

**ОСВОЕНИЕ СИСТЕМАТИКОЙ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИДЕИ В XIX СТОЛЕТИИ**

И.Я. Павлинов

Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, 6,
Москва, 125009, Россия.
e-mail: igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

**MASTERING OF THE EVOLUTIONARY IDEA BY
SYSTEMATICS IN XIX CENTURY**

Igor Ya. Pavlinov

Zoological Museum, Moscow State University,
Bol'shaya Nikitskaya str. 6, Moscow, 125009, Russia.

During XIX century, biology in general and biological systematics in particular were mastering an idea of evolution, that is, of the long-term historical self-development of the biota. This idea emerged in a wider context of the worldview which included a concept of absence of insurmountable gaps between natural bodies, both living and non-living, and of self-development of the Universe (Leibniz, Kant). This global worldview also included such significant natural-philosophical concepts as the Scale of Nature (Bonnet) and of super-organismic status of the Nature (Oken). Earlier evolutionary conceptions in biology and in systematics were being formed as reflections of particular ideas about most significant aspects of the development; progress (Lamarck) or differentiation (Darwin), complex development of groups (Haeckel) or of their traits (Cope). Domination of Darwinian evolutionary model led to emergence of population systematics paying most attention to differentiation at intraspecific level, and consequently to the crisis of the Linnean species concept. Some newest suggestions of phylogenetics return taxonomy to the scholastic stage of its development.

Идея развития Природы, или трансформизм, относится к числу наиболее фундаментальных в философском (онтологическом) плане. Ее включение в картину мира или исключение отсюда принципиально

для понимания того, каковы причины мира и что есть мир в целом и в каждой из своих частей. Она возникает как одна из первичных мифологем, присущая архаичным способам мировосприятия и наделяющая «косную материю» свойствами живых существ (прежде всего самого человека), в том числе их способностью к развитию (Найдыш, 2004). В физикалистской естественнонаучной парадигме, стремившейся всё свести к простейшим обратимым процессам и взаимодействиям, необратимое историческое развитие изгоняли из науки или в лучшем случае объявляли «полезной метафизикой» (Поппер, 1983). В биологии же эволюционная идея была признана «революционной» по своему значению (Мауг, 1988); наиболее ярко это выразил Ф. Добжанский заголовком одной своей небольшой статьи: в биологии ничто не имеет смысла, если не интерпретировано эволюционно (Dobzhansky, 1973). Теперь нечто похожее можно сказать про всё то современное естествознание, которое рассматривает Природу (Вселенную) не как «бытие», но как «становление» (Пригожин, Стенгерс, 1986; Баранцев, 2003).

Биологическая систематика исследованием разнообразия организмов создаёт фундамент всей биологической науки: один из расхожих афоризмов гласит, что всякий (ну, положим, не всякий — только грамотный) биолог смотрит на мир глазами систематика. Такой её статус обязывает при разработке теоретических оснований этой биологической дисциплины внимательно всматриваться в те идеи, которые относятся к онтологическому базису естествознания. От увиденного там во многом зависит содержание Естественной системы как своего рода закона, описывающего некие фундаментальные свойства структуры биологического разнообразия.

Практически всё XIX столетие проходило под знаком освоения систематикой идеи исторического развития, давшей материалистическое объяснение причины разнообразия организмов в противовес библейскому мифу. Вначале был Ж.Б. Ламарк: его книга «Философия зоологии», которой нынче исполняется 200 лет, предложила первую оформленную эволюционную концепцию. Через полвека появилась книга «Происхождение видов...» Ч. Дарвина, который сам в 2009 г. отметил бы свой 200-летний юбилей, а этой книге исполняется 150 лет. Такое тройное совпадение, в котором любители астро- и нумерологии, возможно, захотят увидеть некий «перст судьбы», — хороший повод рассмотреть, как под влиянием великих идей этих двух великих биологов формировался тот фундамент систематики, без которого она сегодня многими не мыслится.

Как гласит один из афоризмов неклассической научной парадигмы, история науки есть часть науки. Поэтому обращение к не столь уж давнему прошлому систематики — одна из предпосылок к тому, чтобы попытаться разобраться в ее настоящем. Задача данной статьи — вполне конкретная: попытаться выявить тот общий научный (частью мировоззренческий) контекст, который способствовал «эволюционизации» биологической систематики XIX века и потому сам стал ее общенаучным контекстом. Это представляется важным по двум причинам. С одной стороны, важно понять, что эволюционная идея не возникла, как иногда полагают, «автономно» в биологии с целью дать историческое толкование систематике живых организмов: она во многом сформировалась именно как часть указанного контекста. С другой стороны, несмотря на 200-летнюю историю освоения систематикой эволюционной идеи, она далека от единодушия в оценках состоятельности названной идеи как своего онтологического базиса. Есть школы, которые по тем или иным причинам отрицают такое значение эволюционной идеи; таксономические школы эволюционного направления весьма различаются пониманием того, что именно в этой идее должно служить руководящим таксономическим принципом. Дискуссии идут очень горячие — и конца им не видно...

Предпосылки

В XVI столетии произошли весьма существенные изменения в отношениях между человеком, Природой и Творцом, обозначившие границу между эпохой Возрождения и Новым временем и положившие начало тому, что принято называть наукой Нового времени (Гайденко, 1980, 1987). Мистическое отношение к тварному миру сменилось рационалистическим, в основу картины мира легла «механика», в способе восприятия и познания Природы «метафизику» сменила «физика», ориентированная на опыт (эксперимент) и наблюдение. В результате авраамитский Бог-творец оказался «избыточным» в новой космологии, оттеснённым на периферию мироздания и понимаемым также вполне механистически («Перводвигатель»). Новая картина мира отражает стремление к его естественному материалистическому («механическому», как тогда говорили) объяснению без обращения к гипотезе его сверхъестественного божественного сотворения. Её разработка — одна из «родовых черт» эпохи Просвещения: такие выдающиеся мыслители как Ж. де Ламетри, Д. Дидро, особенно П.-А. Гольбах в противовес библейской мифологии отстаивают самодо-

статочность материального Космоса, его причину как самого себя (*causa sui*), а отсюда — и трансформистскую идею саморазвития Космоса как причину разнообразия всех его явлений (Гайденко, 1987; Рассел, 2001).

Принципиальным для судеб науки стал лозунг, что «книга Природы» написана на языке математики» (афоризм, приписываемый Галилею). Такое проявление неопифагорейской натурфилософии послужило предпосылкой к последующей абсолютизации количественного метода описания мира вещей как единственно научного; соответственно, всё, что не поддается измерению, выносится за границы рациональной науки. Так зарождались основы новой эпистемологической парадигмы, позже (в начале XX столетия) названной физикализмом (Поппер, 1983). Это породило произошедшее в XVI веке серьёзное размежевание «точных» и «описательных» наук. Прежде естествознание было чем-то вполне единым — естественной (натуральной) философией (натурфилософией, *Philosophia naturalis*, по Сенеке), названной так за обращенность преимущественно к естественным, а не сверхъестественным силам Природы. С конца XVI века (Ф. Бэкон) это общее понятие закрепилось за точными науками, о чем, например, свидетельствует название труда знаменитого английского физика и математика Исаака Ньютона (*Isaac Newton*; 1642–1727) — «Математические начала натуральной философии» (*Philosophiae naturalis principia mathematica*, 1687). Описательные же науки о природе объединились под общим понятием естественной истории (*Historia naturalis*): оно стало трактоваться не как книжно-титовое (вроде «Естественной истории» Плиния), а как обозначение обширного раздела естествознания, в котором нет возможности экспериментировать с объектами и количественно описывать их отношения и где основой познавательной деятельности является «чистое наблюдение» (Ogilvie, 2006). Сам Бэкон подчёркивал, что основой познания в естественной философии является размышление (*ratio*), в естественной истории — запоминание (*memoria*) (Crowson, 1970); в XIX веке это было зафиксировано как принципиальная несводимость друг к другу двух методологий — «математической» и «классификационной» (Уэвелл, 1867); французский философ-интуитивист Анри Бергсон поставил им в соответствие «науки о законах» и «науки о родах» (Crowson, 1970).

Однако указанное размежевание естествознания прошло не только на уровне метода, но обозначило гораздо более серьёзный водораздел в естествознании, ставший прообразом будущего серьёзного раскола во всей биологии и в систематике как ее части. Он связан с

внеисторическим и историческим способами истолкования Природы: в то время они формируются в основном под влиянием двух натурфилософий пространства-времени — И. Ньютона и выдающегося немецкого мыслителя, одного из творцов естествознания Нового времени Готфрида-Вильгельма фон Лейбница (*Gottfried Wilhelm von Leibniz*; 1648–1716) (Любинская, Лепилин, 2002). У Ньютона оно абсолютно и симметрично, заполнено вещами, здесь истории нет, есть «механика», ее изучает «философия» со своими неизблемыми законами. У Лейбница оно сформировано самими вещами, его Природа — «живая», бытие Природы и ее становление неразделимы, изучаются «историей».

И всё же между двумя указанными основными ветвями естествознания в эту эпоху сохраняется некое единство на уровне общего мировосприятия, имеющего большое значение для будущего развития систематики в эволюционном ключе. Его обеспечивает признание непрерывности мира — отсутствия в нем «зазоров» между телами живой и косной материи. Согласно лейбницеву принципу непрерывности, выраженному знаменитым афоризмом «Природа не делает скачков», «закономерность естественных явлений... образует не что иное, как такую цепь, в которой различные роды явлений настолько тесно связаны, что ... невозможно точно установить тот самый момент, когда одно кончается и начинается другое... Существует тесная связь между людьми и животными, между животными и растениями и, наконец, между растениями и ископаемыми; ископаемые же в свою очередь находятся в теснейшей связи с телами, которые нашим чувствам и воображению кажутся мертвыми и бесформенными. Закон непрерывности требует, чтобы и все особенности одного существа были подобны особенностям другого...» (Лавджой, 2001: 149). В эту общую мировоззренческую позицию вошли детерминизм Лапласа и ньютоновский принцип дальнего действия, объединяющие всё сущее в этом едином мире многочисленными причинными связями.

Названные принципы (и некоторые другие, например, восходящий к Платону принцип изобилия, или полноты) оформляют совокупность законов Природы — или Систему природы, которой подчинено всё сущее: почти так называется одно из небольших сочинений Лейбница — «Новая система природы и общения между субстанциями...» (Лейбниц, 1982). Такое восприятие Природы как Системы отражено в названии труда великого шведского натуралиста Карла Линнея, с которого обычно ведет отсчет своей «официальной» истории биологическая систематика, — «Система Природы» (*Systema Naturae*;

Linnaeus, 1758). Ее характеризует строго иерархическое построение Системы на основании привнесенной в XVI веке из схоластики (А. Чезальпино) логической родовидовой схемы деления понятий; поэтому труд Линнея иногда (и не без основания) считают вершиной, завершением схоластического этапа развития систематики (Cain, 1958; Stafleu, 1971).

Схоластике Линнея и его предшественников противопоставлен естественный метод французского ботаника Мишеля Адансона (Michel Adanson; 1727–1806). Он работал рядом с Дидро и д'Аламбером, был весьма начитан в философии Просвещения и первым среди систематиков-биологов последовательно применил к построению Естественной системы принципы эмпиризма, достаточно свободные от априорных суждений о сущностях и существенных признаках (Stafleu, 1963). В вводном разделе своего основного труда — двухтомных «Семействах растений» (*Familles des plantes*, 1763–1764; книга переиздана в наше время) — он писал, что «ботанические классификации, которые берут во внимание единственную часть или ограниченное число частей растения, — искусственные, гипотетические и абстрактные, они не могут быть естественными... Вне сомнений, естественный метод в ботанике может быть достигнут рассмотрением совокупности всех растительных структур» (Adanson, 1966, p. clv). Эта общая идея Адансона столетие спустя будет подхвачена Ч. Дарвином (см. далее).

По-своему утверждают единство всего мироздания — всеобщий Порядок природы — восходящие к Аристотелю представления о Лестнице природы, весьма популярные в естествознании 17–18-го столетий (Лавджой, 2001). Они проявляются, в частности, в перенесении идеи «сродства» химических веществ или ньютоновского «взаимного притяжения» на организмы как сил, соединяющих их во всеобщую Природу. Эта идея пронизывает труды «естественных историков», близких к движению Просветительства и так или иначе оказавших значительное влияние на судьбы биологии и систематики того времени — Жана Робине, Шарля Бонне, Ж.Л. Бюффона (Greene, 1992). Все организмы являются реализацией единой идеи Творца: от совершенных животных к низшим, а от них к растениям имеются неуправляемые переходы; вся Природа — не просто единое целое, но она внутренне связана единой цепью сродства, обусловленного единством творческого начала. Из них, пожалуй, наибольший след в биологии оставил великий Жорж-Луи Леклер де Бюффон (Georges-Louis Leclerc de Buffon; 1707–1788) — натуралист в полном смысле этого слова, которого занимает сама Природа, а не Система природы. В рассуждениях

Бюффона о причинах реальности видов можно усмотреть намек на генеалогию как основу для распознавания естественных групп (Канаев, 1966а; Stafleu, 1969).

