

## *Исторические обзоры*

### *Historical Reviews*

DOI: 10.31857/S0205960625030065

EDN: UYRQHR

## **ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ В СССР БИОСФЕРНОГО ПОДХОДА В ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ**

*КОЗЛОВА Марианна Сергеевна* – *Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН; Россия, 125315, Москва, ул. Балтийская, д. 14; эл. почта: mariannakozlova@yandex.ru*

© М. С. Козлова

Данная статья посвящена истории эволюционизма в СССР. Выделены два основных подхода к изучению эволюции: филогенетический и биосферный. Филогенетический подход был характерен для учения Ч. Дарвина и синтетической теории эволюции (СТЭ). Его приверженцы описывали развитие отдельных филогенетических линий, не объясняя особенностей макроэволюции в биоценозах. Сторонники биосферного подхода рассматривают эволюционный процесс как смену экосистем в геологическом времени. Подход к эволюции биоты как единой макросистемы имел место у Л. С. Берга и Д. Н. Соболева; позднее биосферный подход, уже в современном понимании, начал развиваться благодаря В. И. Вернадскому и некоторым отечественным экологам. Таким образом, в СССР наряду с развитием СТЭ происходило становление биосферного подхода в эволюционной теории.

*Ключевые слова:* филогенетический подход, дарвинизм, синтетическая теория эволюции, номогенез, биосферный подход, эволюционная экология, глобальная экология, экосистемная теория эволюции, концепция организации и эволюции биосферы.

Статья поступила в редакцию 26 апреля 2024 г.

Принято к печати 24 декабря 2024 г.

## **THE HISTORY OF FORMATION OF BIOSPHERE APPROACH IN EVOLUTIONISM IN THE USSR**

*KOZLOVA Marianna Sergeyevna* – *S. I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences; Ul. Baltiyskaya, 14, Moscow, 125315, Russia; E-mail: mariannakozlova@yandex.ru*

© M. S. Kozlova

*Abstract:* The article is devoted to the history of evolutionism in the USSR. The main approaches to evolution research are phylogenetic and biosphere approaches. Phylogenetic approach was typical for Darwinism and Modern Synthesis. Adherents to this approach described the development of phyletic lines without explaining the aspects of macroevolution in biotic communities. Adherents to biosphere approach have come to understand the evolution of the living world as a succession of ecosystems in geological time. The approach to the evolution of biota as a single system can be seen in the works of L. S. Berg and D. N. Sobolev; subsequently the biosphere approach in the modern sense began to develop thanks to V. I. Vernadsky and a number of Russian ecologists. Thus, the biosphere approach in evolutionism developed in the USSR along with the Modern Synthesis.

*Keywords:* phylogenetic approach, Darwinism, Modern Synthesis, nomogenesis, biosphere approach, evolutionary ecology, global ecology, ecosystem theory of evolution, concept of organization and evolution of biosphere.

*For citation:* Kozlova, M. S. (2025) Istoriia stanovleniia v SSSR biosfernogo podkhoda v teorii evoliutsii [The History of Formation of Biosphere Approach in Evolutionism in the USSR], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, vol. 46, no. 3, pp. 524–539, DOI: 10.31857/S0205960625030065, EDN: UYRQHR.

В истории эволюционизма выделяются два основных подхода к изучению эволюции: филогенетический и биосферный. Теория Ч. Дарвина и созданная в 1930–1940-х гг. синтетическая теория эволюции описывали развитие отдельных филетических линий (лошадей, слонов, человека), не объясняя особенностей макроэволюционного процесса в биоценозах. Филогенетический подход не подразумевает исследования специфических закономерностей эволюции всех уровней организации жизни – от молекулярного до биосферного. Однако уже давно известно, что организмы в растительных и животных сообществах связаны между собой и преобразуются в составе биогеоценозов, путем смены которых эволюционирует биосфера<sup>1</sup>. Бывало, что, сосредотачиваясь на представлениях о факторах эволюции, историки науки выпускали из виду уровни организации живого, охваченные в теоретических обобщениях ученых. Между тем, как указывал Э. Н. Мирзоян, придававший большое значение изучению эволюции высших уровней (биоценотического, биосферного), при анализе и систематизации эволюционных концепций в первую очередь надо обращать внимание на то, каким подходом руководствуется исследователь – филогенетическим или биосферным. В так называемую биосферную линию эволюционной мысли он включил концепции Ж. Б. Ламарка, К. М. Бэра, Л. С. Берга, В. И. Вернадского и В. Н. Беклемишева, которые подходили к развитию жизни как единого целого<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974; Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.

<sup>2</sup> Мирзоян Э. Н. Теоретическая биология Ж. Б. Ламарка // Известия РАН. Серия биологическая. 1995. № 5. С. 624–636.

Биосферный подход в современном понимании вошел в естествознание благодаря В. И. Вернадскому, опубликовавшему в 1926 г. монографию «Биосфера»<sup>3</sup>. Процесс создания им учения о биосфере и ноосфере (переработанной человеком биосфере) был прослежен И. И. Мочаловым и Ф. Т. Яншиной<sup>4</sup>. Несмотря на то что основным звеном в круговороте жизни у Вернадского были атомы, химические элементы, идея биосферы – как единой системы *биогеосферы* (планетарного биогеоценоза) – способствовала развитию эволюционной и глобальной экологии. В наши дни под биосферным подходом к эволюционному процессу исследователи понимают изучение специфических закономерностей преобразования биогеоценозов в геологическом времени, когда эволюция организмов рассматривается в контексте истории биосферы. Ряд эволюционно-экологических концепций позволяет выделить еще одно течение эволюционной мысли<sup>5</sup>.

У некоторых экологов сложились собственные взгляды на эволюцию – в частности у В. Н. Сукачева, создававшего свою биогеоценологию на базе фитоценологических исследований. О Сукачеве писали разные авторы. Его научная биография была опубликована С. В. Зонном<sup>6</sup>. Я. М. Галл уделяет особое внимание активной борьбе Сукачева с Лысенко в 1950-е гг., когда он «как главный редактор “Ботанического журнала” и “Бюллетеня МОИП” много сделал для защиты, пропаганды и развития теории Дарвина в нашей стране»<sup>7</sup>. Между тем в дарвинизме на первом плане стояли внутривидовые отношения и борьба за существование между родственными организмами, а с развитием биогеоценологии вперед выступили взаимоотношения видов в сообществе.

