

## РАМОЧНАЯ КОНЦЕПЦИЯ ДЛЯ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

**Г.Ю. Любарский**

125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, Зоологический музей МГУ  
e-mail: lgeorgy@yandex.ru

Отмечается, что в последние десятилетия в биологии формируется новая предметная область — биологическое разнообразие (БР). Оно многоаспектно, вокруг него формируются разные частные теории, описывающие его структуру и развитие. Каждая такая теория располагает специфической системой понятий, не отображаемой однозначно в терминах конкурирующих теорий, что затрудняет их прямое сопоставление.

Предлагается обобщённая рамочная концепция БР (и любого другого объекта биологии) как способ рассмотрения теоретических конструктов на основе единого «концептуального пространства». Это позволяет представить разные теоретические конструкты, описывающие БР, как его подпространства («ниши»), что делает их вполне сопоставимыми. Названное пространство формируется тремя базовыми компонентами, которые можно считать его «осями» довольно сложной природы.

Первая компонента («ось абсцисс») соответствует любым мыслимым формам, её можно понимать как «ось сущностей». Обычное представление этой компоненты — ось признаков, на которой откладывают значения, которые принимает некоторая морфологическая (и любая другая) структура. Второй компоненте («ось ординат») соответствует «ось количеств», где подсчитываются формы, которые принято считать одинаковыми. На эту ось попадают измерения времени, количества экземпляров, числа таксонов определённого ранга и т.п. Третья компонента («ось аппликат») группирует показатели, которые можно объединить понятием «ось смыслов». На этой оси откладываются, например, «веса» признаков, ранги таксонов, уровни меронов, уровни организации целого — всё то, что в значительной степени определяется познавательной позицией исследователя.

В различных исследованиях может происходить редукция общего концептуального пространства за счёт исключения какой-либо одной из компонент. В результате полная картина БР, состоящая из всех его аспектов, проецируется на некие его вырожденные представления. В соответствии с введенными компонентами можно представить три главных проекции БР. Если рассматривают БР по осям сущностей и смыслов, редуцируя ось количества, получают различные картины структурного разнообразия. Это могут быть системы диагнозов, периодические системы повторяющихся признаков, указания на потенциально возможные формы. Другой вариант — редукция оси смыслов, когда задаётся проекция БР на осях сущностей и количеств. Сюда относятся многочисленные теории филогенетики и представления о ходе эволюции. Принципиально, что такие концепции должны быть одноуровневыми: запрещено совмещать в рамках одного описания разные уровни системы — например, непосредственно сравнивать скорости морфологических изменений для видов и для отрядов таксономической системы. Третий способ редукции БР — исключение оси сущностей, когда изучается проекция БР на плоскость количеств и смыслов, т.е. рассматривается некоторое разнообразие без учёта того, что же именно разнообразно. Такова, например, концепция филогенетического цикла, указывающая закономерные стадии развития некоего «обобщённого» таксона; или картина изменения уровней организации во времени без учёта той конкретной морфологической базы, на которой основаны эти уровни.

### ВВЕДЕНИЕ

Биологическое разнообразие как теоретическое понятие исследуется сравнительно недавно. Причина его появления, причём позднего появления, лежит в изменении теоретического

состава биологии в последние десятилетия XX в. Стало осознаваться единство проблематики очень разных областей — биологии, психологии, социологии, информационных

наук, физики, науковедения, экономики и т.п. (Чайковский, 1990; Кудрин, 1993, 2005; Левич, 1996; Miglino et al., 1996; Богатырева, 2001; Stirling, 2007; Чебанов, 2009). Возникает единая область знания, опирающаяся на работы ряда авторов, преимущественно экологов (Hill, 1973; Peet, 1974; May, 1976; Weitzman, 1992; Solow, Polasky, 1994). Внимание сейчас обращено на создание рамочных теорий, которые могли бы соединить концепты из столь разных областей знания. Постепенно возникает представление, что существует отдельный научный предмет — разнообразие. В первую очередь имеется в виду биологическое разнообразие: возникает новая область знания с собственным предметом исследования.

Задача рамочной теории — унификация поступающего неоформленного опыта, феноменов. Выделяя «сущности», мы улавливаем закономерности устройства единичных объектов, выделяя количества, можем понять соотношения, невидимые в мире уникального, а понятие о целых и уровнях организации позволяют выявить неразличимые с других позиций ряды фактов. Это три разных группы понятий, которые работают с воспринятым материалом и позволяют оформить его для теоретического, рационального, внятного представления.

Пока это лишь первые работы, наброски, с редким упоминанием возможных перспектив. Формирующаяся дисциплина нуждается в формулировании предмета исследования и основных понятий, развитии базовых теорий, согласовании точки зрения исследователей: какой познавательный интерес приводит в эту научную область, какие проблемы могут быть решены при выделении такого научного предмета — в общем, возникает новая точка зрения, новый взгляд на мир, который выделяет разнообразие не как пустой шум, а как нечто существенное, интересное и существующее.

Ранее, в рамках традиции XVIII–XIX веков, полагали, что всё биологическое разнообразие может быть описано на языке таксономической теории с разными вспомогательными средствами в виде эволюционной морфологии и т.п. Можно было полагать, что весь комплекс проблем биологического разнообразия решается на основе триады — таксономии, эволюционной морфологии и работы по созданию эволюционных сценариев (эволюционная систематика, морфо-биологический подход: Пармонов, 1967; Татаринов, 1984; Воск, 2002;

Дзержинский, Корзун, 2004). Эти не слишком формализованные области знаний описывали с содержательной стороны преобразования морфологии живых существ, возникающие экологические ситуации и конфликты, решения адаптивных задач и возникновение новых таксонов и уровней организации. Но по мере создания достаточно формализованных таксономических теорий, исключающих многие содержательные аспекты биологии, становилось всё понятнее, что систематика — лишь одна из наук, описывающих биологическое разнообразие, и она не может претендовать на всю полноту описания (Павлинов, 2001, 2007; Павлинов, Любарский, 2011). Приходится принять, что таксономическое разнообразие — только часть всего органического разнообразия, и для полного описания биологического разнообразия требуется особый комплекс знаний. Сейчас эта проблематика начинает определяться в научную дисциплину.

Важно сразу подчеркнуть, что эта проблематика — принципиально не-физикалистская, направление её развития иное (Pavlinov, 2011). Её интересует не подведение явлений под единый закон, а выявление разнообразия закономерностей, управляющих явлениями. Несколько шаржируя, можно сказать, что для физикализма разнообразие — это шум, мешающий увидеть единую закономерность, а для теории разнообразия этот «шум» и есть та структура, которую надлежит изучать. В первой половине XX века основным направлением развития биологии был именно физикализм — и в результате получены величайшие обобщения, такие как генетика. Сейчас всё большее внимание обращается на альтернативный подход — изучают именно разнообразие, но теперь это разнообразие понимается значительно шире, чем в начале XX века, далеко не только таксономически. Кроме того, физикалистское направление упрощало ситуацию, стремясь представить познаваемую реальность независимой от наблюдателя. Описывался предмет сам по себе, каков он есть в мире, считалось, что наблюдателя можно игнорировать. Возникающая парадигма разнообразия в большей мере обращает внимание на наблюдателя, познающего субъекта, который неустрашимым образом встроен в познавательную деятельность и потому наблюдаемый мир связан с позицией наблюдателя — поэтому необходимо чётко фиксировать эту позицию.

Что касается задач, которые призвана решить теоретическая разработка проблем разнообразия, то они весьма различны. Сюда относятся определение предмета разнообразия, выяснение основных типов разнообразия, того, как эта типизация сказывается на понимании биологической реальности, а также, в частности, сопоставление разных теорий эволюции, концепций филогенеза, теорий систематики и т.п. Выработка единого языка для описания разнообразия может помочь в сопоставлении разных теоретических конструктов, которые без таких теоретических средств сравнить практически невозможно — они высказаны на различных теоретических языках и не имеют общих понятий. Например, чрезвычайно трудно сопоставить разные парадигмы таксономии, или разные теории эволюции, поскольку они формулируются в разных терминах, не сводимых друг к другу. Общая концепция биологического разнообразия может помочь в решении и такого рода вопросов.

Чтобы рассматривать проблему биологического разнообразия, требуются теоретические средства — представление о том, какие теории и понятия входят в эту проблематику, как можно описывать явления в этой области. В дальнейшем изложении будет предложена рамочная система понятий — не общая теория, объединяющая все или некоторые выдвинутые теории, не метод, преобразующий теории, а некоторое теоретическое пространство, достаточно обширное, чтобы в него можно было поместить все наличные теоретические конструкты.

Для этого предполагается выбор нескольких понятий, задающих оси координат, которые и будут описывать предлагаемое пространство. Выбором и описанием этих осей координат задаётся общее понятийное пространство, в котором разные теории будут занимать разное место. Утверждается, что: 1) каждую из конкретных теорий о биологическом разнообразии (теорий эволюции, экологии, систематики и др.) можно перевести на язык этих общих понятий; 2) разные теории будут занимать в этом понятийном пространстве разное место. Открывается возможность синонимизировать теории, искать границы раздела и тем самым критичные для групп теорий положения, которые могут их опровергнуть. Это — очень краткое предварительное изложение, чтобы представлять, к чему будет продвигаться дальнейший текст.

Мне кажется, что попытка такого рода — создать новый вид теоретического конструкта — может иметь шансы на успех. Зачаток таких попыток сопоставления теорий — тексты и таблицы, посвящённые сопоставлению свойств некоторых теорий. Обычно это таблицы парного сравнения теорий: например, синтетическую теорию эволюции (СТЭ) и эпигенетическую теорию эволюции (ЭТЭ) сопоставляют, перечисляя качественные отличия — непрерывность/дискретность, целостность/элементарность и т.п. Такие таблицы сравнения строятся довольно часто (Завадский, Колчинский, 1977; Раутиан, 1988; Расницын, 2002; Попов, 2003, 2006), однако этого недостаточно: у нас не две конкурирующие теории, а гораздо больше, при этом для них не определён список понятий, которые следует привлекать к их сравнению. Так что требуется более сильное средство, которое бы позволяло регулярным образом сравнивать по многим параметрам сложные теоретические комплексы.

В идеале понятийная рамка для различных теорий о биологическом разнообразии должна работать следующим образом. Каждую теорию, работающую с разнообразием — собственно метаклассификацию разнообразия, эволюционную, филогенетическую, таксономическую и т.п., следует описать в общей понятийной системе, выбирая те аспекты, которые специфичны для данной частной теории. В результате каждая такая теория получит привязку в этой системе координат и будет занимать некий гиперобъём по соседству или пересекаясь с какими-то другими теориями.

В качестве образа подобного теоретического конструкта можно указать на концепцию экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957, 1965; Озерский, 2006). Там не проводится детальный разбор параметров, даётся лишь общее указание, что каждый вид будет занимать некий гиперобъём в пространстве, где осями служат ресурсы. Даже в таком недетализированном виде эта концепция была весьма плодотворна. Концепция ниши сейчас интенсивно модернизируется, создаётся иная концепция в рамках ценогенетики, представления об одномерной нише, о системе ниш в связи с теорией эволюции (Жерихин, 1994; Хлебосолов, 2002; Змитрович, Спиринов, 2005; Савченко, 2010).

Остаётся описать построение этой понятийной рамки.

### КЛАССИФИКАЦИЯ ВЗГЛЯДОВ НА БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Термин «биологическое разнообразие» в научном смысле первым использовал, видимо, Г. Бейтс в 1863 г. (Бейтс, 1958; Лебедева и др., 1999). В применении к охране природы этот термин широко используется со времени работ Р. Десманна (Dasmann, 1968) и Лавджоя (Conservation Biology, 1980).

Разнообразие — фундаментальная характеристика структурного аспекта мира, мерой её является информация (Эшби, 1959; Серавин, 1973; Раутиан, 1988). Информация как мера разнообразия сильно зависит от свойств субъекта — получателя информации (Ляпунов, 1980). Связь количества информации с разнообразием для биологической проблематики была осознана, конечно, уже давно и производились сравнения индексов разнообразия, выстроенных согласно мере Шеннона (Hill, 1973).

### Описания аспектов разнообразия на некотором уровне организации

Интуитивно биологическое разнообразие понимается как совокупность неких отдельных, выделяемых в определённых понятийных рамках: видов, экоморф, геномов и т.п. Все эти многочисленные проявления биоразнообразия предложено обозначать как его *аспекты* (Павлинов, 2007). В литературе не существует обсуждения о возможном количестве таких аспектов. Оно представляется неограниченным: в зависимости от остроумия авторов и общих представлений о том, какие именно объекты можно выделять в живой природе, образуется большое количество всяких аспектов разнообразия. Имеющиеся в литературе описания можно свести к нескольким таким основным аспектам (или типам) типам.

Прежде всего это *таксономическое разнообразие* организмов (Cargoll, 2001): иногда при обсуждении биологического разнообразия прямо утверждается, что оно исчерпывается таксономическим разнообразием (Заварзин, Колотилова, 2001). Чаще всего биоразнообразием называют видовое богатство (MacArthur, 1955; MacArthur, MacArthur, 1961; Margalef, 1969; Raup, 1972; Whittaker, 1972; Connell, 1978; Huston, 1979; Mayr, 1982; Norton, 1986; Ricklefs, 1987; Wilson, 1992; Rosenzweig, 1995; Whittaker et al., 2001; Magurran, 2004). Таксономическое разнообразие обычно представляют как видовое богатство, сумму видов (Гептнер,

1968; Global biodiversity, 1995). Нередко числом видов определяют различные экологические характеристики — сложность биоценозов, богатство пищевых цепей и т.п. (Paine, 1966; Pielou, 1966; Sanders, 1968; Colwell, Coddington, 1994). В эти рамки укладывается обсуждение проблем разнообразия на популяционном уровне (Simpson, 1949).

В связи с таксономическим в настоящее время часто рассматривают *филогенетическое разнообразие*: согласно этой концепции таксономическое разнообразие представляет собой иерархически организованное разнообразие объективно существующих таксонов разного ранга, т.е. филогенетический паттерн в целом, а не просто сумма видов (Eldredge, Cracraft, 1980; Faith, 1992, 1994; Walker, Faith, 1995; Павлинов, 2001). При таком способе понимания разнообразия возникает специфический его аспект, связанный с таксономической иерархией: следует рассматривать разнообразие не в общем случае, а на разных уровнях, для разных рангов таксономической иерархии. Разумеется, в том случае, если вообще выстраивать таксономическую теорию с рангами. Практически ранги сейчас обозначены и используются, хотя новейшая кладистика (по крайней мере некоторые её направления) считает правильным отказаться от фиксированных рангов. Но и для кладистики существуют варианты использования этого понятия, ранги тогда равноправны как порядки кладогенеза (Eldredge, Cracraft, 1980; Panchen, 1992).

*Экологическое разнообразие* — в частности, это разнообразие типов экосистем. Но и вся концепция экологической ниши — это одна из свёрток теории экологического разнообразия. Потому здесь классифицируются разные объекты экологического (биоценотического) плана — обычно, кроме экониш, это биоморфы, но иногда выделяют много единиц в этой области — ландшафты, сообщества, типы растительности и т.п. (Арнольди, Арнольди, 1963; Huston, Huston, 1994; Протасов, 2002; Озерский, 2006, 2009; Миркин с соавт., 2004; Седельников, Сергеев, 2004). Иногда выделяют ещё несколько аспектов — биотическое разнообразие, средовое, экосистемное, биосферное и т.п. (Kratochwil, 1999; Протасов, 2002).

Отдельный аспект биоразнообразия, не совпадающий с видовым, таксономическим, генетическим, — *разнообразие биоморф*. Как представляется, полное представление о био

логическом разнообразии должно включать систему биоморф, пока не разработанную (Чернов, 1991; Любарский, 1992; Кусакин, 1995; Мирабдуллаев, 1997; Криволицкий, 1998; Леонтьев, Акулов, 2004; Pavlinov, 2007; Павлинов, 2010а,б). Теоретическая работа в этом направлении и поиск возможных решений только начинается. Например, предложено считать классификацию биоморф разделом систематики, а биоморфы — особым классом таксонов, чтобы за счёт унификации этих категорий сделать описания таксонов и биоморф сопоставимыми (Павлинов, 2010а).

Ещё один общий аспект биоразнообразия — *морфологическое разнообразие*, формализованное понятием *морфопространства* (McGhee, 1991, 1999; Pavlinov, 2011). В таком понимании это некое пространство, создаваемое трансформациями морфологической структуры: примерно так И.В. Гёте (1957) понимал метаморфоз растений как множество мыслимых преобразований, хотя у Дж. МакГи представления более математизированные, на манер д'Арси Томпсона. Это достаточно близко к представлениям о фенетическом гиперпространстве, в котором признаки соответствуют осям (Sneath, Sokal, 1973), а также к представлениям Г.А. Заварзина (1974) о пространстве логических возможностей. Ещё одна версия теоретического морфопространства — концепт эпигенетического ландшафта (Уоддингтон, 1947; Шишкин, 1988, 2006).

Представление об особом морфологическом разнообразии (*disparity*) возникло достаточно поздно (Erwin, 2007; Павлинов, 2008; Pavlinov, 2011). Ранее этот аспект подразумевался входящим в общий круг сравнительной морфологии и таксономии; с появлением кладистики этот аспект оказалось необходимым выделить в отдельную проблемную область. Когда формализуется и выстраивается представление о морфологическом пространстве, естественно возникает возможность сопоставить его с таксономическим разнообразием. Возникают разные представления об изменениях морфологического устройства по мере эволюции группы и увеличения её таксономического богатства (Mooney, Neige, 2007), идут дискуссии о соотношении *diversity* и *disparity* (Villier, Eble, 2004; Nardin et al., 2006).

Большое количество работ связано с оценкой *генетической* составляющей разнообразия (Nei, 1973; Gregorius, 1988; Groom et al., 2006),

а также других молекулярных видов разнообразия — разнообразия нуклеотидов, белков и т.п. (Pase, 1997). Иногда только для генетических систем выделяют 9 уровней, каждый со своим разнообразием (Седов, 2001).

Рассматриваются и иные объекты, относительно которых уместно говорить о разнообразии, — например, разнообразие планов строения животных (Малаховская, Иванцов, 2003) или связь функционального разнообразия и сложности (Tilman et al., 1997).

Сочетание двух и более разных аспектов разнообразия иногда считается полным, исчерпывающим описанием всего биологического разнообразия. Чаще всего сочетают два аспекта — экологический (биоценотический) и таксономический в результате возникает *экологотаксономический* тип описания разнообразия. Без обсуждения нередко принимается, что этим исчерпывается всё биологическое разнообразие (Eldredge, Cracraft, 1980; Schulze, Mooney, 1994). Другой обычный тип сочетания аспектов — *морфологическо-таксономическое* разнообразие (Foote, 1997a,b; Павлинов, 2008).

### Разнообразие и сложность

В отдельную группу следует выделить работы о понятии «сложность», обсуждающие проблемы, тесно связанные с разнообразием. Это понятие трудно операционализируемо, разбирается в ряде работ, где показано несколько существенно различных способов его общего понимания (Bonner, 1988; Edmonds, 1999; Gould, MacFadden, 2004; Miconi, 2008).

Многим представляется, что сложность систем неким образом связана с их разнообразием: сложность попросту сводится его к числу частей чего-либо. Подразумевается, что чем больше частей в сложном целом, тем оно сложнее, так что хоть какую-то оценку можно дать, посчитав число типов клеток, или типов генов, или число органов. Например, сравнивают число типов клеток, как оно увеличивалось в филогенезе, число морфологических приспособлений и признаков в развитии разных групп организмов, число функциональных специализированных частей (Бердников, 1990; Колчанов, Суслов, 2006; Bonner, 1988, 1998; Carroll, 2001; Valentine et al., 1994; Pepper, Herron, 2008). Например, Кэрролл (Carroll, 2001) показал, что по ходу филогенеза растёт число типов клеток, число макротаксонов, число генов в организмах, морфологическая сложность.

