| Литература.....   | 452 |

Часть 4

**ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ В НЕМЕЦКОЯЗЫЧНОМ ПРОСТРАНСТВЕ:  
ОТ ИМПЕРСКОГО НАЦИОНАЛИЗМА К НАЦИОНАЛ-СОЦИАЛИЗМУ**

|   |     |
|---|-----|
| <i>Глава 9.</i> Особенности эволюционной теории в Германии и социал-дарвинизм.....            | 476 |
| 9.1. Становление имперской биологии .....   | 476 |
| 9.2. Первая реакция на труды Ч. Дарвина в Германии и перевод Г. Бронна .....                  | 484 |
| 9.3. Ламаркодарианизм.....  | 489 |
| 9.4. Неоламаркизм .....   | 503 |
| 9.5. Телеологический сальтационизм и неокатастрофизм.....                                     | 510 |
| 9.6. Неодарвинизм и миграционная теория .....   | 527 |
| 9.7. Эволюция и социал-дарвинизм .....  | 533 |
| <i>Глава 10.</i> Кризис эволюционной теории и общества.....                                   | 537 |
| 10.1. Кризис селекционизма и его естественнонаучные причины .....                             | 537 |
| 10.2. Сообщество биологов в условиях перманентного кризиса .....                              | 544 |
| 10.3. Социал-дарвинизм, евгеника и расовая гигиена .....                                      | 555 |
| 10.4. Генетика и неоламаркизм .....   | 564 |
| 10.5. Феногенетика и физиология развития .....  | 571 |
| 10.6. Генетико-популяционные исследования .....   | 574 |
| 10.7. Политическая концепция вида и видообразование .....                                     | 577 |
| 10.8. Географическая изменчивость и отбор.....  | 581 |
| 10.9. Морфофизиологические закономерности эволюции.....                                       | 586 |
| 10.10. Синтез в «старом дарвинизме» .....   | 590 |
| 10.11. Недарвиновские концепции макроэволюции.....  | 596 |
| 10.12. Конференция в Тюбингене или потерянное десятилетие .....                               | 602 |
| <i>Глава 11.</i> Эволюционный синтез между наукой и национал-социализмом.....                 | 603 |
| 11.1. В поисках консенсуса и синтеза в немецком языковом пространстве .....                   | 603 |
| 11.2. Национал-социализм — это биология в практике .....                                      | 611 |
| 11.3. Национал-социализм и эволюционная теория в практике .....                               | 626 |
| 11.4. Синтез филогении растений и учения об естественном отборе.....                          | 633 |
| 11.5. Теория микроэволюции .....  | 637 |
| 11.6. Надвидовая эволюция .....   | 646 |
| 11.7. «Эволюция организмов» как немецкий вариант эволюционного синтеза .....                  | 654 |
| 11.8. Дискуссии с антидарвиновскими и креационистскими концепциями: наука<br>и идеология..... | 664 |
| 11.9. «Острая конкуренция» и гонимая СТЭ .....  | 670 |
| Литература.....   | 672 |
| Закключение. СТЭ как результат «эволюционного синтеза» и современный дарвинизм .....          | 692 |
| Интернациональные и национальные аспекты создания СТЭ .....                                   | 692 |
| Критика «синтетической теории эволюции» и альтернативные эволюционные<br>теории.....          | 699 |
| «Синтетическая теория эволюции» как основа современной теории биологической<br>эволюции.....  | 708 |
| Возможен ли новый «эволюционный синтез» .....   | 713 |

*Часть 1*  
**КОГНИТИВНЫЕ  
И СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНЫЕ АСПЕКТЫ  
РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В XX В.**

*Глава 1*  
**ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ: ЕГО СОЗДАТЕЛИ И ОППОНЕНТЫ**

**1.1. Восприятие Ч. Дарвина в XIX — начале XX в.**

Немногие научные теории распространялись так же быстро, как теория естественного отбора, сразу же названная дарвинизмом (*The Reception of Charles Darwin...*, 2009, р. XXIX–XXXV)<sup>1</sup>. Ее успех в значительной степени был обусловлен широким синтезом фактов и концепции из разных биологии, осуществленной Дарвином на базе гипотезы об естественном отборе. Создав первую синтетическую теорию эволюции, Дарвин оказался неуязвим для сторонником прежних креационистских парадигм в биологии, игнорировавших труды полевых натуралистов, биогеографов, систематиков, экологов. В этом весьма показательна судьба палентолога Л. Ж. Агассиса, на возражения которого практически не обратили внимание (Agassiz, 1860). В развернувшейся первой подлинно международной дискуссии по проблемам эволюции (Browne, 2001, р. 496) на успех могли рассчитывать лишь те оппоненты Дарвина, кто стремился дополнить и расширить предложенный им эволюционный синтез.

Однако, большинство из них, вводя другие факторы эволюции, не смогли интегрировать их с концепцией естественного отбора как ведущего фактора эволюции. В первые десятилетия после 1859 г. они искали прежде всего доказательства эволюции, строили генеалогические древа и основное внимание уделяли филогенетическим исследованиям. Отсутствие знаний о законах наследственности, о соотношении исторического и индивидуального развития организмов, о генетической и экологической структуре видов и особенно экспериментальных подтверждений естественного отбора послужило основой для роста критического отношения к дарвинизму. В палеонтологии, морфологии и эмбриологии, по определению П. Боулера (Bowler, 1988), по сути дела шла «недарвиновская революция» — противоречивый процесс согласования идеи эволюции с парадигмами, коренящимися в естественной теологии. Ряд ученых и религиозных мыслителей, вводя идею эволюции

---

<sup>1</sup> Так предложил называть эту теорию Т. Гексли в рецензии на книгу «Происхождение видов» в апрельском номере «Westminster Review» за 1860 г. С ним позднее согласился и соавтор гипотезы естественного отбора А. Уоллес, который свои собственные взгляды при этом предпочитал называть уоллесизмом (wallaceism). Еще раньше термины „Darwinism“, „Darwinian“, „Darwinize“ использовали для «жизнеописательной» поэзии Э. Дарвина и его натурфилософских спекуляций. Далее под дарвинизмом будет пониматься центральный пункт всех построений Дарвина — концепция естественного отбора как главной причины эволюции.

в теологическое или телеологическое мировоззрение, считали, что Дарвин неверно указал причины эволюции, и выдвигали собственные концепции.

Отличия в отношениях к дарвинизму обуславливались и национальными традициями (Hundert..., 1960; Развитие..., 1983; The Darwinian..., 1985; The Comparativ..., 1988). Если во Франции вплоть до 1970-х гг. доминировал неоламаркизм, то в Германии и России дарвинизм занял прочное место в культурной и общественно-политической жизни (Vucinich, 1988; Todes, 1898). Быстрое включение дарвинизма в культурную традицию России и Германии было обусловлено склонностью немецких и российских биологов осмысливать процессы в крупных пространственно-временных масштабах и их приверженностью к натурфилософии. Подлинным властителем дум многих поколений немецкой и российской интеллигенции стал Э. Геккель с его философией монизма и склонностью к глобальным спекуляциям (Gregorio, 2005; Hossfeld, 2009). Существовали и различия в восприятии дарвинизма. Главное, что усвоили немецкие биологи в учении Дарвина — это борьба за существование, которую трактовали буквально, как грубое, физическое столкновение с подавлением или уничтожением конкурента. Большинство же российских эволюционистов (например, флорист А. Н. Бекетов или физиолог растений К. А. Тимирязев) считали борьбу за существование неудачной метафорой, подчёркивая ведущее значение кооперации во внутривидовых отношениях. Эволюционная доктрина была адаптирована к национальной интеллектуальной традиции и трансформирована в ходе выдвижения собственных концепций. Уже при жизни Дарвина только в России были предложены телеологическая концепция К. Э. фон Бэра, концепция взаимопомощи как фактора эволюции К. Ф. Кесслера и П. А. Кропоткина, а позднее теория гетерогенеза С. И. Коржинского, гипотеза симбиогенеза А. С. Фаминцына и К. С. Мережковского и др. (Завадский, 1973).