Не менее, если не более гармоничным и целостным является представление о Природе, выработанное немецкой натурфилософией и названное органицизмом. В биологии оно оставило очень яркий, хоть и кратковременный след в первой половине XIX столетия; наиболее последовательно его воплощает Лоренц Окен (наст. имя Окенфус, Lorenz Okenfuß; 1779–1851). Его классификационные построения представляют собой применение к органической природе философии Шеллинга, дополненной некоторыми идеями алхимии и нумерологии (Райков, 1969; Breidbach, Ghiselin, 2002). Эта концепция подразумевает уподобление Природы (Вселенной) сверхорганизму, что позволяет приписать ей многие фундаментальные организменные свойства: целостность, закономерную подразделенность на части, закономерную иерархию этих частей, закономерное развитие.

Из школ систематики, сформировавшихся на рубеже XVIII и XIX столетий, очень большое влияние имеет типологическая концепция знаменитого французского естествоиспытателя Жоржа Кювье (George Léopold Chrétien Frédéric Dagobert Cuvier; 1769–1832) (Канаев, 1976). Для его концепции классификационного типа базовым является понятие общего плана строения: основанные на нем идеи классификационной типологии изложены в вводном разделе 1-го тома книги «Царство животных» (*Règne animal...*, 1813; неоднократно переиздавалось на европейских языках, английское издание известно как *Cuvier's Animal Kingdom...*, 1840). С точки зрения расхожих представлений о судьбах эволюционизма Кювье имеет репутацию скорее консерватора, противостоящего идеям ещё двух великих французов — каждого со своей «философией», так или иначе связанной с общими идеями Лестницы совершенствования и трансформизма (Филиппенко, 1977). Один из них — зоолог и анатом Этьенн Жоффруа де Сент-Илер (Étienne Geoffroy de Saint-Hilaire; 1772–1844) с «Философией анатомии...» (*Philosophie anatomique...*, 1818–1822; переиздана в 1968 г.), другой — Ламарк с «Философией зоологии» (см. о нем далее). Тем не менее, эволюционист Э. Геккель считает и сам метод Кювье, и полученную на его основе классификацию животных более соответствующими представлениям о Естественной системе, чем любые другие того времени (Геккель, 1908).

Несмотря на разноплановость указанных ключевых доктрин «Естественной истории», сторонники которых в биологической система-

тике XVIII – начала XIX веков подчас выступают как непримиримые оппоненты (Канаев, 1966а; Ноуе, 2008), во многих из них присутствуют некие общие представления о Природе, принципиально важные для формирования трансформистских идей вообще и характера их проникновения в систематику в частности. В первую очередь здесь следует еще раз подчеркнуть идею единства Природы, отсутствия разрывов между ее телами, будь то косная материя или живые существа, их устройство по единому плану. Реализация этого плана есть развитие, постепенное «разворачивание» исходного замысла, его последовательное воплощение в «мир вещей». Именно в этом смысле Ш. Бонне одним из первых обозначил термином «эволюция» разворачивание божественного плана творения жизни подобно тому, как «разворачивается» эмбрион во взрослое существо (Richards, 1992). До него, да и после как минимум еще сотню лет, превращения одних организмов в другие (например, летучих рыб в птиц по известной схеме Б. де Мальё XVII века) называют в общем случае трансформацией или, как в алхимии, трансмутацией. Столь же «прозрачна» идея развития, заложенная в организмическую концепцию Окена. Она присутствует и в типологии, которую развивает Вольфганг фон Гёте: в своих натурфилософских представлениях он также исходит из уподобления Природы сверхорганизму, разные части которого, претерпевая изменения (метаморфозы), дают начало всему разнообразию живых форм (Любарский, 1996; Свасьян, 2001). Разумеется, это развитие (метаморфоз) понимается весьма своеобразно: оно не имеет того буквального физического дления (термин А. Бергсона), какое предусматривает современный эволюционизм, — и всё-таки это развитие, трансформация, метаморфоз. Исключение, пожалуй, составляет типология Кювье: но и у него доминируют натурфилософские представления о единстве типа и градациях совершенства для каждой из выделенных им основных ветвей Естественной системы.

Радикальный прорыв в сторону трансформистского миропонимания являет собой космогония, развитая выдающимся немецким философом Иммануилом Кантом (Immanuel Kant; 1724–1804). В ней развивающаяся Вселенная, пожалуй, впервые в явном виде предстает не как «бытие», но как «становление», — ключ к современной синергетике (Баранцев, 2003). При этом также впервые в явном виде указывается очень продолжительное (если сравнивать с библейской мифологией) длительное — десятки и сотни миллионы лет — время развития Вселенной. Это породило особый интерес к длительному физическому времени — к длению, а тем самым и к развитию как к про-

цессу, протекающему в этом времени-длении. Те разделы естествознания, для которых временной параметр является важным (биология, геология), из «Натуральной истории» в большей или меньшей степени стали превращаться в «историю Натуры» (Ноуе, 2008): это означало освоение биологией исторического метода (Тимирязев, 1922) и в конечном итоге «историзацию» систематики (Sloan, 1979). По И. Канту, следует различать описание природы (Naturbeschreibung), которой соответствует «логическая» линнеевская классификация, и историю природы (Naturgeschichte), которой более всего соответствуют «генетические» исследования в стиле Бюффона (Кант, 1999). С этой точки зрения естественные отношения между организмами следует определять не через их сходства по существенным или по всем признакам (метод схоласта Линнея и эмпирика Адансона), а через их «историю» — через последовательность предков и потомков (метод натуралиста Бюффона, а затем эволюционистов Ламарка, Дарвина, Геккеля) (Sloan, 1979).

Таким образом, идея трансформизма (саморазвития) живой материи, подчиняющегося общим законам Природы и породившего все виды живых существ, в том числе человека, постепенно вызревала как часть фундаментальной трансформистской картины мира Лейбница–Канта. Историческое наполнение названной идеи, в отличие от трансформистских представлений Бонне, Окена, Гёте, состоит в признании того, что это саморазвитие происходит как протекающий во времени процесс. В такой форме идея исторического развития есть то, к чему обращается естествознание для объяснения причин и форм упорядоченности разнообразия организмов в предположении, что развитие Природы есть постепенный процесс, длящийся в масштабах не тысяч (как в Ветхом Завете), а десятков или сотен миллионов (как полагали естествоиспытатели в XIX веке) лет. Этот процесс может быть двоякого рода: происхождение одних форм от других как потомков от предков (собственно эволюция в современном понимании) или порождение одних форм другими вследствие своей дифференциации (эманация; см. далее об эволюционной концепции Г. Спенсера). Концепция происхождения в биологии XIX века и далее стала преобладающей; поэтому трансформистскую теорию поначалу нередко называют теорией происхождения — *Descendenztheorie* (Haeckel, 1866; Соре, 1887; Геккель, 1907).

Впрочем, следует оговорить, что признание истории не влечет за собой непременно признания эволюционных превращений или происхождений. Действительно, многие палеонтологи (т.е. историки по

определению) первой половины—середины XIX столетия не были трансформистами. Они объясняли исторические события, например, множественностью актов божественного творения (Кювье, 1937) или последовательным воплощением сложного иерархического плана этого творения (Agassiz, 1859).

Для зарождения и развития трансформистских представлений в биологии весьма значимо отмеченное выше уподобление (или «запараллеливание») исторического развития индивидуальному (Radl, 1930; Gould, 1977, 2002). Оно было особенно популярно у немецких натурфилософов (Окен, Гёте) и в конечном итоге вылилось в использование Э. Геккелем понятия «генеалогического индивида» для обозначения исторически развивающейся биоты (Геккель, 1908). Очевидно, неслучайным является и введенный им же термин филогенез, созвучный и в смысловом отношении «параллельный» термину онтогенез: оба означают развитие, подчиняющееся общим законом, которые реализуются на уровне как надорганизменной системы, так и отдельного организма (Gould, 1977; Richards, 1992). Современное обозначение процесса исторического развития живых существ как эволюции, частью восходящее к Бонне и по смыслу во многом совпадающее с геккелевым филогенезом, в научном обороте закрепил английский философ Герберт Спенсер (Herbert Spencer; 1820–1903) (Спенсер, 1899).

На эмпирическом уровне трансформистская идея с начала XIX века весомо подпитывается геологическими реконструкциями (Ч. Лайель) и тесно связанными с ними богатыми палеонтологическими находками (Кювье). Хотя обе персоны были антиэволюционистами, принципиальное значение их исследований состоит в том, что они дают вполне наглядное представление об истории — последовательностях смен геологических формаций и сопряженных с ними палеофаун. Всё это означает не что иное, как явное, чуть ли не зримое (в форме геохронологии) введение «стрелы времени» в рассуждения о трансформациях биологических форм, в отличие от того, что предполагают, например, вышеупомянутые идеалистические метафоры Окена или Гёте.

Идея трансформизма довольно медленно вызревала на протяжении первой половины XIX столетия, но уже к его середине, что называется, «виталя в воздухе» (Gould, 1977, 2002). Об этом свидетельствует, например, огромная популярность книги некоего Роберта Чамберса «Следы естественной истории творения», выдержавшей за короткий период более десяти переизданий (Chambers, 1860). В ней в доступной форме, хоть и без особой аргументации, излагается нечто

вроде общей картины трансформизма Земли и живых существ от простейших форм до самых сложных. Всё это вместе взятое породило буквально ожидание того, что должна вот-вот появиться концепция, предлагающая простое «механическое» объяснение превращения биологических видов наподобие ньютоновской «небесной механики» (Corsi, 2006).

Концепции трансформизма

Освоение систематикой идеи трансформизма позволило существенно по-новому определить онтологический базис ее познавательной ситуации, предлагая считать разнообразие организмов результатом длительного исторического развития, в котором одни биологические формы так или иначе превращаются в другие. На этом основании нынешние сторонники эволюционной идеи, опираясь на классическую кумулятивную (стадиальную) концепцию развития науки, нередко делят всю систематику на «до-эволюционную» и «эволюционную». Однако это верно лишь отчасти. Действительно, до начала XIX столетия безоговорочно вся систематика была «доэволюционной», опирающейся на стационарную картину мира. Однако позже далеко не вся она превратилась в «эволюционную»: идея трансформизма стала лишь одной из нескольких, формирующих онтологический базис нескольких направлений систематики начиная со второй половины XIX столетия. Не следует забывать и о том, что разнородность натурфилософских воззрений конца XVIII – первой половины XIX веков (см. выше) естественным образом привела к формированию трансформистских концепций разного толка, которые порой остро конфликтуют между собой.

Основное различие между ними, значимое для систематики, задается теми аспектами исторического развития, на которых эти доктрины акцентируют внимание: их принято обозначать как анагенез, кладогенез и семогенез (Zimmermann, 1934; Huxley, 1958; Loevtrup, 1975; Павлинов, 2005). Существенное значение для расхождения концепций имеет предполагаемый уровень упорядоченности исторического развития, который определяется соотношением закономерной (номогенетической) и случайной (тихогенетической) составляющих этого процесса. Признание доминирования закономерной составляющей дает понимание исторического процесса как однонаправленного, ведущего от простейших к наисложнейшим организмам в рамках единого тренда (идея биологического прогресса). Такое представ-

ление об историческом развитии вырастает прежде всего из идеи Лестницы совершенствования, наиболее значим анагенетический аспект развития (Ламарк). Доминирование случайной составляющей даёт дивергентную модель исторического развития: оно более позднее, акцентирует внимание на последовательном расхождении биологических форм, т.е. на кладогенезе (Дарвин). Организмическая немецкая натурфилософия породила гармоничный взгляд на историю биологических форм, согласно которому биологический прогресс (анагенез) сочетается с процессами дифференциации (кладогенез) групп организмов и их свойств (Геккель). Примером трансформизма, акцентирующего внимание на сегогенетическом аспекте, может служить эволюционная концепция Э. Копэ. Все эти концепции охарактеризованы далее в соответствующих разделах.