Иное понимание сложности можно найти в работах физиков. Утверждается, что сложность есть то свойство модели, которое затрудняет формулирование общего поведения объекта на данном языке, даже если имеется достаточно полная информация об элементарных компонентах и их взаимоотношениях (Badii, Politi, 1997). Это определение перекликается с известной колмогоровской мерой сложности; для морфологии биологических систем такое представление было сформулировано ещё в начале XX в. (Колмогоров, 1965; Беклемишев, 1994; Любарский, 1994).

Получается, что сложность — это как раз то качество, которое устроено так, что даже когда всё известно об элементах системы и об их сочетаниях, не удаётся вменяемым образом говорить о поведении системы в целом. Это определение сложности точно указывает на проблему, но не даёт средств решения. У физиков есть попытки пройти по очень сложной дороге описания таких сложных объектов — это группа теорий, связанных с теорией хаоса или синергетикой. Некоторые сложные системы там расшифрованы, до некоторой степени стало ясно, как устроена эта сложность, которая состоит из простого и уже ясного, но сама оказывается всё-таки сложной и непонятной.

Однако успехи синергетики пока невелики, от простейших рассматриваемых систем до биологических объектов ещё довольно далеко. И хотя уже есть первые версии теории эволюции на основе идей неравновесной термодинамики (Brooks, Wiley, 1986), не очень ясно, что сможет сделать эта методология, если ей придётся всерьез столкнуться с биологическими задачами. Кажется, понятийную рамку для решения проблем придётся всё же создавать без участия физиков — по крайней мере пока, может быть, потом, в случае успеха, они смогут что-то уточнить и поправить (Adami, 2002; Adami et al., 2000).

#### Указание на уровни организации

К этой группе работ о сложности тесно примыкает другая. Тут проблемы, связанные с разнообразием, рассматриваются через понятие не сложности, а уровня организации. Само понятие «уровень организации» теоретически не рассматривается и подаётся как очевидное, внимание уделяется практическому применению — какие именно традиционно понимаемые уровни организации возникали в

филогенезе и какое число таксонов (=разнообразие) можно приписывать тому или иному уровню.

Уровни организации выделяют, не обсуждая этого понятия, полагая его интуитивно ясным. Например, выделяют три главных уровня: экологическое разнообразие, организменное и генетическое (Global biodiversity..., 1995). Самый простой случай — когда некоторое количество ранее независимых объектов соединяются в один объект и ведут себя теперь как части целого. Тогда кажется естественным говорить о новом уровне организации. Такие уровни рассматривают на самых разных объектах: на возникновении многоклеточности, поведении биоценозов по сравнению с популяциями, поведении генных сетей по сравнению с отдельными генами и т.п. (Колчанов, Суслов, 2006). Такие уровни организации воспринимаются как объективные, существующие вне зависимости от теории. При обсуждении проблемы уровней организации Г.Х. Шапошников (1975, 1976) выделяет: 1) квазисуммативную живую систему 2) потенциально-целостную систему (вид) 3) постоянно целостную систему (макромолекула, клетка, организм, популяция, биогеоценоз). Здесь иерархия выступает как будто наглядно и необходимо.

При этом не обсуждается, однако, что объединение в целое может быть связано со взглядом наблюдателя, с тем, как выделяются функциональные системы. В упомянутой работе (Колчанов, Суслов, 2006) речь идёт о регуляции синтеза белка разными регуляторными воздействиями. То есть можно видеть гены и генные сети, а можно выделять их регуляторы, которые различно активируют эти генные сети — и вот вхождение генов в такие системы считается объективно указывающим на уровни иерархии. Поскольку речь идёт о генах, вскоре разговор переходит на кодирование информации и взаимодействие кодов. Представление генов как кодов заставляет считать уровни организации математическими структурами, выделяемыми в некой системе кодов. И в разговоре о математических структурах, выделяющих те или иные связи между объектами, не заходит речи о теоретической нагруженности самого понятия «уровень организации».

При обсуждении эволюции многоклеточных модель, имеющаяся у наблюдателя (объединение одноклеточных в многоклеточный организм) служит вместо реального объекта

и считается объективным основанием представления об уровнях. Между тем выделяемые уровни совсем не тривиальны и выделение их оказывается весьма теоретически нагруженным. Например, Д. МакШи (McShea, 1996, 2001) выделяет 4 категории сложности, говоря об уровнях организации многоклеточных животных: 1) число физических частей (генов, клеток, органов или организмов); 2) число разных взаимодействий между этими частями; 3) число уровней в иерархии причин; 4) число частей или взаимодействий, которые задают темпоральную или пространственную шкалу.

Ещё сложнее обстоит дело в экологических суждениях об уровнях, которых существует очень много (O'Neil et al., 1986; Емельянов, 1999). Обсуждается экологическая иерархия, её элементами являются экосистемы разного уровня общности. В некотором смысле объективно существуют лишь организмы, прочие их группировки являются теоретическими конструктами. Однако, убедившись в том, что некие конструкты в самом деле проявляются в закономерностях поведения организмов, их также считают объективными. Тут важно отметить, что суждения об уровнях всегда содержат теоретическую компоненту, что не мешает иерархиям существовать «на самом деле».

Скажем, А. Крадохвил (Kratochwil, 1999) выделяет разнообразие популяций и видов; разнообразие сообществ и обитаний; разнообразие ландшафтов, флористическое и фаунистическое разнообразие регионов; изменение типов сообществ в экологическом градиенте. Число таких выделений — неопределённо-большое (Миркин, 1986; Schwabe-Kratochwil, 1999). Ни про какой список нельзя сказать, что нельзя выделить ещё один иерархический уровень сущностей, объектов.

Эти иерархии находятся в сложных соотношениях между собой, пересекаются. Ситуацию уже нельзя описать так, что некие элементарные объекты объединяются в сложные целые. Скорее, в сложных целых выделяют разного уровня компоненты, и связи между ними тоже рассматриваются как отношения иерархические, отношения уровня организации. То же можно видеть при анализе уровней внутри организма. Самые известные деления — на органы и ткани — дополняются иными (например, выделяют функциональные системы и системы органов). Число уровней при рассмотрении устройства клеток столь же неопределённо. То

есть — понятие «уровень организации» не является тривиальным и интуитивно ясным, оно связано с определёнными теориями, в зависимости от предъявленных теорий меняются воззрения на уровни, — при этом понятно, что все эти теории могут иметь практические экспликации, могут предъявить эмпирическую базу.

Во многих случаях в описание биоразнообразия вводится чёткая уровневая структура — но это не привлекает внимания авторов. Например, Д. Франклин рассматривает три главных, с его точки зрения, атрибута разнообразия, на что и обращает специальное внимание, и заодно вводит 4 уровня рассмотрения: регионального ландшафта, сообщества-экосистемы, популяций-видов, генетический (Franklin et al., 1981; Franklin, van Pelt, 2004). Р. Носс (Noss, 1990) выделяет в разнообразии: композицию; элементы — виды, роды, видовое и родовое разнообразие (таксономическое разнообразие); структуру — физическую организацию паттернов ландшафта; т. е. популяционные структуры, физиогномику ландшафтов; функцию — экологические и эволюционные процессы, потоки генов, цепи питания и пр. При этом каждый атрибут состоит из нескольких уровней организации — генетического, популяционного, экосистемного и ландшафтного. Сделано это не только для теоретических нужд, но и для диагностики нарушений экосистем, чтобы иметь индикаторы этих нарушений и проводить разные мероприятия по охране среды, то есть в операциональных целях.

Многочисленные уровни организации выделяет в своей обобщающей работе Ю.Г. Алев (1986): монобиотный (вирусы, прокариоты, одноклеточные), метабиотный (губки, растения, грибы), ценометабиотный, затем надорганизменные уровни — ассоциации монобиоттов (популяции, колонии, группы), ассоциации метабиоттов (популяции, колонии, семьи), ассоциации метабиоттов (популяции, колонии), надорганизменные смешанного состава. Во многих работах строятся подобные классификации, хотя обычно менее подробные (Bailey et al., 2009).

При описании эколого-организационного разнообразия Р. Бамбах (Bambach, 1993, 1999; Bambach et al., 2007; Bush et al., 2007) приходит к представлению о трёхмерном пространстве, выделяя уровень обитания, подвижность и тип питания. Таким же образом выстроена концепция У. Клементса (Clements, 2000): для

описания сукцессии ему требуется привлечь несколько уровней организации, от биохимического до уровня индивидов. С. Неэм с соавт. (Naeem et al., 1999) говорят об уровнях функционирования экосистем и выделяют в разнообразии особые виды, функциональные типы, биоморфы и композиты, а также сообщества из них, отмечают пищевые цепи, схемы экосистем. Имеются работы, целиком посвящённые истории понятия «уровень организации» в экологическом контексте (Rowe, 1961).

Некоторые «горячие» проблемы уже многие десятилетия порождают многочисленные работы с обсуждением уровней организации — например, проблема «сверхорганизма» (Maier, Schneirla, 1935; Schneirla, 1971), колоний общественных насекомых (Campbell, 1990). И в XIX, и в XX веках в этой связи обсуждаются представления об уровне интеграции, проблемы редуционизма, материализма, эмерджентности на каждом уровне, определяется ли поведение природой частей или природой целого, автономии каждого уровня организации. Д. Кэмпбелл (Campbell, 1990) выделяет три измерения понятия уровня организации. Это сами уровни, поведенческо-структурное отображение их, что даёт нам представление о последовательности форм в эволюции, и уровни аналитики при исследовании уровней — от химии до социологии. Кэмпбелл предлагает правила отношений для законов верхних и нижних уровней. Благодаря различению самих уровней и аналитического знания о них, он может высказать частично эмерджентистскую позицию: биология не описывается физикой, микромеханические объяснения не полны. Кэмпбелл вводит представление об обратной каузации, когда высшие уровни определяют поведение низших и рассматривает это понятие в применении к эволюции социальных насекомых с их особым «узлом селекции» — гнездом. Для неорганических систем внутренние узлы селекции также могут быть выделены — например, в кристаллах. Кэмпбелл в соответствии со своим интересом выделяет 10 уровней в описании поведения животных.

В филогенетической систематике проблемы, связанные с рангами и уровнями, обсуждают ещё и в терминах, пришедших из сравнительной анатомии, когда уровень организации понимается как достижение некоторых (граничных, рубежных) морфологических устройств, переводящих организм на новый

уровень в каком-либо отношении. Эта довольно старая идея, идущая ещё от представлений о «лестнице Природы» (Abel, 1929; Huxley, 1958). Как видно, здесь возникает проблема достижения уровней организации, отображающаяся в проблеме рангов — но ведь то же происходит и с экологической иерархией. Вся неопределённо-дробная система экологически означенных уровней должна быть дополнена с точки зрения филогенеза (эволюции сообществ).

Итак, у нас должна быть иерархия организмов — таксономическая и биоморфная, филогенетическая и морфологическая, иерархия сообществ — сукцессионная, ландшафтная, филогенетическая. Мыслима иерархия популяций, что в своё время отображалось в проблеме «подвидовых рангов» в таксономии. Таких отдельных крупных типов иерархий довольно много, причём каждый включает несколько не совпадающих и не сводимых друг к другу конкретных разнообразий.

Такое многообразие разных иерархий с собственными уровнями требует самостоятельного теоретического осмысления. В зависимости от картины мира, от теоретических предпочтений выделяются в качестве основных те или иные типы иерархий. Биологическое разнообразие может быть рассмотрено как целое, которое расчленяется на части (аспекты, уровни) множеством способов, которые равной мере и объективны — т.е. представляют собой в самом деле существующие части, и субъективны — поскольку любое расчленение подразумевает активное вмешательство того, кто так или иначе делит объект.

### ЧАСТЬ И ЦЕЛОЕ

Понятие «уровня организации» связано с представлением о части и целом. Это очень богатая содержанием и слабо в формальном смысле проработанная область теорий. Представления о целом и части входят в багаж теоретической сравнительной анатомии, в теоретическую систему органицизма (Разумовский, 1999), а также связано с понятием «самоорганизация» (впервые использовал У.Р. Эшби в 1947 г.).

Уместно остановиться на одном важном различии, которое считается фундаментальным: придаётся большое значение разделению операций классифицирования и районирования (Мейен, 1978; Каганский, 1990, 1991, 2003;

Чебанов, 2007). Разведение этих понятий различно у разных авторов. Иногда утверждается, что классифицирование имеет дело с целыми и раскладывает их на классы, а районирование — это деление целого на части. Иногда говорится, что классификация имеет отношение к теории множеств, а районирование — к теории систем. С.В. Чебанов (2007) различает операции с логическими и с физическими целыми: с первыми работает классифицирование, со вторыми — районирование. Мейен предлагал считать, что эти операции ведутся по разным логикам: классифицирование оперирует логикой множеств по Кантору, районирование — мереологией Лесневского.

Надо заметить, что целое дано не натурно, что-либо появляется в качестве неделимого лишь в результате установления особого познавательного отношения. То есть понятие «целое» обязательно связано с позицией исследователя и ниоткуда более оно появиться не может. Целое — то, что считается целым в данной познавательной ситуации, задаче или деятельности. Так же, как наблюдатель определяет границы системы и её состав, так же он включается в установление отношений часть-целое. Поэтому различие этих двух видов деятельности — классифицирования и районирования (расчленения) — вторично по отношению к таким более общим операциям, как выделение объекта, формулировка предмета исследования, установление задачи исследования, формулирование типологического универсума и др. (Любарский, 1996а, 1996б). В рамках деятельности иного рода вполне можно разделить то, что считается неделимым при другом подходе.

Пояснить это можно следующим образом. Устойчивость — это тип ответа системы на внешнее воздействие. Наблюдатель определяет границы и состав системы, определяет интервалы тождества — в каких границах мы будем считать систему той же самой или иной. В результате этих решений наблюдателя определяется, изменится ли система значимым образом при воздействии и назовем ли мы её устойчивой. Таким же образом определяется, чем будет данная операция — классифицированием или разделением на части. Определяются границы системы и её структура, и производится ряд действий, которые в одних случаях будут охарактеризованы как классификация неделимых целых, а в других — деление системы на части.

## ОПИСАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ

Итак, начать можно с фундаментального понятия биологического разнообразия. Как теоретический конструкт биологическое разнообразие представлено в ряде работ (Павлинов, 2001, 2010б; Протасов, 2002). При его структурировании как предмете исследования в нём выделяются: аспекты; компоненты; элементы.

*Аспекты* — это выделенные целостные образы биологического разнообразия в соответствии с некоторой интересующей нас группой объектов. Аспектных разнообразий выделяют столько, сколько имеется различных наук, изучающих разнообразие. В литературе указывают таксономическое разнообразие, филогенетическое, морфологическое, экологическое и т.п. (Eldredge, Cracraft, 1980; Schulze, Mooney, 1994; Павлинов, 2001). Предложенные взгляды на биологическое разнообразие — аспекты. То есть каждый предложенный взгляд обращает внимание на сложившийся целостный аспект биологического разнообразия и пытается отобразить всё биологическое разнообразие с некоторой особенной точки зрения — таксономической, экологической, филогенетической и т.п.

*Элементы* биологического разнообразия составляют те объекты, разнообразие которых изучается. Организмы, популяции, сукцессии, экосистемы, ландшафты, биоморфы, клетки, гены и т.п. Выделяется некоторый набор элементов и для него выстраиваются аспекты биологического разнообразия. Ясно, что в рамках одного рассмотрения элементы должны быть одного типа — неверно рассматривать в одном ряду органеллы клетки и сукцессию. То есть сначала выделяется набор элементов, который будет заполнять теоретическое пространство биологического разнообразия. Затем выделяется аспект, который интересуется относительно этих элементов. Например, те же клетки могут интересоваться в филогенетическом аспекте, или экологическом, или биоморфном.

*Компоненты* — группы параметров, измерений, совместно задающих многомерное пространство, в котором могут размещаться представления о биологическом разнообразии. Можно представить себе пространство, в котором хаотично расположены точки — элементы разнообразия. Составленные из них плоскости — аспекты. А координаты, объединяющие плоскости в пространстве — компоненты.

Собственно описанию строения биологического разнообразия из компонент и посвящена эта работа. Число аспектов неопределённо и связано с постановкой задачи. Число элементов очень велико и определено способами выделения элементов в биологической реальности. А число компонент биологического разнообразия счётно и невелико. Именно компоненты биологического разнообразия позволяют сходным образом описывать самые разные теоретические конструты.

Понятие о биологическом разнообразии как теоретический конструктор можно представить следующим образом. Описания изучаемых предметов (организмов, таксонов, биоценозов и т.п.), разнообразие которых представляет интерес, размещены в некотором мыслимом многомерном пространстве — *концептуальном «пространстве биоразнообразия»*. У этих предметов исследователь интересуется определённым аспектом — филогенетическим, биоморфным и т.п. Мерность — это как раз компоненты биологического разнообразия, предлагаемое в данной работе новое понятие.

Для сравнения: Ф. Бэкон предлагал использовать для описания эмпирических данных три вида таблиц, в которые вносятся все результаты: «таблицы сущности или присутствия», «таблицы отклонения или отсутствия в ближайшем», «таблицы степеней или сравнений» (Гуркин, 2000). Л. Круаза (Croizat, 1964), представляя основания своего глобального биологического синтеза, выделил три компонента: пространство, время и форму. Ю.С. Степанов (1985) выделяет три параметра языка — семантику (проблема имени и сущности), синтактику (проблема предикатов, систем отчёта, пространства-времени), прагматику (проблема Я, субъекта), язык тем самым образует пространство мысли, в котором формируются идеи.

Такой способ рассмотрения разнообразия подразумевает применение некоторых глобальных категорий, позволяющих организовать всю массу возможного материала, все мыслимые аспекты в каких-то теоретических рамках и эти аспекты между собой соотносить. Эти категории можно мыслить как оси «пространство биоразнообразия», каждая из которых представляет собой в свёрнутом виде некоторую совокупность параметров.

Представим некий эволюирующий объект, пока без уточнения, какой именно — организм,

биоценоз, часть организма. То, что можно сказать об эволюции, может быть разложено на три группы высказываний: а) *устройство эволюционирующего объекта*; б) *совокупность представлений о существовании этого объекта*; в) *представления о значимости объекта или его признаков*. Таким образом, «пространство биоразнообразия» получается трёхмерным: эти оси можно обозначить как *axis esse*, *axis essentia*, *axis intellectum*. Каждая из них представляет собой отдельную группу параметров, с помощью которых формируется концептуальное «пространство биоразнообразия».

*Первая группа параметров* (ось «х», *esse*) имеет отношение к *морфологии* объектов. Это обобщённое представление о структуре объектов, соответствует мерономии в рамках концепции С.В. Мейена. В эту группу параметров попадают признаки, полученные при измерении и сравнении объектов, все признаки классического описания в таксономии (Павлинов, 2008; McGhee, 1991, 1999; Erwin, 2007). Сюда входят морфология в классическом понимании, физиология, поведение: в структурном описании мы можем одинаково представить и динамическую смену форм, и элементарные поведенческие акты. «Форма и поведение» — краткое обозначение значительно более общего класса характеристик. С точки зрения понятийной схемы Фреге это интенционал, описание внутреннего устройства объектов. В классической философской традиции ближе всего подходит термин «*сущность*».

Важно понимать, что то, что мы будем считать структурой, зависит от нашего выделения объекта. Мерономия в общем её понимании (не по Мейену) вовсе не сводится к упорядоченному разнообразию частей организма: в зависимости от того, как выделен объект, меронами будут и экоморфы, и экониши, и популяции, и стадии сукцессии, ландшафты, сообщества, и даже таксоны. В самом деле, если мы рассматриваем таксоны не с экстенциональной точки зрения, а с интенциональной (Raup, Gould, 1974), когда таксон есть прежде всего его устройство, способ организации, «план строения», при таком рассмотрении меронами общего биологического разнообразия будут так понятия таксоны (архетипы). Что называется «морфологией», зависит от выделения объекта; соответственно, «морфопространство» — это не «пространство органов» и не «пространство признаков», а пространство,

где размещаются модели представлений о внутреннем устройстве частей неких целых, выделение же этих целых и определяет существенным образом, что будет составлять элементы морфопространства (пространства логических возможностей, Заварзин, 1974). Сейчас этот круг вопросов изучается в семантике, в связи с построением онтологии и рассмотрением отношения часть-целое, при этом вводится понятие о меронимах и голонимах (Hjørland, 2007, 2009).