Согласно Мирзояну, в результате многолетних исследований Сукачев пришел к выводу, что в растительных сообществах механизм эволюции, включающий борьбу за существование и естественный отбор, действует не так, как думал Дарвин<sup>8</sup>. Возникновение новых видов Сукачев увязал с эволюцией растительных ассоциаций, и понятие борьбы за существование получило у него новую трактовку. Им была сформулирована специфическая закономерность эволюции биогеоценозов:

Этот исторический процесс привел к тому, что в строение сообщества вложен принцип стремления ослабить борьбу за существование и дать возможность бок о бок существовать большему числу индивидуумов<sup>9</sup>.

<sup>3</sup> Вернадский В. И. Биосфера. Л.: НХТИ, 1926.

<sup>4</sup> Мочалов И. И. Владимир Иванович Вернадский, 1863–1945. М.: Наука, 1982; Яншина Ф. Т. Эволюция взглядов В. И. Вернадского на биосферу и развитие учения о ноосфере. М.: Наука, 1996.

<sup>5</sup> Мирзоян Э. Н. Становление экологических концепций в СССР: семь выдающихся теорий (Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский, С. А. Северцов, В. Н. Беклемишев, Л. Г. Раменский, Р. Ф. Геккер, Л. С. Берг). М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2013.

<sup>6</sup> Зонн С. В. Владимир Николаевич Сукачев: 1880–1967. М.: Наука, 1987.

<sup>7</sup> Галл Я. М. Ботаник В. Н. Сукачев и развитие идей Ч. Дарвина в России // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 119.

<sup>8</sup> Мирзоян Э. Н. Становление экологических концепций в СССР: биогеоценология В. Н. Сукачева. М.: ЛЕНАНД, 2016.

<sup>9</sup> Сукачев В. Н. О растительных сообществах (введение в фитосоциологию). 2-е изд. Пг.: Книга, 1922. С. 53–54.

Новое содержание Сукачев вложил в понятие отбора, сформулировав закон *биоценологического подбора*. Ученый открыл, что при наличии в природе борьбы за существование стремление каждой особи к максимальному развитию и широкому распространению своего потомства «приводит к такому подбору в фитоценозе растений и к такой организации внутри их, что они менее подавляют друг друга»<sup>10</sup>. Эту форму борьбы за существование и биоценологический подбор Сукачев считал важнейшими эволюционными факторами, проводя четкое разграничение между эволюцией и экологической сукцессией.

Через концепцию эволюции биогеоценозов, с учетом роли геохимического и биогеохимического факторов, Сукачеву удалось соединить теорию биологической эволюции с учением о биосфере. Им был сделан важный вывод: «Судьба таксонов, направление филогенеза, эволюция организмов определяются эволюцией экосистем, биогеоценозов»<sup>11</sup>. Биогеоценологический подход можно рассматривать как вариант биосферного подхода Вернадского, который, по словам Мирзояна,

сумел придать общий импульс экологии, где наряду с аутэкологией, фитоценологией, биоценологией в первой половине XX в. формируются биогеоценология и концепция Геомериды – живого покрова Земли<sup>12</sup>.

Биосферные исследования сразу заинтересовали экологов. В. В. Станчинский, осознав, что биосферный подход открывает новые перспективы в изучении эволюции, ввел идею биосферы в экологию<sup>13</sup>. В. Н. Беклемишев выдвинул концепцию Геомериды (биоценоза планеты), подразумевавшую эволюцию не отдельных организмов, а всей биоты в целом<sup>14</sup>. Их работы выходили за рамки СТЭ как методологии эволюционных исследований.

Концепции экологов обогащали биогеохимическую трактовку организации биосферы, данную Вернадским. Руководствуясь биогеохимическим принципом, Вернадский связывал основное направление эволюции, приводящей к появлению устойчивых форм жизни, с усилением биогенной миграции атомов в биосфере<sup>15</sup>. Эволюционные судьбы биологических видов он не рассматривал.

Биотический круговорот (круговорот органического вещества), осуществляющийся при участии особей и видов организмов, включил в свою

---

<sup>10</sup> Сукачев В. Н. Основные руководящие идеи в изучении типов леса // Труды и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности. Л.: Издание Ленинградского научно-исследовательского института, 1931. Вып. 18. С. 60.

<sup>11</sup> Мирзоян. Становление экологических концепций в СССР: биогеоценология В. Н. Сукачева... С. 158.

<sup>12</sup> Мирзоян. Становление экологических концепций в СССР: семь выдающихся теорий... С. 9.

<sup>13</sup> Станчинский В. В. Экологическая эволюция и формирование фаун // Труды Смоленского общества естествоиспытателей и врачей. 1927. Т. 2. С. 189–204.

<sup>14</sup> Беклемишев В. Н. Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Труды Биологического НИИ и Биологической станции при Пермском государственном университете. 1928. Т. 1. Вып. 2–3. С. 127–149.

<sup>15</sup> Вернадский В. И. Труды по биогеохимии и геохимии почв. М.: Наука, 1992.

концепцию организации и эволюции биосферы М. М. Камшилов<sup>16</sup>, который сохранил при этом геохимический и биогеохимический аспекты, присутствовавшие у Вернадского. Эволюция в его понимании представляет собой системный процесс, охватывающий преобразования всех уровней организации живого в системе биосферы, где каждый уровень имеет свою специфику. Поскольку жизнь организована на основе экологических закономерностей, отвлечение от экологических связей ведет к филогенетическому воззрению, к построению родословных древ, к изучению филогенезов отдельных групп организмов, подчеркивал Камшилов. Глубокую трансформацию претерпел у него принцип естественного отбора — отбор выступает преимущественно в роли регулятора межвидовых и внутривидовых отношений, превратившись из фактора, регулирующего появление новых признаков, в фактор эволюции биогеоценозов.

Биосферный подход изменил само видение эволюции — развитие жизни стало выглядеть как процесс дифференциации живой материи. В дарвинизме разновидность становилась видом, вид давал начало роду, род семейству и т. д. Камшилову казалась более правильной другая точка зрения: «...крупные таксономические единицы произошли не в итоге развития более мелких, а, наоборот, мелкие представляют собой продукт дифференциации крупных единиц»<sup>17</sup>. Жизнь представлялась ему глобальной системой, способной

существовать и развиваться лишь в том случае, если она состоит из относительно независимых подсистем, которые могут изменяться самостоятельно. Таковыми и являются биоценозы, виды, популяции, особи. Благодаря возникновению новых признаков в относительно независимых популяциях возможна эволюция всей макросистемы. При наличии связей всех со всеми развитие невозможно<sup>18</sup>.