В рамках трансформизма специфическое толкование получает проблема определения границ между группами, выделяемыми в классификации, непосредственно влияющая на признание их реальности или номинальности. Лейбницев принцип непрерывности полагает историческое развитие как сплошную (без разрывов) временную цепочку организмов или онтогенезов. Это служит эволюционным обоснованием номиналистической позиции в систематике, отвергающей реальность таксонов. Совокупность всех таких «цепочек» составляет нечто вроде общего «потока развития», отдельные фрагменты которого дискретны либо в силу вымирания промежуточных форм, либо фиксируются исследователем достаточно произвольно: таковая позиция «классификационного ламаркизма». Если этот «поток» ветвится, что подразумевает иерархическое представление разнообразия, такое понимание исторического развития создает предпосылки как минимум для умеренного номинализма (или вытекает из него?), когда каждое разветвление может трактоваться как основание для фиксации (квази)дискретных групп: такова позиция филогенетики. В обоих случаях одним из условий решения проблемы проведения границы оказывается масштаб рассмотрения: на уровне организмов границу провести невозможно, крупномасштабное представление разнообразия это сделать позволяет (О'Нага, 1988; Павлинов, 2007а). Следует подчеркнуть, что при умеренном номинализме основное внимание устремлено на низшие категории разнообразия: обсуждаются главным образом вопросы изменчивости видов, их соотношения с внутривидовыми формами («классификационный дарвинизм»). Согласно этим воззрениям, надвидовые группы, если и существуют как продукт Природы, то именно как совокупности видов, в таком качестве они и фор-

мируются постепенно в истории по мере «мультипликации» видов и накопления различий между ними. Такова позиция большинства школ систематики, признающих постепенный характер дивергентной эволюции. Модель, которую можно обозначить как в основном реалистическую, принимает как данность дискретность таксонов высокого ранга, выделяемых в классификациях: это приводит к допущению возможности их скачкообразного возникновения, что соответствует скальционистской модели эволюции (ранние генетические концепции).

Особого упоминания заслуживает концепция биологической эволюции Г. Спенсера, основу которой составляет не теория происхождения, где одни формы (расы, подвиды, виды) превращаются в другие, а теория структуризации: у Спенсера это выглядит как трансформация гомогенного в гетерогенное (Спенсер, 1899). В данном случае имеется в виду порождение одним многого внутри этого одного: последовательный, растянутый во времени процесс развития целого за счет усложнения его собственной иерархической структуры. Такое понимание эволюции делает более чем прозрачной этимологию этого термина по Спенсеру, который историческое развитие уподобляет индивидуальному (см. выше). В подобном трансформизме, особенно в его толковании такими генетиками как У. Бэтсон (Bateson, 1913), есть некий отголосок идей преформизма, явно присутствующих у Бонне, а если еще дальше идти вглубь истории, то и платоновской эманации. Важно отметить, что данная концепция в настоящее время отчасти поддерживается синергетикой (Баранцев, 2003), а в более специальной форме — структуралистской концепцией развития (Но, 1984, 1988). Эта общая идея весьма значима для систематики, хоть пока еще ею не освоена: она позволяет снять некоторые возражения против эволюционной интерпретации таксономической системы, связанные с непрерывностью эволюции и дискретностью таксонов и таксономических категорий.

Систематика и генеалогия

Для систематики включение трансформистских идей в рассмотрение отношений между организмами, по сути, представляет собой эволюционное истолкование натурфилософского сродства, выраженного в общем или существенном сходстве (О'Нага, 1991, 1992). В эволюционной интерпретации сродство понимается как кровное (генетическое) родство, а система отношений по сродству — как родословная или генеалогия, подразумевающая, что одни организмы (груп-

пы организмов) произошли от других. В данном случае кровное родство означает происхождение от одного предка, т.е. монофилию; альтернативой является происхождение от разных предков, т.е. полифилия. Эти два понятия (автор обоих Э. Геккель) стали ключевыми в систематике эволюционного направления, их обсуждение и уточнение содержания составляет чуть ли не основную движущую силу ее развития.

Предвестником генеалогического толкования систематических отношений (сродства, близости) между организмами, очевидно, являются родословные схемы, которые в эпоху Возрождения были крайне популярны среди дворянства. В научных исследованиях первые опыты применения понятий родства и генеалогии присутствуют в описаниях генетических (т.е. по происхождению) связей между человеческими языками и племенами в XVI веке; позже определенное внимание этому вопросу уделяют Г. Лейбниц и выдающийся немецкий естествоиспытатель-энциклопедист Александр фон Гумбольдт (Friedrich Wilhelm Heinrich Alexander Freiherr von Humboldt; 1769–1859) (Иванов, 1954). Идею применения генеалогического подхода к биологическим объектам впервые в самом общем смысле высказал, по-видимому, И. Кант, исходя из своей космологической доктрины (Кант, 1999). Рассматривая разнообразие организмов в историческом («генетическом») ключе, Кант намечает, а его ближайший последователь К. Гиртаннер (Christoph Girtanner; 1760–?) фиксирует необходимость раздельного рассмотрения сходства и родства и важность генеалогической классификации организмов — распределения различных классов животных и растений по порядку их возможного происхождения (Rabel, 1940; Sloan, 1979; Lenoir, 1980).

Зарождающаяся генеалогическая идея в систематике в первую очередь проявляется в понимании биологической природы вида. Намеки на ее «генетическое» (историческое) истолкование можно увидеть в «Истории животных» Аристотеля, у Дж. Рэя в его «Истории растений...» (Комаров, 1940; Завадский, 1968; Скворцов, 1971, 2005). У Бюффона и вслед за ним у Канта и Гиртаннера, у зоологов Иллигера и Кювье четко разделяются два понимания вида — морфологическое и историческое: последнее проявляется в стремлении определять природу вида не через сходство его членов или некую скрытую сущность, а через его «историю» — происхождение организмов друг от друга или от их общих предков (Borgmeier, 1957; Sloan, 1979).

Основным способом представления родословных и генеалогий служат древовидные схемы; поэтому одновременно с идеей генеало-

гических классификаций в биологическую систематику проникают и «деревья историй» (O'Hara, 1992, 1996). Среди биологов на возможность представить таксономическую систему в форме генеалогического дерева одним из первых, по-видимому, обратил внимание знаменитый немецко-российский естествоиспытатель, географ и путешественник Петр Симон Паллас (Peter Simon Pallas; 1741–1811) (Сытин, 1997; Воронцов, 2004; Archibald, 2008). В своем «Указателе...» он пишет (Pallas, 1766: 23–24), что «...система органических тел лучше всего представима в образе дерева, который идет прямо от корня от наиболее простых растений и животных тесно соприкасающимся двойным животным и растительным стволом; первый из которых идет от моллюсков к рыбам, с отходящим между ними большим боковым ответвлением к насекомым, затем к амфибиям и на самой вершине расположены четвероногие, но прежде них немного ниже еще одна крупная боковая ветвь птиц». Первые опубликованные «таксономические деревья» появились в самом начале XIX века: «ботаническое дерево» можно найти в книге «Опыт новой классификации растений» (Essai d'une nouvelle classification des végétaux, 1801) полузабытого ботаника Огюстена Огье (Augustin Augier) (Stevens, 1983), «зоологические деревья» опубликованы в «Философии зоологии» Ламарка; следующими почти через полвека стали древовидные графы у немецкого палеонтолога Генриха Бронна (Heinrich Georg Bronn; 1800–1862), у Э. Геккеля и Ч. Дарвина (Stevens, 1994; Williams, 2007; Archibald, 2008). Особенно популярными генеалогические (филогенетические) древа стали начиная с 1860-х гг. после выхода основополагающих работ Геккеля.

Следует подчеркнуть, что в систематике предшественниками генеалогических деревьев являются не делительные классификационные деревья вроде «дерева Порфирия», а соединительные сетевые схемы, показывающие сродство (близость) организмов. Дерево Порфирия (названо так в честь неоплатоника Малха, или Мелеха; Порфирий, Порφύριος — его псевдоним; 232/233–304/306) указывает последовательность шагов деления понятий, которым в данном случае соответствуют признаки таксонов, отчасти оно сродни определительному ключу. Такое дерево показывает разделение вышестоящих таксонов на нижестоящие и порождает строго иерархическую классификацию; иногда оно действительно имеет форму древовидного графа, но чаще представляется в «скобочной» форме (Nelson, Platnick, 1981; Stevens, 1994). Важно подчеркнуть, что оно исходно является логическим и не предполагает обязательного натурального соответствия. В отличие от

этого, сетевые схемы, популярные среди сторонников эмпирического подхода в систематике (Х. Стрикленд, О.П. де Кандоль и др.) и обыкновенно сопровождающие представление классификаций в форме географической карты, действительно призваны отразить средство организмов (Stevens, 1994).

Важно подчеркнуть, что обращение к древовидной схеме означает нечто существенно большее, чем просто графическое представление Естественной системы в ее генеалогическом понимании. Оно знаменует собой смену когнитивного стиля – переход от мышления в категориях стационарных (вневременных) групп, присущего схоластике и типологии, к мышлению в категориях последовательного (временного) происхождения, которое систематика осваивает вместе с общей идеей трансформизма (О'Нара, 1991, 1992). Р. О'Хара обозначает их соответственно как «group thinking» и «tree thinking»; последнее в более общем смысле может быть названо филогенетическим мышлением, поскольку дерево является лишь способом представления филогенетических отношений, причем не единственным (Павлинов, 2007б). Действительно, древовидные схемы, акцентирующие внимание главным образом на кладогенетической составляющей исторического развития, позволяют наглядно отображать монофилетическое происхождение групп (Дарвин). Наложение анагенетического аспекта на кладогенетический дает такую схему, в которой явно обозначен основной ствол, указывающий доминирующий тренд исторических преобразований, а боковые ветви идут параллельно, также подчиняясь этому тренду (филогенетические деревья Геккеля). Если же происхождение групп признается полифилетическим, метафора дерева оказывается вовсе неадекватной: в данном случае более подходящей формой представления исторического развития оказывается «куст» или даже «газон», где каждая ветвь берет начало от своего корня (гомологические ряды Копа).

Ламарк и «окенцы»

Одну из первых достаточно развитых и целостных эволюционных концепций в биологии и в систематике дал французский натуралист Жан-Батист Ламарк (Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet de Lamarck; 1744–1829). Он начал как ботаник (*Flore Française*, 1778), позже переключился на зоологию (*Système des animaux sans vertébrés*, 1801). Основной труд Ламарка — «Философия зоологии» (*Philosophie zoologique*, 1809; рус. пер.: Ламарк, 1935), где изложено его эволюци-

онное учение и представлена основанная на ней классификация животных.

Ламарк утверждает, что «...природа начала и вновь начинает еще поныне с образования простейших тел; что непосредственно она образует только их, т.е. только эти первые наброски организации, для обозначения чего и служит термин самопроизвольные зарождения...» (Ламарк, 1935: 64, курс. ориг.). Поскольку эволюция происходит постепенно, то «...вид ... сложился тоже незаметно и последовательно, имеет исключительно относительное постоянство и не может быть так стар, как природа» (op.cit.: 65, курс. ориг.). Впрочем, не следует обольщаться тем, что Ламарк часто пишет о виде: для него как сторонника непрерывной Лестницы совершенствования (Turkull, 1942a) вид — «так называемый», поскольку «...природа... дает нам, строго говоря, только особей, происходящих одни от других; что же касается видов, ... к названию вида как к обозначению всякой группы сходных особей... небесполезно прибегнуть... с целью облегчить изучение и познание огромного количества разных тел» (op.cit.: 71–72, курс. ориг.). Такова ключевая позиция «классификационного ламаркизма»: таксоны условны, они вводятся как дискретные единицы классификации для обозначения основных этапов единого однонаправленного тренда эволюции, каковой тренд определяет порядок размещения таксонов. Последнее обстоятельство заставляет «подчинять» идее тренда всё представление разнообразия, что порой приводит к странным (с точки зрения современных представлений) решениям: так, у Ламарка в системе наземных позвоночных утконос занимает положение между птицами и млекопитающими.

Как систематик, Ламарк четко различает естественный «порядок» (или размещение, *arrangement*) и искусственную «классификацию». Он подчеркивает, что при выстраивании порядка «...отнодь не всё равно, с какого конца начать общее распределение животных..., <которое> отнодь не зависит от нашего выбора» (op.cit.: 213). Поскольку природа «могла произвести их <животных> в последовательном порядке, ... она начала с простейших и только в конце дошла до самых сложных организаций...» (op.cit.: 213–214): здесь, как видно, Ламарк протестует против сложившейся к началу XIX века «нисходящей» рядоположенности классификаций, свойственной схоластам и типологам. В силу совершенно постепенного характера исторического развития «не только виды, но и целые отряды и иногда даже классы представляют почти цельные участки естественного ряда... Образующий <животными> неправильный и разветвленный ряд не имеет в

своих отдельных частях никаких перерывов или по крайней мере не всегда имел их, если верно, что таковые встречаются кое-где благодаря некоторым вымершим видам» (op.cit.: 60). Последнее замечание в последующем стало одним из часто повторяемых обоснований существования разрывов между группами; в частности, его упоминает Ч. Дарвин.