*Вторая группа параметров* (ось «у», *essentia*) — это параметры, связанные с *существованием*. Например, если мы говорим об эволюции, то в эту группу параметров входит время существования эволюирующего объекта. К существованию имеет отношение не только ряд поколений, но и абсолютное время существования, и участок на стратиграфической шкале, и число таксонов определённого ранга (например, видов). Если речь идёт о таксономическом построении, это будет число таксонов определённого ранга, если о разнообразии экологическом — число членов биоморфы или количественные показатели, число особей или просто меры веса. Таким образом, ещё один аспект этой группы параметров — экстенционал. Все эти параметры составляют одну группу, которая объединена названием «параметры *существования*».

Первая группа параметров (упрощённо — «морфология») — *качества*. Это признаки, соотнесённые между собой структуры и их части. А вторая группа параметров — *количества*, это некачественные параметры. Сюда относится число «копий» — неразличимых в некотором аспекте экземпляров одного качества. Это могут быть особи одного вида, копии одного гена, виды одного таксона и т.п. Сюда же относятся параметры времени, количественные характеристики существования. Следует обратить внимание на то, что признание какого-либо аспекта количественным зависит от теоретической позиции наблюдателя. В самом деле, в основе «количества» — неразличённые единицы, которые можно только посчитать, больше с ними ничего нельзя сделать. Что считать неразличимым или различимым, определяется теоретической позицией исследователя. Например, все особи некоторого вида уникальны, все разные. Но возможен теоретический взгляд, игнорирующий эти различия и считающий особи одинаковыми и

неразличимыми — тогда особи можно считать по головам. То же с видами — они все разные, но возможна позиция, когда виды рассматриваются как одинаковые, и тогда их можно пересчитывать.

*Третья группа параметров* (ось «z», *intellectum*) описывает то, каким образом в биологическое разнообразие входит *смысл*. Можно сказать, что эта группа признаков представляет собой «ось объяснения»: она связана с тем, что все наши знания о реальности неразрывно предполагают какое-то объяснение (закон, гипотезу, предсказание и т.п.). А объяснение — это уровни, целостность, редукция и т.п. Наше знание о реальности невозможно выстроить так, чтобы мы имели некоторый дубликат реальности («это сама реальность») и отдельно — наши познавательные операции об этой реальности. Мы получаем всё вместе и выстраиваем с помощью интеллектуальных средств образ реальности.

Для биологов такая терминология непривычна, но её можно свести к обычным понятиям. Как первая группа параметров легко представима для биолога, если её обобщить названием «морфология», так третья группа — это всё, что имеет отношение к уровневости, целостности, вложенности, рангам, значениям и относительному «весу». Всякий раз, когда производится взвешивание морфологических признаков и говорится о большем весе одного в сравнении с другим, когда говорится об уровнях и о том, что одни объекты входят в другие как части, когда говорится о таксономических рангах — во всех таких случаях обращаются к разным группам параметров из этой третьей оси биологического разнообразия.

В качестве примера можно рассмотреть представления об иерархической организации формы. Форма как таковая не включает отношений целое-часть. Действительно, математически, геометрически означенное понятие формы не включает отношения целое-часть. Внешне заданная форма как математическая линия, поверхность или фигура не имеет отношения к целым и частям — только к множествам и элементам. Форму можно задать через координаты точек, через формулу некой кривой, можно описать с помощью компьютерной программы — но не получить отношения целое-часть. Стоит отойти от простых «внешних» форм, как сразу понятие части перестаёт быть интуитивно ясным. Скажем, при взгляде на проекцию

поперечного среза членика усика насекомого или тела червя нельзя сказать, где границы частей. Видимые искривления поверхности могут обозначать границы сегментов (члеников), а могут и не обозначать. В таких случаях привлекаются иные соображения — скажем, эмбриологические, или функциональные. В каждом таком случае выстраивается некая система целей, познавательных задач, где проявляется система аргументации, которая может быть убедительной для данного обоснования — почему именно в данном случае некий морфологический выдел следует считать частью другой морфологической отдельности.

Понятно, что такого рода вопросы не решаются в рамках самой морфологии. Что обозначается как целое и что выделяется как часть, а что нет, зависит от нескольких обстоятельств, которые можно объединить, обозначив их как теоретически нагруженный взгляд наблюдателя. Только в когда добавляются биологически означенные, содержательные представления, возникает возможность говорить о целом и его частях. Определяя научный предмет, точку зрения, познавательную задачу и используемые методы, наблюдатель из простой формы создаёт целое, расчленимое на части. Организм делится на части не единственным образом: существует неопределённо большое число способов разделения его на части, и какой именно способ и подход будут выбраны в данном случае — решается исходя из теоретических соображений. Представления о частях целого возникают, когда эта же самая форма означает дополнительный смысл — что данная форма целая, и в ней могут быть выделены части в связи с некоторой познавательной задачей. Это подтверждается, например, тем, что различие формы в развитии ребенка наступает значительно раньше, чем осознание связи целого и части (Фрумкина, 2004).

Таким образом, третья группа параметров подразумевает такие отношения, которые вносятся теорией, взглядом наблюдателя, в конечном итоге его мировоззренческой позицией. Эта группа параметров описывает состояние нашего познания относительно биологического разнообразия. Мы должны иметь познавательные инструменты для работы с биологическим разнообразием, и такими инструментами являются все эти части, уровни и ранги. Поэтому следует не маскировать эти познавательные средства, а честно представить их в

операциональном виде. Смысл выделения таких параметров в отдельную ось — именно в том, чтобы иметь возможность объективировать их. При разговоре о системе следует сказать, каким образом она выделена, следует указывать принцип выделения частей в целом или хотя бы описывать, как выделена эта часть и в связи с какими соображениями. Именно так можно формализовать неизбежно привносимые субъективные моменты сделать уровни и ранги операциональными единицами анализа.

Важно подчеркнуть: это совсем не произвольные моменты. Обычно «субъективный» принято понимать как «случайный, вымышленный, неустойчивый, зависящий от произвола говорящего». Так, математика имеет дело с отношениями выдуманных объектов — и она вовсе не случайна и не неустойчива, хотя насквозь субъективна. Подобно этому выделение на этой третьей оси — уровни, ранги, целые и части — субъективны, зависят от познавательной позиции, но не случайны и не произвольны.

В рамках данного теоретического конструкта живые объекты предстают как некие структуры, *типы*, каждый из которых может быть представлен множеством *экземпляров*. Качественно морфология одна и та же, а экземпляров с этой морфологией может быть много. С другой стороны, эти структуры состоят из различных частей, составляющих вместе *архетип*, представленный различными *инкарнациями*. Архетип — один и тот же, и он может быть представлен на разных уровнях. Наконец, в количественном аспекте объект может быть представлен как единственная *модель*, представленная разными *экземплификациями*, то есть у нас имеется одно и то же количество разнокачественных объектов. Благодаря этой терминологии можно отображать отношения тождества и различия между объектами по всем трем осям пространства биоразнообразия.

Формулировки наблюдаемых закономерностей очень сильно зависят от уровня описания явлений. Например, при исследовании, справедливо ли правило конкурентного вытеснения Гаузе, оказалось, что ответ зависит от масштаба (уровня) описания явления (Шварц, 2004). Идут дискуссии, полезно ли понятие уровня, ведь уровни взаимодействуют, сливаются, могут отсутствовать для данного объекта, и всё равно надо каждый раз при новом изучении проверять их наличие, предсказания весьма

затруднительны — так полезно ли данное понятие (Guttman, 1976)? Разумеется, концепт уровня пока совершенно недостаточно разработан, но эвристически важен — и поэтому требует доформулирования (MacMahon et al., 1978).

Теперь мы можем свести воедино всю возможную феноменологию биологического разнообразия. Появляется возможность теоретически осмыслить все наблюдаемые параметры таксономических теорий, теорий эволюции и т.д. Прежде эти теории вырабатывали собственные понятия для скрытых параметров, присущих только данной модели и не переводимых на язык иной теории (как адаптивность не переводится на язык других эволюционных концепций). Теперь можно надеяться на сопоставление теорий — они оказываются в пространстве равных возможностей и могут продемонстрировать свою объяснительную силу. В пределе каждый биологический объект может быть задан тройкой чисел на трёх осях-компонентах биологического разнообразия: отображения его структуры — во-первых; отображение количества данных объектов — во-вторых; отображение уровня, соотношения часть-целое с другими биологическими объектами — в-третьих.

Итак, в самом общем виде идея состоит в следующем. Для того, чтобы иметь возможность сопоставления теорий, относящихся к одному природному объекту — к биологическому разнообразию, эволюции и т.п. — необходимо иметь некий теоретический инструмент. Для этого вводится представление о трёхмерном теоретическом пространстве для любых концепций. Каждая теория имеет в таком рамочном пространстве собственную «нишу», т.е. гиперобъём, и разные теории отличаются формой и положением этих гиперобъёмов. Можно отследить синонимичность теорий, если они разными словами говорят одно и то же в рамках предложенных параметров, или отыскать различия теорий, когда они дают разные предсказания о реальности.

К теориям, описывающим биологическое разнообразие, теперь можно применить закон тождества — вещи тождественны, если их качества общие (Лейбниц). Теории, которые в описанном пространстве трёх компонент занимают один и тот же объём — одинаковы. Если все качества общие, но различны количества, предполагаемые теориями — речь идёт о типе

и экземплярах; если все качества общие, а ранги разные — об архетипе и инкарнациях, если количества одинаковы, а качества разные — о модели и экзemplификациях.

Теперь эту идею следует изложить несколько детальнее.

### ПРОСТРАНСТВО ДЛЯ ЖИЗНИ ТЕОРИЙ

Множество существующих теоретических продуктов обычно никак не соотносится между собой, теории изложены в разной терминологии, опираются на разные группы фактов и не вполне ясно, говорят ли они об одном и том же. В такой ситуации естественно ожидать создания рамочной теоретической модели, позволяющей сблизить языки описания, переводить с одного теоретического языка на другой. Любая попытка создать ещё один язык, ещё одну теорию лишь увеличит количество теорий, не сделав их более связанными друг с другом и более конкурирующими. Зато для этой цели подходит язык биоразнообразия. Все эти столь разные теории выговаривают своё содержание в рамках понятий, которые объединены в рамках биологического разнообразия. Эти рамки достаточно широки, чтобы вместить все теоретические конструкты, и они позволяют сравнивать между собой и соотносить близкие теоретические формы.

Поскольку представления о биологическом разнообразии только формируются и не слишком отчётливы, для демонстрации разрабатываемой общей рамочной теоретической модели имеет смысл обратиться к анализу соотношения между разными эволюционными концепциями. Существует значительное количество работ, излагающих ту или иную эволюционную концепцию. Есть много сравнительных работ, авторы которых берут на себя труд сопоставить две-три концепции эволюции и сделать вывод об их сильных и слабых сторонах. Существуют обзорные работы, где перечислены возможные эволюционные концепции. Чаще всего упоминают СТЭ, нейтрализм, некоторые формы ламаркизма, номогенез, ЭТЭ. Однако в каждом виде концепций выделяют различные варианты, иногда отличающиеся очень сильно. Многие направления, призванные включить в СТЭ области фактов, традиционно являвшиеся опорой номогенетиков, приводят к появлению всё новых концепций. Обзоры и варианты концепций можно найти во многих публикациях (Gould, Lewontin, 1979; Кимура, 1985;

Красилов, 1986; Williams, 1992; Raff, 1996, 2000; Godfrey-Smith, 2001; Gilbert, 2000, 2003; Гродницкий, 2002; Расницын, 2002; Arthur, 2002; Baguna, Garcia-Fernandez, 2003; Varmuza, 2003; Павлинов, 2004, 2005a,б; Lewens, 2004, 2009; Raff, Love, 2004; Weaver et al., 2004; Carroll, 2005, 2008; Назаров, 2007; Jablonka, Lamb, 2007; Rose, Oakley, 2007; Loewe, 2009).

В подобных исследованиях эволюционные концепции сопоставляются так, будто их и в самом деле можно сравнить непосредственно. При этом исходят из такого простейшего представления: существует мир фактов, общий для всех, есть несколько теорий для одной и той же области фактов, и теоретик, сопоставляющий теории, берёт одну за другой и сравнивает с фактами, делая заключение — где какая теория «хромает». Однако такое представление плохо согласуется с рациональной критикой (Mahner, Bunge, 1997; Barnosky, Kraatz, 2007; Vock, 2007; Fitzhugh, 2008). Факты не существуют вне интерпретаций и теорий. Теории не существуют изолированно, как логические конструкты, они представляют собой очень сложные понятийные комплексы с ядром и защитной периферией (Лакатос, 1995). Теории очень сильно связаны с мировоззренческими установками, с картиной мира исследователя. По крайней мере так обстоит дело в эволюционистике: если не хочется признавать это для разных других областей знания, можно отметить, что для эволюционных теорий это верно. Интерпретативная нагрузка на факты очень велика, и очень велик диапазон, в котором одни и те же факты могут быть преобразованы в поддержку той или иной теории.

Мне представляется, что в отношении изолированных теорий — дарвинизма, ламаркизма, молекулярной филогенетики, классической фенетики, эволюционной типологии, креационизма (если допустить его до сравнения) и т.п. — такие прямые сравнения невозможны. Каждый адепт убежден, что способен всё объяснить. Но эти теории имеют слишком малый багаж общих понятий. Скажем, у ламаркизма есть представление о изначальной активности и стремлении к прогрессу — с чем это сопоставлять в производных дарвинизма? Остаётся подсыпать фактов (они есть всегда, ими можно что угодно доказать и опровергнуть, ведь для активности у ламаркистов есть свои факты), указать противоречащие факты и отвергнуть понятие как ложное (Шаталкин, 2009).

Отдельными определениями терминов ситуацию, как мне кажется, не разрешить. Скажем, говорится, что эволюция есть процесс исторического *развития организмов* в ряду поколений. Однако понятие «развития» привнесено из философии, никакой «теории развития» нет и это слово служит лишь отсылкой к частным примерам, которые принято называть «развитием». Тем самым это слово в определении эволюции — пустое. Другое важное слово — «организм» — также не имеет вменяемого определения (Короткова, 1979). Понятно, что некоторые совокупности объектов привычно называть таким образом, но что это за категория, каковы её границы, в самом ли деле всё живое представлено организмами — эти вопросы не выяснены. Остальные слова — дублирующая обёртка: может ли быть развитие не процессом? Таким образом, определения только обманывают внешней ясностью, создавая видимость порядка и наличия теории, хотя на деле за терминами не стоит понятийного содержания, есть лишь значки, отсылающие к ограниченной группе примеров.

Понятие эволюции сводится к тому, что некие «живые целостности» неким образом изменяются. Но по негласной договоренности писчий мел не принято называть результатом эволюции. Фенотипом называют все внешние формы, принимаемые в результате развертки генетического кода; тем самым садовая беседка входит в фенотип деревьев. Определения не озабочены четким обозначением ограничений, они кажутся естественными и сами собой понятными, между тем фундаментальные понятия давно уже контринтуитивны. Исторически сложились темы, о которых говорят в связи с эволюцией. Но это довольно плохо ограниченное понятие и не очень ясно, каким образом об эволюции нельзя говорить, не выявлена система запретов. Изменения поколений звёзд и изменения биоценозов, посмертное изменение органических остатков и изменение результатов деятельности живых существ обычно не включают в эволюцию, хотя отдельные авторы высказываются за то, чтобы из этого приграничного ряда примеров что-нибудь выбрать и тоже говорить об эволюции.

Каждая теория эволюции имеет некий ореол, сопутствующее мировоззрение, в рамках которого она кажется правильной, естественной и логично объясняющей факты. Мировоззрения передаются очень трудно. Имеющиеся

попытки сравнивать теории эволюции по большей части состоят в том, что сторонник некоего мировоззрения перетолковывает сказанное так, чтобы это поместилось в его мировоззрение.

В операциональном смысле разные теории эволюции выстроены на разных базовых понятиях, которые просто не используются в иных теоретических системах. Например, фундаментальным понятием для ЭТЭ является устойчивость (преемственность). Это понятие возводится ко второму началу термодинамики, оно пронизывает всю концепцию ЭТЭ и является очень важным регулятивным понятием. Между тем, те критики, которые сравнивают СТЭ и ЭТЭ, вынуждены обходить этот вопрос — просто потому, что в СТЭ этого понятия нет. В рамках СТЭ на это понятие будет реакция вроде «ну, это слишком глубоко копают». СТЭ предпочитает, хотя по большей части негласно, полагать живые системы аналитически расчленимыми, то есть признаки, или гены, или какие-то иные элементы у живых полагаются независимыми, они не коррелируют друг с другом или коррелируют пренебрежимо мало, так что весь анализ ситуации строится, исходя из презумпции, что можно выделить некие элементарные ситуации, процессы, «штуки», и с их помощью проверять утверждения иных концепций. С точки зрения ЭТЭ это вообще недопустимая операция — так быть не может, потому что так не бывает. С точки зрения СТЭ вся ЭТЭ уместается как небольшая вариация, основанная на эффекте Болдуина (*Evolution and Learning...*, 2003), с точки зрения ЭТЭ — СТЭ представляет собой вырожденный случай относительной независимости рассматриваемых признаков.

В таком круге взаимного непонимания можно существовать неопределённо долго — точнее, сколько позволит социальная ситуация. В научном плане концепции могут спорить бесконечно; в социальном плане сторонники одной из них могут вымереть, так что за неявкой соперников победит более массовая (Кун, 1977). К истине эти процессы отношения не имеют, так что можно не говорить о борьбе за существование среди ученых и научных школ.

И вот в такой ситуации хотелось бы представить некоторую понятийную систему, достаточно обширную, чтобы вмещать самые разные концепции развития. До сих пор у каждой теории были собственные, приватизированные ею понятия, непередаваемые на язык

иных теорий. Ведь даже понятие наследования приобретенных признаков не транслируется адекватно из ламаркизма в дарвинизм — в рамках каждой концепции это понятие трактуют в соответствии с определённым мировоззрением (Шаталкин, 2009), и сторонники СТЭ просто отказываются считать, что тут возможны вариации. У каждой из концепций (в случае её доминирующего положения) находятся достаточно фанатичные приверженцы, которые уверены в своей правоте и толкуют взгляды противников так, что уже никакая критика не нужна. Например, чрезвычайно трудным оказывается перевод понятия «врождённости» признака или реакции. Когда-то казалось, что отличить врождённое от неврождённого очень легко, сейчас выясняется, что имеется множество способов, каким некий признак может появляться у организма. Хороший пример в этом отношении — одно из классических понятий сравнительной анатомии, врождённые корреляции и корреляции, возникающие в онтогенезе (Шмальгаузен, 1938). Различить эти случаи чрезвычайно трудно.

Если бы можно было представить свободную, обширную систему понятий, в которые бы входила не одна-единственная, а множество концепций развития, самых разных — может быть, это могло бы способствовать разговору между разными эволюционными концепциями в более вменяемых формах. Такую систему пробовали создавать в рамках разного рода философских направлений, но биологии такие понятийные системы не очень помогают. Например, философию Гегеля можно назвать философией, специально приспособленной для обсуждения процессов развития. Однако вряд ли какой биолог легко найдет в своём материале «диалектическое звено развития» или что-то подобное. Термины философии неоперациональны в рамках естественных наук. Поэтому требуется хотя бы гипотеза о системе понятий, достаточно общей по отношению к множеству теорий эволюции — и в то же время операциональной.

Итак, для содержательного разговора о теориях эволюции кажется необходимым создать некоторое концептуальное пространство, в котором могли бы развиваться разные теории. Тут принципиально именно то, чтобы поле, ограниченное этими понятиями, подходило не единственной симпатичной автору концепции, а чтобы оно задавало некую размерность,

некий когнитивный гиперобъём (Когнитивные исследования, 2009), в котором могут сосуществовать разные концепции эволюции. Когда такие понятия созданы, когда есть пространство для жизни теорий эволюции — вот тогда их можно сравнивать, потому что они оказываются сопоставимы.