Это положение вносит важное уточнение в теорию живого вещества и учение о биосфере Вернадского, для которого отдельный организм не имел существенного значения.

Биосфера, по словам Камшилова, влияет на эволюцию всех своих структурных уровней, «факторы микроэволюции в какой-то мере обуславливаются закономерностями более высокого порядка — эволюцией всей живой системы»<sup>19</sup>. Никогда не выпуская из виду единство макросистемы жизни, которое обеспечивается связями между разными организмами, борющимися за существование, ученый заметил, что «в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь»<sup>20</sup>. Положение видов в макросистеме жизни для него не было случайным и определялось их местом в эволюционном процессе, что выпало из поля зрения разработчиков синтетической теории эволюции. Камшилов

<sup>16</sup> Камшилов. Эволюция биосферы...

<sup>17</sup> Там же. С. 184.

<sup>18</sup> Камшилов М. М. Биотический круговорот. М.: Наука, 1970. С. 94.

<sup>19</sup> Камшилов. Эволюция биосферы... С. 158.

<sup>20</sup> Там же. С. 139.

также обратил внимание на то, что в СТЭ морфологический и экологический (взаимоотношения между организмами) аспекты выражены слабее, чем у Дарвина.

Вымирание видов и более крупных таксонов является неизбежным следствием развития жизни, характерной чертой которого, согласно Камшилову, было «чередование периодов относительно спокойного хода процесса с периодами бурного формообразования, своеобразными революциями в биосфере»<sup>21</sup>. Несмотря на то что ученый полностью не освободился от влияния дарвинизма, его теоретические обобщения не укладывались в тесные рамки эволюционного синтеза 1930–1940-х гг., создававшегося главным образом на принципах генетики популяций.

Эволюционистов давно интересовала проблема сосуществования высших многоклеточных организмов и низкоорганизованных форм. Так, исследуя закономерности морфологической эволюции, А. Н. Северцов выделял разные направления эволюционного процесса: ароморфоз, идиоадаптацию, ценогенез, дегенерацию. Он показал, что биологический прогресс – выживание в борьбе за существование – достигается разными путями<sup>22</sup>. Однако Северцов подходил к проблеме с позиций дарвинизма, руководствуясь филогенетическим подходом, позволяющим проследить лишь отдельные филогенезы. Тогда как Камшилов применил биосферный подход, опираясь на концепцию биотического круговорота, основанную на целостном восприятии живой природы. Отвергнув представление о низших организмах как формах, остановившихся в развитии, он пояснил, что обозначенные Вернадским биогеохимические функции биосферы выполняются именно низшими организмами, составляющими фундамент ее эволюции. «В процессе развития живой материи происходит наращивание все новых и новых этажей на достаточно крепком фундаменте одноклеточных организмов»<sup>23</sup>. Рассмотрев эволюционный процесс в «объемном формате» (как эволюционное преобразование биогеоценозов), Камшилов создал новую модель эволюции, альтернативную дарвиновской.

Биосферология дала мощный толчок развитию экологии и эволюционной мысли. Закономерности эволюционного процесса представляли интерес для биологов разных специальностей. Так, микробиолог Г. А. Заварзин пришел к выводу, что центральным понятием в эволюции живого является понятие устойчивого сообщества, образующего трофическую систему из функционально разнородных элементов, которое «принципиально не может эволюционировать путем дивергенции – накопления малых изменений, закрепляемых конкуренцией и естественным отбором»<sup>24</sup>. Заварзин исходил из того, что отдельные виды, которые не образуют устойчивую систему,

<sup>21</sup> Там же. С. 202.

<sup>22</sup> Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса (морфобиологическая теория эволюции). 2-е изд. М.; Л.: Биомедгиз, 1934.

<sup>23</sup> Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 72.

<sup>24</sup> Заварзин Г. А. Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы до-антропогенной эволюции биосферы / Отв. ред. А. Ю. Розанов. М.: Наука, 1993. С. 212.

не могут длительное время существовать вне сообщества. Требование устойчивости применимо на всех этапах существования сообществ, в том числе и на самых ранних этапах эволюции жизни. Сообщества прокариотных организмов должны быть устойчивы в полной мере,

эволюция органического мира должна быть согласована с экосистемой, сформированной бактериями, т. е. бактериальный «базис» остается постоянным, а изменения происходят в «надстройке», влияющей на базис лишь опосредованно<sup>25</sup>.

Заварзин заключил, что жизнь всегда существовала в форме биосферы, даже в самые ранние периоды истории Земли, предположительно, как единый «цианобактериальный мат».

Биосферный подход способствовал появлению новых направлений эволюционизма, таких как экосистемная теория эволюции (ЭТЭ), которую с 1969 г. разрабатывал палеоботаник и палеоэколог В. А. Красилов. Сочувствуя эволюционным воззрениям П. П. Сушкина и Б. Л. Личкова<sup>26</sup> (приверженцев неокатастрофизма), он связывал периодические обновления органического мира с усилением вулканической активности, перестройками земной коры и вызванными ими климатическими сдвигами. Движущей силой эволюции ученый считал горообразование и циклические изменения климата<sup>27</sup>.

Основываясь на данных палеонтологии, Красилов отметил, что в истории Земли спокойные периоды, когда экосистемы эволюционировали медленно (когерентная эволюция), чередовались с кризисами, когда эволюционный процесс протекал быстро — в неустойчивых, нарушенных экосистемах (некогерентная эволюция). В когерентной фазе, которую описывает СТЭ, экосистемы отличаются высокой стабильностью, характерной для всех сообществ, завершивших экологическую сукцессию. Между тем самые важные эволюционные события (появление многоклеточных организмов, происхождение человека) всегда приходились на некогерентную фазу, во время которой закладывались основы прогрессивной эволюции<sup>28</sup>.

В периоды кризисов структура экосистем упрощается, сокращается видовое разнообразие, но увеличивается изменчивость, в частности, за счет макромутаций. В результате появляются, по выражению Красилова,

---

<sup>25</sup> Там же. С. 213.

<sup>26</sup> Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. 1922. № 3–5. С. 3–31; Сушкин П. П. Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека // Природа. 1928. № 3. С. 249–280; Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журнал общей биологии. 1945. Т. 6. № 3. С. 157–182; Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965.