Практически одновременно с Ламарком идея трансформизма в его историческом толковании выкристаллизовывается в Германии на основе организмической натурфилософии. Если у Л. Окена развитие Природы как сверхорганизма лишь подразумевается метафорически (см. выше), то у двух его близких сторонников она высказывается вполне явным образом (Филипченко, 1977; Richards, 1992). Один из них — анатом и физиолог Фридрих Тидеманн (Friedrich Tiedemann; 1781–1861), который в своей незавершенной трехтомной «Зоологии...» (Zoologie..., 1808–1814) констатирует очень важную аналогию между индивидуальным и историческим развитием: «Точно так, как всякий организм начинается с простой формы и в ходе своего метаморфоза становится более развитым, так и всеобщий животный организм, по-видимому, начинает свое развитие с простейших животных форм, т.е. с представителей низших классов» (цит по: Richards, 1992: 43–45). Естествоиспытатель Готфрид Тревиранус (Gottfried Reinhold Treviranus; 1776–1837) в 6-томной фундаментальной «Биологии...» (Biologie; oder die Philosophie der lebenden Natur, 1802–1821) также пишет, что «... всё животное царство имеет те же периоды развития, которые проявляются у отдельных организмов. Те виды и роды животных, которые претерпели развитие, могут быть уподоблены органам, которые изменились в ходе развития животного» (цит по: Richards, 1992: 45–46). В этом «параллелизме» проявляется единство Природы как целого: по Тревиранусу, организм является частью вида, вид — частью фауны, фауна — частью всей живой природы, а эта последняя — часть организма Земли. Важно, что Тревиранус идет дальше этой констатации и по, сути кратко, намечает ключевые положения теории эволюции как адаптациогенеза: единство развития всего живого начиная с простейших форм есть результат приспособления организмов к условиям обитания и сохранения приобретённых приспособлений в результате наследования (Геккель, 1908; Филипченко, 1977). Следует отметить также немецкого ботаника Вильгельма Хофмайстера (Wilhelm Friedrich Benedikt Hofmeister; 1824–1877), который в своем труде по индивидуальному развитию растений «Сравнительное изучение...» (Vergleichende Untersuchungen der Keimung...,

1851) указывает на происхождение одних групп растений от других (Turrill, 1942b).

Дарвин

Для обоснования генеалогической идеи в систематике особое значение имеют исследования знаменитого английского натуралиста-зоолога Чарльза Дарвина (Charles Robert Darwin; 1809–1882), именем которого названо одно из ключевых направлений современного эволюционизма — дарвинизм. В последнем эволюция рассматривается как постепенное расхождение (дивергенция) внутривидовых форм (рас) и их превращение в виды путем естественного отбора: отсюда название основополагающей книги Ч. Дарвина «О происхождение видов...» (On the Origin of Species..., 1859; неоднократно издавалась по-русски; здесь даны ссылки на издание 1987 г.). Эта эволюционная концепция отражает приверженность Дарвина лейбницеву принципу непрерывности, ссылкой на него («Природа не делает скачков») объясняя постепенные трансформации видов под влиянием условий обитания. Для формирования атеистического мировоззрения огромное значение имеет книга Дарвина «Происхождение человека...» (The descent of man..., 1871), в которой он дал толкование с позиций своей теории генеалогическому древу человека, несколько ранее разработанному Э. Геккелем.

В формировании онтологического базиса систематики эволюционного направления основной смысл дарвинизма заключается в том, что он указывает довольно простой способ и естественный механизм трансформации видов. Этот способ — родственное происхождение, сопутствующее изменениям (descent with modification), этот механизм — естественный отбор индивидуальных вариаций на основе внутривидовой конкуренции (Дарвин, 1987). В какой-то мере данный механизм обоснован Дарвиным исходя из положений, выдвинутых английским демографом и экономистом Томасом Мальтусом (Thomas Robert Malthus; 1766–1834) в его книге «Опыт о законе народонаселения» (Essay on the Principle of Population, 1798). Всё это обеспечило популярность дарвиновской идеи среди натуралистов (и вообще материалистически ориентированной публики) и заметной части систематиков, поскольку Дарвин достаточно просто объяснил происхождение и «форму» Естественной системы в понятиях, совместимых с существующей физической картиной мира (Ruse, 1979; Panchen, 1992). Поэтому усилиями главным образом неодарвинистов XX столетия

(Добжанский, Гексли, Майр и др.) историю систематики (и вообще биологии) делят на «до Дарвина» и «после Дарвина». Разумеется, эта позиция достаточно предвзятая, но она верно отражает то обстоятельство, что после выхода «Происхождения видов...» основные дебаты среди теоретиков-эволюционистов велись и ведутся вокруг дарвиновской модели трансформизма.

Естественную систему Ч. Дарвин понимает генеалогически как «великое Дерево Жизни... < на котором>...ветви различной величины представляют собой целые отряды, семейства и роды...» (ор.сit.: 97), при этом в поздних переизданиях «Происхождения видов...» ссылаясь на генеалогические построения Геккеля в «Общей морфологии...» (см. далее) и полагая, что тот «...показал, каким образом в будущем будет строиться классификация» (ор.сit.: 316). В целом, по Дарвину, «...наши классификации предполагают связь более глубокую, чем простое сходство... Общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов, и есть та связь между ними, которая... до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи классификаций» (ор.сit.: 298). «... Общность происхождения и есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения... <поэтому>... расположение группы внутри каждого класса в должном подчинении и отношении друг к другу должно быть строго генеалогическим...» (ор.сit.: 302, курс. ориг.). Иными словами, «...истинная или даже единственно возможная система... должна быть генеалогической, и она была бы естественной в самом строгом смысле...» (ibid.: 304). Важно, что степень и характер различий при построении генеалогической системы не учитываются: «... размер различий в разных ветвях или группах, находящихся на одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно...» (ор.сit.: 302, курс. ориг.).

«Генеалогические» рассуждения Дарвина иллюстрирует его хорошо известная схема генеалогических цепочек, из которой видно, что вся эволюционная (а заодно и классификационная) концепция дарвинизма сосредоточена на видовом–подвидовом уровне, т.е. является (в более поздней терминологии) микроэволюционной. Данное обстоятельство сыграло решающую роль в формировании неodarвинизма и основанной на нем популяционной систематики в первой половине XX столетия (Майр, 1968; Мауг, 1988; Воронцов, 2004; см. также далее). Примечательно, что хотя Дарвин всю свою книгу посвятил «происхождению видов», в отношении видовой категории его

позиция во многом является номиналистической. Он, в отличие от Линнея, отрицает разницу между видами и внутривидовыми формами, объясняя это непрерывностью процесса эволюции (Мауг, 1988). По Дарвину «...разновидности — просто виды в процессе образования, или... зарождающиеся виды» (ор.сit.: 81). Из этого короткого пассажа видно, что он принимает известную эквивалентность видов и внутривидовых форм из-за невозможности «...различения варьирующих форм, местных форм, подвидов и замещающих видов» (ор.сit.: 44) и предсказывая, что со временем удастся освободиться «...от тщетных поисков за... неуловимой сущностью слова “вид”» (ор.сit.: 357). В отсутствие же критериев разграничения таких форм в чисто практических целях «...при разрешении вопроса, следует ли известную форму признать за вид или разновидность, единственным руководящим началом является мнение натуралистов, обладающих верным суждением и большой опытностью...» (ор.сit.: 44). Впрочем, есть основания предполагать, что номинализм Дарвина в отношении видов преувеличен и в известной мере объясняется формой представления его революционных идей по поводу эволюции (Stamos, 1996).

В отношении надвидовых таксонов позиция Дарвина, как отмечено выше, сходна с геккелевой, в том числе и в обосновании иерархии Естественной (генеалогической) системы ссылкой на ветви разного порядка, расположенные на родословном дереве (см. Краткий обзор гл. IV «Происхождения видов...»). Более того, со ссылкой на Кювье он признаёт единство типа как реальную основу надвидовых групп, но дает этому эволюционную интерпретацию: «...все органические существа созданы по двум великим законам — Единства типа и Условий существования. ... единство типа ... — то основное сходство в строении, которое ... совершенно независимо от их образа жизни. По моей теории единство типа объясняется единством происхождения» (ор.сit.: 149). Хиатусы между этими типами являются результатом эволюции: «вымирание... играло важную роль, определяя и расширяя интервалы между различными группами... Таким образом мы можем объяснить обособленность целых классов друг от друга...» (ор.сit.: 314). На этот тезис Дарвина довольно активно ссылаются в дальнейшем при рассмотрении соотношения между филогенетическими схемами и классификациями; он отчасти используется в виде принципа решающего разрыва в школе эволюционной таксономии (Simpson, 1961; рус. пер.: Симпсон, 2006) и принят во внимание в разработке принципа дополнительности как одного из фундаментальных обобщений в систематике (Скарлато, Старобогатов, 1974).

В обсуждении принципов построения Естественной системы Ч. Дарвин явно тяготеет к эмпирическому адансоновскому подходу, дополняя его рассуждениями о соотношении между признаками, сходством и генеалогическим родством. Так, он утверждает, что «...организмы... могут быть классифицированы ... либо искусственно на основании единичных признаков, либо естественно на основании большого числа признаков» (op.cit.: 297). Вместе с тем Дарвин четко указывает некоторые общие критерии распознавания признаков, позволяющих судить о родстве, исходя из того, что «... признаки, которые считаются натуралистами за указание истинного сродства между... видами, унаследованы ими от общего прародителя...» (op.cit.: 302). Поэтому «... ничего не может быть ошибочнее такого взгляда... что наибольшее значение в классификации имеют те особенности строения, которые определяют образ жизни и место... в экономии природы» (op.cit.: 298). При этом «... чем меньше какая-либо часть организма связана с какими-либо особыми функциями, тем больше она имеет значение для классификации» (op.cit.: 299); позже это утверждение получило название «принципа Дарвина» (Майр, 1971). Вместо исходно аристотелевского понимания существенности признаков вводятся два вполне количественных критерия, которые в современной филогенетической терминологии (Wiley, 1981; Павлинов, 2005) обозначены как критерии общности и конгруэнтности: «...если <несущественный> признак преобладает у большого числа различных видов..., то он и приобретает большое значение, так как мы можем объяснить его присутствие у столь многих форм с весьма различными привычками только унаследованием от общего прародителя... Если несколько признаков, хотя бы и несущественных, выражено в большой группе организмов, отличающихся различным образом жизни, то на основании теории родственного происхождения мы можем быть почти уверены, что эти признаки унаследованы от общего предка (op.cit.: 306);... такие комплексы признаков имеют особенное значение в классификации» (op.cit.: 307).

Дарвину принадлежит первая отчетливая историческая (точнее, генеалогическая) трактовка гомологии и аналогии (Бляхер, 1976). Он берет основные понятия у своего соотечественника, зоолога-анатома Ричарда Оуэна (Richard Owen, 1804–1892) и объясняет, что гомологичные структуры сохраняются от предков, а аналогичные — возникают в ходе дивергентной эволюции. Первые являются следствием кровного родства и отражают его, вторые возникают у неродственных организмов под действием естественного отбора, т.е. являются

приспособительными. Из этого следует однозначный вывод, вытекающий из общего принципа определения значимости признаков: гомологии следует реконструировать по гомологичным, а не аналогичным признакам, поскольку первые указывают на общее происхождение, а вторые нет (op.cit.: 308). Одновременно он указывает на определенное значение принципа аналогичных изменений, согласно которому «... члены одного и того же класса, хоть и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и изменяться сходным образом...» (op.cit.: 311).

Значение идей «классификационного дарвинизма» для развития систематики весьма велико. Развитие генеалогической концепции в конечном итоге вылилось в новую онтологию таксона — не класса или естественного рода (в логическом смысле), а генеалогической линии, наделенной свойствами квази-индивида (Queiroz, 1988; Webster, Goodwin, 1996). Впрочем, фундаментальность этой общей идеи будет осознана и начнёт активно обсуждаться лишь во второй половине XX столетия (Hull, 1988). Дарвиновское понимание гомологии и определение таксономической значимости признаков на основании эволюционных критериев стали одними из ключевых во всей систематике эволюционного направления. Акцентирование внимания на генеалогических отношениях дало начало школам филогенетической систематики от Геккеля до Хеннига (Padian, 1999, 2004). С другой стороны, принцип аналогичных изменений имеет большое значение для формирования собственно эволюционной таксономии Дж. Симпсона (Simpson, 1961; Симпсон, 2006; филистика в понимании Расницына, 2002), хотя Э. Майр (1971; Мауг, 1988) склонен трактовать его преимущественно фенетически. Ключевая для Дарвина идея постепенного видообразования посредством естественного отбора легла в основу микроэволюционной доктрины неodarвинизма, а через него — уже упоминавшейся популяционной систематики. Вместе с тем, определенный «видовой нигилизм» Дарвина стал одной из причин кризиса представлений о виде, поразившего систематику в конце 19-го века (см. далее).

Геккель

В трудах немецкого натурфилософа и зоолога, великого анатома и эволюциониста Эрнста Геккеля (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel; 1834–1919) во вполне развитой форме представлена классическая

филогенетика как основа для разработки филогенетических классификаций в более широком, чем у Дарвина, понимании. Как отмечено выше, исходная естественнонаучная позиция Геккеля вполне натурфилософская: в одной из своих лекций он ссылается на Канта как на человека, первым подарившего миру всеобъемлющее эволюционное учение (Геккель, 1907), история живого для него есть развитие «генеалогического индивида» (Radl, 1930). Поэтому хотя Геккель со ссылкой на Дарвина много пишет о «происхождении видов», его трансформизм является макроэволюционным. Это отчетливо видно из геккелевских генеалогий: в отличие от дарвиновской схемы, масштаб рассмотрения истории происхождения организмов задан не подвидовым–видовым уровнем, а значительно более высоким — главным образом уровнем типов и классов.