Такое концептуальное пространство для различных теорий развития, самым известным классом которых являются эволюционные теории, может дать общая теория биологического разнообразия.

### **Ось абсцисс: «морфология»**

Эта ось представляет собой особое признаковое пространство — пространство «морфологии», понимаемой в самом общем смысле. Здесь конструируется бесконечное количество осей, на каждой из которых откладывается свой признак или своё сочетание признаков. Этим осей всегда столько, сколько нам надо — они порождаются задачами различения таксонов (Collar et al., 2005).

Вся морфология представлена в виде бесчисленного множества признаков с собственными (разными) шкалами для каждого признака. У одних признаков эти шкалы количественные, у других — дискретные, означенные лишь в немногих точках, прерывные, некоторые шкалы достаточно объективированы, другие — принципиально сравнительные, это шкалы, показывающие сравнение двух разных признаков, их корреляцию или иное отношение. Так что графики признаков могут быть самыми разными — плавными, с разрывами, точечные и т.п. Там есть шкалы, отличающиеся лишь субъективной, экспертной оценкой, есть измеряемые очень точно, есть проявляющиеся лишь в отношениях с чем-то другим, есть задаваемые корреляцией нескольких параметров по сложной формуле. И всё это множество шкал, всё морфологическое пространство, всё, что известно о живой форме, редуцировано до одной оси абсцисс.

Как уже говорилось, с традиционно понимаемой морфологией это пространство тождественно, только если рассматриваются организмы. Тогда это морфологическое пространство в самом деле сводится к признакам морфологии организмов. Но если выделенные элементы разнообразия — не организмы, морфопространство будет заполнено иными объектами. Например, связями генных сетей,

функциональными зависимостями органов или отношениями архетипов, экологическими отношениями и пр.

И вот в этом довольно сложно устроенном пространстве существуют помещённые туда и специальным образом подготовленные признаки таксонов — переведённые в признаковую форму морфологические отличия. Всю эту сложность метафорически выражают в виде оси абсцисс для дендрограммы или кладограммы, когда хотят нарисовать ход эволюционного процесса.

Подобные операции по свёртке целого признакового пространства в единое метафорическое обозначение производятся достаточно регулярно. Можно ещё раз напомнить концепцию экологической ниши (Hutchinson, 1957, 1965). Хатчинсон представлял себе «экологическое пространство» в рамках произвольного количества координатных осей — температуры, влажности и т.п. Полученный гиперобъём включает разнообразные экологические ниши видов. В подавляющем большинстве случаев установить, какие же именно факторы и как (количественно) ограничивают экологическую нишу, не представляется возможным. Однако понятие оказалось полезным даже и в этой, метафорической форме, и уже обросло дополнительными концепциями (ниша фундаментальная, реализованная, лицензия и пр. — Gunther, 1949; Левченко, 1993, 2004; Старобогатов, Левченко, 1993). Понятие продолжает обсуждаться и уточняться (Бигон с соавт., 1989; Озерский, 2006).

Точно так же вводится пространство морфологии: неопределённое количество координат позволяет задать гиперобъём, в котором размещается морфологическая изменчивость таксона (визуализации адаптивного ландшафта и теоретического морфопространства: McGhee, 2007). Возникает возможность рисовать морфологический ландшафт — горы и долины, провалы невозможных сочетаний признаков, пики, обозначающие частые и используемые варианты. Некоторые группы признаков — например, связанные с морфологией глаза, уже представлены таким образом. Несколько иной вариант — адаптивный ландшафт по МакГи (McGhee, 2007): по оси абсцисс откладываются морфологические признаки, а по вертикальной оси — адаптивность, значимость признака. Об этой «вертикальной оси» мы будем говорить в дальнейшем.

Пространство морфологии в определённом отношении изоморфно пространству экологии: значимые экологические факторы находят то или иное отражение в устройстве организма. Организм развёрнут во внешний мир, его морфологические особенности являются зеркалом экологических признаков (понятие эктосоматических и эндосоматических признаков по А.Н. Северцову, см.: Раутиан, 1988). Благодаря этому обстоятельству в том когнитивном пространстве, которое предназначено для размещения эволюционных концепций, не требуется отдельная ось экологии. Всё, что значимо для данной организации в среде, находит отображение в морфологическом строении данной организации.

Мы получили сложный образ. Многомерное пространство из множества осей для разных признаков как-то свертывается, чтобы породить единственную ось «х» — глобальный параметр при рассмотрении биологического разнообразия. Отметим, что при описании морфологических отношений, при размещении признаков в этом морфопространстве часто приходится говорить об уровнях признаков. Изображаются процессы нескольких уровней, вложенные друг в друга.

С помощью уровневого представления выясняется сходство и различие некоторых мыслимых единств (генов, популяций), отыскивается тот ракурс, в котором они совершают изменения, интересующие исследователя. «Рисунок эволюции», часто представляемый как движущаяся во времени сеть взаимосвязей неких единиц, составляется в зависимости от уровня рассмотрения. На уровне видов картина будет проще, на уровне популяций — сложнее, и ещё сложнее, если учитывать уровень генов, или уровень сиквенсов. Гены, популяции, органы, признаки — множество понятий используется, вкладывается друг в друга, считается в данном случае незначимым или, напротив, отображается — чтобы сделать наглядным процесс расхождения «эволюционных линий».

Разумеется, всякий раз мы проверяем сходство одних признаков по сходствам других признаков. О том, что есть конвергентные признаки, мы узнаем, изучив признаки дивергентные. Каждый раз имеет место суждение: хотя по таким-то признакам эти группы очень близки, имеются другие группы признаков, их отличающие, и мы делаем вывод, что это поверхностное, вторичное, конвергентное сходство, а

истинная картина эволюции выглядит иначе, таким-то образом.

Все эти «сложности» относятся к наиболее понятной оси, оси абсцисс, где отложена «морфология», признаки. Всё вышеизложенное очень хорошо известно, это уровень подразумеваемого, при необходимости легко можно эксплицировать операции, с помощью которых некое морфологическое или таксономическое решение свёрнуто до уровня оси абсцисс на дендрограмме.

Тут следует подчеркнуть, пожалуй, лишь один не часто проговариваемый момент. Элементарной единицы, от которой можно отталкиваться и собирать как из конструктора все над ней стоящие, не существует. Поэтому нет уровня детальности, который был бы элементарным по отношению ко всем остальным, есть лишь множество операционально выделяемых уровней, помогающих разобраться в той или иной задаче.

Дело в том, что глубину анализа задает исследователь, объективно в оси нет дна. Так, некий признак можно указать по трём изученным музейным образцам; можно исследовать многотысячные выборки из разных популяций и этот признак обростёт тяжелым статистическим обоснованием; можно добавить уровень эмбриологического обеспечения данного признака, обнаружить ещё один слой вариаций и его также учесть в обработке данных о признаке; можно озаботиться генетическим обеспечением данного признака, выявить генную сеть, в работе которой возникает данный морфологический признак, отследить регуляторы работы этой сети. И можно двигаться дальше: любой произвольно взятый признак можно рассматривать всё более детально и строить дендрограмму с иным доказательным базисом. Это делается редко, обычно ничего подобного не делают: исследователь сам решает, какой уровень детальности изучения признака достаточен для его задачи — указания на некую дивергенцию.

Итак, ось абсцисс — это вырожденное пространство признаков, редуцированное изображение морфологии (в её общем понимании). Это условная ось, на которой метафорически изображается любой признак — размер, цвет, форма, поведение и т.п. Если встает вопрос неметафорического изображения, приходится делать сложные операции в признаковом пространстве. Сюда включаются классические

проблемы морфологии: выделение объекта, разделение на части, типификация частей, нахождение признаков, репрезентирующих различия частей, сравнение признаков по их свойству различать объекты, выделение групп признаков, коррелирующих между собой и независимых, выбор одного или группы признаков для решения данной задачи (различения данных таксонов), выбор способа представления признаков, при котором таксоны заметно отличаются — и затем изображение этого на графике.

### Ось ординат: время и количество

Следующий вопрос — что такое «ось ординат», ещё один параметр биологического разнообразия, также объединяющие многие пространства. Самый обычный ответ — это время (Jablonski, 2007). Когда мы рисуем картинку эволюции, по оси ординат откладывается время. Однако есть соображения, которые позволяют ближе понять, какой именно концепт скрывается за этим высказыванием. Если изображается история палеонтологических находок, время может быть обозначено, хотя и в этом случае обозначается не ось абсолютного времени, а некая последовательность стратиграфических эпох, т.е. отсылки к некой «морфологии» — морфологии вмещающего тела (собственное время системы).

Однако эволюционную картинку можно изобразить и без всяких данных о палеонтологии, и это сплошь и рядом делается. Время тут наносится «условно», просто потому что мы знаем, что там должно быть время. Но ведь состояния признаков, которыми мы изображаем таксоны, никак хронологически не маркированы. Что же изображается по оси ординат?

Ось абсцисс представляет собой вырожденное выражение морфологического пространства, в котором, вообще говоря, могут быть отображены все формы и структуры всех организмов, представленные в виде признаков и размещённые на множестве шкал разных типов. Ось ординат также является крайне вырожденным изображением особенного пространства. Это — собственная изменчивость морфологической системы, динамический аспект изменчивости и преемственности. Подразумевается, что сходные признаки могут быть представлены как нечто одинаковое, неразличённое. Важно напомнить об этом, чтобы проблематизировать ось времени, чтобы избавиться

от натуралистического предрассудка, что «там отложены миллионы лет».

Для отображения на вырожденной эволюционной картинке (кладограмме, филограмме) выбраны те линии преемственности, которые сближают потомков одного предка. Есть и другие линии преемственности, они сближают потомков разных предков, но картинка рисуется так, чтобы потомки одного предка были сближены.

Пространство динамической изменчивости объединяет шкалы преемственности различных морфо процессов. Это собственная изменчивость морфологической системы, отображённая на собственную изменчивость других морфологических систем, совместно изображаемых на графике. Собственная изменчивость — это собственное время системы (Мейен, 1983, 1984; Левич, 1986; Раутиан, 2006), ритмика её структурных изменений. Например, для животного, развивающегося с метаморфозом, имеется собственная ритмика морфо процессов, обозначаемая стадиями метаморфоза. Когда рисуют картины онтогенеза, то так же привычно, как палеонтологи размечают одну из осей названиями эпох и периодов, эмбриологи размечают ось стадиями развития. В онтогенетических явлениях мы встречаемся с повторяющимися процессами, а в эволюционных явлениях — также и с неповторяющимися, и тем не менее у любой эволюционной системы есть времена повышенной изменчивости и пониженной (Gould, Eldredge, 1977). Это составляет её собственное время, собственную её динамику.

Когда мы задаемся целью сопоставить собственные времена различных, произвольно выбранных нами таксонов, мы редуцируем всю эту изменчивость до единой шкалы времени, которая мыслится общей и вмещающей для любых процессов. Хотя возможны ситуации, когда такое представление будет противоречивым. Допустим, мы находим организмы, находящиеся в виде цист, неизменных покоящихся стадий, 4 млрд. лет. И хотим сопоставить их с какими-то современными организмами. Для тех найденных нами древних цист не означена ось времени — тем не менее, мы уверенно расположим их на этой оси. Существуют организмы, живущие «с перерывами», представлять их на единой оси абсолютного времени надо осторожно, учитывая особенности, иначе мы не получим осмысленного результата. Но

обычно считается, что отобразить любое существование на абсолютной оси времени — тривиальная задача, и на этой оси ординат откладываются точки, указывающие на время существования форм (признаков).

Если попытаться объединить все параметры, которые откладываются на этой группе осей, которая обычно понимается как абсолютное время, как простая хронологическая ось, то выясняется — это ось существования. На ней откладываются количественные параметры существования объекта. Поэтому там есть оси для разных видов длительности — для абсолютного времени (времени солнечной системы), для относительных времен тех или иных процессов (палеонтологических периодов; периодов развития зародыша).

Эта «ось времени» — на деле такое же свёрнутое пространство с множеством осей, как и «ось морфологии». Это совокупность осей, на которых отображаются длительности и количества. Количество — такой же показатель существования, как и длительность. И потому графики, где одна из осей — количество особей, также могут быть распознаны как имеющие отношение к этому пространству существования.

Существуют зависимости, рисующие отношение между разными осями внутри «пространства существования». Например, в рамках теории перемежающегося равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Татаринев, 1987; Gould, 1992;) утверждается, что филогенез складывается из длительных направленных трендов специализации и кратких периодов дестабилизации (Раутиан, 2006). То есть следует ожидать, что в эволюции каждой крупной ветви будут длительные периоды увеличения числа подтаксонов и лишь очень редкие события появления новых таксонов высокого ранга.

Кроме времени в разных его выражениях — абсолютном и собственном времени для разных систем — к этой координате биологического разнообразия относятся также количественные закономерности иного рода: они связаны с размером и весом, с пространством и численностью или плотностью особей. Всякий раз, выясняя закономерность, в которой соотносятся некие структурные признаки с их представленностью, существованием, частотой присутствия — привлекают в анализ данные из этой системы компонент.

Итак, выяснилось, что на осях абсцисс и ординат отложены очень нетривиальные вещи.

Ось абсцисс метафорическое свёрнутое *пространство признаков, пространство морфологии*. Ось ординат — не просто время, это собственное время системы, абсолютное время; но даже и не только время. Создавая эту ось, во многих графиках отображают не столько течение процесса, сколько само натурное существование объектов. Таким образом, ось ординат — это ось существования, в метафорической форме представленная свёртка целого *пространства измерений существования*.

Существование, кроме времени, мы описываем, опираясь на представления о «количестве». Количество — это тоже мера существования. Когда некоторые «сущности» рассматриваются как одинаковые, возникает множество разных представлений об их «количестве». Распространены графики зависимости одного морфологического признака от другого: например, график связи размера животного и размера его мозга или связи линейного размера и веса тела. Здесь множество картинок показывает связь между двумя морфологическими осями. Столь же распространены картинки про существование. Очень обычный жанр картинок в палеонтологии — указывать количество чего-либо во времени. Сколько таких-то находок по периодам, с обсуждением пиков частоты находок и провалов частоты, возникновений и вымираний, численности популяции, числа видов на определённой площади или в промежутке времени, или длительности, число таксонов определённого ранга в каких-то условиях. Поскольку на графике можно изобразить и сопоставить, скажем, численность особей в разных условиях, такие графики считаются отображающими степень благоприятности среды. Это — множество картинок, которые строят для двух разных осей в общем пространстве существования. Обычный график роста популяции — соотношение времени и числа особей. То и другое — показатели существования, это разные оси из пространства существования и длительностей.

Возвращаясь к оси морфологии, можно спросить: если на иной оси отражаются количественные меры существования, то разве морфология — это нечто несуществующее? Ответить можно таким образом: в том числе и несуществующее. Как только речь идёт о форме, мы попадает в область пространства логических возможностей и мыслим не только данные формы, но и гипотетическое их продолжение.

Самый простой пример: ни одно измерение линейных размеров или весов особей в популяции не даёт сплошной кривой, и тем не менее считается, что все промежутки заполнены. Производится интерполяция данных о форме, между предельными размерами полагаются данными все промежуточные значения. Производятся также и экстраполяции — скажем, типологические экстраполяции, которыми наполнена палеонтология. Очень многое, считающееся известным и уверенно наносимое на ось морфологии, — только следствие разного рода обобщений в пространстве логических возможностей. Тогда становится яснее, чем является ось морфологии: это пространство, в котором мы мысленно помещаем «сущности», если говорить языком философии, а другая рассмотренная ось — конечно, ось «существования».

Итак, оси абсцисс и ординат на обычном рисунке дендрограммы представляют собой свернутые и вырожденные оси, отсылающие к двум очень сложно устроенным мирам. Один из них — это мир *форм, сущностей*, если говорить философским языком; он же — мир *признаков* и состояний признаков, если говорить языком операциональным. Другой мир — мир *существования*, мир длительностей, здесь говорят лишь об оси *времени* и об оси *количества*, измеряемой в «штуках». Это могут быть особи, находки (части), виды, роды, семейства, типы, царства — эти «штуки» на графиках бывают очень разные. Можно напомнить, что энтропия — монотонная неубывающая функция времени. То есть ось времени-длительности-существования — это также ось энтропии.

### Ось аппликат

Кроме осей сущности и существования для описания пространства рассуждений об эволюции, о развитии биологических систем, в широком смысле — для биологического разнообразия требуется ещё одна ось — смысла, понимания.

Это «невесомое» понятие менее вполне операционально работает в биологии. Каждый раз при описании некоторой фиксированной системы значений — таксономических, морфологических и всяких иных — приходится выходить к понятиям уровней организации или рангов. Эти понятия как-то ограничивают объекты, проводят среди них границы. Таким же образом работают понятия целого и части. Без такого рода понятий невозможно обсуждать

естественные тела — и тем не менее эти понятия могут быть введены только при учёте позиции некоего наблюдателя. Иначе говоря, это теоретикозависимые понятия: невозможно говорить о целом и части, об уровне организации вне некоторой теории. Эти понятия не могут быть выброшены в объективность, они обязательно должны быть фундированы некоторой теорией (такое возможно, лишь если теория наивная и не рефлексивует своих оснований, но это совсем другое дело).

Идея уровней возникает при продумывании объяснения всякого сложного тела. Уровневость, несводимость целого к частям, верхнего уровня к нижним, эмерджентность — свойство познания мира (Hempel, Oppenheim, 1948; Explanations, Predictions, and Laws, 1988; Pitt, 1988). Концепты уровней, целых и т.п. и вводятся для того, чтобы адекватно представлять реальный мир: это не переусложнение картины мира и не выдумка, а естественно возникающие модели для описания наблюдаемых явлений.

Примечательно, что именно в этом в концепте объяснения содержится идея редукции (Sellars, 1967). Редукционизм невозможен вне концепции уровней, частей и целого и т.п.: ему просто нечего будет редуцировать. Редукционизм появляется, когда возникает подозрение, что мы можем обойтись без какого-то познавательного средства, которое мы использовали раньше для объяснения действительности. Редукционизм не может претендовать на исключительную роль в познании — он строго дополнителен к антиредукционизму, эмерджентизму, сам по себе редукционизм столь же непредставим, как понятие левого без понятия правого. Только имея представление о нескольких уровнях, мы можем поставить цель — обойтись без одного из них.

Когда мы описываем биологическое разнообразие как состоящее из множества измеримых элементов, мы уже подразумеваем разные типы отношений среди элементов, разные их уровни. Наиболее часто возникающие отношения между единицами разных уровней — отношения между целым и частью. Однако это не всегда так, возможны и иные типы отношений. Более широкий класс отношений — между множеством и элементом, но и он не исчерпывает уровневые отношения. Эти концепции возникают в рамках элементаризма, представления, что мир есть конструктор, состоящий из

кирпичиков, собранных в более крупные единства, и может быть разобран на эти кирпичики. Но могут быть уровневые отношения и между сетями, и между целыми, которые не описываются в рамках теоретико-множественной идеологии или идеологии часть-целое. Другое дело, что работать с такими представлениями пока затруднительно, не хватает познавательных средств. Уровни без элементов помыслить трудно, но, например, можно представить отношения аспектов — находящихся на разных уровнях. Аспектные отношения не сводятся к отношениям элементов.

Для представления об биологическом разнообразии и эволюции недостаточно одних признаков, апелляции к морфопространству. В рассуждениях о них в той или иной форме проникают уровневые суждения — о таксонах, их рангах, скорости эволюции, уровнях организации, ароморфных изменениях. Некоторые признаки считаются существенными, им придается больший вес, чем другим: за этим действием стоят содержательные соображения — в какой-то форме идёт отсылка к концептам, которые не могут быть прямо изображены на морфологической оси.