<sup>27</sup> Красилов В. А. Этапность эволюции и ее причины // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34. № 2. С. 227–240; Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977.

<sup>28</sup> Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Материалы симпозиума (Владивосток, 9–11 апреля 1969 г.) / Ред. М. Н. Грамм, В. А. Красилов. Владивосток: [б. и.], 1969. С. 12–30.

«небезнадежные уроды» (*hopeful monsters* у Р. Гольдшмидта<sup>29</sup>) — жизнеспособные формы, которые раньше не выдержали бы конкуренции. Объясняя начало кризисов воздействием на биосферу абиотических факторов (геологических или космических), которые запускают процесс, он был убежден, что импульс к эволюционным изменениям распространяется от экосистемного уровня к популяционному, «сверху вниз, от системы к ее компонентам»<sup>30</sup>, а не наоборот, как в дарвинизме.

Взгляды Красилова противоречили фундаментальным положениям СТЭ, особенно принципу «эволюция снизу». Вместе с тем их разделяли многие палеонтологи, в том числе В. В. Жерихин, А. П. Расницын, А. С. Раутиан, А. С. Алексеев<sup>31</sup>. Быстрые смены флор и фаун и почти полное отсутствие переходных форм, что нашло отражение в палеонтологической летописи, стали причиной отказа многих исследователей от дарвиновской модели постепенного видообразования — градуалистической. Опираясь на ископаемый фактический материал, палеонтологи стали склоняться к альтернативным моделям — мутационистской или пунктуалистской (прерывистого равновесия)<sup>32</sup>. За новую эволюционную модель выступали и генетики, признававшие роль макромутаций (сальтаций) в морфологическом прогрессе и отвергавшие единство факторов микро- и макроэволюции<sup>33</sup>.

Плодотворное сотрудничество палеонтологов и генетиков было отмечено В. И. Назаровым, который полагал, что в будущем, когда альтернативные гипотезы получают подтверждение, деление эволюционного процесса на микро- и макроуровни потеряет всякий смысл. Назаров придерживался точки зрения, что макроэволюция начинается с видообразования в результате сальтаций, а низшие таксоны представляют собой продукт дифференциации высших. «Эволюция таксонов видового и надвидового уровня есть преимущественно следствие сдвигов, происходящих в соответствующих экосистемах и биосфере в целом»<sup>34</sup>.

<sup>29</sup> *Goldschmidt R.* Some Aspects of Evolution // *Science*. 1933. Vol. 78. P. 539–547.

<sup>30</sup> *Красилов.* Нерешенные проблемы теории эволюции... С. 37.

<sup>31</sup> *Жерихин В. В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // *Экологическое прогнозирование* / Отв. ред. В. Е. Соколов. М.: Наука, 1979. С. 113–132; *Жерихин В. В.* Биоценотическая регуляция эволюции // *Палеонтологический журнал*. 1987. № 1. С. 3–12; *Жерихин В. В., Расницын А. П.* Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // *Микро- и макроэволюция. Материалы симпозиума, Кяэрику, 2–5 сентября 1980 г.* / Отв. ред. К. Л. Паавер. Тарту: ТГУ, 1980. С. 77–81; *Раутиан А. С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. В 2 т.* / Ред. В. В. Меннер, В. П. Макридин. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76–118; *Алексеев А. С.* Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории // *Биотические события на основных рубежах фанерозоя* / Ред. В. В. Меннер. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 22–47.

<sup>32</sup> *Ивановский А. Б.* Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976; *Татаринов Л. П.* Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987.

<sup>33</sup> *Лобашев М. Е.* Генетика. 2-е изд. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967; *Корочкин Л. И., Ивановский А. Б.* Скачки в эволюции // *Химия и жизнь*. 1983. № 10. С. 40–47.

<sup>34</sup> *Назаров В. И.* Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. С. 253.

Не все ученые считали дарвинизм всеобъемлющей теорией эволюции (хотя среди этих исследователей были и те, кто высоко ценил вклад Дарвина в эволюционную биологию). Мирзоян, например, всегда воспринимал его как теорию видообразования, не охватывающую другие аспекты эволюционного процесса (молекулярный, гистологический, биосферный)<sup>35</sup>. Из рассуждений Назарова вообще следует, что СТЭ описывает происхождение даже не видов, а подвидов путем внутривидовой дифференциации.

Благодаря биосферному подходу биология пришла к системному видению эволюционного процесса. Ранее представления о развитии жизни как единой макросистемы высказывали Л. С. Берг и Д. Н. Соболев<sup>36</sup>. Картина эволюции органического мира в их понимании представляла собой поднимающийся в геологическом времени единый массив жизни (анабазис). Однако они не рассматривали эволюцию структурных уровней биосферы, поэтому их подход являлся, скорее, предбиосферным.

В 1909 г. Берг соединил идею биоценоза с теорией эволюции, сблизил подходы биогеографии, биоценологии, филогенетики и генетики. Экология легла в основу его концепции географического ландшафта, в соответствии с которой ландшафт представляет собой «некий организм, где части обуславливают целое, а целое влияет на все части»<sup>37</sup>. Согласно Бергу, под влиянием географического ландшафта, преобразующего формы в определенном направлении, может происходить новообразование признаков у живых организмов, но так возникают главным образом подвиды.

К номогенезу Берг пришел, по его словам, в результате исследований по систематике и географическому распространению рыб<sup>38</sup>. Между тем в своей теории он использовал эмпирические данные и концептуальные обобщения из области не только систематики и биогеографии, но и экологии, климатологии, палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии, генетики, истории эволюционизма и др. Берг полагал, что первичных форм было много, их эволюция шла параллельно и все близкие формы проходили через похожие стадии развития. Полифилетическое происхождение таксонов ученый объяснял конвергенцией. В отличие от Дарвина, он представлял себе схему эволюции не как «родословное древо, берущее начало из единого корня, а как, скажем, ржаное поле, где из множества семян закономерно и конвергентно получается масса форм»<sup>39</sup>.

Отсутствие переходов между видами, отраженное в палеонтологической летописи, Берг связывал с их мутационным происхождением (речь идет

---

<sup>35</sup> Мирзоян Э. Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М.: Наука, 1980; Мирзоян Э. Н. Эволюционная биология // Историко-биологические исследования. Вып. 10. М.: Наука, 1989. С. 20–37.