Первый из фундаментальных трудов Э. Геккеля — двухтомная монография «Общая морфология организмов...» (*Generelle Morphologie...*, 1866), где каждой главе предпослан эпиграф из Гёте; в популярной форме ее основные идеи изложены в книге «Естественная история миротворения» (*Natürliche Schöpfungsgeschichte*, 1868; рус. пер.: Геккель, 1908–1909); подробное изложение понятийного аппарата дано в «Антропогенезе» (*Anthropogenie*, 1874); завершает «филогенетический цикл» трехтомная книга «Систематический филогенез...» (*Systematische Philogenie...*, 1894–1896). В определенном смысле весь цикл являет собой первый опыт построения генеалогического «дерева жизни» как формы представления естественной системы, понимаемой по-дарвиновски: полное название «Общей морфологии...» включает ссылку на дарвиновскую революционную теорию происхождения (*Darwin reformirte Descendenztheorie*) (Haeckel, 1866).

В этой книге введено основополагающее для всей систематики эволюционного направления понятие филогенеза. Поскольку Геккель не утруждал себя разработкой строгих определений и формулировок, это понятие весьма многозначно и в разных работах (или даже в разных главах одной книги) имеет разное толкование (Dayrat, 2003). В самом общем смысле он понимает филогенез как «родословную историю», реконструируемую на основании палеонтологии: «филогенез включает палеонтологию и генеалогию», филогенез есть «палеонтологическое развитие» (цит. по: Williams, Ebach, 2008: 49–50). Вместе с тем, следует различать две более узкие трактовки филогенеза: в одних случаях Геккель имеет в виду генеалогическую историческую цепочку или группу организмов (видов), в других — последовательность формирования морфологических структур (Dayrat, 2003).

В современных терминах они соответствуют генеалогической и сегогенетической концепциям филогенеза (Павлинов, 2005, 2007а).

Вообще говоря, Э. Геккель — скорее морфолог-филогенетик, чем собственно систематик, его больше волнуют формы организмов и их преобразования, нежели группирование этих организмов в таксоны. Поэтому филогенез и онтогенез для него — части общего «морфогенеза» (Haeckel, 1866). При этом он морфолог, мыслящий в основном типологическими категориями: как отмечено выше, главам «Общей морфологии» он предпослал эпиграфы из Гёте, большим поклонником которого был (в частности, принял его «морфологию» взамен более распространенной в то время «анатомии»). Геккеля больше всего интересуют проблемы и законы исторического формирования и изменения планов строения, определяющих группы организмов, — т.е. именно «систематический филогенез», а не «филогенетическая систематика» (в более позднем ее понимании). При этом генеалогические схемы Геккеля — это в значительной мере трансформистски трактуемые типологические построения, во многом заимствованные у Кювье и Бэра. Данное обстоятельство подчеркивается тем, что он нередко применяет понятия «ствол» (*Stamm*) и «ветвь» (*Phylum*) как синонимы понятия «тип» не только в таксономическом, но и в морфологическом смысле (Канаев, 1966б; Dayrat, 2003). «Каждый тип со своим “специальным планом” является... отдельной самостоятельной ветвью...» (Haeckel, 1866, Bd. 2: 388).

Таким образом, Геккель не выстраивает заново филогенетические «сценарии» на основании исходных данных морфологии, эмбриологии и палеонтологии, а, как было отмечено выше, «прикладывает» к готовым типологическим схемам (т.е. фактически к классификациям) генеалогическую интерпретацию и соответственную терминологию (Remane, 1956; Williams, Ebach, 2008). При построении сравнительно-морфологических схем Геккель — натурфилософ-типолог, при их интерпретации — натурфилософ-эволюционист. Образно говоря, «Геккель только поместил в историческое измерение схемы классификации, которые уже были созданы такими учеными как Кювье» (Брайдбах, 2004: 31). Это позволило одному из противников филогенетического подхода в систематике назвать Геккеля «скрытым типологом», а весь его подход — «наивной филогенетикой», коль скоро речь идет не о филогенетическом исследовании, а «о филогенетической интерпретации естественной систематики» (Naef, 1919: 3).

В типологических воззрениях Э. Геккеля одно из центральных понятий — проморфология, т.е. наука о «внешних формах органичес-

ких индивидуумов и их основных стереометрических формах» (Haeckel, 1866, Bd. 1: 30). Здесь особо проявляются его натурфилософские пристрастия: он полагает, что разнообразие всех природных тел управляется простыми (механическими) законами Природы, которые проявляются в упорядоченности основных типов симметрии и планов строения. Эта упорядоченность актуализируется процессом эволюции — последовательным возникновением и изменением планов и типов симметрии. На этом основании он в одной из последних работ («Kristalseelen...», 1917) утверждает, что классификация живых форм должна быть такой же, как и классификация минералов, указывающая связи между вариантами кристаллов как изменения общих типов симметрии, и провозглашает структурно-генетический принцип построения классификаций как всеобщий для любых объектов природы, от минералов до высокоорганизованных животных (Брайдбах, 2004). Таким образом, Геккеля можно считать, наряду с такими его предшественниками как Окен и Гёте, одним из провозвестников рациональной систематики в понимании ее Дришом (Driesch, 1908). Странно, что этот аспект общей классификационной доктрины Геккеля в дальнейшем остался без внимания, в отличие от филогенетического, и в разработке новейшей версии рациональной систематики даже не упоминается (Webster, 1996; Webster, Goodwin, 1996).

Существенное (с точки зрения онтологии) отличие геккелевского подхода от собственно типологического состоит в том, что прежние воображаемые типологические конструкты (планы строения) у Геккеля наделяются реальным «физическим» бытием. Последнее проявляется в том, что прототипы и архетипы отождествляются с предковыми формами, давшими начало некоторому числу потомков в результате процесса исторического развития. Впрочем, эти формы понимаются скорее как некие достаточно «абстрактные» организмы-монеры, их реальность имеет специфический натурфилософский оттенок. Во всяком случае, это вряд ли виды в их «таксономическом» понимании: для Геккеля генеалогические цепочки состоят из конкретных организмов, связанных кровным родством и составляющих филы (или филоны). Каждая из них — это «...совокупность всех тех организмов, в общем происхождении которых от одного предка мы не можем сомневаться...» (Геккель, 1909: 33). Такую группу-филу Геккель называет монофилетической; если группа происходит от разных предковых форм-монер, она является полифилетической.

Важно иметь в виду, что Геккель неизменно подчеркивает гипотетический характер исторических реконструкций, называя последние

«генеалогическими гипотезами». Их он разделяет на две основные формы: единичная (монофилетическая) гипотеза сводит всё многообразие к единственному предку, множественная (полифилетическая) гипотеза означает, что разные виды (независимо самозародившиеся монеры) дали начало разным классам (Геккель, 1909). Примечательно, что по Геккелю для высших организмов наиболее вероятны монофилетические гипотезы, для низших — полифилетические: эта общая идея получает поддержку в связи с новейшими изысканиями в области симбиогенеза (Gordon, 1999).

Коль скоро речь зашла о гипотетическом характере генеалогических реконструкций, следует в скобках отметить, что Э. Геккель в понимании условий их разработки выказывает себя как вполне зрелый последователь гипотетико-дедуктивной схемы аргументации. Он подчеркивает в заключительном разделе своей «Естественной истории...», что следует различать общую эволюционную теорию как незыблемую основу всех таких реконструкций и частные эволюционные гипотезы, выводимые дедуктивно из неё применительно к конкретным фактам (Геккель, 1909). На этом он специально останавливается в связи с вопросом о происхождении человека, полемизируя с антропологом Р. Вирховом: если мы признаем эволюционную теорию в общем случае для всего живого, то мы обязаны признавать ее и в частном случае для объяснения генеалогии человека. На этом фоне более чем странным выглядит отрицание значения базовой эволюционной концепции для построения филогенетических классификаций сторонниками структурной кладистики (Hull, 1988; Павлинов, 1990, 2005).

Основной формой представления генеалогической гипотезы для Геккеля и для всех его последователей, как отмечено выше, служит родословное, или генеалогическое дерево, которое позже чаще стало называться филогенетическим (сам Геккель данный термин не использует). Оно, как и у Бронна (см. выше), представляет собой ветвящуюся схему с основным стволом и многочисленными боковыми ветвями разного порядка, что соответствует «масштабу» фил. Как центральный ствол, так и основные ветви дерева имеют четкую направленность — от высших форм к низшим. Это особенно видно на одном из первых геккелевых деревьев — вполне живописной знаменитой «монофилетической генеалогии организмов» во втором томе «Общей морфологии» (Haeckel, 1866). В этом проявляется основное содержание эволюционных представлений Геккеля, включающих восходящий к натурфилософской идее Лестницы совершенствования закон прогресса (совершенствования) и дарвиновский закон дивергенции

(Daugat, 2003). Важно, что последний понимается так, что дивергирующие формы, постепенно накапливая различия, повышают свой ранг подобно тому, как ветви дерева по мере его роста повышают свой порядок. Как видно, общий подход Геккеля в определенной степени воспроизводит таковой Кювье, который также строил отдельные «лестницы» — ряды для выделенных им планов строения (Канаев, 1976). Разница в том, что организмическая натурфилософия Геккеля-эволюциониста делает ряды восходящими (как и у Ламарка), тогда как у Кювье-типолога они нисходящие.

Что касается собственно Естественной системы, то здесь Геккель следует Дарвину и считает, что «...существует одна естественная система организмов, и эта система есть родословное дерево организмов...» (Naeskel, 1866, Bd. 1: 37), которая получает такое значение благодаря учению о трансформизме (Геккель, 1909). Однако нередко приписываемая Геккелю афористическая формула «Естественная система должна основываться на филогенезе» не вполне верна: он отождествляет названную систему не с филогенезом вообще, а с его частью (или аспектом) — генеалогией. Эта система «...должна попытаться представить нам, каким образом различные классы, порядки, семейства, роды и виды... соответствуют различным ветвям, сучьям или стволам родословного дерева...» (Геккель, 1909: 4). В общем случае система представляет собой, образно говоря, результат «распиливания» этого дерева на части (принцип филиации, см. Скарлато, Старобогатов, 1974). Она является иерархической, при этом иерархия таксонов соответствует иерархии (порядку) ветвей. Примечательно, что наиболее реальной категорией Геккель считает тип (ветвь, *phylum*), «...который является реальным единством множества принадлежащих друг другу форм...» (Naeskel, 1866, Bd. 2: 313): в этом проявляется его приверженность типологическим идеям Кювье, для которого основными подразделениями Естественной системы также были «ветви» (*embranchement*), каждая со своим планом строения (Канаев, 1976). В каждом типе (ветви) рядоположенность таксонов определяется вышеупомянутым «законом совершенствования» — от низших организмов к высшим.

Генеалогическая трактовка Естественной системы обращается в ключевой для систематической филогенетики (и выросшей из нее филогенетической систематики) принцип монофилии. Он означает, что в этой системе разрешены монофилетические группы и запрещены полифилетические. Соответственно, основная задача систематики — выявление среди множества возможных группировок организ-

мов тех, которые с наибольшим вероятием могут считаться монофилетическими, т.е. филами. Однако в применении этого принципа остаются весьма заметными типологические истоки всей геккелевой филогенетики: в филу объединяются не все потомки предковой формы, а лишь те, которые сохраняют унаследованные от нее типические черты (Daugat, 2003), т.е. (в современной терминологии) являются не столько кладами (ветвями), сколько градами — ступенями развития данного типа. В этом — принципиальная особенность филогенетической систематики в ее классической (геккелевой) версии в отличие от современной кладистической (хенниговой) (Шаталкин, 1988).

«Параллельность» основных ветвей генеалогического дерева друг другу и главному стволу в более поздних терминах обозначается как параллельная эволюция, представления о которой естественным образом продолжают общую натурфилософскую идею упорядоченности развития «генеалогического индивида». В таксономических терминах это означает параллельное развитие разных подгрупп данной монофилетической группы: эта трактовка восходит к Дарвину (см. выше) и предполагает, что чем более родственны подгруппы, тем больше сходны их эволюционные тенденции (Scott, 1896). Таксономическая трактовка параллелизмов, обосновывающая выделение (в современной терминологии) парафилетических групп, в настоящее время активно разрабатывается уже упоминавшейся школой эволюционной таксономии в форме принципа единства эволюционных тенденций (см. выше).

Обоснование генеалогии через реконструкции филогенезов (семогенезов) как трансформаций планов строения приводит к тому, что в общем методе геккелевой филогенетики наибольшее значение придается консервативным признакам, свидетельствующим о единстве плана (идея Дарвина, см. выше). Поскольку планы строения в данном случае отождествляются с предковыми формами, разработка генеалогических гипотез в значительной мере сводится к реконструкциям наиболее вероятных предковых морфологий, для которых по возможности ищется соответствие в палеонтологическом материале. Это сделало метод реконструкции предка важной частью классической филогенетической систематики (Северцов, 1939; Татаринев, 1976) и дало повод многочисленным обвинениям в ее избыточной спекулятивности.