Основанием для таких суждений «об уровнях» является то, что на обычных картинках не рисуют, — ось *аппликат*. На этой оси происходит выбор именно того представления, которое мы считаем значимым. Тут обозначается решение, что мы считаем таксонами, а что не составляет единства и это не имеет смысла изображать. Что мы считаем уровнями организации, а что — тривиальной специализацией. Что мы считаем важным направлением эволюции, а что — случайностями осуществления.

Про ось аппликат говорят реже всего, и потому надо подробней описать, что она собой представляет.

Пространство морфологии вырождено до оси конкретных признаков, на которой неким условным образом в рамках одного графика могут быть изображены все самые разные признаки, какие только понадобятся для различения любых таксонов. Пространство существования (динамической преемственности) вырождено до оси длительности, оси количеств и времени. Всё размещено во времени и пространстве, и мы считаем, что способны пространственно представить любой признак (цвет, запах, вкус) и представить во времени любое существование.

Ось аппликат также представляет собой целое огромное и разнообразное пространство, вырожденное для целей графического представления картинок до единственной оси. В неё вырождено целое пространство *идей, смыслов, архетипов, понятий, значимостей*. В этом пространстве происходит *означивание* происходящего в иных пространствах, без него мы лишены возможности понимать, что происходит на других осях.

При вырождении этой оси понятий и смыслов до «морфологии» мы получаем абстрактную шкалу *весов признаков* — численных показателей, которые каким-то образом связаны с нашими представлениями о том, что одни признаки важнее и существенней, чем другие, что одни признаки указывают на истинные формы, а другие ведут лишь к поверхностным и незначимым различиям. На этой оси работают такие понятия, как *адаптивное значение, план строения, уровень организации, ранг таксона, степень устойчивости*: ось таксономических рангов (вид, род... класс, царство), ось уровней меронов (ткань, орган, система органов...), ось уровней организации (список аромофозов), ось уровней устойчивости, ось «планов строения» и т.п.. Это то измерение разнообразия, которое привносится благодаря наличию наблюдателя, выделяющего и понимающего объекты. Вне взгляда наблюдателя закономерности мира не могут быть раскрыты, и законы наблюдения отображаются в общей картине мира с помощью оси аппликат.

Если мы хотим ввести в таксономическую систему меру сходства (различия) таксонов, нам приходится пользоваться категорией ранга (Емельянов, Расницын, 1991). Таким же образом вводятся подобные меры для сходства организации, сходства адаптаций и т.п. Отсюда ясен общий смысл всех подобных категорий в разных понятийный и теоретических системах. Такие понятия, как ранг, уровень, ступень, этап и т.п. несут функцию обеспечения операции сравнения объектов. В связи с чрезвычайной важностью операции сравнения для познания (Раутиан, 2003) эти понятия, несмотря на их субъективность, не могут игнорироваться при построении общей теоретической рамки для понимания разнообразия. Некоторые структуры в рамках данной задачи сравнивать бессмысленно, непродуктивно, они несравнимы, а другие как раз необходимо сравнивать, и это положение дел обозначается формально

категорией уровня (Van Valen, 1973). Приписать структурам один и тот же уровень — значит обозначить их как сопоставимые.

Именно по этой причине отношения уровней нельзя полностью описать как отношение целого и составляющих его частей, класса и составляющих его элементов. Отношение сравнимости — совсем иное отношение, чем отношение иерархическое. Понятия системы и множества выполнены в рамках парадигмы иерархических отношений, а понятие сравнимости основано на операции гомологизации.

Существует богатая история попыток обойтись без представления об уровнях при решении различных проблем, свести дело к количественно-измеримым объективным величинам. Практически во всех вопросах, связанных с разнообразием, можно отыскать такую историю вопроса — редукции уровней. Это обсуждается, в частности, в связи с проблемой таксономических рангов. Можно обратиться и к иному примеру — существует множество попыток измерить скорость эволюции. Когда палеонтологи строят графики скорости эволюции по данным возникновения/вымирания таксонов разного ранга — они рисуют картинки, различающиеся по уровню на оси аппликата. Число таксонов определённого ранга, возникших за период — хорошая мера скорости. Были предложены и другие меры скорости, не апеллирующие к оси аппликата. Например, Дж. Холдейн (Haldane, 1949) предлагал измерять скорость эволюции по величине морфологических изменений в единицу времени. Однако на практике такие измерения оказались неудобными — именно потому, что они слишком разное значат для разных групп (Luria, 1999; Collar et al., 2005). Использование «субъективно определяемых» рангов даёт более объективные результаты.

Примерно такая же судьба у попыток измерения скорости по частоте молекулярных замен в концепции «молекулярных часов» (Hillis et al., 1996; Nei, Kumar, 2000; Bromham, Penny, 2003). Разные «часы» идут с разными скоростями, при детальном исследовании можно надеяться на увеличение сопоставимости результатов разных часов, но пока имеется значительный разнобой. Попросту и в лоб скорость эволюции такими часами не замеряется. В конце концов, видимо, удастся создать коэффициенты пересчёта разных способов определения скорости эволюции, и эти коэффициенты

и будут данными, приходящими с оси аппликата, от взвешивания разных признаков при учёте различных соображений, прямо к часам не относящихся.

Причина затруднений в том, что понятие скорости основано на представлении о твёрдом теле, не изменяющем форму при перемещении. Измерение скорости эволюции подразумевает изменение формы, значит — решение вопроса отождествления форм, когда форма уже не такая, а когда она еще та же самая, но с вариацией. Это принципиально субъективное решение — считать, изменилась форма качественно или лишь количественно. В суждение о скорости эволюции обязательно придёт в той или иной форме уровневые соображения.

К такого рода соображениям относится концепция особенно ценных, ключевых признаков, которые определяют уровни организации, служат симптомом их наличия, своим появлением создают основу для полного синдрома признаков, который разные филы набирают самостоятельно — так называемые «-ации»: маммализация, артроподизация, орнитизация, и т.п. (Татаринов, 1976; Пономаренко, 2004; Feduccia et al., 2005; Курочкин, 2006). Эти признаки обозначаются как признаки ключевого ароморфоза или основного звена развития (Руженцев, 1960; Иорданский, 1977; Van Valen, 1971; Heard, Hauser, 1995; Hunter, 1998). Терминология не устоялась, но эти особые признаки выделены в содержательном составлении эволюционных сценариев и в то же время маркируют особый уровень организации. Эти признаки обладают особой значимостью в морфологической системе и в то же время выделяют таксономические системы, функциональные типы организации и т.п. Ещё недавно подобные морфологические идеи казались похороненными навсегда, но в последние годы просыпается новый интерес к морфологическим обобщениям (Wiens, 2004; Williams, Ebach, 2008; Assis, 2009; Vogt, 2009).

Та же ситуация регулярно возникает в группах сравнительно низкого таксономического уровня. К примеру, таксономия группы семейств Curculionoidea пересматривалась и прежние семейства и подсемейства существенно меняли состав, поскольку выяснилось, что несколько филетических линий независимо проходили через систему град, и прежняя структура семейства долгоносиков (традиционная) в качестве подсемейств принимала

грады, а не клады. То есть кроме хорошо известных случаев артроподизации, брахиоподизации, маммализации, орнитизации, есть и мелкие процессы сходного характера — например, куркулиоизация, становление долгоносиков (Kuschel, 1995; Zherikhin, Gratshev, 1995; Marvaldi et al., 2002).

Попытка изобразить такого рода «-ацию» — это всякий раз попытка «приподнять» плоский рисунок эволюционного дерева, а «приподнимают» его по оси аппликата. На таких рисунках по одной оси изображают ход времени, по другой — дивергенцию таксонов, это обобщённая ось морфологии, а линиями отображают становление важных признаков. Для этого требуется анализ адаптаций, вычленение синдрома признаков, определяющих принадлежность к группе, функциональное значение этих признаков и порядок их возникновения, корреляции между признаками — что возникает с необходимостью при наличии других признаков, а что должно организовываться заново. После всех этих оценок появляется набор взвешенных признаков, которые следует отслеживать в конкретных филогенезах и пересечение этими филогенезами выделенных град показывает направление эволюции — несколько таксонов независимо приобретают один и тот же синдром признаков, так что могли бы быть и полифилетически произошедшие уровни организации, да, собственно, обычно так и происходит и прежний «хороший» таксон оказывается уровнем организации, который делят по числу монофилетических групп.

Процесс направленного становления некой организации оказывается очень широко распространённым (но трудно выявляемым), и каждый раз для описания этого процесса требуется обращаться к понятиям оси «z» — оси значений, или, более операционально выражаясь, — оси весов признаков. В некоторых работах предлагается визуализация эволюционных построений в системе трёх осей, но принципы построения и результаты там совсем иные (Sanchez et al, 1997; Bambach et al, 2007).

Важно подчеркнуть необычность ситуации. Привычно считать параметрами естественного процесса его объективных признаков и качеств. А все «экспертно-определяемые» и «субъективные» характеристики принято по возможности элиминировать или полагать временными, надеясь в дальнейшей работе заменить их на объективные. Можно предложить иное

решение. То, что связано с методологическими операциями выделения объекта исследования, определения цели исследования, то, что возникает как понимание объекта — операционализируется и вносится в работу как самостоятельный пласт характеристик, с которыми предлагается соотноситься так же, как с иными, «объективными» параметрами ситуации, т.е. критически оценивать, проверять, применять. Интересные построения общей системы понятий для объективной и субъективной реальностей ранее уже были сделаны (Урманцев, 1988). Использование таких «субъективных» параметров, как ранг, для построения графиков встречается не часто, но палеонтологи довольно регулярно представляют свои результаты таким образом — для них ранг является важным показателем (Gould et al., 1977).

На оси аппликата выражаются созданные нами под влиянием опыта понятия, в которых выражается этот опыт. Скажем, в механике траектория — это воображаемая линия, она существует только в сознании, а не как физическая данность, и тем не менее очень удобно пользоваться понятием траектории при представлении движения. Ось значений следует ввести в рассуждения об эволюции в явной форме, чтобы отдавать себе отчет, какие операции производятся для получения тех или иных выводов.

Ещё один подход к описанию этого пространства теорий развития связан с операционализацией понятия уровня. Мы имеем ось качеств, рассматриваемых как несводимые друг к другу, — таково пространство морфологии, оно же пространство признаков. Лишь внешним образом они объединяются в организм — само устройство данного теоретического пространства полагает организм внешним условием описания, признаки перечисляются как независимые. Пространство существования, длительности содержит количественные концепты, полагаемые аддитивными. И, наконец, пространство значимостей — та область теории, которая имеет дело с уровнями, то есть с понятием части и целого: только тут некие единства рассматриваются как включенные в другие единства, состоящие из частей. Можно видеть, что такие концепты не могут быть вписаны ни в пространство морфологии, ни в пространство существования.

Надо сказать, само представление о том, какие именно категории концептов могут существовать на этой «оси субъективности», пока

ещё мало развито. Например, эмпирически замечено, что существуют повторяющиеся и в этом смысле воспроизводимые феномены стилей классифицирования. Частично это отражается в существовании присутствующих во всех парадигмах систематики дробителей и объединителей. С другой стороны, при использовании методики свободного классифицирования выявлено несколько таких стилей: «дилетанты» и «педанты» отличаются отношением к сходствам и различиям, «метафористы» и «буквалисты» различно относятся к семантическим обозначениям, «усердные» и «минималисты» создают классификации разной степени глубины, традиционности и оригинальности (Фрумкина, 1984). Существуют стратегии, действующие конструктивно, от признаков, то есть выделяющих сначала признаки объектов и на их основании создающие классы; есть и противоположная стратегия, эмпирическая, когда сначала на основе общего сходства создаётся класс, а затем производится поиск признаков, которые бы могли его выделять.

Тем самым нам надо ясно представлять эти базовые понятия и их взаимоотношения, вариации и т.п., поскольку именно с ними мы имеем дело при обдумывании любых эволюционных гипотез. В некотором смысле это аксиоматика эволюционных теорий, поскольку все прочие эволюционные концепты вырастают внутри когнитивного пространства, ограниченно этими тремя осями. Разумеется, прочие концепции, имеющие дело со статическими представлениями разнообразия, также будут помещаться в указанные рамки.

### ПЛОСКИЕ МИРЫ ПРОЕКЦИЙ

Описаны оси, задано пространство, внутри которого рассматриваются вопросы биологического разнообразия, выстраиваются эволюционные концепции. Теперь осталось описать «стенки коробки» — т.е. некие двумерные плоскости, которые задаются парами наших осей. Раз все наши картинки и графики разнообразия лежат внутри пространства, создаваемого осями абсцисс (признаков), ординат (количества) и аппликат (уровней, весов признаков), то можно посмотреть, как будут выглядеть проекции, если мы по каким-то причинам решим не смотреть на одну из осей. То есть — как будет выглядеть теория, которая не признает какого-то измерения полного «мира биоразнообразия» и «мира теорий развития».

### Теории осмысленной морфологии: плоскость X-Z

Сначала попытаемся представить, что должно быть нарисовано на ближней стенке коробки — плоскости X-Z. По оси абсцисс — морфология, по оси аппликат — веса признаков, их значения. Мы получаем на этой плоскости рисунок «важных признаков», подобно тому, как для опознания лица крайне важен нос и совсем не важны мочки ушей. Это все «практические системы», в первую очередь — диагностические. Когда мы организуем морфологию в «адресную книгу» справочника, или выставляем критерий полезности («ядовитые грибы», «съедобные растения»), или делаем определитель для непрофессионалов, пишем диагностический ключ — когда мы создаем искусственную систему для прагматической цели, мы всегда работаем в плоскости «означенной морфологии». Здесь же помещаются, скажем, описания растений по их фармацевтическому действию, система лекарств.

В самом общем смысле игнорирование времени — это игнорирование существования ради сущности. Картинки, относящиеся к плоскости X-Z получаются, если стараются забыть о том, насколько реализованы некие морфологические идеи, не обращать внимания на время — когда всё подвешено в вечности и существует одновременно, и вымершее, и живущее, и возможное. В этой плоскости собраны системы, которые указывают на места возможных форм, ещё не заполненные существующими объектами: «периодические» системы для биологии, системы возможных морфологических структур, системы для теоретической морфологии. Всякий раз, когда мы говорим о законах организации таксона, оцениваем его адаптивные возможности и занимаемся построением эволюционных сценариев, мы заходим в эту плоскость понятий.

В систематике работа в этой плоскости вполне рутинна: это составление таксономических *диагнозов*. Напомню, диагноз таксона отличается от описания именно тем, что в нём приведены только существенные для отличия таксона признаки. Важно, что у этой системы диагнозов нет временного аспекта, генеалогического, поскольку мы игнорируем ось ординат. Значит, на нашей плоскости X-Z будут изображены самые разные нефилогенетические системы, начиная от систем народной таксономии (Atran, 1990, 1998; Berlin, 1992) и

до «традиционной» систематики. Здесь будут и ненаучные системы, сделанные по принципу полезности, и научные — скажем, линнеевская система.

Одно из возможных направлений, имеющее почтенную историю, но добившееся лишь небольших успехов, — формализация описания в морфологии. В идеале эта деятельность видится как создание системы меронов, подобной системе таксонов, — с точными описаниями, стандартизированной терминологией, формализованным выделением морфологических единиц и пр. (Vogt, 2009; Vogt et al., 2010). Такие попытки производились в рамках меронии С.В. Мейена (Мейен, 1978), в типологии В.Н. Беклемишева (1964) с помощью симметричных преобразований, в работах немецких морфологов XIX — начала XX веков (Troll, 1925; Meeuse, 1986). Однако принципиальные различия морфологических и таксономических выделов крайне затрудняет построение формализованной и объективированной системы. Это направление сейчас развивается лишь одной боковой ветвью, в виде различных способов решения «проблемы гомологии» и аналитического расчленения понятия гомологии.

#### **Теории филогенетики и изменений морфологии: плоскость X-Y**

Следующая плоскость — та, в которой есть время (количество, существование) и некие сущности, «штуки», которые и существуют. При таком рассмотрении игнорируется всё «необъективное»: до конца провести это стремление невозможно, но делается всё, чтобы вывести из рассмотрения всякие субъективные, недостаточно количественные параметры, — все эти ранги, уровни и значения. В этой плоскости побеждать будет тот взгляд, что все признаки весят одинаково, и будут стараться не замечать факт, что само выделение признака — операция, в которой участвует «субъективное».

В этой плоскости мы получаем самые привычные эволюционные картинки в виде всевозможных дендрограмм, режесетей. Всё это — морфологически обеспеченные представления о динамике и преимуществах форм, но без представления об уровнях и рангах таксонов, в пределе — без представления о самих таксонах как осмысленных единствах. Эти изображения вырождаются просто в линии преимущества, на которых можно выделять отдельные бесконечным числом способов. Мы

можем построить сеть сиквенсов, она будет объективна в инструментальном смысле, будет задавать преимущество, а её натурные соответствия можно признавать субъективными и зависящими от трактовки. Сходным образом можно — на ином уровне — понимать таксоны как выделяемые признаками классы, или клады как не имеющие отношения к таксонам. Некоторые теории современной филогенетики чувствительны к таким различиям, другие — нет.

При презентации работ, выполненных в понятийных рамках плоскости X-Y, возникает множество вопросов, которые обычно обозначаются как псевдопроблемы и псевдосущности. Поскольку практически все понятия науки в той или иной степени зависят от наблюдателя, такие упрощающие трактовки различаются лишь степенью радикализма — отвергнуть как несуществующее на самом деле можно что угодно. Уровни организации, ранги таксонов, сами таксоны — всё это может быть элиминировано в зависимости от поставленной задачи. Ведь операционально существуют лишь сплетающиеся сети признаков. Правда, и признаки тоже сконструированы при участии определённой точки зрения. Тогда можно переходить к последовательности нуклеотидов. Видимо, выходом из этой серии редуций будет признание, что то, что считается существующим «на самом деле» — это результат наших операций, это объективность, полученная конструктивным путем — мы производим некоторые операции и получаем результат, он жёстко связан с теми операциями, которые мы производим и неверно представлять, что этот результат существует вне такого рода операций.

На плоскости осей морфологии и существования находятся не только привычные филогенетические картинки. Другой очень частый вид зависимости между осями X и Y — представление морфологической изменчивости. Здесь на одной оси откладывается некий признак, на другой — количество особей с таким признаком. Ось абсцисс обычно представляет разные степени выраженности признака (желательно количественного), а по оси ординат откладывается количество особей с таким выражением признака.

Выше говорилось, что ось Y — это ось существования, на ней откладываются промежутки времени (собственного или абсолютно-го), а также количества, которые указывают на

существование неких «штук» в мире. В обоих случаях речь идёт о некотором распределении. С этой точки зрения графическое представление филогенеза и изменчивости — это два разных «канонических» вида отношений, описывающих зависимость между осью морфологии и осью существования-длительности.

После появления понятия морфологического пространства возникает возможность изучать размеры и форму морфологического гиперобъёма таксона. В большинстве случаев описывается морфология внутри нормы реакции, но существуют и более полные представления, включающие также и морфологию уродств, т.е. полный объём актуализованного морфологического пространства для таксона (Костина с соавт., 1982; Раутиан, Раутиан, 1985). Регулярного исследования тератов добиться трудно, но следует обратить внимание на то, что в генетике накоплен огромный материал по мутациям, который совершенно не освоен с точки зрения морфологии.

Достаточно разные теории занимают близкие положения в рассматриваемой «системе мест», включающей все возможные аспекты биологического разнообразия. Например, в этой плоскости располагаются соперничающие концепции филогенетики, концепции СТЭ и Evo-Devo. Важно отметить, что концепция Evo-Devo возникла на основе особого внимания именно к времени развития — точнее, к проблеме гетерохронии (Gould, 1977; McNamara, 1997; McNamara, McKinney, 2005; Freeman, Hegron, 2004; Minelli, 2003, 2009). Эта «родовая черта» сказывается в постановке проблем: с некоторыми отклонениями, но разные варианты Evo-Devo пытаются соотнести формы («сущности») и время (количественные меры), обычно игнорируя проблемы уровня и значимости.