<sup>36</sup> Берг Л. С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг.: Госиздат, 1922; Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Харьков: Госиздат Украины, 1924.

<sup>37</sup> Берг Л. С. Ландшафтно-географические зоны СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. Ч. 1. С. 6.

<sup>38</sup> Берг. Номогенез...

<sup>39</sup> Берг Л. С. Теории эволюции (1922) // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л.: Наука, 1977. С. 81.

о мутациях Ваагена – филетических преобразованиях видов). В теории номогенеза общие закономерности противопоставлены случайным вариациям у отдельных особей, утверждается, что число наследственных вариаций, идущих строго по определенным направлениям, ограничено. Эволюционный процесс в понимании Берга представляет собой развертывание уже существующих задатков, причем высшие признаки могут появляться у низших групп задолго до их полного развития у организмов, стоящих выше в системе. Филогенетическое ускорение Берг рассматривал как аргумент в пользу закономерной направленности эволюционного процесса. Думая, что неадаптивные признаки развиваются в силу внутренних причин, присущих самой природе организма, он оставил за отбором функцию сохранения нормы и роль фактора вымирания организмов.

Эволюционные идеи Берга были подробно изложены в книге Э. М. Мурзаева<sup>40</sup>. Некоторые историки науки подчеркивали их «идеалистическую направленность»<sup>41</sup>. А. Б. Георгиевский вынес следующий вердикт:

Концепция номогенеза, вопреки заявке на очередное ниспровержение дарвинизма и намерению автора заменить его подлинно научной системой знаний, на деле оказалась лишь талантливо оформленной композицией большинства предыдущих доктрин с их разделением по отдельным факторам эволюции и переплетением в ее закономерностях<sup>42</sup>.

Иного мнения придерживался Мирзоян:

Замечая противоречия в построениях Берга, следует помнить, что теория номогенеза – это один из первых шагов на пути становления принципиально новой методологии эволюционного синтеза, ориентированного на высшие уровни организации живого. Теория номогенеза Л. С. Берга не ошибка мысли, а памятная веха на магистральной линии восхождения научной мысли на новый уровень теоретизирования в биологии и естествознании<sup>43</sup>.

Номогенезу Берга близка концепция биогенеза палеонтолога Соболева<sup>44</sup>, которую можно отнести к тому же направлению эволюционизма. Опираясь на обширный палеонтологический материал, Соболев заключил, что данные палеонтологии свидетельствуют в пользу детерминированной изменчивости. Им были выведены четыре основных закона развития органического мира – биогенеза: 1) закон наследственности, или сохранения вида; 2) закон эволюции, или органического роста; 3) закон обратимости эволюции, или закон биогенетических циклов; 4) закон прерывистости (прерывистость обусловлена мутациями Ваагена).

<sup>40</sup> Мурзаев Э. М. Лев Семенович Берг (1876–1950). М.: Наука, 1983.

<sup>41</sup> Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Берг. Труды по теории эволюции... С. 7.

<sup>42</sup> Георгиевский А. Б. Эволюционное творчество Л. С. Берга. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 125.

<sup>43</sup> Мирзоян Э. Н. Теория номогенеза Л. С. Берга как опыт эволюционного синтеза // Известия РАН. Серия биологическая. 1995. № 1. С. 118.

<sup>44</sup> Соболев. Начала исторической биогенетики...

В качестве подтверждения закона обратимости эволюции Соболев привел факты обратного развития, происходившего параллельно в независимых рядах аммонитов. И если явление предварения стадий Берг считал предварением онтогенеза филогенеза, то, по мнению Соболева, большинство трактуемых им таким образом фактов «легко объясняются обращением развития и являются случаями не предвосхищения будущего, а возврата к прошлому»<sup>45</sup>. В обратном развитии на эмбриональном этапе онтогенеза Соболев видел путь, выводящий организмы из эволюционного тупика.

Подобно Бергу, отводившему естественному отбору консервативную роль, Соболев рассматривал отбор прежде всего как один из факторов вымирания организмов. Как и Берг, он признавал «существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят их изменения во времени»<sup>46</sup>. Это относится ко всем филетическим линиям, эволюция которых, согласно Соболеву, даже если идет с разной скоростью, то всегда в одном направлении.

Последователем номогенеза был зоолог А. А. Любищев, выступавший с критикой синтетической теории эволюции, которая не разрешала, по его мнению, противоречий дарвинизма. Эволюционные идеи ученого были собраны в сборнике под редакцией С. В. Мейена и Ю. В. Чайковского<sup>47</sup>. Отказавшись от популяционистской стратегии генетиков – разработчиков СТЭ, Любищев придерживался в своих исследованиях номогенетической (органометрической) стратегии. При этом он был убежден, что подлинный эволюционный синтез должен быть соединением разных концепций. Не связывая прогрессивную эволюцию с адаптацией, Любищев считал, что отбор может выполнять лишь консервативную функцию, быть фактором идиоадаптации и способствовать упрощению организмов. Доказательства существования естественного отбора в природе для ученого не являлись доказательствами его ведущей роли в эволюционном процессе.

На фундаменте теории номогенеза – эволюции на основе закономерностей – Любищев создавал естественную систему организмов. Понятие номогенеза он разделил на два учения: об ограниченности формообразования и направленности путей развития. Первый принцип Любищев связывал с прогнозированием эволюции, распространив его на всю Вселенную: «Учение об ограниченности формообразования намечает возможности прогноза форм живых существ на других планетах»<sup>48</sup>. Он думал, что на всех подходящих для жизни планетах должны встречаться типы организмов, аналогичные земным: простейшие, кишечнополостные, членистоногие. Причем разумные существа будут обязательно антропоморфными, что подразумевает наличие передних парных конечностей с подобием пальцев в качестве органов

---

<sup>45</sup> Там же. С. 2.

<sup>46</sup> Там же. С. 176.

<sup>47</sup> *Любищев А. А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982.

<sup>48</sup> *Любищев А. А.* Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция / Отв. ред. С. С. Шварц. Свердловск: УрФ АН СССР, 1965. С. 55.

труда, парных глаз и развитого мозга. Однако Любищев не утверждал, что ограниченность формообразования накладывает ограничения на направленность путей эволюции.