Быстро началась дифференциация взглядов внутри самого дарвинизма. В середине 1870-х гг. возникло эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом (геккелевский дарвинизм или ламаркодарианизм), сторонники которого считали наследование приобретаемых признаков более важным фактором эволюции, чем отбор. Как реакция на него в 1880-е гг. возник неодарвинизм, у истоков которого стоял А. Вейсман, объяснявший все признаки организмов действием отбора. Появились и неодарвиновские концепции эволюции (неоламаркизм, телеогенез, неокатастрофизм-сальтационизм), авторы которых или отвергали реальность естественного отбора, или отводили ему функцию элиминации нежизнеспособных особей и видов. Примерно до середины 1930-х гг. на переднем плане стояли дискуссии между представителями различных эволюционных традиций по проблемам каузальности эволюции, например, о прямом и косвенном наследовании, о роли мутации, изоляции и отбора в эволюции, о градуалистическом или сальтационистском ходе эволюции. Многообразные постановки вопросов и различные способы доказательств подготавливали эволюционных исследователей к решению прежде всего этих проблем. Поскольку эволюционные идеи теперь обсуждались в ряде биологических дисциплин и их представители с различным успехом участвовали в этих дебатах, синтез благотворных идей казался почти невозможным и отодвинутым в далекую даль.

Переоткрытие законов Менделя в 1900 г. К. Корренсом, Э. фон Чермаком и Г. де Фризом привело в первую очередь к усилению критики концепции естественного отбора, так как менделевские законы базировались на представлениях о резко

дискретной наследственности и скорее наводили на мысль о сальтационистском механизме эволюции. Большинство биологов по разным причинам не хотели, да и не могли согласиться с тем, что естественный отбор является причиной адаптациогенеза. Вследствие этого в первой трети XX в. экспериментально работавшие генетики и натуралисты (систематики, палеонтологи) при обсуждении эволюционных процессов приходили к совершенно различным и противоположным представлениям. Резко противостоящие друг другу исследовательские традиции отличались столь сильно в языках, научных интерпретациях и методологии, что казалось, компромисс дело далекого будущего.

Международное научное сообщество дарвинистов стояло в конце 1920-х гг. перед решением двух основных проблем. Во-первых, необходимо было найти консенсус между различными исследовательскими традициями и преодолеть непонимание в собственной дисциплине, а во-вторых, продолжить борьбу против недарвиновских концепций эволюции (ортогенеза, сальтационизма, ламаркизма, идеалистической морфологии). Сторонники различных концепций эволюции, приверженность которым нередко диктовалась спецификой исследуемого объекта и национальными традициями научного сообщества, зачастую говорили на совершенно разных языках, поэтому попытки выработать сколь-нибудь общее мнение, казалось, были заведомо обречены на неудачу. Вызывали непонимание и попытки некоторых российских и немецких биологов и палеонтологов Л. С. Берга (1922), Д. Н. Соболева (1924), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1936), Р. Гольшмидта (Goldschmidt, 1940) и др. попытки включить некоторые данные генетики в концепции эволюции, построенные с позиций неоламаркизма, неокатастрофизма-сальтационизма. С недоверием встречались и гипотезы, претендующие дополнить классический дарвинизм, как это предлагал сделать А. С. Фаминцын ( ) в концепции симбиогенеза, А. Н. Северцов (1912) в учение о филэмбриогенезах или Н. И. Вавилов (1920) в законе гомологических рядах наследственной изменчивости. Решающий шаг в создании синтеза был сделан авторами математических моделей естественного отбора Р. Фишером (Fisher, 1930), Дж. Б. С. Холдейном (Haldane, 1932) и С. Райтом (Wright, 1931)? а также создателем популяционной генетики С. С. Четвериковым (1926).

## **1.2. Синтетическая теория эволюции**

Все эти исследователи объективно готовили синтез эволюционных идей в 1937–1950-х гг., в котором участвовали, прежде всего, генетики, систематики, морфологи и палеонтологи, . В этот период происходила дальнейшая дифференциация биологии, в ходе которой возникали такие новые дисциплины как феногенетика, биология развития, цитогенетика, этология, в результате к синтезу подключалось все большее числа отраслей наук и их представителей. В 1947 г., когда под эгидой Национального исследовательского совета США в штате Нью-Джерси состоялась конференция, в которой участвовали ученые из Англии и США, «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Мауг, 1980, р. 42). Выяснилось, что все они придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, а естественный отбор считали главным механизмом и единственной движущей силой эволюции. Публикация материалов этой конференции под редакцией Дж. Джемса,

Э. Майра и Г. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics..., 1949) совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства современного дарвинизма, получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ) или «современного синтеза». Казалось, что прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментатора ушли в прошлое. Уровень согласия оказался намного большим, чем в дарвиновские годы. Все были убеждены, что за 15–20 лет удался синтез основных эволюционно-биологических идей.

Подобное единодушие в англо-американском языковом пространстве было подготовлено книгами Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942) и Дж. Г. Симпсона «Пути и формы эволюционного процесса» (Simpson, 1944). Из-за политико-идеологических причин и Второй мировой войне не многие из ученых США и Англии знали, что параллельно с ними сложились самостоятельные центры по синтезу знаний в Германии и Советской России. Между тем в серии монографий И. И. Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции» (1946) был дан синтез морфологии и эмбриологии с генетической теорией естественного отбора, немецкие биологи выпустили под редакцией Г. Геберера книгу «Эволюция организмов» (Die Evolution..., 1943), в которой был синтез эволюционных знаний из самых различных отраслей биологии и селекции растений. Во всех этих работах к уже известным генетическим механизмам и доказательствам натуралистов была добавлена популяционная концепция, объясняющая биологическое разнообразие и происхождение высших таксонов в результате возникновения видов как репродуктивно изолированных групп.

Английский зоолог Джулиан Хаксли охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «новый синтез» или «современный эволюционный синтез» в своей книге «Эволюция. Современный синтез». Недавние исследования показали, что происхождение самого термина «синтетическая теория эволюции» требует существенного уточнения, так как аналогичный термин для характеристики современных воззрений на факторы и закономерности эволюции десятью годами раньше Дж. Хаксли предлагал Н. И. Бухарин. В 1932 г. Н. И. Бухарин, выступая с большим докладом на торжественном заседании, посвященном 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, называл дарвинизм «*синтетической теорией эволюции*» (курсив Бухарина), где закономерности изменчивости и наследственности соподчинены основной закономерности естественного отбора» (Бухарин, 1932, с. 47). Вместе с Бухариным доклад делал Н. И. Вавилов — один из авторов «Новой систематики», опубликованной в 1940 г., под редакцией Хаксли. Существенно также, что Хаксли в 1931 г. по приглашению Академии наук приезжал в СССР (Галл, Коначев, 1999). Эта поездка была организована и курировалась Бухариным, с которым Хаксли несколько раз тогда встречался. В связи с этим вполне вероятно, что Бухарин прямо или косвенно причастен к названию современного дарвинизма (Колчинский, 1999, с. 193). Трагическая судьба Бухарина отразилась и на его книгах: все они были уничтожены в библиотеках и лишь чудом сохранились у некоторых смельчаков. Поэтому его приоритет в термине «синтетическая теория эволюции» и возможное заимствование со стороны Хаксли, до того, как я указал в 1990 г., не был известен ни в СССР,

ни за рубежом. Сейчас его статья, наконец-то, издана за рубежом (Bucharin, 2001) и есть надежда, что это поможет восстановлению исторической справедливости. Бухарина по крайней мере будут считать соавтором этого термина.