Всевозможных зависимостей между разными показателями бесконечное количество. Среди них особо ценятся те, которые обозначают какую-то простую связь показателей, и при этом дают важную закономерность изучаемого разнообразия, «раскалывают» его, так что становится понятно, как это огромное разнообразие устроено.

Вот пример из достаточно аккуратно выстроенной области изучения разнообразий — астрономии. Одним из замечательных достижений астрономии является теория эволюции звёзд — главная звёздная последовательность

(Шкловский, 1984). Диаграмма Герцшпрунга–Рассела показывает зависимость между абсолютной звёздной величиной, светимостью, спектральным классом и температурой поверхности звезды. Эта диаграмма показывает зависимость двух существенных параметров звёзд и целиком относится к «морфологическому пространству» оси X. Особенностью этого объекта (звёзды) является то, что график связи двух признаков показывает в том числе и ось времени — диагональная область точек (главная последовательность) соответствует обычной эволюции звезды от возникновения до исчезновения. Здесь мы из морфологического пространства видим ось времени. Связывая на графике несколько очень простых параметров, мы получаем отображение процесса, служащего движущей силой развития звёзд. По типу это такая же диаграмма, какую можно составить для развития организма.

Для биологического разнообразия пока не существует графиков, столь же чётко обрисовывающих многообразие, как главная звёздная последовательность. И всё же можно показать, какие бы это могли быть зависимости по типу, где биология более всего похожа на точные науки, — и в чём отличия. Итак, нужна связь простых параметров, чтобы получить на биологическом материале нечто вроде главной звёздной последовательности, т.е. на основании простых морфологических параметров получить кривую, до определённой степени отображающую ход эволюции. Эту задачу попытался решить Л.Л. Численко (1981). В его работе по одной оси откладывается число видов в крупных таксонах ранга класса или типа, по другой — средний размер организмов. Получена «главная последовательность» развития живого, с несколькими ответвлениями — наподобие того, что было видно для «главной звёздной последовательности», на диаграмме Герцшпрунга–Рассела. По Численко главная последовательность будет выглядеть так: Bacteriae, Saccharomycetes, Cyanophyta, (Flagellata, Diatomea, Coliata), Sarcodina, ..., Articulata, (Coelenterata, Nemertini, Chaetognatha), Mollusca, Chordata. Следующая ступень будет образована Mammalia, если их выделить из Chordata. По сути, это одно из возможных представлений правила Копэ — по ходу эволюции размер возрастает, как показатель, коррелирующий с многими другими общими показателями «интенсивности» жизнедеятельности.

### Теории филогенетического цикла: плоскость Y-Z

Осталась самая незнакомая нам плоскость, о которой крайне редко что-либо говорится. В этой плоскости при рассуждениях об объекте игнорируется вопрос «что именно» — и рассматривается «нечто существующее» без конкретизации, т.е. нечто «существующее без сущности». Для получения данной плоскости возможен такой взгляд: не интересно, с чем именно происходят некие изменения, важнее, каков общий вид этих изменений. Подразумевается, что мы обозначили свой интерес вопросом и можем не раскрывать в операциональных терминах, что именно нас интересует. Это общая стратегия, по которой игнорируется та или иная ось. Например, для работы без оси значимостей (в предшествующем разделе) можно рассуждать так: мы знаем, что есть субъективные моменты, постановка задачи, всякие парадигмы; мы сознаем, что наше исследование проводится исследователем и имеется некий исследовательский интерес — и всё, дальше в нашу работу не входят никакие части, касающиеся самого исследователя. Это такой «игнорирующий объективизм» — не замечать того, от чего хотелось бы избавиться.

На этой плоскости понятий мы должны получить образ взвешенного процесса изменчивости, но морфологически необеспеченного. Мы должны получать ряд понятий, описывающих воплощение некой — например, эволюционной — идеи, но без описания конкретной морфологии и деталей процесса. Картины, получаемые на этой стороне рамочной теории о разнообразии, могут выглядеть различным образом. Как в предыдущей плоскости мы, например, рассматривали «народные», «кулинарные» и «аптекарские» классификации, научные системы нефилогенетического типа, так и на этой плоскости мы будем получать самые разнообразные теоретические продукты.

Например, становление картины возникновения таксона может выглядеть так. Сначала появляются общие идеи. Мы это различаем в понятии ключевого ароморфоза: сначала видим «морфологическую идею», присущую множеству таксонов (филогенетических линий), которые могут попытаться эту идею выполнить. Затем идёт процесс, описанный как ароморфоз. В результате образуется (иногда) новый уровень организации и новый ранг таксонов. В этой плоскости мы имеем образ эволюционных

идей, общего процесса эволюции, от появления идеи до её воплощения, тиражирования с вариациями и вымирания-исчезновения. Но поскольку сюда не включена ось абсцисс (морфология), мы не можем развернуть эту картину до конкретного описания эволюции живого мира. С включением «морфологической оси» мы получаем такую возможность.

Тем самым на оси Y-Z мы получаем серверцовскую картину ароморфозов — общую, принципиальную схему ароморфоза, без указания на конкретные ароморфозы. Мы получаем и схему ключевого ароморфоза Иорданского — опять же, общий абрис этого понятия без деталей его применения к конкретному морфологическому материалу. Здесь же мы будем иметь «идеалистические» картинки «воплощения прообраза» и подобные картины соотношения идеального содержания некоего типа и его воплощений. То есть на этой плоскости у нас имеются общие понятия и идеи относительно эволюционного процесса в целом, которые могут быть развернуты в нечто реальное только с применением оси X, оси морфологии.

К числу концептов, рассматриваемых в данной плоскости, относится очень детально разработанная схема филогенетического цикла (Раутиан, 1988). Некоторые обобщённые параметры (степень дестабилизации, темп эманации, темп диверсификации, темп специализации), которым, кстати сказать, нелегко найти измеряемые соответствия, закономерно изменяются по ходу филогенеза, и эти закономерности могут быть описаны без указания специфики эволюирующего объекта. Этот график связывает время и уровень специализации, т.е. параметр, относящийся у нас к понятиям оси Z. Сюда же относится концепция филогенетического цикла, связывающая число и средний возраст родов, объём свободного экологического пространства в адаптивной зоне семейства, средний размер ниши, занимаемой одним родом, удельная скорость появления и вымирания родов (Марков, Наймарк, 1998). Как видно, в концепции филогенетического цикла мы соотносим несколько количественных характеристик — время, число таксонов некоего уровня, число таксонов с некоторым признаком, и некоторые «уровни значимости», содержательные характеристики поведения некой филы.

Другое направление, также пока очень слабо проявляющееся, — изучение связи количества признаков и ранга таксона. Принято считать,

что это вопрос бессмысленный. Признаков выделяют столько, сколько надо, ранг назначают, ориентируясь на другие таксоны группы, сравнивая выделенный новый таксон с другими по ведущим признакам, или на сестринскую группу и число ветвлений. На деле же есть группы, бедные признаками, где морфология с трудом членится на устойчивые признаки, и группы, очень богатые признаками, где из великого множества устойчивых структур не так просто отобрать наиболее характерные и входящие в диагноз таксона. Например, очень бедна признаками морфология бактерий и грибов.

По этому поводу выстроена теория — у прокариот изменяется физиология, оставляя практически постоянной морфологию, у эукариот, напротив, при очень однообразной физиологии развивается крайне богатая морфология. Но эти немногие соображения не отвечают на общий вопрос: если на некотором материале выделяется  $N$  устойчивых, хороших признаков, каждый обладает некоторым количеством состояний, что позволяет сделать нормальную диагностику, сколько таксонов может быть описано на данном материале?

В работе Арчи (Archie, 1989) дана сводка числа признаков на таксон (род, семейство) по данным разных авторов. У Бремера (Bremer et al., 1999) также приведена таблица соотношения числа признаков и таксонов для нескольких семейств растений. В работе Суминых (Сумина, Сумин, 2010) показано, что имеется некоторое количественно соотношение между числом признаков и числом родов: оно сравнительно постоянно, на каждую группу признаков приходится примерно 10–12 родов. Что означает это отношение и насколько оно соблюдается на других таксономических уровнях (для семейств, отрядов, классов)? Напрашивающийся простейший ответ — это произвольное число группировок, на которое разбивает множество эксперт, имея столько-то различительных признаков. Однако кривая Виллиса тоже некогда считалась артефактом и проявлением субъективизма систематиков, сейчас же придерживаться такой точки зрения уже нет возможности.

Судя по этим работам, по крайней мере не бессмысленно пытаться понять, сколько признаков приходится на таксон. Эти числа, возможно, примерно одного порядка, и в них, возможно, имеются определённые закономерности. Может быть, число признаков для классов

отличается от числа признаков для родов. Без обращения к исследованию данного «пространства теории» — связи оси абсцисс и оси аппликат — такие вопросы не могли быть поставлены регулярным образом. К сожалению, очень мало работ, где бы изучалась зависимость факторов эволюционного времени от числа признаков на оси морфологии.

Может быть, существуют определённые отношения между рангами таксонов и уровнями меронов (Любарский, 1996). Можно было бы также пожелать диаграмм, описывающих связь уровня мерона с рангом определяемого им таксона, но слабая разработанность меронического строения организмов препятствует пока выполнению такой задачи. Данные такого рода рассеяны по необозримой литературе, лишь изредка производятся обзоры, где авторы отмечают, какого уровня таксоны маркируются той или иной морфологической структурой. Такого рода корреляции установлены, например, для макротаксонов моллюсков (Старобогатов, 1989). Другим примером может служить указание на то, что структуры пыльцевого зерна обычно маркируют высшие таксономические уровни (Walker, Doyle, 1975).

К этой плоскости относятся картинки, показывающие связь между рангом таксона и временем его эволюции. Так, тривиальным считается, что чем выше ранг таксона, тем раньше возникли его представители (Benton, Emerson, 2007). У палеонтологов широко распространены графики существования по рангам таксонов (число вымерших и возникших семейств по периодам геохронологической шкалы, число отрядов... и т.п.). Примечательно, что аналогичных графиков с уровнями меронов нет. Между тем мероны не жёстко связаны с таксонами и было бы интересно проследить графики появления/исчезновения тех или иных меронов.

Другой пример закономерности, обнаруженной в плоскости  $Y-Z$ , — феномен архаического разнообразия (Мамкаев, 2004). Утверждается, что у предков изменчивость низших таксонов была очень высокой и соответствует изменчивости очень высокого уровня у таксонов-потомков. То есть, к примеру, внутри архаического предкового рода виды могут отличаться признаками, которые у его потомков задают уровень семейств.

К этой же плоскости — между осями значимости и существования — относится и картинка возрастания сложности по ходу филогенеза:

На оси ординат оложено время, на оси аппликата — сложность. Последнюю измеряют, учитывая число элементов — например, связывая число типов клеток и возраст таксона. Получается гиперболическая зависимость: чем моложе таксон, тем больше в нём типов клеток (Bonner, 1988, 2004; Valentine et al, 1994; McShea, 1996; McShea, Changizi, 2003). По этой характеристике онтогенез и филогенез оказываются подобны: в обоих случаях с ходом времени сложность (упорядоченность) возрастает. Примечательно, что в процессах, связанных с развитием сообществ, ситуация несколько иная: при превышении некоторого уровня сложности упорядоченность начинает снижаться. Впрочем, Эдмонд (Edmonds, 1999) находит возможным в самом общем смысле связать величину сложности и упорядоченность непрямой зависимостью.

Пример очень известных графиков, представляющих отношение величин осей ординат и аппликата, — пирамиды биомасс, цепи питания. Пирамиды биомасс обычно рисуют без обозначения осей, но с рассматриваемой здесь точки зрения их можно представить так: параметры численности — это ось ординат, уровни трофической пирамиды — ось аппликата. При детальном исследовании цепей (сетей) питания в реальных экосистемах образуются крайне сложные картины, очень изменчивые. Свести их в классические пирамиды удаётся, применяя концепцию значимости — считая одни связи неважными, нехарактерными, выделяя некоторые связи, обращая на них особое внимание. Трофические уровни — это теоретический концепт, он берётся «с оси аппликата», и накладывается на данные о численности разных групп, так что получается красивая пирамида.

Изменение значений — неотъемлемая часть описания процесса эволюции. В общем виде на это указал Г. фон Вригт (1986), когда говорил об исследовании истории. «Нетривиальное основание заключается в том, что в процессе понимания и объяснения более недавних событий историк приписывает прошлым событиям такую роль и значение, которыми они не обладали до появления этих новых событий. А поскольку полностью будущее нам неизвестно, мы не можем сейчас знать все характеристики настоящего и прошлого. ...Можно было бы сказать, что полное понимание исторического прошлого предполагает, что будущего нет, что

история окончена» (Вригт, 1986, с. 183). Тем самым появляются новые факты прошлого — уже известные факты приобретают новые значения. Это лишь один из механизмов, которые делают необходимым обращение специального внимания на эту «субъективную» ось. Определённой «наводкой» на уровень рассмотрения является и масштаб, который радикально изменяет представления об объекте. Масштаб рассмотрения в истории изменяется от мельчайших частных личной биографии, описанием буквально поминутного расписания дня — и до крупномасштабных схем, описывающих периоды в тысячи лет. То же происходит с изменением масштаба рассмотрения в географии. Тем самым, изменяя точку зрения на проблему и масштаб, получаем равно объективные и совершенно различные картины, в связи с чем представляется важным точное указание такого «масштаба» по шкале смыслов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из представленного текста ясно, что достаточно полная теория разнообразия, как и развития, обязана включать описание, операциональное во всех трёх плоскостях, описывающее весь понятийный гиперобъём — количественные закономерности существования, потенциальные возможности существенной морфологии, отношения часть-целое по оси значимостей. Очевидно, такой концепции пока нет — хотя, разумеется, каждая из имеющихся теорий полагает, что недостающие ей понятия тривиально могут быть включены в её понятийный аппарат.

Можно обратить внимание на *конечный размер всего этого пространства* теорий развития и концепций биологического разнообразия.

Весь филогенез считается неопределённо длинным, но время жизни отдельного таксона конечно (в принципе), таксоны как статистические величины имеют некий средний возраст. Так, среднее время жизни родов и семейств — десятки или первые сотни млн. лет (Алексеев с соавт., 2001; Марков, 2002). Если на оси существования откладывать не филогенез, а онтогенез, тогда время существования системы принципиально конечно и весьма кратко. Поскольку у онтогенеза циклическое время, ось длительности — это ряд циклов. Нечто подобное может возникать и в филогенезе (Гликман, 1980), при этом если время существования таксона в филогенезе ограничено, возникает идея о

филогенетическом цикле (Раутиан, 1988; Марков, Наймарк, 1998; Foote et al., 2007).

Ось морфологии также может быть ограничена. Изучение изменчивости показывает, что морфологическое пространство устроено сложным образом, имеет определённый рельеф и область нормы окружена обширными, теоретически уходящими в бесконечность и все более невероятными областями аномалий (Костина с соавт., 1982; Раутиан, 1988). Однако в каждом конкретном случае морфопространство не бесконечно — оно задается типом рассматриваемых меронов и может быть весьма невелико. Тем более это очевидно, если обратиться к специфическим проекциям морфологии: скажем, на оси признаков могут быть нуклеотиды, так что позиций будет немного.

Таксономические ранги — едва ли не самая разработанная ось в пространстве значений. В традиционных таксономиях шкала рангов конечна: различают примерно 7 ступеней, сверху шкала ограничена типом. Разумеется, речь идёт о классификациях, учитывающих ранги; возможны и безранговые классификации, и там вообще не возникает такой постановки вопроса.

Таким образом, пространство значений ограничено: можно насчитать не такое уж большое количество ступеней. Тем самым все построения обычно ведутся в небольшой «клетке», а вовсе не в безмерном пространстве: ось длительностей — чуть более десятка подразделений стратиграфической шкалы, ось значимостей — чуть менее десятка подразделений рангов и уровней. С осью морфологии сложнее, но надо отметить, что по сути биология всегда хотела получить ограниченную морфологию — собственно, в этом и состояла реформа Линнея в систематике (Павлинов, Любарский, 2011). И в каждой группе происходит сильное ограничение возможной морфологии немногими рассматриваемыми признаками.

Ещё один важный момент связан с множественностью концепций развития. К развитию относятся процессы, связанные с запоминанием новизны. Но не все теории развития касаются живых объектов: жизнь описывают лишь теории двойного развития — в фило- и онтогенезе (Раутиан, Жерихин, 1997; Арманд с соавт., 1999; Раутиан, 2006). Это несколько групп теорий эволюции, включающие в себя как составную часть теории онтогенеза, то есть филогенез и филоценогенез, включающие онтогенез

и сукцессию. Другая крупная группа теорий развития — обучение; насчитываются многие десятки теорий обучения. Причём как развернутая филогенетическая теория включает по возможности собственную (по крайней мере развернутую на своей предметной базе) теорию онтогенеза, так теория обучения включает теорию инстинкта — а их тоже имеется весьма значительное количество. Ещё одна крупная группа теорий развития — теории иммунитета, врожденного и адаптивного. Наконец, классическая область теорий развития — теории онтогенеза.

Разные теории разнообразия фокусируют внимание на разных его аспектах. Наиболее популярны таксономический и экологический аспекты, где можно пробовать просто считать число видов. Но имеется несколько независимых процессов в «околоэкологической» области, так что только в надорганизменной сфере перечисляют несколько аспектов разнообразия — ландшафтов, сукцессий и филоценогенетических изменений. Концепции морфологического разнообразия пока в основном производны от изучаемых в таксономии диагностических признаков, планов строения и генетически обусловленных форм, связанное с иммунитетом разнообразие почти не учитывается. Разнообразие поведения не упоминается при перечислении аспектов биологического разнообразия: инстинктивные реакции относятся к области видоспецифичной морфологии, а обучение не рассматривается. Не было попыток встроить в теорию разнообразия вопросы эволюции сигнальных систем. Этот перечень позволяет представить, насколько плохо известны пока аспекты разнообразия даже на уровне называния самых обычных, изученных и популярных, и совсем мало попыток совместить разные разнообразия в единой теоретической рамке, позволяющей говорить о сходстве отмечаемых закономерностей.