Новую версию номогенеза сформулировал С. В. Мейен<sup>49</sup>, введя в биологию понятие рефрена, близкое к понятию параллельных рядов наследственной изменчивости. Открытие Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов (впервые опубликовано в 1920 г.) позволило ему предсказывать существование пока не обнаруженных форм в семействе злаков<sup>50</sup>. Рефрены же представляют собой повторяющиеся в параллельных таксонах последовательности меронов («классов частей»). Примерами могут служить рефрен мерона «парные конечности позвоночных» (плавники, лапы, ноги встречаются в разных классах позвоночных животных), а также рефрен мерона «расчленение листовой пластинки» у растений.

По сравнению с Бергом и Соболевым Мейен расширил сферу влияния естественного отбора, допустив, что направленность эволюции может быть обусловлена отбором с устойчивым вектором<sup>51</sup>.

В конце XX в. был поставлен вопрос о смене эволюционной модели. Мейен выступал за расширенный эволюционный синтез — сближение СТЭ с номогенезом. Дальнейшее развитие теории эволюции он связывал с продолжением начавшегося в 1930-е гг. эволюционного синтеза, чтобы не утратить его достижений<sup>52</sup>. Назаров предлагал полностью заменить дарвиновскую модель на новую — способную, подобно номогенезу (и закону гомологических рядов), предсказывать тенденции эволюции отдельных групп организмов и появление форм с определенными морфологическими характеристиками<sup>53</sup>.

Из всего вышесказанного следует, что когнитивная история отечественного эволюционизма была намного богаче, чем она выглядит в изложении дарвинистов. Однако даже после распада СССР развитие эволюционной мысли рассматривалось почти исключительно через призму дарвинизма и все ее новые достижения трактовались с дарвиновских позиций<sup>54</sup>. Впрочем, и за рубежом дарвинизм превратился в подобие научной идеологии. Синтетическая теория эволюции стала утрачивать популярность только в середине 1990-х гг., когда ее основные положения пришли в противоречие с результатами экспериментов в области молекулярной биологии онтогенеза, на которых базируется эволюционная биология развития. В абсолютном большинстве на СТЭ продолжают опираться биологи, занимающиеся вопросами филогении.

<sup>49</sup> Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.

<sup>50</sup> Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967.

<sup>51</sup> Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Проблемы теории эволюции / Ред. Л. П. Познанин, А. В. Яблоков. М.: [б. и.], 1975. С. 66–117.

<sup>52</sup> Мейен С. В. Будущее эволюционной теории — продолжение синтеза // Методологические проблемы эволюционной теории. Тезисы симпозиума, Кяэрику, 4–7 сентября 1984 г. / Ред. К. Л. Паавер. Тарту: АН ЭССР, 1984. С. 173–175.

<sup>53</sup> Назаров. Учение о макроэволюции...

<sup>54</sup> Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция; АБФ, 1999.

Эволюцию биосферы на основе СТЭ описать нельзя, хотя подобные попытки имели место<sup>55</sup>.

\* \* \*

Под историей эволюционизма в XX в. часто подразумевалась история дарвинизма. Между тем СТЭ, утвердившаяся в биологии в качестве эволюционной парадигмы, не решала задачи, стоящие перед теорией эволюции. Так, остается спорным утверждение, что макроэволюция является продолжением микроэволюционных (стохастических) процессов в популяциях. Макроэволюцию сложно описать исходя из принципов популяционной генетики — в частности, сложно объяснить морфологический прогресс (ароморфозы) изменением генных частот. Не доказано, что схема эволюции представляет собой филогенетическое древо. Дарвиновские представления о видообразовании в результате дивергенции и монофилетическом происхождении высших таксонов не получили подтверждения. Филогенез, массовые вымирания организмов, направленность эволюции, особенно ее прогнозирование, — проблемы, решение которых выходит за пределы возможностей СТЭ, основанной на принципе случайности. Однако в СССР, как и за рубежом, наряду с дарвинизмом также развивались другие направления эволюционизма, долгое время считавшиеся маргинальными.

Серьезную альтернативу дарвинизму представляли концепции, вошедшие в биосферную линию развития эволюционной мысли. Сукачев, Камшилов, Красилов и другие экологи, изучавшие эволюцию высших уровней организации жизни, отказались от дарвиновского филогенетического подхода к эволюционному процессу, руководствуясь в своих исследованиях биосферным или близкими к нему подходами. Но поскольку сделанные этими учеными важные теоретические обобщения не вписывались в СТЭ, они не смогли оказать должного влияния на развитие эволюционной теории. История отечественной эволюционной мысли, движению которой мешала господствующая парадигма, существенно не полна — ее необходимо пересматривать и писать заново.

## References

- Alekseev, A. S. (1989) Global'nye bioticheskie krizisy i massovye vymiraniia v fanerozoiskoi istorii [Global Biotic Crises and Mass Extinctions in Phanerozoic History], in: Menner, V. V. (ed.) *Bioticheskie sobytia na osnovnykh rubezhakh fanerozoia [Biotic Events at the Main Frontiers of the Phanerozoic]*. Moskva: Izdatel'stvo MGU, pp. 22–47.
- Beklemishev, V. N. (1928) Organizm i soobshchestvo (k postanovke problemy individual'nosti v biotsenologii) [The Organism and the Community (Towards the Formulation of the Problem of Individuality in Biocenology)], *Trudy Biologicheskogo NII i Biologicheskoi stantsii pri Permskom gosudarstvennom universitete*, vol. 1, iss. 2–3, pp. 127–149.
- Berg, L. S. (1922) *Nomogenez, ili Evoliutsiia na osnove zakonmernosti [Nomogenesis, or Evolution Based on Patterns]*. Petrograd: Gosizdat.
- Berg, L. S. (1931) *Landshaftno-geograficheskie zony SSSR [Landscape and Geographical Zones of the USSR]*. Moskva and Leningrad: Sel'khozgiz, pt. 1.

<sup>55</sup> Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.