В рамках СТЭ на различных объектах в полевых и лабораторных условиях были выявлены различные формы видообразования, в том числе и сальтационного, в основе которого лежат крупные хромосомные перестройки, отдаленная гибридизация и полиплоидия. Убедительные примеры реальности видообразования дали высшие позвоночные с кольцевым ареалом, когда все соседние популяции скрещиваются и дают потомство, а в зоне вторичного контакта они оказываются изолированными. Об относительности категорий вид и подвид говорили многочисленные примеры видов-двойников, внешне почти не различимые, но не способные скрещиваться друг с другом. Об интенсивности видообразования свидетельствует огромное биоразнообразие: только у насекомых число выделенных видов превышает за миллион. Теория естественного отбора оказалась совместимой с такими факторами видообразования, как дрейф генов, быстрые преобразования периферийных популяций, конкуренция видов, симбиогенез.

Экспериментальные исследования 1950–1970-х гг. отбора на ядоустойчивость различных видов, на резистентность микроорганизмов к антибиотикам и т.д. подтвердили, что скорость отбора в природных популяциях достаточно высока, чтобы обеспечить адаптивный ответ на изменения среды. Появление новых штаммов гриппа и других возбудителей инфекционных заболеваний стали примерами быстрой эволюции. Изучение биохимического полиморфизма природных популяций вскрыло громадный запас наследственной изменчивости, окончательно опровергнув возражения о недостаточности материала для действия отбора. У многих животных и растений были обнаружены гены, летальные или снижающие жизнеспособность в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном — повышающие устойчивость к неблагоприятным абиотическим условиям, инфекционным заболеваниям, экологическую пластичность.

Расшифровка в 1953 г. структуры Дж.Уотсон и Ф.Крик, а затем и генетического кода показала, что гены — это различные нуклеотидные последовательности ДНК, а мутации их изменения. Стала формироваться молекулярная теория микроэволюции, описывавшая динамику природных популяций на уровне аминокислотной последовательности белков и нуклеотидной последовательности кодирующих их генов. В 1960-х геносистематики пытались путем изучения последовательности нуклеотидов дать «окончательную истину молекулярной эволюции», количественно оценивая различие и сходство между всеми группами организмов от бактерий до человека. Методы молекулярной гибридизации позволили работать как с отдаленными, так с близкими в систематическом отношении таксонами от империи до штаммов бактерий, рас рыб, человека и т. д. (А. Н. Белозерский, Б. М. Медников.

Не смотря на эти достижения начиная с 1970-х гг. все чаще встречались утверждения о том, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписывались в рамки СТЭ. Особенно активными были палеонтологи С. Гоулд и Н. Элдредж, которые доказывали, что их концепция «прерывистого равновесия» существенно меняет взгляд на эволюцию и требуется новый синтез, который начался в первые годы XXI вв. С тех пор нападки на СТЭ стали достоянием прошлого, как и исчезло подчеркнуто экзальтированное,

восторженное отношение к ней. Забыты были и прежние, «новейшие» недарвиновские концепции эволюции. Их авторы, став полноправными членами научного сообщества, не вспоминают о кавалерийских атаках молодости на учителей. К тому же многие из них убедились, что развязанная ими полемика скорее способствовала оживлению креационистских умонастроений у публики и маргиналов биологического сообщества, чем прогрессу знаний в области эволюционной биологии. Сами дискуссии вокруг СТЭ, потеряв теоретико-биологическую актуальность, переместившись в область истории науки. И здесь еще далеко до полного согласия.

Прежде всего, остается неясным, почему, несмотря на различия научных традиций и социально-политических условий, в Германии, России, Англии и США шло одновременно формирование сходной системы эволюционных представлений, названной СТЭ? Можно сказать, что СТЭ развивалась одинаково и при фашизме, и при коммунизме, и при либерализме (Колчинский, 2007).

### 1.3. Создатели СТЭ

Чем дальше мы уходим от десятилетий создания СТЭ, тем больше разногласий среди историков науки о сущности этой концепции и как следствие этого — различные взгляды о вкладе ученых тех или иных стран в ее создание. Эти вопросы с большей или меньшей полнотой проанализированы в множестве статей и книг, среди которых наиболее значимыми, на наш взгляд, являются «Эволюционный синтез: Перспективы унификации биологии» (The evolutionary..., 1980), «Развитие эволюционной теории в СССР» (Развитие..., 1983), В. Смоковитис (Smocovitis, 1996), (Junker, 2004) и др. В них показано, что создание СТЭ было плодом коллективных усилий биологов разных специальностей, чьи взгляды на ряд принципиальных положений, так называемых постулатов СТЭ, весьма сильно отличались. Компромисса между сильно дивергировавшими исследовательскими практиками в середине 1930-х гг. требовался натуралистам и экспериментально работавшим генетикам. Он бы помог первым отложить в сторону ламаркистские и сальтационистские представления, а вторым — типологическое мышление. Для этого важно было признание многообразия форм эволюции, идущей при участии мутационного процесса и отбора, взаимодействию которых стали придавать ключевую роль в преобразовании органического мира. Не удивительно, что генетики первыми предприняли конкретные шаги в этом направлении и стали пропагандировать синтез эволюционных идей, выдвинутых в разных отраслях биологии.

Первым архитектором СТЭ по общему признанию был Ф. Г. Добржанский, который в 1937 г. опубликовал в издательстве Колумбийского университета книгу «Генетика и происхождение видов». Уже спустя два года она была издана Виттой Лерхе по-немецки в Берлине. В СССР, где Добржанский официально подвергался травле властей, подогреваемых лысенкоистами, был пик Большого сталинского террора, и, конечно, никто даже не осмелился закнуться о переводе книги «невозвращенца», который, по его собственному признанию преследовал цель возбудить этой книгой в англо-американском языковом пространстве междисциплинарные дискуссии по поводу собственных генетических исследований и перенести их результаты, добытые большей частью на микроэволюционном уровне, в другие отрасли биологии. В СССР эти дискуссии шли со времен статьи С. С. Четверикова (1926),

а в Германии с конференции в Тюбингене (1929), явно закончившейся в пользу противников дарвинизма.

В книге Добржанского наряду с общими эволюционно-биологическими размышлениями, решающую роль играли разработанные в популяционной генетике представления о генных и хромосомных мутациях и об изменениях их частот как основах межрасовых и межвидовых различий. Другие главы книги были посвящены значению отбора, изоляционных механизмов, гибридизации и полиплоидии для эволюционно-биологических процессов, а также проблеме вида. Английское и немецкое издания книги Добржанского сыграли решающую роль в экспорте идей и традиций российского эволюционизма, а, в конечном счете, в укоренении современного синтеза в немецком языковом пространстве. Начиная с конца 1960-х гг. о вкладе советских биологов в создание синтетической теории эволюции писали М. Адамс, Я.М. Галл, А.Б. Георгиевский, Ф. Добржанский, К.М. Завадский, Э.И. Колчинский, Р. Лётер, Г. Петерс и др. (Завадский и др..., 1983; Развитие..., 1983; Peters, 1985). Из французского языкового пространства следовало бы назвать изданные П. Тортом коллективные монографии, в которых предпринята попытка сделать дискуссии вокруг дарвинизма более интернациональными (Dictionnaire..., 1996).

Свидетельства современников тех событий в Германии показали, что многие интересующиеся наукой знали о немецком издании книги Добржанского, покупали ее, обсуждали и воспринимали ее идеи. Зоолог М. Гартманн в предисловии к немецкому изданию писал: «Добржанский в книге 1937 г. ...впервые дал такого рода современное обобщающее представление об эволюционном процессе с точки зрения генетика... Возможно данный немецкий перевод будет способствовать тому, чтобы самые широкие круги биологов узнали о значении генетики для понимания эволюционной проблемы» (Hartmann, 1939). Орнитолог Э. Штресеманн подчеркивал помимо этого, что изложения Добржанского подготавливают немедленный конец всем ламаркистским представлениям у «орнитологов-систематиков...и орнитология отныне стала поддерживать новые эволюционные исследования с наибольшей эффективностью» (Stresemann, 1951, S. 281). И, действительно, среди 6 общепризнанных создателей СТЭ оказалось два орнитолога: Б. Ренш и Э. Майр (Haffer, 1997, 1999).