Сосредоточенный на реконструкциях филогенезов как на трансформациях планов строения, Геккель не уделяет особого внимания проблеме гомологии, принимая её в генеалогическом понимании в

основном по Дарвину (см. выше). Оуэновскую частную гомологию он называет просто гомологией, «...возникшей вследствие общего происхождения...», тогда как «...анalogии зависят от одинакового приспособления» (Haeckel, 1866, Bd. 2: 411). Зато в первом томе «Общей морфологии...» Геккель значительное внимание уделяет детализации понятий, связанных с сериальной гомологией (Бляхер, 1976).

Важное уточнение генеалогической трактовки гомологии, в общей форме предложенной Дарвином и Геккелем, дал английский зоолог Э. Рей Ланкестер (Edward Ray Lankester; 1847–1929). В небольшой, но весьма значимой статье «Об использовании термина гомология...» (Ray Lankester, 1870) он предложил заменить оуэновское понятие гомологии как идеалистическое двумя другими — генеалогически осмысленными и одинаково материалистическими. По Ланкестеру, если сходные структуры унаследованы от единой структуры у общего предка и в этом смысле «генетически связаны», их соответствие следует называть гомогенией; все прочие случаи соответствий следует называть гомоплазиями; к числу последних относится сериальная гомология, а также все случаи аналогий. Гомология в результате параллельной эволюции получила разное терминологическое обозначение: одновременно с Ланкестером Майварт предложил называть ее гомологической аналогией, позже Фюрбрингер — гомоморфией, Плате — гомойологией; Осборн удачно назвал ее латентной, или потенциальной гомологией (Osborn, 1902; Гиляров, 1964; Wake, 1992; Мамкаев, 2001). Понятие гомологии как одно из центральных для всех дисциплин, опирающихся на сравнительный и сравнительно-исторический методы, активно обсуждается на протяжении всей новейшей истории морфологии и систематики (Remane, 1956; Hall, 1994; Мамкаев, 2001).

Коп

Еще одну общеэволюционную концепцию в те же 1860-е гг. предложил американский зоолог-палеонтолог Эдвард Коп (Edward Drinker Cope; 1840–1897): ее обычно классифицируют как неоламаркистскую и относят к ортогенетическим или номогенетическим. Она первоначально изложена в статье «Возникновение родов» (The origin of genera, 1868) и в развернутой форме представлена в сводке «Возникновение наиболее приспособленного...» (Cope, 1887). Ее основу составляет то же допущение, что и у Ламарка и частью у Геккеля: эволюция односторонне направлена, в ней объективно существуют общие закономерности,

которым подчиняются разные организмы. В отличие от классического ламаркизма, эта направленность выглядит не как единая и единственная Лестница совершенствования, а как несколько (много) параллельных филетических рядов, по которым происходит сходное развитие организмов, последовательно проходящее одни и те же фазы совершенствования (анагенез, Соре, 1896). Соответственно, адекватной формой представления этой эволюционной модели служит не дерево и даже не куст, а «газон»; впрочем, эта теоретическая модель не мешала Копу рисовать стилизованные филогенетические деревья во вполне геккелевом духе (Cope, 1896).

Важная особенность коповской концепции эволюции состоит в том, что она рассматривает не столько происхождение видов или родов, сколько происхождение их признаков, носителями которых являются организмы, относящиеся к этим видам и родам. По Копу, «история возникновения некоторого типа, такого как вид, род, отряд и т.п., — это просто история возникновения структуры или структур, которые соответственно определяют эти группы» (Cope, 1887: 130). В терминах филогенетики это значит, что если модель Дарвина и в меньшей степени Геккеля является генеалогической, то модель Копы — сегогенетическая. Он заимствует из химии понятия гомологических и гетерологических рядов и встраивает их в свою теорию: «среди высших <по рангу> групп животных можно выявить серии, “гомологичные” в том же смысле, как спирт... с его производными; а составные части каждой из них могут быть... “гетерологичными” подобно эфирам, альдегидам, спиртам...» (op.cit.: 95); при этом «...гетерология — то, что Свейнсон и другие называют “анalogией”, в отличие от сродства» (op.cit.: 96).

Для систематики эта эволюционная модель даёт следующие решения. Во-первых (в терминах Геккеля), принцип монофилии здесь совершенно чужд, таксоны возникают полифилетически в результате параллельной эволюции: «...роды и разные другие группы произошли не от единственного генерализованного рода и т.п. той же группы, но от соответствующего рода одной или более других групп» (op.cit.: vi). Соответственно, во-вторых, «...класс есть серия (a scale) отрядов, отряд — триб... семейство состоит из одной или нескольких серий родов» (op.cit.: 45). Наконец, в третьих, «процесс развития видовых и родовых признаков происходит не одновременно... поэтому виды могут быть перемещены (be transferred) из одного рода в другой без утраты их видовых признаков, а роды — из отряда в отряд без утраты их родовых признаков» (op.cit.: 123).

С точки зрения систематики основные положения концепции Э. Копа и других исследователей, признающих полифилетические группы (Депере, Берг и др.), можно представить следующим образом. Филогенетически трактуемая Естественная система представляет собой иерархию как моно-, так и полифилетических групп. Эти группы задаются признаками, которые неким образом ранжированы на видовые, родовые, семейственные и т.п. При этом принципы ранжирования признаков явным образом не указаны: по-видимому, всё решается на основании линнеевского принципа «род определяет признаки», при котором сначала распознаются роды, а потом их признаки, которым приписываются те или иные тенденции эволюции. Эти признаки в эволюции взаимно независимы, поэтому таксон низкого ранга может переходить без утраты себе-тождественности из одного таксона более высокого ранга в другой (последнее является своеобразным «онтологическим» аналогом известной процедуры практической систематики). В целом, как можно полагать, таксоны в данной классификационной доктрине представляют собой нечто вроде эпифеноменов: они не имеют самостоятельной реальности, являются производными от эволюирующих признаков.

Таксономическая интерпретация коповской эволюционной модели, при которой внимание акцентируется не на таксонах, а на признаках, фактически включает в коповскую систематику аристотелевскую концепцию «вида» как «сущности»: вид – это не группа организмов, а свойство, позволяющее выделить эту группу среди других групп того же рода (Карпов, 1937). Это особенно четко видно из детального разбора полифилетической концепции таксонов, проведенной Л.С. Бергом (1922). Так, в приведенном им примере с «повторным видообразованием» из Кокена (с. 242) видно, что речь на самом деле идет о многократном появлении одного признака, дающем повод предполагать повторное появление некоторого вида, диагностируемого данным признаком. Это — образчик проявления того самого типологического мышления, против которого резко возражал Э. Майр, противопоставляя ему популяционное мышление (Маур, 1988).

Первая реакция

Понимание Естественной системы как прямого отражения результатов эволюционного процесса (в какой бы то ни было его трактовке) делает ее в известном смысле «вторичной» относительно последнего, при том что сами исторические реконструкции «вторичны» относи-

тельно типологических (Naef, 1919; Любищев, 1966, 1982; Мейен, 1984). Это переносит существенную часть методологической проблемы построения названной системы с нее самой на реконструкцию филогенезов: принципы филогенетических реконструкций оказываются едва ли не более важными, чем принципы построения Естественной системы как таковой. Центральным элементом этой проблематики является общий метод (или принцип, или закон) тройного параллелизма между рядами форм в палеонтологической летописи, онтогенезе и систематическом размещении видов; в данном случае в редакции не Агассиса, а Геккеля (Bruant, 1995). Признаки и сходства значимы не сами по себе, а как отражение генеалогических (филогенетических) связей. Важное значение имеет (в современной терминологии) упомянутый при изложении позиции Дарвина принцип конгруэнции: наиболее обоснована та родословная схема и основанная на ней классификация организмов, которая поддерживается наибольшим числом морфологических систем (точнее, их реконструированных семогенезов).

Как видно из предыдущего, ранние филогенетические разработки в систематике дали ей общую руководящую идею в форме филогенетически осмысленной Естественной системы, но не ее воплощение в достаточно конструктивные методы. Содержание последних также осталось достаточно декларативным и к тому же зависящим от понимания того, каковы основные свойства филогенетического развития организмов. Так, у Дарвина и Геккеля основным является принцип монофилии, однако признание параллельной эволюции как фундаментального свойства монофилетических групп делает, как показывает дальнейшая практика, невозможным однозначное соотнесение ветвей генеалогического дерева и таксонов Естественной системы. Радикальную попытку решения этой проблемы предприняли лишь столетие спустя в рамках кладистической систематики за счет более «узкого» определения монофилии (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Шаталкин, 1988; Павлинов, 1990, 2005). У Копа признание фундаментальности параллельной эволюции приводит к тому, что моно- и полифилетические (точнее, парафилетические в современной терминологии) группы оказываются равно естественными. Примечательно, что гетерологическим рядам Копа почти однозначно соответствуют конгрегации систематика-нумериста Е.С. Смирнова, согласно которому «... конгрегация включает в себе формы, развившиеся на разных генетических стволах, но переживающих однородную филетическую стадию» (Смирнов, 1923: 388).

Одной из причин слабой проработанности рабочих принципов и методов филогенетической систематики рассматриваемого периода является то, что, как указано выше, для её идеологов вопросы построения филогенетических систем были вытеснены вопросами реконструкции филогенезов. Вследствие этого вне их внимания остались некоторые ключевые проблемы собственно систематики, которые ранее активно обсуждались схоластами и типологами, среди них первостепенная – проблема реальности таксонов и границ между ними. Более того, ситуация сложилась весьма парадоксальная: почти все теоретики-эволюционисты на основании признания принципиальной непрерывности реальных генеалогических цепочек утверждают условность названных границ, т.е. склоняются к номиналистической трактовке таксонов. Этим они органично «вписались» в ту традицию, которая характерна для большей части систематики конца XVIII – первой половины XIX столетий (Turrill, 1942b) и которая продлилась во многом в XX век (Майр, 1971).

Объяснение системы через филогенез одни систематики восприняли весьма воодушевленно: это проявилось в отрицании ими таксономической состоятельности явно полифилетических групп и исключении их из классификаций (напр., Bessey, 1897; Wettstein, 1901). При этом, однако, между сторонниками данного подхода с самого начала возникли разногласия о том, как филогенез (филогенетическая система) соотносится с Естественной системой и как понимать последнюю. Здесь достаточно четко обозначились две позиции, соответствующие двум трактовкам названной системы — по Кьюе и по Адансону–Жюссьё. В первом случае речь идет о небольшом числе значимых признаков, выбранных на априорной основе: такова позиция Геккеля, она получила популярность главным образом среди зоологов (Гексли, Рэй Ланкастер, Гертвиг и др.: см. Руководство..., 1937). Во втором случае система строится по большому числу признаков с более или менее одинаковыми «весами»: этой позиции больше придерживаются ботаники (Turrill, 1942b).

Среди последних обычно наиболее значимыми считают немецких ботаников Августа Эйхлера (August Wilhelm Eichler; 1839–1887) и Адольфа Энглера (Adolf Engler; 1844–1930): их метод представляет собой по сути интерпретацию «естественной системы» Гукера–Бентама и их предшественников, основные отличия состоят в понимании близости (affinity) как кровного родства и в разграничении эволюционно примитивных и продвинутых групп (Turrill, 1942a; Камелин, 2004; Stuessy, 2008). Однако Козо-Полянский (1922) полагает, что эти

работы, основываясь на идеях Жюссьё и Кандоля, которые якобы превосхитили эволюционные идеи (Веттштейн), на самом деле являются «антифилогенетическими». Он считает первым истинным филогенетиком-систематиком среди ботаников голландца Филиппа ван Тигема (Philippe van Tieghem; 1839–1914), изложившего истинную филогению растений в фундаментальной сводке *Eléments de botanique* (1898 г.; рус. пер.: *Общая ботаника*, 1901). Тем не менее, важно отметить, что именно Энглер, возможно, первым предваряет собственно классификацию изложением, по сути, первой системы принципов филогенетической систематики: её важную часть составляют правила «прогрессии» – закономерностей исторического развития органов и структур, по которым строится система таксонов (Уранов, 1979; Камелин, 2004). Этим он определил на многие годы стиль аргументации классической, да и в значительной мере также кладистической (хенниговой) филогенетики. Примечательно, что у Энглера соотношение между (в современной терминологией) анагенетической и кладогенетической составляющими филогенеза представлено в форме наложения генеалогического дерева на концентрически представленные уровни продвинутой (Engler, 1898).