- Berg, L. S. (1977) Teorii evoliutsii [Theories of Evolution], in: Berg, L. S. *Trudy po teorii evoliutsii. 1922–1930* [Works on the Theory of Evolution. 1922–1930]. Leningrad: Nauka, pp. 43–93.
- Gall, Ia. M. (2016) Botanik V. N. Sukachev i razvitie idei Ch. Darvina v Rossii [The Botanist V. N. Sukachev and the Development of Charles Darwin's Ideas in Russia], *Biosfera*, vol. 8, no. 1. pp. 115–120.
- Georgievskii, A. B. (2013) *Evolutsionnoe tvorchestvo L. S. Berga* [Evolutionary Creativity of L. S. Berg]. Sankt-Peterburg: Nestor-Istoriia.
- Goldschmidt, R. (1933) Some Aspects of Evolution, *Science*, vol. 78. pp. 539–547.
- Ianshina, F. T. (1996) *Evoliutsiia vzgliadov V. I. Vernadskogo na biosferu i razvitie ucheniia o noosfere* [The Evolution of V. I. Vernadsky's Views on the Biosphere and the Development of the Doctrine of the Noosphere]. Moskva: Nauka.
- Ivanovskii, A. B. (1976) *Paleontologiya i teoriia evoliutsii* [Paleontology and Theory of Evolution]. Novosibirsk: Nauka.
- Kamshilov, M. M. (1961) *Znachenie vzaimnykh otnoshenii mezhdu organizmami v evoliutsii* [The Role of Mutual Relations between Organisms in Evolution]. Moskva and Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR.
- Kamshilov, M. M. (1970) *Bioticheskii krugovorot* [The Biotic Cycle]. Moskva: Nauka.
- Kamshilov, M. M. (1974) *Evoliutsiia biosfery* [Evolution of the Biosphere]. Moskva: Nauka.
- Korochkin, L. I., and Ivanovskii, A. B. (1983) Skachki v evoliutsii [Leaps in Evolution], *Khimiia i zhizn'*, no. 10, pp. 40–47.
- Krasilov, V. A. (1969) Filogeniia i sistematika [Phylogeny and Taxonomy], in: Gramm, M. N., and Krasilov, V. A. (eds.) *Problemy filogenii i sistematiki. Materialy simpoziuma (Vladivostok, 9–11 aprelia 1969 g.)* [Problems of Phylogeny and Taxonomy. Symposium Proceedings (Vladovostok, April 9–11, 1969)]. Vladivostok, pp. 12–30.
- Krasilov, V. A. (1973) Etapnost' evoliutsii i ee prichiny [The Stages of Evolution and Its Causes], *Zhurnal obshchei biologii*, vol. 34, no. 2, pp. 227–240.
- Krasilov, V. A. (1977) *Evoliutsiia i biostratigrafiia* [Evolution and Biostratigraphy]. Moskva: Nauka.
- Krasilov, V. A. (1986) *Nereshennye problemy teorii evoliutsii* [Unsolved Problems in the Theory of Evolution]. Vladivostok: DVNTS AN SSSR.
- Lichkov, B. L. (1945) Geologicheskie periody i evoliutsiia zhivogo veshchestva [Geological Periods and Evolution of Living Matter], *Zhurnal obshchei biologii*, vol. 6, no. 3, pp. 157–182.
- Lichkov, B. L. (1965) *K osnovam sovremennoi teorii Zemli* [Towards the Foundations of Modern Theory of the Earth]. Leningrad: Izdatel'stvo LGU.
- Liubishchev, A. A. (1965) Sistematika i evoliutsiia [Systematics and evolution], in: Shvarts, S. S. (ed.) *Vnutrividovaia izmenchivost' nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh i mikroevoliutsiia* [Intraspecific Variability of Terrestrial Vertebrates and Microevolution]. Sverdlovsk: UrF AN SSSR, pp. 45–57.
- Liubishchev, A. A. (1982) *Problemy formy, sistematiki i evoliutsii organizmov* [Problems of Form, Systematics and Evolution of Organisms]. Moskva: Nauka.
- Lobashev, M. E. (1967) *Genetika. 2-e izd.* [Genetics. 2<sup>nd</sup> ed.]. Leningrad: Izdatel'stvo LGU.
- Meien, S. V. (1975) Problema napravlenosti evoliutsii [The Problem of the Direction of Evolution], in: Poznanin, L. P., and Iablokov, A. V. (eds.) *Problemy teorii evoliutsii* [Problems of the Theory of Evolution]. Moskva, pp. 66–117.
- Meien, S. V. (1978) Osnovnye aspekty tipologii organizmov [The Main Aspects of the Typology of Organisms], *Zhurnal obshchei biologii*, vol. 39, no. 4, pp. 495–508.
- Meien, S. V. (1984) Budushchee evoliutsionnoi teorii – prodolzhenie sinteza [The Future of Evolutionary Theory Is the Continuation of Synthesis], in: Paaver, K. L. (ed.) *Metodologicheskie problemy evoliutsionnoi teorii. Tezisy simpoziuma, Kaaeriku, 4–7 sentiabria 1984 g.* [Methodological Problems of Evolutionary Theory. Symposium Abstracts, Kääeriku, September 4–7, 1984]. Tartu: AN ESSR, pp. 173–175.
- Mirzoian, E. N. (1980) *Razvitie osnovnykh kontseptsii evoliutsionnoi gistologii* [The Development of Fundamental Concepts of Evolutionary Histology]. Moskva: Nauka.
- Mirzoian, E. N. (1989) Evoliutsionnaia biologiya [Evolutionary Biology], in: *Istoriko-biologicheskie issledovaniia*. Moskva: Nauka, iss. 10, pp. 20–37.
- Mirzoian, E. N. (1995) Teoreticheskaiia biologiya Zh. B. Lamarka [Theoretical biology of J.-B. Lamarck], *Izvestiia RAN, seriia biologicheskaiia*, no. 5, pp. 624–636.