Эхо оригинального и переводного изданий книги Добржанского было в Германии позитивным. Рецензенты независимо друг от друга признавали историческое значение этого сочинения. Генетик Г. Бауэр подчеркнул: «Книга, пленяющая языком и приведенными доказательствами, ...представляет очень удачную попытку объяснить эволюции с точки зрения бурно развивающейся генетики», т.е. генетики (Baue, 1938, S. 367–368). Два года спустя он добавляет к рецензии по случаю немецкого издания: «Книга выходит за рамки узкого круга специалистов и попала в руки каждого современно думающего биолога, она особенно обязательна для приверженцев ламаркистского способа мышления для проверки их специальных убеждений» (Baue, 1940, S. 208). Несмотря на все похвалы Бауэр, однако, считает недостатком, что тематические рамки книги большей частью движутся только на уровне микроэволюции, в то время как вопросы о причинах макроэволюции, к сожалению, не рассматриваются и обсуждаются случайно.

Тем самым в контексте с книгой В. Циммерманна «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938) немецким естествоиспытателям был представ-

лен фундамент, на котором можно было строиться. Это хорошо осознавал Г. Хеберер, который в 1939 г. отметил: «Книга Циммерманна показала нам убедительно, как далеко естественнонаучная филогенетика сегодня продвинулась. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberer, 1939, S. 43).

Мы специально столь подробно остановились на реакции немецкого биологического сообщества, так как здесь до выхода книги Добржанского явно доминировали неокатастрофистские и сальтационистские концепции. В СССР же, на «Второй родине дарвинизма», где во время дарвиновского юбилея в 1932 г. центральная газета ВКП (б) провозгласила: «Рабочий класс, вооруженный марксистско-ленинской теорией, берет все подлинно научное в дарвинизме для борьбы за построение социализма» (см. подробнее: Колчинский, 1999), насколько мне известно, не только не было рецензий, но никто тогда даже не упомянул книгу, столь поразившую научное сообщество Запада.

Если активный нацист, член СА, СС и НСРПГ Г. Хеберер мог открыто приветствовать книгу из США, то старорежимному профессору Шмальгаузену такой привилегии не представили. В вышедшей в 1939 г. его книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» нет даже ссылок на нее, хотя из контекста видно, что она автору не только известна, но и учтена. Открыто об этом Шмальгаузен смог заявить только в книге «Факторы эволюции», опубликованной, когда США еще считались нашим союзником.

В США инициативе Добржанского пять лет спустя последовали американско-немецкий систематик Эрнст Майр книгой «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), в Англии — зоолог Дж. Хаксли книгой «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), далее через два года американский палеонтолог Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1944) предложил сочинение «Темпы и формы эволюции», а в 1950 г. появилась книга Г. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (Stebbins, 1950). Этих авторов в последнее время и называли обычно главными «архитекторами» СТЭ. Их стремление связать междисциплинарно различные отрасли биологии, используя в основном новые результаты генетики и доказывая ведущую роль отбора в эволюции, становилось ясным в выборе названия книг Добржанского и Майра, прямо напомиавшем о книге Дарвина «Происхождение видов». Иногда к числу главных архитекторов СТЭ добавляют автора книги «Новые проблемы эволюционной теории» Б. Ренша (Rensch, 1947).

Между тем картина создания СТЭ была не столь проста, а международное восприятие ее идей шло столь неоднозначно и противоречиво, что приводило к ряду ошибочных интерпретаций, непониманию и односторонним суждениям. Прежде всего, явно недооцениваются события в Германии и СССР, способствовавшие этому синтезу, по сравнению с событиями в англо-американском языковом пространстве. И если в СССР уже в 1983 г. было дано детальное описание и исследование событий, предпосылок и данных, которые позволили основать и оформить «современный синтез» (Развитие..., 1983), то в Германии только в декабре 1996 г. было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?» Его результатом стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии» (Die Entstehung..., 1999). В 1997 г. в Геттингенском университете состоялся другой международный симпозиум «Эволюционная теория от Дарвина до наших дней», на котором было продолжено

обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (Evolution..., 2000). К ним вновь вернулись в 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и (или) идеология» (Darwinism..., 2001) и международных симпозиумах «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» в рамках конференций «Русско-немецкие связи в биологии и медицине» 1999–2002 гг. в Петербурге (Русско..., 2000–2003). Наконец, в 2004 г. вышла фундаментальная книга Т. Юнкера «Вторая дарвиновская революция. История синтетического дарвинизма в Германии: 1924–1950 гг.» (Junker, 2004).

Столь интенсивное обсуждение этой проблемы в последние пять лет объясняется рядом обстоятельств. Во-первых, после работ К. М. Завадского (1971) и коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1973) вклад советских биологов в СТЭ, казалось, не подвергался сомнению ни в СССР, ни в ГДР (Peters..., 1985). Однако длительное послевоенное изолирование биологов ФРГ от международного научного сообщества, привело к тому, что вплоть до конца 1960-х гг. лидирующие позиции в немецких научных сообществах зоологов, ботаников и палеонтологов сохраняли антидарвинисты А. Ремане, В. Троль и О. Шиндевольф (Reif, 2000). Противники дарвинизма, обвиняя сторонников СТЭ в немецком языковом пространстве в пособничестве национал-социализму, пытались представить учение об естественном отборе как его главную естественнонаучную основу<sup>2</sup>. Напрасно Г. Хеберер в предисловии ко второму изданию книги «Эволюция организмов», существенно дополненной и переработанной, подчеркивал, что, хотя первое издание книги готовилось в условиях изоляции биологов Германии от ученых Англии и США, ее цели и задачи лежали в русле создаваемого в те годы синтеза дарвинизма, генетики и экспериментальной филогенетики (Die Evolution..., 1959, vol. 1, S. III). Выпячивал он и коллективистскую сущность немецкого варианта синтеза и его более глобальный характер. Биологи стран антигитлеровской коалиции не спешили признавать вклад немецких биологов в создание СТЭ, так как помнили, что больше половины авторов нового издания книги (И. Вайгель, Г. Динглер, В. Гизелер, В. Гере, Х. фон Крог, К. Лоренц, В. Людвиг, К. Мэгдефрау, Л. Рюгер, Ф. Шваниц) состояли в нацистских организациях, а многие из них, включая самого Хеберера, были членами СС и активно участвовали в «научном» обосновании национал-социализма (Колчинский, 2007, с. 507–511). Большая же часть историков биологии в ФРГ, где доминировали не-дарвиновские концепции эволюции, не считали важной проблему участие немецких ученых в создании СТЭ, и соответственно другие вопросы были на переднем плане у немецко-язычных эволюционных биологов. Поскольку немецкоязычная советско-русская эволюционно-биологическая литература по этой теме оставалась практически неизвестной, проблема современного эволюционного синтеза стал обсуждаться исключительно в свете англо-саксонского языкового пространства.

Это тем более странно, что и в трудах самих архитекторов СТЭ, и в фундаментальных исторических работах не раз подчеркивалось, что «эволюционная теория

---

<sup>2</sup> При этом «забывали», что в Третьем Рейхе авторы антидарвиновской концепции (Г. Беккер, Л. Плате) сами претендовали на эту роль, а палеонтолог К. Бойрлен был активным нацистским деятелем, возглавлял в Третьем Рейхе секцию наук о Земле в Имперском научно-исследовательском совете, распределял деньги на научные проекты, отстаивая принципиальные отличия еврейско-христианской и немецкой наук (Колчинский, 2007, с. 489–490).

нашего времени — это коллективный продукт усилий разных специальностей и разных стран. Здесь мы имеем дело как бы с «коллективным разумом», с коллективным творчеством. Причем этот коллектив никогда не был как-то организационно оформлен, а представляет собой «невидимый» колледж, объединяющий несколько десятков крупнейших биологов разных стран, которые одновременно и в какой-то мере параллельно пришли к сходным взглядам на эволюционный процесс». /Развитие..., с. 3/ При этом признавалось, что подобный способ создания СТЭ выдвигает свои трудности при изучении ее истории.