Важно уметь сопоставлять эти теории, сейчас практически не взаимодействующие. Представление о пространстве трёх измерений — морфологии (сущности), количества (существования) и значимости (целого) призвано соединить столь разные концепции в рамках единого понятийного пространства. Предлагаемая рамочная концепция и может послужить такому сопоставительному описанию разнообразий для построения теорий развития в разных областях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. — Вестник Вавиловского общества генетиков и селекционеров, 11 (2): 307–331.
- Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. 2001. Эволюция таксономического разнообразия. Москва: ГЕОС. 125 с.
- Арефьев С.П. 2003. О биологическом виде. — Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН, 4: 189–191.
- Арманд А.Д., Люри Д.И., Жерихин В.В., Раутиан А.С., Кайданова О.В., Козлова Е.В., Стрелецкий В.Н., Буданов В.Г. 1999. Анатомия кризисов. Москва: Наука. 238 с.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объёме. — Зоологический журнал, 42 (1): 161–183.
- Бейтс Г.У. 1958. Натуралист на реке Амазонке. Москва: Государственное издательство географической литературы. 219 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Москва: Наука. 2 т. 1-й т. — 433 с., 2-й т. — 450 с.
- Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. Москва: Т-во науч. изданий КМК, 1994. 251 с.
- Белоголовый Ю.А. 1915. Живые растворы организмов: Опыты над растворением организмов в культурах. — Приложение № 6 к Временнику Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений им. Х.С. Леденцова. Москва: Московское техническое училище. 180 с.
- Бердников В.А. 1990. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука. 253 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи популяции и сообщества. 2 т. Москва: Мир. 1-й т. — 667 с.; 2-й т. — 477 с.
- Богатырева О.А. 2001. Описание трансформаций сложных на-дорганизованных систем: эволюция, история, сукцессия — Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция). Москва: УРСС. 264 с.
- Волькенштейн М.В. 1988. Биофизика. Москва: Наука. 592 с.
- Вригт Г.Х. фон. 1986. Логико-философские исследования. Москва: Прогресс. 600 с.
- Гааке В. 1900. Происхождение животного мира. Санкт-Петербург: Просвещение. 634 с.
- Гептнер В.Г. 1968. Столетие дарвинизма и книга Э.Майра. — Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. С. 5–13.
- Гёте И.В. 1957. Избранные сочинения по естествознанию. Москва: Изд-во АН СССР. 553 с.
- Гликман Л.С. 1980. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. Москва: Наука. 246 с.
- Гродницкий Д.Л. 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 158 с.
- Гуркин В.А. 2000. Эксперимент в эпоху эллинизма. — Природа, 6: 31–34.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. О перспективах продуктивного развития морфологии животных. — Хоссвелд У. и др. (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. Санкт-Петербург: Fineday Press. С. 269–294.
- Емельянов И.Г. 1999. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев: Международный Соломонов ун-т. 168 с.
- Емельянов А.Ф., Расницын А.П. 1991. Систематика, филогения, кладистика. — Природа, 7: 26–37.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей. — Экосистемные перестройки и эволюция биосферы, Т. 1 Москва: Недра. С. 13–20.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. 1977. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Ленинград: Наука. 236 с.
- Заварзин Г.А. 1974. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. Москва: Наука. 141 с.
- Заварзин Г.А., Колодилова Н.Н. 2001. Введение в природоведческую микробиологию. Москва: Книжный дом «Университет». 256 с.
- Змитрович И.В., Спиринов В.А. 2005. Экологические аспекты видообразования у высших грибов. — Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, 6: 46–68.
- Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы. — Природа, 6: 36–46.
- Каганский В.Л. 1990. Классификация как знание и знание о классификации. — Фрумкина Р.М. (ред.). Язык и структура знания. Москва: Институт языкознания АН СССР. С. 123–140.
- Каганский В.Л. 1991. Классификация, районирование и картирование семантических пространств. — Научно-техническая информация, 2 (3): 1–8.
- Каганский В.Л. 2003. Основные практики и парадигмы районирования. — Региональные исследования, 2: 16–30.
- Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Москва: Мир. 394 с.
- Когнитивные исследования: Проблема развития. 2009. Москва: Ин-т психологии РАН. 352 с.
- Колмогоров А.Н. 1965. Три подхода к определению понятия «количество информации». — Проблемы передачи информации, 1 (1): 3–11.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В. 2006. Кодирование и эволюция сложности биологической организации. — Леонова Т.Б. и др. (ред.). Эволюция

- биосферы и биоразнообразия. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 60–96.
- Короткова Г.П. 1979. Происхождение и эволюция онтогенеза. Ленинград: Ленинградский гос. университет. 293 с.
- Костина И.Л., Раутиан А.С., Раутиан Г.С. 1982. Сравнительная и эволюционная морфология окраски оперения птиц по материалам аберративной изменчивости из фондов Государственного Дарвиновского музея. Москва: Госуд. Дарвиновский музей. 72 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешённые проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 135 с.
- Криволицкий Д.А. 1998. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии, 104 (5): 61–67.
- Кудрин Б.И. 1993. Введение в технетику. Томск: Томский гос. ун-т. 552 с.
- Кудрин Б.И. 2005. Самодостаточность общей и прикладной ценологии. — Техногенная самоорганизация и математический аппарат ценологических исследований. Вып. 28. Ценологические исследования. Москва: Центр системных исследований. 516 с.
- Кун Т. 1977. Структура научных революций. Москва: Прогресс. 300 с.
- Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц. — Зоологический журнал, 85 (3): 283–297.
- Кусакин О.Г. 1995. Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления. — Биология моря, 51 (1–2): 236–262.
- Лакатос И. 1995. Фальсификация и методология научно-исследовательских программ. Москва: Медиум. 235 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. 1999. Биоразнообразие и его оценка. Москва: Изд-во МГУ. 94 с.
- Левич А.П. 1986. Тезисы о времени естественных систем. — Темпоральные аспекты моделирования и прогнозирования в экологии. Рига: Латвийский гос. ун-т. С. 31–66.
- Левич А.П. 1996. Феноменология, применение и происхождение ранговых распределений в биоценозах и экологии как источник идей для техноценозов и экономики. — Математическое описание ценозов и закономерности технетики. Ценологические исследования, вып. 1. Абакан: Центр системных исследований. С. 93–105.
- Левченко В.Ф. 1993. Модели в теории биологической эволюции. Санкт-Петербург: Наука. 383 с.
- Левченко В.Ф. 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Наука. 166 с.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. 2004. Экоморфема органического мира: опыт построения. — Журнал общей биологии, 65 (6): 500–526.
- Лукашов В.В. 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. Москва: Бином. 256 с.
- Любарский Г.Ю. 1992. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм. — Журнал общей биологии, 53 (5): 649–661.
- Любарский Г.Ю. 1994. Судьба «Методологии...». — Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 231–249.
- Любарский Г.Ю. 1996а. Классификация мировоззрений и таксономические исследования. — Павлинов И.Я. (ред.). Современная систематика. Методологические аспекты. Москва: Московский государственный университет. С. 75–123.
- Любарский Г.Ю. 1996б. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 432 с.
- Ляпунов А.А. 1980. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. Москва: Наука. 335 с.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. 2003. Вендские жители Земли. Архангельск: Палеонтологический ин-т РАН. 48 с.
- Мамкаев Ю.В. 2004. Эволюционное значение морфогенетических механизмов. — Биология моря, 30 (6): 415–422.
- Марков А.В. 2002. О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое. — Палеонтологический журнал, 2: 3–13.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. 1998. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. Москва: ГЕОС. 318 с.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов. — Журнал общей биологии, 1978. 39 (4): 495–508.
- Мейен С.В. 1983. Понятие времени и типология объектов (на примере геологии и биологии). — Диалектика в науках о природе и человеке. Москва: Наука. С. 311–317.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. — Системность и эволюция. Москва: Наука. С. 7–32.
- Мирабдуллаев И.М. 1997. Биологическая систематика: филогенетический и экоморфологический подходы. — Вестник зоологии, 31 (4): 11–15.
- Миркин Б.М. 1986. Что такое растительные сообщества. Москва: Наука. 164 с.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. 2004. Значение классификации растительности для современной экологии. — Журнал общей биологии, 65 (2): 167–177.
- Назаров В.И. 2007. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. Москва: ЛКИ. 520 с.
- Озерский П.В. 2006. О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения. — Сборник научных трудов кафедры зоологии Российского государственного педагогич. ун-та им. А.И. Герцена. Вып. 6. С.

- 137–146.
- Озерский П.В. 2009. О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутоэкологии. — Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных, вып. 5. Санкт-Петербург: Тесса С. 11–21.
- Павлинов И.Я. 2001. Концепции систематики и концепции биоразнообразия: проблема взаимодействия. — Журнал общей биологии, 62 (4): 362–366.
- Павлинов И.Я. 2003. Разнообразие классификационных подходов — это нормально. — Журнал общей биологии, 64 (4): 275–291.
- Павлинов И.Я. 2004. Основания новой филогенетики. — Журнал общей биологии, 65 (4): 334–366.
- Павлинов И.Я. 2005а. «Новая филогенетика»: источники и составные части. — Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 15–29.
- Павлинов И.Я. 2005б. Введение в современную филогенетику. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2007. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы. — Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 81–129.
- Павлинов И.Я. 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. — Павлинов И.Я., Калякин М.В. (ред.). Зоологические исследования (Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 49). С. 343–388.
- Павлинов И.Я. 2010а. Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике). — Журнал общей биологии, 71 (2): 187–192
- Павлинов И.Я. 2010б. Содержательные контексты биологической систематики. — Мирошников Ю.И., Покровский М.П. (ред.). Новые идеи в научной классификации (Сборник трудов Ин-та философии и права УрО РАН, 5). Екатеринбург: Ин-т философии и права УрО РАН. С. 240–261.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. 2011. Биологическая систематика: эволюция идей. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 667 с.
- Парамонов А.А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. — Полянский В.И., Полянский Ю.И. (ред.). Современные проблемы эволюционной теории. Ленинград: Наука. С. 342–441.
- Пономаренко А.Г. 2004. Артроподизация и её экологические последствия. — Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Москва: Палеонтологический ин-т РАН. Вып. 6. С. 7–22.
- Попов И.Ю. 2003. Концепции направленной эволюции (ортогенез). — В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. Санкт-Петербург: Ясный день. С. 26–49.
- Попов И.Ю. 2006. Идея направленной эволюции: история и современность. — Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та, 7 (4): 13–19.
- Протасов А.А. 2002. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины. 105 с.
- Разумовский О.С. 1999. Органицизм, синергизм и социобиология как предпосылки бихевиористики. — Философия науки, 2 (6): 45–53.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики. — Труды Русского энтомологического общества. Т. 73. Санкт-Петербург. С. 1–107 с.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. — Меннер В.В., Макридин В.П. (ред.). Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.
- Раутиан А.С. 2003. Апология сравнительного метода. — Кудрин Б.И. (ред.). Любищев и проблемы формы, эволюции и систематики организмов. Труды XXX Любищевских чтений. Москва: Московское общество испытателей природы. С. 85–91.
- Раутиан А.С. 2006. Букет законов эволюции. — Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 20–38.
- Раутиан А.С., Жерихин В.В. 1997. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого. — Журнал общей биологии, 58 (4): 20–47.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С. 1985. Некоторые особенности аномальных фенев. — Фенетика популяций. Материалы III Всесоюзного совещания. Москва: Тип № 9. С. 196.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. — Труды Палеонтологического ин-та АН СССР, 83. Москва: АН СССР. 231 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. Москва: Мир. 404 с.
- Савченко В.К. 2010. Ценогенетика: генетика биотических сообществ. Минск: Белорусская наука. 270 с.
- Седельников В.П., Сергеев М.Г. 2004. Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия: опыт формализации понятийно-терминологического аппарата. — Сибирский экологический журнал, 11 (5): 589–598.
- Седов А.Е. 2001. Иерархические концепции и междисциплинарные связи генетики, запечатлённые в её метафорах: количественный и структурный анализ терминов и высказываний. — Наукосведение, 1: 135–154.
- Серавин Л.Н. 1973. Теория информации с точки зрения биолога. Ленинград: Ленинградский государственный ун-в. 160 с.

- Старобогатов Я.И. 1989. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. — Боркина Л.Я. (ред.) Принципы и методы зоологической систематики (Труды Зоологического ин-та АН СССР, 206). Ленинград: Зоологический ин-т АН СССР. С. 191–222
- Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. 1993. Экоцентрическая концепция макроэволюции. — Журнал общей биологии, 54 (4): 389–407.
- Степанов Ю.С. 1985. В трёхмерном пространстве языка (Семиотические проблемы лингвистики, философии и искусства). Москва: Наука. 335 с.
- Сумина Е.Л., Сумин Д.Л. 2010. О становлении морфогенетических процессов до появления эукариот. — Чарльз Дарвин и современная биология Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г. Санкт-Петербург: Нестор-История. С. 405–420
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. Москва: Наука. 257 с.
- Татаринов Л.П. 1984. Кладистический анализ и филогенетика. — Палеонтологический журнал, 3: 3–16.
- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. Москва: Наука. 251 с.
- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. Москва: Государственное издательство иностранной литературы. 240 с.
- Урманцев Ю.А. 1988. Эволюционистика, или общая теория развития систем природы, общества и мышления. Пушино: Отдел научно-технической информации Научного центра биологических исследований АН СССР. 79 с.
- Федонкин М.А. 2006. Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы). — Пыстин А.М. (ред.). Проблемы геологии и минералогии. Сыктывкар: Геопринт. С. 331–350.
- Фрумкина Р.М. 1984. Цвет, смысл, сходство. Аспекты психолингвистического анализа. Москва: Наука. 175 с.
- Фрумкина Р.М. 2004. Психолингвистика: что мы делаем, когда говорим и думаем. Москва: ГУ ВШЭ. 314 с.
- Хлебосолов Е.И. 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние. — Русский орнитологический журнал, 203: 1019–1037.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. Москва: Наука. 272 с.
- Чарльз Дарвин и современная биология. 2010. — Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). — Санкт-Петербург: Нестор-История. С. 405–420.
- Чебанов С.В. 2007. В какой мере Линней занимался классификацией? — Павлинов И.Я. (ред.). Линнеевский сборник (сборник трудов Зоологического музея МГУ, 48). Москва: Изд-во МГУ. С. 437–454.
- Чебанов С.В. 2009. Многообразие и единство. теоретизирования о способах упорядочивающе-систематизирующей деятельности. — Личность и культура, 1: 34–41, 2: 29–34, 5: 43–47.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы. — Успехи современной биологии, 111 (4): 499–507.
- Черных В.В. 1986. Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. Москва: Наука. 143 с.
- Численко Л.Л. 1981. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. Москва: Московский государственный университет. 208 с.
- Шапошников Г.Х. 1975. Живые системы с малой степенью целостности. — Журнал общей биологии, 36 (3): 323–335.
- Шапошников Г.Х. 1976. Иерархия живых систем. — Журнал общей биологии, 37 (4): 493–505.
- Шаталкин А.И. 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка. Взгляд из XXI века. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 608 с.
- Шварц Е.А. 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 111 с.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс — Современная палеонтология, т. 2. Москва: Недра. С. 142–168.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма. — Онтогенез, 37 (3): 179–198.
- Шкловский И.С. 1984. Звёзды: их рождение, жизнь и смерть. Москва: Наука. 384 с.
- Шмальгаузен И.И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Москва-Ленинград: АН СССР. 144 с.
- Эшби У.Р. 1959. Введение в кибернетику. Москва: Издательство иностранной литературы. 432 с.
- Abel O. 1929. Palaeobiologie und Stammesgeschichte. Jena: Gustav Fischer. 423 s.
- Adami C. 2002. What is complexity? — BioEssays, 24: 1085–1094.
- Adami C., Ofria C., Collier T.C. 2000. Evolution of biological complexity. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97 (9): 4463–8.
- Archie J.W. 1989. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. — Systematic Biology, 38 (3): 239–252.
- Arthur W. 2002. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. — Nature, 415: 757–764.
- Assis L.C.S. 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. — Cladistics, 25 (3): 528–544.
- Atran S. 1990. The Cognitive Foundations of Natural History: Towards an Anthropology of Science. New

- York: Cambridge University Press. 360 pp.
- Atran S. 1998. Folk biology and the anthropology of science: cognitive universals and cultural particulars. — *The Behavior and Brain Sciences*, 21: 547–609
- Badii R., Politi A. 1997. Complexity: hierarchical structures and scaling in physics. Cambridge University Press. 336 p.
- Baguña J., Garcia-Fernández J. 2003. Evo-Devo: the Long and Winding Road. — *International Journal of Developmental Biology*, 47: 705–713
- Bailey J.K., Schweitzer J.A., Ubeda F., Koricheva J., LeRoy C.J., Madritch M.D., Rehill B.J., Bangert R.K., Fischer D.G., Allan G.J., Whitham Th.G. 2009. From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B*, 364: 1607–1616.
- Bambach R.K. 1993. Seafood through time: changes in biomass, energetics and productivity in the marine ecosystem. — *Paleobiology*, 19 (3): 372–397.
- Bambach R.K. 1999. Energetics in the global marine fauna: a connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. — *Geobios*, 32 (2): 131–144.
- Bambach R.K., Bush A.M., Erwin D.H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: Key metazoan radiations. — *Palaeontology*, 50 (1): 1–22.
- Barnosky A. D., Kraatz B. R. 2007. The role of climatic change in the evolution of mammals. — *Bioscience*, 57 (6): 523–532.
- Benton M.J., Emerson B. 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. — *Palaeontology*, 50 (1): 23–40.
- Berlin B. 1992. *Ethnobiological Classification: Principles of Categorization of Plants and Animals in Traditional Societies*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 335 p.
- Bock W.J. 2002. The role of the external environment in evolutionary theory. — Schmitt M. (Ed.) *Synecology and Evolution. Gerd von Wahlert's Approach to Evolutionary Biology*. Bonner zoologische Monographien, 50. 216 pp. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, P. 63–80.
- Bock W.J. 2007. Explanations in evolutionary biology. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45 (1): 89–103.
- Bonner J.T. 1988. The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton: Princeton University Press. 260 p.
- Bonner J. T. 1998. The origins of multicellularity. — *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews*, 1: 27–36.
- Bonner J.T. 2004. The size–complexity rule. — *Evolution*, 58 (10): 1883–1890.
- Bremer B., Jansen R.K., Oxelman B., Backlund M., Lantz H., Ki-Joong K. 1999. More Characters or More Taxa for a Robust Phylogeny — Case Study from the Coffee Family (Rubiaceae). — *Systematic Biology*, 48 (3): 413–435.
- Bromham L., Penny D. 2003. The modern molecular clock. — *Nature Reviews Genetics*, 4: 216–224.
- Brooks D.R., Wiley E.O. 1986. *Evolution as Entropy*. Chicago: Univ. Chicago Press. 335 p.
- Bush A.M., Bambach R.K., Daley G.M. 2007. Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic. — *Paleobiology*, 33 (1): 76–97.
- Campbell D.T. 1990. Levels of organization, downward causation, and the selection-theory approach to evolutionary epistemology. — Greenberg G., Tobach E. (Eds.). *Theories of the evolution of knowing. The T. C. Schneirla conference series*. Hillsdale (England): Lawrence Erlbaum Assoc. P. 47–68.
- Carroll S.B. 2001. Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. — *Nature*, 409 (11): 1102–1109.
- Carroll S.B. 2005. Evolution at two levels: on genes and form. — *Public Library of Science Biology*, 3 (7): 1159–1166.
- Carroll S.B. 2008. Evo-Devo and an Expanding Evolutionary Synthesis: A Genetic theory of morphological evolution. — *Cell*, 134 (1): 25–36.
- Clements W.H. 2000. Integrating effects of contaminants across levels of biological organization: an overview. — *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 7 (2): 113–116.
- Collar D.C., Near T.J., Wainwright P.C. 2005. Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? — *Evolution*, 59 (8): 1783–1794.
- Colwell R.K., Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B*, 345: 101–118.
- Connell J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. — *Science*, 199: 1302–1310.
- Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Approach*. 1980. Soule M.E., Wilcox B.A. (Eds.). Sunderland (MA): Sinauer Assoc. 395 p.
- Croizat L. 1964. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: Publ. by the author. 676 p.
- Dasmann R.F. 1968. *A Different Kind of Country*. New York: MacMillan Co. 276 p.
- Edmonds B. 1999. *Syntactic Measures of Complexity*. A thesis submitted to the University of Manchester for the degree of Doctor of Philosophy in the Faculty of Arts. Manchester: Univ. Manchester. 245 p.
- Eimer T.G.G. 1897. Die Entstehung der Arten auf Grund von verebten erworbenen Eigenschaften nach den Gesetzen Organischen Wachsen. Teil. 2. Leipzig: Engelmann. 513 S.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. New York: Columbia