Другие систематики отнесли к отождествлению филогенетической и естественной систем достаточно враждебно, полагая, что они разрабатываются на разных основаниях: первая — на априорном взвешивании небольшого числа признаков (гомологий), вторая — на большом числе равно значимых признаков (Caguel, 1883; Козо-Полянский, 1922). Соответственно, они разделяют эти две категории систем, но при этом с двух противоположных позиций. Те, кто отдает предпочтение филогенезу, считают филогенетические системы выше естественных; в противоположном случае считается важным продолжение традиции естественных систем, заложенной Жюссьё и де Кандолями, но без «филогенетического довеска» (Grau, 1876). В укор геккелевской филогенетике ставится то, что в ней отсутствует строгая система отбора признаков, поэтому генеалогические схемы столь же спекулятивны, как и типологические, основанные на разном толковании сущности и существенности признаков (Bather, 1927; Bremekamp, 1931). С другой стороны, против такого понимания Естественной системы выступают типологи: они считают, что генеалогические реконструкции вторичны относительно типологических (Naef, 1919; Meyer, 1935). При этом палеонтологи — сторонники «геккелевской» филогенетики (напр., Scott, 1896) считают, что филогенетические (точнее, генеалогические) схемы для современных организмов, не подкреп-

ленные должным образом палеонтологией, т.е. историей как таковой, являются чисто умозрительными и что поэтому такая филогенетика заслуживает названия «идеалистической» (Remane, 1956).

Наконец, многие встретили генеалогическую идею вполне равнодушно — просто как еще один (наряду с прочими) натурфилософский «изыск», означющий не более чем очередную трактовку спекулятивного понятия сродства. Таковы прежде всего многочисленные практикующие систематики, занятые по преимуществу инвентаризацией местных фаун и флор (Turrill, 1942b). Одна из причин состоит в том, что новые идеи фактически не привели к новым методам: принцип монофилии остался вполне декларативным, в практике классифицирования руководящей по-прежнему осталась общая классическая «формула» — объединять сходное и разделять различное (Green, 1909; Heslop-Harrison, 1953; Blackwelder, 1967). Именно это имеет в виду Козо-Полянский, критикуя классификационные идеи тех последователей Жювьё и де Кандоля, которые просто облачали их эмпирические классификации в филогенетическую «обертку». Поэтому, строго говоря, их подход почти не изменил существующих классификаций, лишь дав им иное толкование (Stevens, 1984; Скворцов, 2005). Как справедливо отмечает Дж. Симпсон (2006), на основании одних только классификаций, без вникания в предварительные рассуждения их авторов, невозможно определенно судить о том, являются ли они в своей основе типологическими или филогенетическими. Пожалуй, только сформировавшаяся во второй половине XX столетия кладистическая версия филогенетики обозначила радикальный разрыв с традицией типологических и отчасти «естественных» классификаций.

Среди самих первых сторонников филогенетической систематики не было единогласия в том, как трактовать филогенез и как его «переводить» на язык таксономии. Так, вопреки дарвиновской концепции неоднократно подчеркивается, что филогенез не сводим к генеалогии и не должен трактоваться столь упрощенно (Engler, 1898; Osborn, 1902). В это время впервые поднимается серьезная проблема неоднозначности определения монофилии, несоответствия между специфическими требованиями к количеству и качеству признаков (Козо-Полянский, 1922; Turrill, 1942a). Обсуждение всех этих вопросов стало особенно острым во второй половине XX века в связи с формированием современных версий филогенетической систематики (Hennig, 1950; Simpson, 1961; Шаталкин, 1988; Павлинов, 1990, 2007б).

Следует отметить, что вообще признание идеи эволюционного (филогенетического) развития органического мира вовсе не обязатель-

но влечет за собой признание ее как основания для построения Естественной системы. К числу тех, кто одним из первых провозгласил это, относится английский зоолог, приверженец и известный популяризатор дарвинизма Томас Гексли (Thomas Henry Huxley; 1825–1895). Он считает, что Естественная система должна строиться на чисто морфологических основаниях без привлечения весьма недостоверных генеалогических гипотез: т.е. названная система — это Морфологическая система (Huxley, 1865). Его собственный классификационный подход скорее отражает взгляды Бэра, чем Дарвина: так, в системе млекопитающих, организованной согласно «законам эволюции», размещение отрядов отражает «прохождение» ими одних и тех же гипотетических стадий «маммализации», как они явлены в сравнительной анатомии и эмбриологии (Huxley, 1880). Впрочем, это не помешало Гексли попытаться ревизовать классификацию птиц на основании строго филогенетических принципов и, в частности, поместить их вместе с рептилиями в одну группу *Sauropsida* (Huxley, 1867).

Среди причин такого скептицизма — понимание того, что генеалогии непрерывны, тогда как таксоны и их ранги дискретны. Одно из решений видится в трактовке классификации как моментального «среза» филогенетического дерева (Lam, 1938): это делает адекватным графическим представлением филогенетической классификации не исходное для неё дерево, а серию таких срезов, каждый из которых являет собой некий аналог «картографического» представления таксономических отношений. Последнее означает, что для разных этапов «роста» филогенетического дерева (фактически — для разных геологических эпох) должны разрабатываться свои системы родственных отношений, сложившихся на данный момент времени. В XX столетии такая трактовка соотношения филогенетических и систематических построений будет иметь определенную популярность (Sneath, Sokal, 1973).

Одним из важнейших следствий освоения систематикой рассматриваемого периода эволюционной идеи стал кризис концепции «линнеевского вида»: образно говоря, эта идея нанесла сильный удар по классическому пониманию вида (Комаров, 1940; Завадский, 1968). Как отмечено выше, «классификационный дарвинизм» привел к уравниванию видов с внутривидовыми группами — расами, подвидами, морфами и т.п. Впрочем, не только дарвинизм оказал существенное влияние на этот кризис: справедливо отмечается (Регель, 1917; Завадский, 1968), что большую роль здесь сыграл неоламаркизм, придающий эволюционный (а тем самым и таксономический) смысл малей-

шим вариациям, связывая их с прямым воздействием условий обитания.

Своего рода предтечей такого «видового нигилизма» на «генетической» (в широком смысле) основе является французский ботаник Алексис Жордан (Claude Thomas Alexis Jordan; 1814–1897). Он предложил считать истинными элементарными видами-монотипами мелкие морфологические вариации, устойчиво воспроизводящиеся в череде поколений (Завадский, 1968); тем самым он фактически отверг «линнеевский вид» с внутривидовыми формами (вариететами) как объект систематики (Скворцов, 1972, 2005). Жордан, строго говоря, следовал концепции Жюссье, который определял вид через устойчивость воспроизводства признаков в поколениях (Lindley, 1836). Его позиция впервые изложена в 1840-е гг., но Жордан также отстаивает ее и «после Дарвина» (Jordan, 1873). Примечательно, что он был одним из первых, кто призывал работать с «живым материалом» и экспериментально исследовать устойчивость признаков в поколениях: этот «жорданизм» будет подхвачен в начале XX века экспериментальной систематикой (Turrill, 1940; Розанова, 1946).

Всё это породило в середине – второй половине XIX века мощное движение «дробителей» (т.н. «аналитическая школа систематики»), согласно которому всякие устойчивые вариации в пределах «линнеевского вида», особенно если они имеют свои ареалы, должны получать видовой статус и обозначаться биноменами. Именно это, с точки зрения систематики XX столетия, обозначило «кризис вида» (Скворцов, 1967, 1972, 2005; Завадский, 1968; Майр, 1968, 1971; Bonneau, 2002). Так, немецкие ботаники «...П. Ашерсон и П. Гребнер видели задачу систематики в том, чтобы давать латинское название каждой морфологически различимой форме...» (Завадский, 1968: 64), «...не считаясь с тем, наблюдаются ли наследственные или ненаследственные признаки» (Регель, 1917: 176). Сходную позицию занимает авторитетный немецкий ботаник-эволюционист Карл Негели (Carl Wilhelm von Nægeli; 1817–1891), который относится к числу явных «дробителей» и вслед за Дарвиным отвергает разницу между видом и внутривидовыми формами (Bonneuil, 2002). Э. Геккель (1909) в своем анализе разнообразия человеческих рас последние нередко обозначает как виды, причем оба термина применяет как синонимичные.

Следует подчеркнуть, что вышеупомянутая родовидовая схема деления понятий делает такое «узкое» толкование видов не только допустимым логически, но и закономерным биологически. Дело в том, что эта схема допускает любое сколь угодно дробное классифициро-

вание исследуемого разнообразия, если к этому есть хоть какие-то предпосылки (Милль, 1900; Gilmour, 1940). Поэтому если эволюционная концепция придает особый смысл локальным формам, то нет никаких препятствий считать их «видами» как в логическом, так и в реалистическом смысле.

С этой точки зрения нет ничего удивительного, что эволюционные представления дали новый стимул умеренно-номиналистическим воззрениям. Как это было обыкновением среди приверженцев идеи Лестницы природы в конце XVIII века, вид трактуется как «...человеческое изобретение... <которое> делается для удобства» (Bailey, 1896: 457, 458). Одним из ярких выразителей этих воззрений является отечественный зоолог Сергей Алексеевич Усов (1827–1886): в своем глубоком труде «О систематических категориях» (Усов, 1867) он утверждает со ссылкой на Канта, что вид есть некий идеальный образ, ноумен. Известный русский ботаник-физиолог и дарвинист Климент Аркадьевич Тимирязев (1843–1920) в своем очерке по теории эволюции на основании анализа работ Дарвина и Геккеля приходит к заключению, что «вид и разновидность — только ... отвлеченные понятия: в природе они не существуют» (Тимирязев, 1904: 81). Зачастую к этому добавляется некий оттенок типологии. Так, крупный отечественный ботаник-систематик Владимир Леонтьевич Комаров (1869–1945) в работе «Вид и его подразделения» (Комаров, 1902) утверждает, что «...понятие “вид”... есть идеальное представление об общем типе...» (с. 250), поэтому «... основной единицей исследования надо считать не отвлеченное типовое понятие “вид”, а реальную генетическую группу “расу”, иначе подвид или вид второго порядка» (с. 252). Данное обстоятельство привело к существенно более дробной, чем в «ортодоксальной» (линнеевской) систематике, стратификации таксономических подразделений вида, на чем сосредоточилась в первой половине XX века популяционная (био-, экспериментальная) систематика (Семенов Тян-Шанский, 1910; Du Rietz, 1930; Valentine, 1949).

Важно все же подчеркнуть, что в рассматриваемое время было немало и «объединителей» («синтетическая школа систематики») — приверженцев «широкой» концепции вида, восходящей к Линнею и его предшественникам. Они протестовали против безудержного «производства видов» (подразумеваются «элементарные виды» Жордана и его последователей), угрожающего известному порядку в систематике; примечательно, что среди них немало не-эволюционистов, но скорее «адансоианцев», чем типологов (Bonneuil, 2002). Таков в первую очередь известнейший английский ботаник Уильям Гукер (Ху-

кер; William Jackson Hooker; 1785–1865), который объявил «крестовый поход» против видодробителей: в его фундаментальной сводке «Роды растений...» (*Genera plantarum...*, 1862–1883), в основном опубликованной его более молодым коллегой, не менее известным ботаником-систематиком Джорджем Бенгамом (*George Bentham*; 1800–1884), установлено нечто вроде «стандарта» для широкой трактовки вида в ботанике (*Bonneuil*, 2002). Бенгам же, начинавший как логик, был вполне «линнеевцем» в своих таксономических предпочтениях: в отношении видов он придерживался широкой трактовки, признавая ее естественность, а надвидовые таксоны полагал целесообразным устраивать так, чтобы их было удобно «удерживать в памяти» (*Stevens*, 2002).

Как видно, основы того, что соответствует «широкой» политипической концепции вида, вопреки устоявшемуся мнению (*Майр*, 1947, 1968, 1971; *Воронцов*, 2004), закладывались отнюдь не в рамках дарвиновской парадигмы. Примечательно, что в новейшей микросистематике, пережившей не очень продолжительную эпоху широкого трактуемого «биологического» (майровского) вида, вновь возрождается ультра-дробительский подход в форме концепции филовида, основанной на фенетически трактуемых различиях по молекулярно-генетическим данным (*Blaxter*, 2004; *Baker*, *Bradley*, 2006).

Эпилог

Включение эволюционной идеи в онтологический базис систематики — разумеется, не всей, а только некоторых ее подходов, — к концу XIX столетия не стало «освоением» этой идеи в некоем завершенном смысле. Оно скорее было началом освоения, поскольку сама названная идея вызревала одновременно с тем, как входила в круг таксономических исследований. И систематика, по замыслу некоторых авторов первой половины XX столетия, должна была содействовать процессу этого вызревания за счет нацеленности на выявление не только «формы» эволюции, но и ее механизмов, по мере возможности отображая их в своих классификациях (*Hall*, *Clements*, 1923; *Huxley*, 1940; *Myers*, 1952; *Тахтаджян*, 1970). Выход своего рода программного сборника «Новая систематика» (*Huxley*, 1940) с теоретическими статьями популяционно-таксономического направления был объявлен второй (после книги Дарвина) революцией в систематике (*Майр*, 1947).