Одним из первых к проблеме путей создания СТЭ обратился Ф. Г. Добржанский. В 1949 г. в предисловии к английскому изданию книги И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» Он писал: «Сейчас вклад в теорию эволюции идет из различных биологических дисциплин. Генетика, систематика, сравнительная морфология и эмбриология, палеонтология сделали важный вклад в теорию эволюции...Книга И. И. Шмальгаузена представляет синтетическую трактовку эволюции, опираясь на широкую основу сравнительной эмбриологии, сравнительной морфологии и механики развития. Она важное звено в современном взгляде на эволюцию» (Dobzhansky, 1949, p. XIV). Тем самым он не только включил И. И. Шмальгаузена в числе основных архитекторов эволюционного синтеза наряду с трудами Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Г. Симпсона, Дж. Хаксли и Б. Ренша, но и четко охарактеризовал его вклад в СТЭ, обратив особое внимание на отношения между эмбриологией и генетикой.

С такой оценкой И. И. Шмальгаузена был тогда согласен и Дж. Г. Симпсон, высоко оценивший макроэволюционную часть теории стабилизирующего отбора: «Обсуждение Шмальгаузенем проблем макроэволюции представляется глубоким и является большим вкладом в синтетическую теорию эволюции с совершенно свежей точки зрения» (Simpson, 1949, p. 323). Особенно он отмечал широту эволюционного синтеза Шмальгаузена. «Синтез Шмальгаузена уже широко включил генетику, систематику, биогеографию, палеонтологию, сравнительную морфологию и некоторые другие дисциплины» (ibid, p. 324). В том же году Симпсон, осмысливая процесс формирования СТЭ, считал, что в ее создании участвовали ученые шести стран: «Англии (Р. Фишер, Дж. Холдейн, Дж. Хаксли, К. Дарлингтон и К. Уоддингтон и Э. Форд), США (С. Райт, Г. Мёллер, Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Л. Дайс и Дж. Л. Стеббинс), Германии (Н. В. Тимофеев-Ресовский и Б. Ренш), Франции (Ж. Тесье), СССР (С. С. Четвериков и Н. П. Дубинина), Италии (А. Бузатти-Траверсо)» (Simpson, 1949b, p. 278). Каждый из этих авторов, подчеркивал Симпсон, будучи воспитан в разных исследовательских и национальных традициях, внес свой уникальный вклад в создаваемый синтез, и было бы странным ожидать идентичности их взглядов на все проблемы эволюции. Отсутствие фамилии Шмальгаузена объясняется, видимо, тем, что тогда Симпсону был ещё не известен английский перевод его книги «Факторы эволюции». Позднее в предисловии к переизданию главной книги своей жизни «Темпы и формы эволюции» Симпсон называет только четыре книги -Добржанского, Майра, свою и Стеббинса, как основополагающие для утверждения СТЭ (Simpson, 1984, p. XX–XXI). Характерно, что здесь нет фамилий англичанина Дж. Хаксли и немца Б. Ренша.

В 1970-х гг. Добржанский описывал образование СТЭ следующим образом: «С 30-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, в 1930 г.

Дж. Холдейном и Р. Фишером в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов... В эту группу входили такие зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли и Ж. Тессье; ботаники Дж. Стеббинс и В. Грант; палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И. И. Шмальгаузен; генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Е. Форд и некоторые биохимики. В результате возникла современная биологическая, или синтетическая теория эволюции» (Boesiger, Dobzhansky, 1968, p. 61).

Проблема формирования СТЭ стала предметом специального обсуждения на конференциях, организованных Э. Майром и В. Провайном в 23–25 мая и 11–12 октября 1974 г. под эгидой Американской академии искусств и наук. На конференциях выступали как участники этого синтеза (Э. Безигер, Г. Карсон, К. Дарлингтон, Ф. Добржанский, Е. Форд, И. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. Олсон и др.), так и их ученики (например, З. Левонтин, С. Гоулд), а также историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, Д. Тодес и др.). Часть приглашенных не смогли участвовать в заседаниях и прислали свои соображения и воспоминания в письменной форме (например, Б. Ренш и Дж. Симпсон). Итогом всей многогранной работы стала вышедшая в 1980 г. книга под редакцией Э. Майра и В. Провайна «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии», которая до 1982 г. вышла еще в двух изданиях, а в 1998 г. с новым предисловием редакторов (*The Evolutionary...*, 1980). Все участники этого труда согласились с майровской трактовкой СТЭ как междисциплинарного, точнее многодисциплинарного, и интернационального феномена. В разработке программы книги ярко проявилось стремление Майра показать, каким образом формировались интересы биологов его поколения, какие из них имели особое значение и почему они были приоритетными. Кроме того, он активно защищал важность сохранения натуралистической традиции в истории биологии, вопреки модному увлечению молекулярной биологией и абсолютизации значения ее результатов в решении вечных вопросов биологии об эволюции, биоразнообразии и наследственности.

Эта трактовка подготовки и реализации эволюционного синтеза, который Майр называл «второй дарвиновской революцией», нашла отражение в структуре книги. Наряду с главами, посвященными вызреванию и оформлению синтеза в отдельных отраслях знания (генетике, цитологии, эмбриологии, систематике, ботанике, морфологии и палеонтологии), в книгу были включены обширные разделы об особенностях синтеза в различных странах: СССР (*Ibid*, p. 229–278), Германии (*Ibid*, p. 279–308), Франции (*Ibid*, p. 308–328), Англии (*Ibid*, p. 329–353), США (*Ibid*, p. 354–386). Ни у одного из участников этого фундаментального труда не возникало сомнения в международной подготовке СТЭ. Причем во многих статьях и, прежде всего, в статьях и воспоминаниях главных архитекторов этого синтеза его международный характер не только описывался, но и постулировался. Сам Майр выступал в качестве редактора и одного из авторов книги. Он не только подготовил большую вводную статью, в которой излагал свои общие взгляды на содержание и пути синтеза (Maug, 1980a), но и написал введения к главам «Ботаника», «Палеонтология», «Морфология», «Германия», «Франция», а также был автором раздела «Роль систематики в эволюционном синтезе» (Maug, 1980b) и двух биографических очерков о К. Штерне ((Maug, 1980e) и Дж. Симпсоне (Maug, 1980f). Наконец, Майр выступил с воспоминаниями о том, как он стал эволюционистом ((Maug, 1980d). Все

это придало рассматриваемой книге, написанной столь пестрым составом участников из разных стран, разных отраслей знания и разных поколений, целостность, не исключаящую, однако, различий в акцентах и выводах.

В отличие от многочисленных трудов по истории СТЭ, в рамках которых формулировались некие ее постулаты, в этом труде, как и в последующих многочисленных выступлениях и публикациях Майра, указывалось на незавершенный характер этого синтеза. Действительно, само состояние эволюционной биологии было таково, что невозможно было все многообразие воззрений архитекторов СТЭ свести к набору нескольких постулатов. Как подчеркивал Майр: «Новый синтез несомненно воспринимался по-разному Реншем, Добржанским, Симпсоном, Фордом и мною. Различные люди, различные личностные интересы, различные симпатии и антипатии, различный материал, все это оказывало влияние на наше мышление и конечные выводы. Я уверен, что даже сейчас, спустя 35 лет, многие аспекты эволюционного синтеза выглядят по-иному для разных участников» (Maug, 1980d, p. 422). И, действительно выявилось многообразие содержаний, вкладываемых в термин «синтез», трактовка которого простиралась от «обозначения логических последствий до простого слова барьеров между дисциплинами» (Provine, 1980, p: 408). Вместе с тем все признавали, что в ходе его реализации были синтезированы данные различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований популяций.