- Univ. Press. 349 p.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism — Schopf T.J.M. (ed.). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman. P. 82–115.
- Erwin D.H. 2001. Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (10): 5399–5403.
- Erwin D.H. 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. — *Palaeontology*, 50 (1): 57–73.
- Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered*. 2003. Weber B.H., Depew D.J. (Eds.). Cambridge (MA): Massachusetts Inst. of Technology. 341 p.
- Explanations, Predictions, and Laws*. Michael Scriven. 1988. — Pitt J.C. (Ed.). *Theories of Explanation*. New York: Oxford Univ. Press. P. 51–74.
- Faith D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. — *Biological Conservation*, 61 (1): 1–10.
- Faith D.P. 1994. Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, 345: 45–58.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe J.R. 2005. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence. — *Journal of Morphology*, 266 (2): 125–166.
- Fitzhugh K. 2008. Fact, theory, test and evolution. — *Zoologica Scripta*, 37 (1): 109–113.
- Foote M. 1997a. The evolution of morphological diversity. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 129–152.
- Foote M. 1997b. Sampling, taxonomic description, and our evolving knowledge of morphological diversity. — *Paleobiology*, 23 (1): 181–206.
- Foote M., Crampton J.S., Beu A.G., Marshall B.A., Cooper R.A., Maxwell Ph.A., Matcham I. 2007. Rise and Fall of Species Occupancy in Cenozoic Fossil Mollusks. — *Science*, 318: 1131–1134.
- Franklin J.F., Cromack K., Jr., Denison W., McKee A., Maser C., Sedell J., Swanson F., Juday G. 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglasfir forests. — USDA Forest Service General Technical Report PNW-118. Portland (Oregon): Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. 48 p.
- Franklin J.F., van Pelt R. 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. — *Journal of Forestry*, 102: 22–28
- Freeman S., Herron J.C. 2004. *Evolutionary analysis*. Upper Saddle River: Pearson Prentice Hall. 802 p.
- Gilbert S.F. 2000. Diachronic biology meets Evo-Devo: C. H. Waddington's approach to evolutionary developmental biology. — *American Zoologist*, 40 (5): 729–737.
- Gilbert S.F. 2003. Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen. — *Biology and Philosophy*, 18 (2): 347–352.
- Global biodiversity assessment*. 1995. Cambridge: Cambridge University Press. 1145 p.
- Godfrey-Smith P. 2001. Three Kinds of Adaptationism. — Orzack S.H., Sober E. (eds.). *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 335–357.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge (MA): The Belknap Press. 502 p.
- Gould S.J. 1987. *An Urchin in the Storm: Essays about Books and Ideas*. New York: W. W. Norton. 255 p.
- Gould S.J. 1992. Punctuated equilibrium in fact and theory. — Somit A., Peterson S.A. (eds.). *The Dynamics of Evolution*. New York: Cornell Univ. Press. P. 54–84.
- Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. — *Paleobiology*, 3 (2): 115–151.
- Gould S.J., Lewontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. — *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B*, 205: 581–598.
- Gould G., MacFadden B. 2004. Chapter 17: Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: Nothing in evolution makes sense without a phylogeny. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285: 219–237.
- Gould S.J., Raup D.M., Sepkoski J.J., Schopf T.J.M., Simberloff D.S. 1977. The shape of evolution: A comparison of real and random clades. — *Paleobiology*, 3 (1): 23–40.
- Gregorius H.-R. 1988. The meaning of genetic variation within and between subpopulations. — *Theoretical and Applied Genetics*, 76: 947–951.
- Groom M.J., Meffe G.K. and Carroll C.R. 2006. *Principles of Conservation Biology*. Sunderland (MA): Sinauer Associ. 793 p.
- Günther K. 1949. Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs "ökologische Lizenz" für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs. — *Ornithologie als biologische Wissenschaft*. 28. Beiträge als Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg : C. Winter-Universitätsverlag. S. 23–54.
- Guo Q. 2004. Plant communities: Ecosystem maturity and performance. — *Nature*, 431: 181–184.
- Guttman B.S. 1976. Is "Levels of Organization" a useful biological concept? — *BioScience*, 26 (2): 112–113.
- Haldane J.B.S. 1949. Disease and evolution. — *Ricerca Science Supplement*, 19 (3–10): 68–76.
- Hall B.K. 2003. Evo-Devo: evolutionary development mechanisms. — *International Journal of Biological Sciences*, 47 (3): 491–495.
- Heard S.B., Hauser D.L. 1995. Key evolutionary in-

- novations and their ecological mechanisms. — *Historical Biology*, 10 (1): 151–173
- Hempel C.G., Oppenheim P. 1948. Studies in the Logic of Explanation. — *Philosophy of Science*, 15 (2): 9–46.
- Hill M.O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. — *Ecology*, 54 (2): 427–432.
- Hillis D.M., Moritz C., Mable B.K. (Eds). 1996. *Molecular systematics*. Sunderland (MA): Sinauer Associ. 655 p.
- Hjørland B. 2007. Semantics and knowledge organization. — *Annual Review of Information Science and Technology*, 41: 367–406.
- Hjørland B. 2009. Concept theory. — *Journal of the American Society for Information Science and Technology*, 60 (8): 1519–1536.
- Hoeningberg H.F., Sanabria C. 2009. A genomic parasite in the evolution of metazoan development. — *Genetics and Molecular Research*, 8 (3): 896–914
- Hunter J.P. 1998. Key innovations and the ecology of macroevolution. — *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (1): 31–36.
- Huston M.A. 1979. A General Hypothesis of Species Diversity. — *The American Naturalist*, 113 (1): 81–101.
- Huston M.A., Huston M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 681.
- Hutchinson G.E. 1957. 1957. “Concluding remarks”. — *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (2): 415–427.
- Hutchinson G.E. 1965. The niche: an abstractly inhabited hyper-volume. — *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. New Haven: Yale Univ. Press. P. 26–78.
- Huxley J.S. 1958. Evolutionary process and taxonomy with special reference to grades. — *Systematics today*. Hedberg O.J. (Ed.). Uppsala: Uppsala Univ. Arsskrift. P. 21–39.
- Jablonka E., Lamb M.J. 2007. Precise of Evolution in Four Dimensions. — *Behavioral and brain sciences*, 30: 353–392.
- Jablonski D. 2007. Scale and hierarchy in macroevolution. — *Palaeontology*, 50 (1): 87–109.
- Koonin E.V. 2009. Darwinian evolution in the light of genomics. — *Nucleic Acids Research*, 37(4): 1011–1034.
- Kratochwil A. 1999. Biodiversity in Ecosystems. Principles and case studies of different complexity levels. — *Tasks for Vegetation Science*, 34: 1–214.
- Kuschel G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionidea to families and subfamilies. — *Memiors of the Entomological Society of Washington*, 14: 5–33.
- Lewens T. 2004. *Organisms and Artifacts. Design in Nature and Elsewhere*. A Bradford Book. Cambridge, Massachusetts: Massachusetts Institute of Technology Press. 183 p.
- Lewens T. 2009. Seven kinds of adaptationism. — *Biology and Philosophy*, 24 (2): 161–182.
- Loewe L. 2009. A framework for evolutionary systems biology. — *BMC Systems Biology*, 3 (27): 1–34.
- Lupia R. 1999. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record. — *Paleobiology*, 25 (1): 1–28.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. — *Ecology*, 36 (3): 533–536.
- MacArthur R.H., MacArthur J.W. 1961. On Bird Species Diversity. — *Ecology*, 42 (3): 594–598.
- McGhee G.R. 1991. Theoretical morphology: the concept and its applications. — Gilinsky N.L., Signor P.W. (Eds.). *Analytical Paleobiology*. Short courses in paleontology. V. 4. Knoxville (TE.): Paleontological Society. P. 87–102.
- McGhee G.R. 1999. *Theoretical morphology: the concept and its application*. New York: Columbia Univ. Press. 316 p.
- McGhee G.R. 2007. *The Geometry of Evolution. Adaptive Landscapes and Theoretical Morphospaces*. New York: Cambridge Univ. Press. 214 p.
- MacMahon J.A., Phillips D.L., Robinson J.V., Schimpf D.J. 1978. Levels of biological organization. — *BioScience*, 28 (11): 700–704.
- McNamara K.J. 1997. *Shapes of time: the evolution of growth and development*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 322 p.
- McNamara K.J., McKinney M.L. 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution. — *Paleobiology*, 31 (2): 17–26.
- McShea D.W. 1996. Perspective: Metazoan complexity and evolution: Is There a trend? — *Evolution*, 50 (2): 477–492.
- McShea D.W. 2001. The minor transitions in hierarchical evolution and the question of a directional bias. — *Journal of Evolutionary Biology*, 14 (3): 502–518.
- McShea D.W., M.A. Changizi. 2003. Three Puzzles in Hierarchical Evolution. — *Integrative and Comparative Biology*, 43 (1): 74–81.
- Mahner M., Bunge M. 1997. *Foundations of Biophilosophy*. Berlin: Springer Verlag. 441 p.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Wiley Blackwell. 260 p.
- Margalef R. 1969. Diversity and stability: A practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symposium Biology*, 22: 25–37.
- Marvaldi A.E., Sequeira A.S., O’Brien Ch.W., Farrell B.D. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of Weevils (Coleoptera, Curculionidea): Do niche shifts accompany diversification? — *Systematic Biology*, 51 (5): 761–785.
- May R. 1976. *Theoretical ecology: principles and application*. Oxford: Blackwell Sci. 317 p.

- Maier N.R.F., Schneirla T.C. 1935. Principles of animal psychology. New York: McGraw Hill. 529 p.
- Mayr E. 1982. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Harvard Univ. Press. 974 p.
- Meeuse A.D.J. 1986. Anatomy of morphology. Backhuys, Leiden: Brill Archive. 277 p.
- Miconi T. 2008. Evolution and complexity: The double-edged sword. — *Artificial Life*, 14 (3): 325–344.
- Miglino O., Nolfi S., Parisi D. 1996. Discontinuity in evolution: how different levels of organization imply pre-adaptation. — Belew R., Mitchell M. (Eds.). *Adaptive Individuals in Evolving Populations*. Reading (MA): Addison-Wesley. P. 1–9.
- Minelli A. 2003. The development of animal form. Ontogeny, morphology and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 323 p.
- Minelli A. 2009. Phylo-evo-devo: combining phylogenetics with evolutionary developmental biology. — *BMC Biology*, 7: 36.
- Moyne S., Neige P. 2007. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248: 82–95.
- Naeem S., Chapin III F.S., Costanza R., Ehrlich P.R., Golley F.B. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. — *Issues in Ecology*, 4: 1–12.
- Nardin E., Rouget I., Neige P. 2006. Tendencies in paleontological practice when defining species, and consequences on biodiversity studies. — *Geology*, 33: 969–972.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 70 (12): 3321–3323.
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford: Oxford Univ. Press. 333 p.
- Norton B.G. 1986. The preservation of species: The value of biological diversity. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 305 p.
- Noss R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. — *Conservation Biology*, 4 (4): 355–364.
- O'Neil R.V., DeAngelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 253 p.
- Pace N.R. 1997. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. — *Science*, 27: 734–740.
- Paine R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. — *The American Naturalist*, 100 (910): 65–75.
- Panchen A.L. 1992. Classification, evolution, and the nature of biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 398 p.
- Pavlinov I.Ya. 2007. On the structure of biodiversity: some metaphysical essays. — Schwartz J. (Ed.). *Focus on Biodiversity Research*. New York: Nova Science Publ. P. 101–114.
- Pavlinov I.Ya. 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept. — Pavlinov I.Ya. (Ed.). *Research in Biodiversity: Models and Applications*. InTech Open. P. 341–364.
- Peet R. 1974. The measurement of species diversity. — *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 5: 285–307.
- Pepper J.W., Herron M.D. 2008. Does biology need an organism concept? — *Biological Reviews*, 83 (4): 621–627.
- Pielou E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. — *Journal of Theoretical Biology*, 13 (1): 131–144.
- Pitt J.C. 1988. *Theories of Explanation*. Oxford: Oxford University Press. 234 p.
- Raff R.A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: Univ. Chicago Press. 544 p.
- Raff R.A. 2000. Evo-devo: the evolution of a new discipline. — *Nature Reviews, Genetics*, 1: 74–79.
- Raff R.A., Love A.C. 2004. Kowalevsky, comparative evolutionary embryology, and the intellectual lineage of evo-devo. — *Journal of Experimental Zoology, Pt B: Molecular and Developmental Evolution*, 302B (1): 19–34.
- Randall B., Widelitz, Ting Xin Jiang, Mingke Yu, Ted Shen, Jen-Yee Shen, Ping Wu, Zhicao Yu, Cheng-Ming Chuong. 2003. Molecular biology of feather morphogenesis: A testable model for evo-devo research. — *Journal of experimental zoology*, 298B (1): 109–122.
- Raup D.M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. — *Science*, 177: 1065–1071.
- Raup D., Gould S.J. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology: towards a nomothetic paleontology. — *Systematic Zoology*, 23 (3): 305–322.
- Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. — *Science*, 235 (4785): 167–171.
- Romanov M. N., Weigend S. 2001. Analysis of genetic relationships between various populations of domestic and jungle fowl using microsatellite markers. — *Poultry Science*, 80 (8): 1057–1063.
- Rose M.R., T.H. Oakley. 2007. The new biology: Beyond the Modern Synthesis. *Biology Direct*, 2: 30.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 436 p.
- Rowe J.S. 1961. The level-of-integration concept and ecology. — *Ecology*, 42 (2): 420–427.
- Sala E., Knowlton N. 2006. Global marine biodiversity trends. — *Annual Review of Environment and Resources*, 31: 93–122.
- Sanchez E., Mange D., Sipper M., Tomassini M., Perez-Urbe A. and Stauffer A. 1997. Phylogeny, ontogeny, and epigenesis: Three sources of biological inspiration for softening hardware. — *Evolvable Systems: From Biology to Hardware*. Lecture Notes

- in *Computer Science*, 1997: 33–54.
- Sanders H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. — *The American Naturalist*, 102 (925): 243–282.
- Schneirla T.C. 1971. *Army ants: a study in social organization*. San Francisco: W. H. Freeman. 349 p.
- Schulze E.-D., Mooney H.A. 1994. Ecosystem function of biodiversity: a summary. — Schulze E.-D., Mooney H.A. (Eds.). *Ecosystem function of biodiversity*. New York: Springer. P. 497–510.
- Schwabe-Kratochwil A. 1999. Spatial arrangements of habitats and biodiversity: an approach to a sigmasociological view. — Kratochwil A. (ed). *Biodiversity in ecosystems*. Dordrecht; Hague: Kluwer Academic Publishers. Pp. 75–106.
- Sellars W. 1967. *Theoretical explanation. — Philosophical Perspectives*. Springfield (IL): Charles Thomas Publ. P. 156–167.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. — *Nature*, 163: 688–688.
- Simpson G.G. 1953. *The major features of evolution*. New York: Columbia Univ. Press. 434 p.
- Simpson G.G. 1965. *The Geography of Evolution: Collected Essays*. Philadelphia: Chilton Books. xiv + 249 pp.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. *Numerical taxonomy: principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W.H. Freeman. 573 p.
- Solow A., Polasky S. 1994. Measuring biological diversity. — *Environmental and Ecological Statistics*, 1 (2): 95–107.
- Stirling A. 2007. A general framework for analysing diversity in science, technology and society. — *Journal of the Royal Society Interface*, 4 (15): 707–719.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. 1997. The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. — *Science*, 277: 1300–1302.
- Troll W. 1925. *Gestalt und Gesetz. Versuch einer geistesgeschichtlichen Grundlegung der morphologischen und physiologischen Forschung*. — *Flora*, 118/119: 536–565.
- Valentine J.W., Collins A.G., Meyer C.P. 1994. Morphological complexity increase in metazoans. — *Paleobiology*, 20 (1): 131–142.
- Van Valen L.M. 1971. Adaptive zones and the orders of mammals. — *Evolution*, 25 (3): 420–428.
- Van Valen L.M. 1973. Are categories in different phyla comparable? — *Taxon*, 22 (4): 333–373.
- Varmuza S. 2003. Epigenetics and the renaissance of heresy. — *Genome*, 46 (6): 963–967.
- Villier L., Eble G. 2004. Assessing the robustness of disparity estimates: the impact of morphometric scheme, temporal scale, and taxonomic level in spatangoid echinoids. — *Paleobiology*, 30 (4): 652–665.
- Vogt L. 2009. The future role of bio-ontologies for developing a general data standard in biology: chance and challenge for zoo-morphology. — *Zoomorphology*, 128: 201–217.
- Vogt L., Bartolomaeus Th., Giribet G. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. — *Cladistics*, 26 (3): 301–325.
- Walker J.W., Doyle J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 664–723.
- Walker P.A., Faith D.P. 1995. Diversity-PD: procedures for conservation evaluation based on phylogenetic diversity. — *Biodiversity Letters*, 2 (5): 132–139.
- Weaver I.C.G., Cervoni N., Champagne F.A., D'Alessio A.C., Sharma S., Seckl J.R., Dymov S., Szyf M., Meaney M.J. 2004. Epigenetic programming by maternal behavior. — *Nature Neuroscience*, 7: 847–854.
- Weitzman M. 1992. On diversity. — *Quarterly Journal of Economics*, 107 (2): 363–405.
- Whiting M.F. 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. — *Zoologica Scripta*, 31 (1): 93–104.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. — *Taxon*, 21 (2/3): 213–251.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. — *Journal of Biogeography*, 28 (2): 453–470.
- Widelitz R.B., Ting Xin Jiang, Mingke Yu, Ted Shen, Jen-Yee Shen, Ping Wu, Zhicao Yu, Cheng-Ming Chuong. 2003. Molecular biology of feather morphogenesis: A testable model for evo-devo research. — *Journal of experimental zoology*, 298B: 109–122.
- Wiens J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. — *Systematic Biology*, 53 (5): 653–661.
- Williams 1992. *Natural Selection: Domains, Levels, Challenges*. Princeton: Princeton Univ. Press. 208 p.
- Williams D.M., Ebach M.C. 2008. *Foundations of Systematics and Biogeography*. Berlin; New York: Springer. 309 p.
- Wilson E.O. 1992. *The Diversity of Life*. London: Penguin Press. 421 p.
- Wimsatt W.C. 1994. The Ontology of Complex Systems: Levels of Organization, Perspectives, and Causal Thickets. — *Canadian Journal of Philosophy*, 20 (2): 207–274.
- Zherikhin V.V., Gratshev V.G. 1995. A comparative study of the hind wing venation of the superfamily Curculionioidea, with phylogenetic implications. — Pakaluk J., Slipinski S. (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*, v. 2. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN. P. 633–777.

## A FRAMEWORK CONCEPT FOR THE THEORY OF BIOLOGICAL DIVERSITY

**G.Yu. Lyubarsky**

Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University,  
125009 Moscow, ul. Bol'shaya nikitskaya 6  
e-mail: lgeorgy@yandex.ru

It is noticed that a new subject area in biology has been emerging during the last decades, namely biological diversity (BD). The latter is multifold, so different particular theories are being formed around it arranged to describe certain aspects of its structure and development. Each of such theories possess specific thesaurus, which cannot be reflected unambiguously into those of other theories, this making their direct comparison quite problematic.

Herewith, a kind of the "framework concept" for BD (and eventually for any other object of biology) is suggested as a way of looking at theoretical constructs on the basis of a unified "conceptual space". This way makes it possible to represent various theoretical constructs describing BR as the latter's subspaces ("niches"), which turn them into quite comparable condition. The above space is formed by three basic components, which are possible to consider as its "axes" of rather complex nature.

The first component (X-axis) corresponds to any conceivable forms, it might be thought about as the "axis of essences". The usual representation of the component is an array of character axes, with which expressions of morphological (and any other) structures are associated. The second component (Y-axis) corresponds to the "axis of numbers" allowing to calculate, for instance, time, numbers of specimens or taxa of certain rank, etc. The third component (Z-axis) clusters the entities, which might be generalized by the notion of the "axis of meanings". This axis embodies, for instance, character "weights", taxonomic and meronomic ranks, organizational levels of a hole — all that is defined to a significant degree by cognitive position of an explorer.

Certain reductions of the overall conceptual space may occur in different research projects due to exclusion of some or other of the above components. By this, the complete all-aspected BD image appeared to be projected onto certain degenerated representations, or two-axes planes. There three principal BD projections could be imagined corresponding to the above three basic components. If the BD is considered in respect to the axes of essences and meanings with disregarding the axis of numbers, then various images of the structural diversity could be obtained. These might be diagnostic systems, periodical systems of repetitive characters, indications of potentially possible forms. Another way of reduction implies ignoring the axis of meanings, and the overall BD is projected onto to the axes of essences and numbers. Here belong numerous phylogenetic theories, concepts of evolutionary processes. It is essential for such theories and concepts to be of the same level; it is forbidden to combine in the same description various levels of a system, for instance, to compare directly the rates of morphological changes of species and orders within a taxonomic system. The third way of BD reduction implies omitting the axis of essences, when the BD is explored in respect to its projection onto the plane of numbers and meanings; that is, some diversity is considered without taking into account what specifically is divers. This, for instance, is the concept of phylogenetic cycle indicating regular development stages of some "generalized" taxon; or a schematic change of levels of organization without looking at a particular morphological structure being changed.