- Mirzoian, E. N. (1995) Teoriia nomogeneza L. S. Berga kak opyt evoliutsionnogo sinteza [L. S. Berg's Theory of Nomogenesis as an Attempt at Evolutionary Synthesis], *Izvestiia RAN, seriia biologicheskaiia*, no. 1, pp. 110–118.
- Mirzoian, E. N. (2013) *Stanovlenie ekologicheskikh kontseptsii v SSSR: sem' vydaishchikhia teorii* (D. N. Kashkarov, V. V. Stanchinskii, S. A. Severtsov, V. N. Beklemishev, L. G. Ramenskii, R. F. Gekker, L. S. Berg) [*The Formation of Ecological Concepts in the USSR: Seven Outstanding Theories* (D. N. Kashkarov, V. V. Stanchinskii, S. A. Severtsov, V. N. Beklemishev, L. G. Ramenskii, R. F. Gekker, L. S. Berg)]. Moskva: Knizhnyi dom LIBROKOM.
- Mirzoian, E. N. (2016) *Stanovlenie ekologicheskikh kontseptsii v SSSR: biogeotsenologiiia V. N. Sukacheva* [*Formation of Ecological Concepts in the USSR: V. N. Sukachev's Biogeocenology*]. Moskva: LENAND.
- Mochalov, I. I. (1982) *Vladimir Ivanovich Vernadskii, 1863–1945* [Vladimir Ivanovich Vernadsky, 1863–1945]. Moskva: Nauka.
- Murzaev, E. M. (1983) *Lev Semenovich Berg (1876–1950)* [Lev Semyonovich Berg (1876–1950)]. Moskva: Nauka.
- Nazarov, V. I. (1991) *Uchenie o makroevoliutsii: na putiakh k novomu sintezu* [*The Doctrine of Macroevolution: On the Way to a New Synthesis*]. Moskva: Nauka.
- Rautian, A. S. (1988) Paleontologiiia kak istochnik svedenii o zakonomernostiakh i faktorakh evoliutsii [Paleontology as a Source of Information about Patterns and Factors of Evolution], in: Menner, V. V., and Makridin, V. P. (eds.) *Sovremennaia paleontologiiia. Metody, napravleniia, problemy, prakticheskoe prilozhenie. V 2 t.* [*Modern Paleontology. Methods, Directions, Problems, Practical Application. In 2 vols.*]. Moskva: Nedra, vol. 2, pp. 76–118.
- Severtsov, A. N. (1934) *Glavnye napravleniia evoliutsionnogo protsessa (morfobiologicheskaiia teoriia evoliutsii). 2-e izd.* [*Main Directions of the Evolutionary Process (Morphobiological Theory of Evolution). 2<sup>nd</sup> ed.*]. Moskva and Leningrad: Biomedgiz.
- Shvarts, S. S. (1980) *Ekologicheskie zakonomernosti evoliutsii* [*Ecological Patterns of Evolution*]. Moskva: Nauka.
- Sobolev, D. N. (1924) *Nachala istoricheskoi biogenetiki* [*Fundamentals of Historical Biogenetics*]. Khar'kov: Gosizdat Ukrainy.
- Stanchinskii, V. V. (1927) Ekologicheskaiia evoliutsiia i formirovanie faun [Ecological Evolution and Formation of the Faunas], *Trudy Smolenskogo obshchestva estestvoispytatelei i vrachei*, vol. 2, pp. 189–204.
- Sukachev, V. N. (1922) *O rastitelnykh soobshchestvakh (vvedenie v fitosotsiologiiu). 2-e izd.* [*On Plant Communities (Introduction to Phytosociology). 2<sup>nd</sup> ed.*]. Petrograd: Kniga.
- Sukachev, V. N. (1931) Osnovnye rukovodiashchie idei v izuchenii tipov lesa [The Main Guiding Ideas in the Studies of Forest Types], in: *Trudy i issledovaniia po lesnomu khoziaistvu i lesnoi promyshlennosti*. Leningrad: Izdanie Leningradskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta, iss. 18, pp. 51–71.
- Sushkin, P. P. (1922) Evoliutsiia nazemnykh pozvonochnykh i rol' geologicheskikh izmenenii klimata [Evolution of Terrestrial Vertebrates and the Role of Geological Climate Changes], *Priroda*, no. 3–5, pp. 3–31.
- Sushkin, P. P. (1928) Vysokogornye oblasti zemnogo shara i vopros o rodine pervobytnogo cheloveka [The High-Altitude Regions of the Globe and the Question of the Homeland of Primitive Man], *Priroda*, no. 3, pp. 249–280.
- Tatarinov, L. P. (1987) *Ocherki po teorii evoliutsii* [*Essays on the Theory of Evolution*]. Moskva: Nauka.
- Vavilov, N. I. (1967) *Zakon gomologicheskikh rhadov v nasledstvennoi izmenchivosti* [*The Law of Homological Series in Hereditary Variability*]. Leningrad: Nauka.
- Vernadskii, V. I. (1926) *Biosfera* [*Biosphere*]. Leningrad: NKhTI.
- Vernadskii, V. I. (1992) *Trudy po biogeokhimmii i geokhimmii pochv* [*Works on Biogeochemistry and Soil Geochemistry*]. Moskva: Nauka.
- Vorontsov, N. N. (1999) *Razyitie evoliutsionnykh idei v biologii* [*The Development of Evolutionary Ideas in Biology*]. Moskva: Progress-Traditsiia and ABF.
- Zavadsckii, K. M., and Georgievskii, A. B. (1977) K otsenke evoliutsionnykh vzgliadov L. S. Berga [On the Appraisal of L. S. Berg's Evolutionary Views], in: Berg, L. S. *Trudy po teorii evoliutsii. 1922–1930* [*Works on the Theory of Evolution. 1922–1930*]. Leningrad: Nauka, pp. 7–42.

- Zavarzin, G. A. (1993) Razvitie mikrobnnykh soobshchestv v istorii Zemli [Development of Microbial Communities in the History of the Earth], in: Rozanov, A. Iu. (ed.) *Problemy doantropogennoi evoliutsii biosfery* [Problems of Pre-Anthropogenic Evolution of the Biosphere]. Moskva: Nauka, pp. 212–222.
- Zherikhin, V. V. (1979) Ispol'zovanie paleontologicheskikh dannyykh v ekologicheskom prognozirovanii [The Use of Paleontological Data in Environmental Forecasting], in: Sokolov, V. E. (ed.) *Ekologicheskoe prognozirovanie* [Environmental Forecasting]. Moskva: Nauka, pp. 113–132.
- Zherikhin, V. V. (1987) Biotsenoticheskaya reguliatsiya evoliutsii [Biocenotic Regulation of Evolution], *Paleontologicheskii zhurnal*, no. 1, pp. 3–12.
- Zherikhin, V. V., and Rasnitsyn, A. P. (1980) Biotsenoticheskaya reguliatsiya makroevoliutsionnykh protsessov [Biocenotic Regulation of Macroevolutionary Processes], in: Paaver, K. L. (ed.) *Mikro- i makroevoliutsiya. Materialy simpoziuma, Kiaeriku, 2–5 sentiabria 1980 g.* [Micro- and Macroevolution. Symposium Proceedings, Kääriku, September 2–5, 1980]. Tartu: TGU, pp. 77–81.
- Zonn, S. V. (1987) *Vladimir Nikolaevich Sukachev: 1880–1967* [Vladimir Nikolayevich Sukachev: 1880–1967]. Moskva: Nauka.

Received: April 26, 2024.

Accepted: December 24, 2024.