В этой книге Майр, следуя почти буквально определению современного синтеза, предложенного Дж Хаксли (Huxley, 1963), утверждал, что его следует характеризовать двумя положениями: «1) градуальная эволюция может быть объяснена в терминах мелких генетических изменений, рекомбинаций и упорядочивания генетических вариаций путем естественного отбора; 2) наблюдаемые эволюционные процессы, особенно макроэволюция и видообразование, могут быть объяснены уже известными механизмами эволюции» (Maug, 1980a : 1). При этом было забыто, что таких, признаваемых даже в 1940-х гг. сторонниками СТЭ механизмов эволюции было несколько и далеко не все они сводились к мелким изменениям. В частности, в трудах самого Э. Майра, были проанализированы разные механизмы резких эволюционных изменений, например, полиплоидия, крупные хромосомные мутации, генетические революции и т. д. Вопреки пункту 1, Майр далее подчеркивал, что знание генетических факторов эволюции «было необходимой, но недостаточной предпосылкой для синтеза» (Maug, 1980a, p. 12). Для его реализации важно было понять увеличение числа видов, происхождение эволюционных новшеств, захват новых адаптивных зон, возникновение адаптаций и происхождение биоразнообразия. Кроме того, генетики должны были усвоить концепции, разработанные в недрах других дисциплин: популяционный стиль мышления, политипическую и биологическую концепции вида, роль поведения и смены функций в возникновении эволюционных новшеств. Таким образом, синтез был для него объединением разных исследовательских традиций, прежде всего экспериментаторов и натуралистов (Maug, 1980a, p: 40). Поэтому он исключал из синтеза математическую популяционную генетику, успешно развивавшуюся в первой трети XX в. Хронологически рамками создания СТЭ, приведшей, по его мнению, ко «второй дарвиновской революции» в биологии, Майр считал 1937–1950-е гг., когда были опубликованы

основополагающие труды отцов-архитекторов синтеза, включая его самого, а также Ф. Добржанского, Дж. Симпсона, Дж. Хаксли, Б. Ренша и Дж. Стеббинса.

Однако такой взгляд противоречил содержанию редактируемой Майром книги. Не случайно, уже через два года он существенно уточнил и расширил представления о СТЭ (Maug, 1982, p. 567–570). Теперь он подчеркивал, что существенный вклад в ее возникновение внесли не только авторы отдельных работ, выполненных до 1937 г., но и биологи различных отраслей биологии, разрабатывавших селективные модели эволюции, не выходя за их рамки. Среди них он называл С. С. Четверикова и Н. В. Тимофеева-Ресовского в СССР, Р. Фишера, Дж. Б. Холдейна, К. Дарлингтона и Е. Форда в Англии, Ф. Сэмнера, Л. Дайса, К. Стёртеванта. С. Райта в США, Э. Баура, К. Людвига, Э. Штреземанна и В. Циммерманна в Германии, Ж. Тесье и П. Л'Эретье во Франции, а также А. Бузатти-Траверсо в Италии. Кроме того, он отметил, что успеху синтеза способствовали участники коллективных монографий «Новая систематика» под редакцией Дж. Хаксли (The new..., 1942) и «Эволюция организмов» под редакцией Хеберера (Die Evolution..., 1943). Таким образом, по новой оценке Майра, примерно около тридцати ученых, по крайней мере, из шести стран, занимая каждый свою профессиональную нишу, способствовали созданию СТЭ. Названные же им шесть главных архитекторов СТЭ занимались не только синтезом генетики и теории естественного отбора в рамках своей отрасли знания, но и ликвидацией коммуникационных разрывов между разными эволюционными школами, связывая генетический подход Т. Моргана и Р. Фишера с популяционной методологией натуралистов. До конца своих дней Майр неоднократно возвращался к вопросу о путях формирования СТЭ (Maug, 1988, 1992, 1994 a,b,c), подчеркивая вновь и вновь огромную роль привнесения в СТЭ исследовательских традиций различных стран и различных биологических дисциплин, направлений и школ. К числу важнейших достижений СТЭ он теперь относил также опровержение концепций неоламаркизма, онтогенеза, сальтационизма и развитие холистского подхода к генотипу и генофонду (Maug, 1988, p: 526, 530).

До конца 1960-х гг. советские биологи и историки науки, как правило, не использовали термин «синтетическая теория эволюции», предпочитая говорить о «современном дарвинизме», «истинном дарвинизме», «подлинном дарвинизме», «неодарвинизме», «современной теорией эволюции» и т.д. для характеристики своих эволюционных взглядов (Шмальгаузен, 1966, 1969; Дубинин, 1966; Современные..., 1967; Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский..., 1969), подчеркивая при этом их единство со взглядами создателей и сторонников СТЭ. Так, например, в книге «Проблемы дарвинизма» И. И. Шмальгаузен (1969) особо выделял вклад Э Майра, Г. Л. Стеббинса, Б. Ренша, Э. Штреземанна, Дж. Хаксли в синтез теории естественного отбора с биогеографией и систематикой (С.9), — Л. Дайса. Г. Турессона и В. Н. Сукачева с экологией (С. 10) и Э. Баура, Г. Дж. Мёллера, Ф. Г. Добржанского, Н. В. Тимофеева-Ресовского. Э. Форда и Г. Мюнцинга (С. 10). Помимо этого в тщательно отселектированный список рекомендуемой литературы для изучения современного дарвинизма Шмальгаузен включил также труды в основном и других создателей и сторонников СТЭ: Н. И. Вавилова. Г. Ф. Гаузе. К. Дарлингтона. Н. П. Дубинина, А. Кэйна. И. Лернера, Д. Лэка. А. А. Парамонова, Б. Ренша, А. Н. Северцова, Дж. Г. Симпсона. Е. Н. Синскую, Г. Стеббинса, А. Л. Тахтаджяна, К. Уоддингтона, Р. Фишера, Г. Хеберера, С. С. Четверикова, П. Шепарда, В. Циммерманна

и др. (Там же, с. 466–467). Шмальгаузен подчеркивал, «...что только в дарвинизме эволюционная теория осуществила синтез всех биологических знаний (разрядка автора). Все другие теории характеризуются ограниченным, односторонним охватом материала, и все они поэтому свободно укладываются в рамки тех или других научных дисциплин (генетики, физиологии развития. Именно в форме дарвинизма эволюционное учение порывает с этими рамками и выходит на самостоятельный путь развития *синтетической* (курсив мой Э. К.) дисциплины, наиболее широко охватывавшей данные биологических наук» (Там же, с. 11).

Одним из первых российских биологов, кто стал использовать термин СТЭ как синоним «современному дарвинизму» или «неодарвинизму» был эволюционной эколог С. С. Шварц (1969, с. 9). В 1971 г. в ключевом докладе на Всесоюзной конференции «Философские проблемы эволюционной теории» К. М. Завадским предложил существенно расширить число путей создания СТЭ, а также стран и ученых, участвующих в этом процессе. По его мнению, СТЭ создавалось «не 15 с небольшим и не 20 учеными..., а по крайней мере в четверо большим числом ученых», а «среди ведущих соавторов СТЭ следует назвать не двух (как это сделал Добржанский и Безигер), а более десяти советских биологов разных специальностей» (Завадский, 1971, с. 8, 10). К их числу он причислял генетиков Р. Л. Берг, Н. И. Вавилова, С. М. Гершензона, Н. П. Дубинина, Г. Д. Карпеченко, М. М. Камшилова, Г. А. Левитского, Ю. М. Оленова, Н. В. Тимофеева-Ресовского, С. С. Четверикова, экологов Г. Ф. Гаузе, А. А. Сапегина, С. А. Северцова, В. Н. Сукачева, микросистематиков М. А. Розанову, Е. Н. Синскую, морфологов, эмбриологов, палеонтологов В. Н. Беклемишева, А. А. Парамонова, А. Л. Тахтаджяна, И. И. Шмальгаузена, Г. А. Шмидта.

Это предложение было положено в концепцию коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы)», в которой наряду с историками науки участвовали биологи, способствовавшие созданию или развитию «современного синтеза» (Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадский, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, Ю. И. Полянский). В целом соглашаясь с выводами западных коллег, они внесли еще ряд уточнений (Завадский и др. 1983, с. 33). Во-первых, неверно, что в СССР существовал единственный путь к синтезу генетики с дарвинизмом, лежащий через работу Четверикова о математической генетике популяций и ее проверку. Таких путей в 1920–1930-е гг. было значительно больше. Во-вторых, к списку отраслей биологии, использованных в создании СТЭ, следует отнести биогеографию, феногенетику, микросистематику, экологию с биоценологией. В-третьих, должен быть существенно расширен список создателей этого синтеза, в котором не оказалось некоторых ученых из Германии и СССР. А между тем, как справедливо писал М. Адамс (Adams, 1980, p. 222): «В период 1928–1940 гг. эволюционный синтез осуществлялся в Советском Союзе более интенсивно и более всеохватывающе, чем в какой-либо другой стране». В СССР идея синтеза знаний о факторах и закономерностях эволюции буквально витала в воздухе. В-четвертых, кроме уже названных стран, в новом синтезе участвовали также биологи Австрии (К. Лоренц), Японии (К. Сакаи) и Швеции (Г. Турессон) и др.

В 1986 г. Дж. Битти (Beatty, 1986) вновь подчеркнул, что нельзя сводить формирование СТЭ к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На самом деле в синтез было вовлечено

большее количество теорий. Это обстоятельство он и попытался продемонстрировать на примере анализа различных компонентов теории Добжранского.

К этому времени положение СТЭ в биологическом сообществе существенно изменилось, так как нападки на СТЭ создателей концепции прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Эдриджа получали все более широкую поддержку (Колчинский, 2002, р. 448–455). Обвиняя СТЭ в панселекционизме, адапционизме и градуализме, Гоулд полагал, что она оказалась неспособной к дальнейшему развитию, а ее сторонники сконцентрировали усилия лишь на поиске или даже на придумывании новых форм естественного отбора (Gould, 1983). Его соавтор по программной статье 1977 г. Н. Эдридж, занимал, правда, более компромиссную позицию, предпочитая говорить не о бесплодности СТЭ, а о «незавершенности синтеза». По его мнению, главная инновация СТЭ заключалась в том, что «Добжранский (Dobzhansky, 1937) и Майр (Mayr, 1942) добавили концепцию прерывистости к концепции происхождения адаптивного и фенотипического разнообразия», заменили морфологическую концепцию вида биологической и вскрыли иерархический характер эволюции надвидового уровня (Eldredge, 1989, р. 207). Аллопатрическая концепция вида, предполагала первоначальную адаптивную дивергенцию с образованием новых экологических ниш, с последующим генетическим закреплением механизмов репродуктивной изоляции. Между тем, как полагал Эдридж, виды представляют собой изолированный генетический пул уже на начальных стадиях видообразования.

Особенно резко отрицательно оценивали СТЭ юные участники дискуссий, некоторые из них уверяли, что СТЭ, элиминировав все недарвиновские концепции эволюции, сыграла негативную роль в развитии эволюционной биологии (Antonovich, 1987). Особенно критически в отношении СТЭ были настроены эмбриологи, указывавшие на то, что в ней не учтены пути реализации генетической программы в онтогенезе, в результате чего сохранялся разрыв между эволюцией на генетическом и фенотипическом уровнях. Были предприняты попытки, вновь свести суть синтеза к математическим моделям Фишера-Райта (Beyond ..., 1984; Evolutionary..., 1988).

Неожиданно к критикам СТЭ присоединился крупный американский историк науки В. Провайн, который в 1980 г. был главным партнером Майра по подготовке монографии об истории формирования СТЭ. Теперь он утверждал, что подлинный синтез произошел в 1920-х гг., когда в трудах Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта и С. С. Четверикова были объединены представления о менделевской наследственности и факторах, способных менять частоту генов в популяции, а также были предложены математические модели для описания этих процессов (Provine, 1988, 1992). После этого, по мнению Провайна, ничего нового не происходило, не было никакого эволюционного синтеза, а, напротив, шло лишь сужение спектра существовавших ранее концепций. Из биологии были элиминированы, в первую очередь, все телеологические концепции эволюции. Тем самым, важность и последовательность шагов эволюционного синтеза у Провайна коренным образом расходились с позицией Майра. Кроме того, он полагал, что каждая из основополагающих книг для СТЭ представляла собой лишь приспособление синтеза генетики и отбора, осуществленного в математической форме, к нуждам различных отраслей биологии, прежде всего, генетики, систематики, палеонтологии.

Подобные оценки побудили Майра в специальной статье «Что такое эволюционный синтез» (Mayr, 1993, р. 4–6) ещё раз подчеркнуть, что эволюцию нельзя

свести к изменению частот генов в популяции, как это было сделано в математических моделях отбора в 1920-х гг. и в первых работах по популяционной генетике. Необходимо учитывать формирование адаптаций, а также происхождение видов и высших таксонов. Синтез отнюдь не был количественным моделированием природных процессов, так как в нем не было места виду, видообразованию и макроэволюции. Главная заслуга СТЭ заключается в решении проблемы адаптации и биоразнообразия. Для этого биологами были усвоены три концепции: ненаследование приобретаемых признаков, а также результатов упражнения и неупражнения органов; дискретный характер генетической изменчивости; доминирующая роль малых мутаций в эволюции. Майр вновь отметил, что синтез был объединением: а) концепций трех важнейших биологических дисциплин (генетики, систематики и палеонтологии); б) традиций ученых Англии и США, которые занимались в основном математикой и проблемами адаптаций, с традициями их коллег из стран континентальной Европы, где главное внимание уделяли популяциям, видам и надвидовым таксонам; в) экспериментально-редукционистской методологии с практикой описательных дисциплин и холистским подходом. В связи с этим он сузил временные рамки решающей стадии в создании СТЭ публикацией книг в 1937–1947 гг. Остальные книги, включая монографии Д. Лэка «Дарвиновские выюрки» (1947) и Дж. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (1950), демонстрировавших важность таксономии для понимания эволюции, Майр относил к постсинтетическому периоду (Maug, 1993, p. : 9).

В целом, его подход к истории формирования СТЭ получил признание в Германии и России. Историки этих стран были согласны с тем, что СТЭ нельзя свести лишь к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На примере трудов Г. Ф. Гаузе, Г. Хеберера, С. А. Северцова, А. Л. Тахтаджяна В. Циммермана, И. И. Шмальгаузена и др. было продемонстрировано, что в синтез было вовлечено большее количество теорий из разных отраслей эволюционной биологии, истолкованных с позиций естественного отбора (см., Die Entstehung..., 1999, S. : 9–18; Русско-немецкие..., 1999–2002; Junker, 2004). Разногласия с Майром, как правило, касались второстепенных расхождений о вкладе того или иного автора в современный синтез и о количестве стран, принявших участие в нем (Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Колчинский, 2002).

Вместе с тем, с начала 1990 г. предпринимаются все новые и новые попытки свести содержание СТЭ к объединению популяционной генетики с идеей естественного отбора в книге Добржанского (Dobzhansky, 1937) и ограничить его англоамериканским языковым пространством. Об этом писал в середине 1990-х гг. М. Адамс (Adams, 1994), который ранее много сделал для пропаганды вклада советских генетиков С. С. Четверикова, А. С. Серебровского, Н. П. Дубинина, И. И. Шмальгаузена и др. в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англо-американского языкового пространства характерно для публикаций В. Смоковича (Smocovitis, 1996). Особенно часто забывается вклад ученых Германии и СССР. Более того, в недавней публикации Ф. Айялы (Ayala, 2004), посвященной 100-летию со дня рождения Э. Майра, косвенно делается попытка свести синтез лишь к работам, опубликованным в США. В кратком предисловии редактора юбилейного выпуска журнала «Ludus Vitalis» уже только книги Ф. Г. Добржанского,

Э. Майра, Дж. Симпсона, Дж. Стеббинса названы символом современного эволюционного синтеза (Ayala, 2004, p. 3). Остается только сожалеть об отходе американских биологов и историков науки от традиционных оценок СТЭ как международного феномена.

#### **1.4. Синтез эволюционных знаний в неदारвиновских концепциях эволюции**

Выше уже отмечалось, что в СТЭ фактически концепция естественного отбора стала единым теоретический стержень для объяснения всего многообразия эволюционных событий, прежде всего для решения проблемы механизмов микро-макроэволюции. Однако в конце 1930-х — в начале 1950-х гг. не только СТЭ формировалась благодаря широкому синтезу биологических знаний о процессе эволюции. Как было впервые отмечено нами с Я. М. Галлом, некоторые другие эволюционные концепции XX-го века создавались и развивались путем синтеза эволюционных идей предшественников и данных различных биологических наук (например, номогенез Л. С. Берга, «биогенетика» Д. Н. Соболева, неокатастрофизм О. Шиндевольфа, тейярдизм и др.) (Галла, Колчинский. 1984).. Ясно, что синтетический характер той или иной концепции сам по себе не может служить критерием ее правильности, всесторонности и глубины.

В первые десятилетия XX в. в генетике, экологии и микросистематике был установлен ряд фундаментальных фактов: открытие мутационного процесса, экспериментальное получение гибридов, обнаружение генетического и фенотипического полиморфизма вида, различных форм изоляции. Во многих исследованиях были изучены первые шаги видообразования. В области феногенетики, экспериментальной эмбриологии и морфологии проводились исследования онтогенетических основ эволюции. Особенно важными были результаты многочисленных опытов по изучению эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора. Тем самым была создана фактическая основа для будущего широкого синтеза знаний о причинах, эволюции.

В эти же годы были разработаны теории, имеющие общеприкладное значение. Среди них следует назвать хромосомную теорию наследственности, учение о генетической и экологической структуре популяций, генетическую теорию естественного отбора, концепцию организма как целого в индивидуальном и историческом развитии и др. К началу 20-х годов сложилось много эволюционных концепций (дарвинизм, неodarвинизм, ор-тогенез, различные формы ламаркизма, мутационизм, гибридо-генез, преадаптациялизм, неокатастрофизм и др.), которые нельзя было игнорировать при разработке синтетической концепции эволюции.

Сложившиеся объективные предпосылки к созданию синтетической теории эволюции были эффективно использованы в современном дарвинизме. Практически все факты, добытые в науках, занимающихся органической эволюцией, были включены в канву создаваемого синтеза. Но синтез осуществлялся прежде всего в области знаний о факторах и причинах эволюции, ибо это наиболее полно соответствовало задаче, стоящей перед эволюционной теорией — изучить каузальные основы эволюционного процесса. Успехи современного дарвинизма обуславливались

и тем, что на основе идеи об естественном отборе как главной причине происхождения адаптации, видообразования и эволюционного прогресса было использовано много рационального из недарвиновских концепций эволюции. Если практически во всех этих концепциях существовала пропасть в объяснении процессов микро- и макроэволюции, то для дарвинизма характерно всестороннее обоснование положения об единстве механизмов микро- и макроэволюции. В результате было дано решение проблемы причинно-следственных связей в эволюции, доказано, что основные закономерности надвидовой эволюции (необратимость эволюции, неравномерность ее темпов, направленность эволюции и т.д.) являются следствиями факторов и причин эволюции, действующих на популяционно-видовом уровне. Если с рассматриваемых позиций подойти к анализу современных антидарвиновских концепций, претендующих на всеобъемлющий синтез биологических знаний, то становится очевидным, что их построение не может быть признано подлинно синтетическим. Фундаментальным недостатком этих недарвиновских концепций эволюции является игнорирование многих экспериментально проверенных фактов, что приводит к выпячиванию эволюционной роли одного-двух факторов. В итоге были созданы искажающие действительность представления о причинах эволюции, сводящие их к мутациям, макромутациям, онто-мутациям или преадаптациям, к гибридизации или дупликации, к онтогенетическим изменениям приспособительного характера, к миграциям или физиологической изоляции. Более того, в некоторые эволюционные концепции, наряду с данными о реально существующих факторах эволюции, включались представления о мнимых факторах (например, наследование приобретаемых признаков).

Недарвиновским концепциям присущи и теоретические изъяны. Ни одна из них не использовала достижений популяционной генетики, микросистематики, биогеоценологии. Предвзятое отношение к теории естественного отбора не позволило антидарвинизму создать единого теоретического стержня для широких эволюционных обобщений. Именно этим можно объяснить тот факт, что недарвиновские концепции эволюции не создали чего-либо существенного в области познания каузальных основ эволюции. В изучении филогенетических закономерностей эволюции, используя преимущественно данные описательных наук (филогенетическая систематика, палеонтология, эволюционная морфология, эмбриология, биогеография и т.д.), были достигнуты определенные результаты. Достаточно назвать учение о параллелизмах, конвергенции, неравномерности темпов эволюции, критериев эволюционного прогресса. Однако фрагментарное использование экспериментального знания о причинах эволюции привело к тому, что установленные филогенетические закономерности, являющиеся результатами эволюции, нередко постулировались в качестве ее факторов и причин. Тем самым следствия эволюции выдавались за ее причины. В теоретическом отношении все недарвиновские концепции эволюции оказались односторонними и эклектичными. Методология недарвиновских концепций эволюции основывалась на метафизических представлениях, отрицающих противоречивый характер развития, признающих в качестве движущих сил эволюции подвижное равновесие, прямое формирующее действие среды или же на допущении сил нематериальной природы (автономический ортогенез, изначальный психизм и др.).

Вместе с тем структура современной теории дарвинизма такова, что в ней основной упор сделан на разработку учения об общих факторах и причинах эволюции, действующих у всех таксонов и на всех этапах развития органического мира. Как правило, при построении такой теории отвлекались от всего своеобразного в организации исследуемых популяций и в действии факторов и причин эволюции. Обусловлено это тем, что существовала объективная необходимость создания общей теории эволюции. Данная задача оказалась в основном выполненной. Однако это лишь завершение определенного этапа в развитии эволюционной теории. Эволюционная теория ближайшего будущего будет строиться не на экстраполяциях знаний, полученных на отдельных методически удобных объектах, на все живое, а путем обобщения данных об особенностях действия отдельных факторов эволюции и их взаимодействий.

### **1.5. Становление современной эволюционной парадигмы**

Важным/ шагом в понимании эволюции на молекулярном уровне стала концепция нейтральной эволюции, предложенная в 1960-х гг. М. Кимурой. Он показал, что большинство однонуклеотидных замен в ДНК и соответствующие им изменения первичной структуры белков не имеют адаптивного значения и являются результатом случайного закрепления «нейтральных» мутаций. В филогенетических исследованиях стали активно использовать представления о молекулярных часах, ход которых основан на мутациях, накапливавшихся с постоянной скоростью. Подчитывая частоты таких нейтральных мутаций, по которым различаются ныне существующие виды, можно было вычислять время их эволюционной дивергенции. Результаты, в целом, соответствовали общепринятой систематике и отражали эволюционную историю видов. Но возникали противоречия между представлениями об адаптивной эволюции организма и нейтральными изменениями структуры консервативных генов, например, кодирующих рибосомные РНК и белки, цитохром, белки теплового шока, гемоглобин.

Этот противоречия были преодолены гипотезой С. Оно (1972) о механизме становления новых генов. Оказалось, что возникновение эволюционных новшеств идет путем первоначальной дубликации отдельных генов, их крупных комплексов, хромосом и даже целых геномов с последующей дивергенцией дублированных копий за счет мутаций, происходящих в одной копии, при наличии другой нормально функционирующей копии, которую сохраняет отбор. Дублированные же гены служили источником для сборки новых генов путем рекомбинирования их участков. Вскоре были обнаружены многочисленные примеры различных способов дубликации генов в эволюции различных таксонов (неравный кроссинговер, перенос копий какого-либо гена в новую часть генома при помощи мигрирующих генетических элементов или путем обратной транскрипции — репликации ДНК по матрице информационной РНК с последующим включением в геном полученных копий и т.д.). Были обнаружены т.н. псевдогены, представляющие собой результат дубликации с последующей инактивацией их мутациями. Псевдогены, по-видимому, служили источником «запасных частей» для сборки новых генов.

Были открыты формы обмена генетической информацией в мире прокариот (трансдукция, трансформация и т.д.). Установление в начале 1980-х гг. Дж. Марти-