Однако, как сейчас становится ясно, такое «смещение жанров» — изучение структуры разнообразия и механизмов, порождающих это

разнообразие, — сыграло с систематикой дурную шутку двоякого рода. С одной стороны, навязывание систематике несвойственных ей функций породило острую критику со стороны противников эволюционной идеи в систематике (*Любищев*, 1966, 1982; *Скарлато*, *Старобогатов*, 1974; *Мейен*, 1984; *Brady*, 1985). С другой стороны, из-за рассмотрения механизмов эволюции почти исключительно на популяционном уровне в систематике эволюционного толка в первой половине — середине XX столетия стало доминировать популяционное направление. В результате, как это ни покажется странным, из предпосылок эволюционной систематики практически исчезла история как таковая — исчезла макромасштабность рассмотрения эволюционного процесса как порождения групп организмов высокого ранга (*O'Hara*, 1988; *Павлинов*, 2005, 20076).

Во второй половине XX века ситуация существенно изменилась: доминирование микроэволюционной концепции сменилось повышенным вниманием к филогенетическим реконструкциям, соответственно чему интерес к популяционной систематике сменился активными разработками филогенетических классификаций (в разных версиях). Но при этом некоторые новейшие школы филогенетической систематики в своих теоретических наработках стали воспроизводить идеи, от которых систематика пыталась освободиться на протяжении XIX столетия. Речь идет о предложении отказаться от фиксированных таксономических рангов с их терминологическим обозначением (кладистика) и разрабатывать филогенетические классификации исключительно на основе молекулярных данных (молекулярная филогенетика). Обе идеи вполне соответствуют условиям схоластической процедуры классифицирования, освоенной систематикой в XVI веке и почти отброшенной в XIX веке: первая означает возврат родо-видовой схемы с ее бесконечно дробимой иерархией «промежуточных родов», вторая — возврат единого основания деления.

Близко к исходу XX столетия в журнале «*Systematic Zoology*» появилась статья с примечательным названием: «Возвращение Клио...» (*O'Hara*, 1988); в ней значительное место отведено систематике филогенетического направления. Ее автор Р. О'Хара констатировал, что эволюционная биология и систематика нуждаются не только в философии науки, обсуждению которой в последнее время посвящается много публикаций, но и философии истории. При этом, однако, он не принял во внимание, что муза истории Клио — весьма легкомысленная дама, в числе ее любимых афоризмов есть и такой: история учит тому, что она ничему не учит. Возврат к историческим анахронизмам,

выдаваемым за «последнее слово» в новейшей систематике, базирующейся на эволюционной идее, подтверждает это.

Таков общий, несколько неожиданный итог освоения систематикой эволюционной идеи начиная с начала XIX века и кончая концом века XX.

Литература

- Баранцев Р.Г. 2003. Синергетика в современном естествознании. М.: УРСС. 144 с.
- Берг Л.С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг.: Гос. изд. 306 с.
- Бляхер Л.Я. 1976. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М.: Наука. 360 с.
- Брайдбах О. 2004. Сравнительная биология после Геккеля и идеалистическая морфология Адольфа Нэфа // Хоссфельд У. и др. (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб.: Fineday Press. С. 25–45.
- Воронцов Н.Н. 2004. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Т-во научн. изданий КМК. 430 с.
- Гайденко П.П. 1980. Эволюция понятия науки (становление и развитие первых научных программ). М.: Наука. 588 с.
- Гайденко П.П. 1987. Эволюция понятия науки (формирование научных программ нового времени XVII–XVIII вв.). М.: Наука. 487 с.
- Геккель Э. 1907. Борьба за идею развития. М.: Т-во типолит. В. Чичерина. 128 с.
- Геккель Э. 1908. Естественная история миротворения. Ч. 1. Общее учение о развитии. СПб.: Мысль. 274 с.
- Геккель Э. 1909. Естественная история миротворения. Ч. 2. Общая теория происхождения видов. СПб.: Мысль. 384 с.
- Гиляров М.С. 1964. Современные представления о гомологии // Успехи соврем. биол. Т. 57. Вып. 2. С. 300–316.
- Дарвин Ч. 1987. Происхождение видов путём естественного отбора. М.: Просвещение. 383 с.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 396 с.
- Иванов В.В. 1954. Генеалогическая классификация языков и понятие языкового родства. М.: изд-во МГУ. 54 с.
- Канаев И.И. 1966а. Жорж Луи Леклер де Бюффон (1707–1788). М.: Наука. 267 с.
- Канаев И.И. 1966б. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 210 с.
- Канаев И.И. 1976. Жорж Кювье. Л.: Наука. 212 с.
- Кант И. 1999. Метафизические начала естествознания. М.: Мысль. 1710 с.

- Карпов В.П. 1937. Аристотель и его научный метод // Аристотель. О частях животных. М.: Гос. изд-во биол. мед. лит. С. 9–28.
- Козо-Полянский Б.М. 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж: Природа и культура. 167 с.
- Комаров В.Л. 1902. Вид и его подразделения // Дневник XI съезда русских естествоисп. и врачей. Т. 6. С. 250–252.
- Комаров В.Л. 1940. Учение о виде у растений. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 112 с.
- Кювье Ж. 1937. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара и об изменениях, какие они произвели в животном царстве. М.–Л.: Биомедгиз. 368 с.
- Лавджой А. 2001. Великая цепь бытия. История идеи. М.: Дом интелект. книги. 376 с.
- Ламарк Ж.-Б. 1935. Философия зоологии. Т. 1. М.–Л.: Гос. изд-во биол. мед. лит. 330 с.
- Лейбниц Г.В. 1982. Сочинения в четырех томах. Т. 1. М.: Мысль. 601 с.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Sci. Press. 432 с.
- Любинская Л.Н., Лепилин С.В. 2002. Философские проблемы времени в контексте междисциплинарных исследований. М.: Прогресс-Традиция. 304 с.
- Любищев А.А. 1966. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всес. совещ. Свердловск. С. 45–57.
- Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, системы и эволюции организмов. М.: Наука. 277 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: ИЛ. 504 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Мамкаев Ю.В. 2001. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб.: СПб. Союз ученых. С. 39–50.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7–32.
- Милль Д.С. 1900. Система логики силлогистической и индуктивной. Изложение принципов доказательства в связи с методами научного исследования. М.: Изд-во Книжное дело. 813 с.
- Найдыш В.М. 2004. Философия мифологии. М.: Альфа-М. 544 с.
- Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ. 160 с.
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику. М.: Т-во научн. изданий КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2007а. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 81–129.

- Павлинов И.Я. 2007б. Филогенетическое мышление в современной биологии // Журн. общ. биол. Т.68. Вып. 1. С. 19–34.
- Поппер К.П. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 606 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса. М.: Прогресс. 432 с.
- Райков Б.Е. 1969. Германские биологи-эволюционисты до Дарвина. Л.: Наука. 232 с.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. 108 с.
- Рассел Б. 2001. История западной философии. В 3 кн. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та. 992 с.
- Регель Р.Э. 1917. К вопросу о видообразовании // Тр. Бюро по прикладн. бот. Т. 1. С. 157–181.
- Розанова М.А. 1946. Экспериментальные основы систематики растений. М.-Л.: Наука. 254 с.
- Свасьян К.А. 2001. Философское мировоззрение Гёте. М.: Evidentis. 221 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Семенов-тянь-Шанский А.А. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших таксономических единиц // Зап. Имп. Акад. наук. СПб. Физ.-мат. отделение. Т. 25. № 1. С. 1–29.
- Симпсон Дж. Г. 2006. Принципы таксономии животных. М.: Т-во научн. изданий КМК. 293 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53. Л.: Наука. С. 30–46.
- Скворцов А.К. 1967. Основные этапы развития представлений о виде // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 5. С. 11–27.
- Скворцов А.К. 1971. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 5. С. 72–81; вып. 6. С. 74–84.
- Скворцов А.К. 1972. В.Л. Комаров и проблема вида // Комаровские чтения. Вып. 24. С. 48–81.
- Скворцов А.К. 2005. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: Т-во научн. изданий КМК. 293 с.
- Смирнов Е.С. 1923. О строении систематических категорий // Русск. зоол. журн. Т. 3. Вып. 3/4. С. 358–389.
- Спенсер Г. 1899. Основания биологии. Т. 1. СПб.: Изд. Иогансона. 456 с.
- Сытин А. К. 1997. Пётр Симон Паллас – ботаник. М.: КМК Sci. Press Ltd. 338 с.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Тахтаджян А.Л. 1970. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. Т. 55. № 2. С. 331–344.
- Тимирязев К.А. 1904. Очерк теории Дарвина // Фаусек В.А. (ред.). Теория развития. СПб. С. 49–143.

- Тимирязев К.А. 1922. Исторический метод в биологии. М.: Русск. библиотеч. ин-т. 164 с.
- Уранов А.А. 1979. Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии). М.: МГПИ. 139 с.
- Усов С.А. 1867. О систематических категориях. М. 166 с.
- Уэвелл У. 1867. История индуктивных наук. Т. 2. СПб.: Изд-во Русск. книжный торг. 431 с.
- Филипченко Ю.А. 1977. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука. 227 с.
- Шаталкин А.И. 1988. Биологическая систематика. М.: Изд-во МГУ. 184 с.
- Adanson M. 1966. Familles des plantes. Stuttgart: J. Cramer. 635 p.
- Agassiz L. 1859. An essay on classification. L.: Longman. 268 p.
- Archibald J.D. 2008. Edward Hitchcock's pre-Darwinian (1840) "Tree of Life". J. Hist. Biol. [<http://www.bio.sdsu.edu/faculty/archibald/Archibald08JHOnline.pdf>]
- Bailey L.H. 1896. The philosophy of species-making // Botanical Gazette. Vol. 22. P. 454–462.
- Bateson W. 1913. Problems of genetics. New Haven: Yale Univ. Press. 290 p.
- Baker R.J., Bradley R.D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept // J. Mammal. Vol. 87. No. 4. P. 643–662.
- Bather F.A. 1927. Biological classification: past and future // Proc. Geol. Soc. Vol. 83. P. lxii–civ.
- Bessey C.E. 1897. Phylogeny and taxonomy of the angiosperms // Bot. Gaz. Vol. 24. P. 145–178.
- Blackwelder R.E. 1967. Taxonomy. A text and reference book. N.Y.: John Wiley & Sons. 671 p.
- Blaxter M.L. 2004. The promise of a DNA taxonomy // Godfray C., Knapp S. (eds.). Taxonomy for the twenty first century. Phil. Transact. Roy. Soc. Lond. Ser. B. P. 669–680.
- Bonneuil C. 2002. The manufacture of species: kew gardens, the empire, and the standardisation of taxonomic practices in late 19th century botany // Bourguet M.-N., Licoppe C., Sibum O. (eds.). Instruments, Travel and Science. Itineraries of precision from the 17th to the 20th century, Routledge. P. 189–215.
- Borgmeier T. 1957. Basic questions of systematics // Syst. Zool. Vol. 6. No. 1. P. 53–69.
- Brady R.H. 1985. On the independence of systematics // Cladistics. Vol. 2. No. 1. P. 7–36.
- Breidbach O., Ghiselin M.T. 2002. Lorenz Oken and Naturphilosophie in Jena, Paris and London // Hist. Philos. Life Sci. Vol. 24. No. 2. P. 219–247.
- Bremekamp C.E.B. 1931. The principles of taxonomy and the theory of evolution // South Afr. Biol. Soc. Pamphlet Vol. 4. P. 1–8.
- Bryant H.N. 1995. The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics // Biol. Philos. Vol. 10. No. 2. P. 197–217.
- Cain A.J. 1958. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy // Proc. Linnean Soc. London. Vol. 169. No. 1–2. P. 144–163.

- Caruel T. 1883. Pensées sur la taxinomie botanique // *Bot. Jahrb.* Bd. 4. S. 549–616.
- Chambers R. 1860. *Vestiges of the natural history of Creation*. N.Y.: Wiley & Putnam. 280 p.
- Cope E.D. 1887. *The origin of the fittest. Essays of evolution*. N.Y.: Appleton & Co. 467 p.
- Cope E.D. 1896. *The primary factors of organic evolution*. Chicago: The Open Court Publ. 547 p.
- Corsi P. 2006. Before Darwin: transformist concepts in European natural history // *J. Hist. Biol.* Vol. 38. P. 67–83.
- Crow W.B. 1926. *Phylogeny and the natural system* // *J. Genet.* Vol. 17. P. 85–155.
- Crowson R.A. 1970. *Classification and biology*. L.: Heinemann Educat. Publ. 350 p.
- Cuvier's Animal Kingdom. 1840. L.: Orr & Smith. 670 p.
- Dayrat B. 2003. The roots of phylogeny: how did Haeckel build his trees? // *Syst. Biol.* Vol. 52. No. 4. P. 515–527.
- Dobzhansky T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // *Amer. Biol. Teacher.* Vol. 35. P. 125–129.
- Driesch H. 1908. *The science and philosophy of the organism*. Vol. 1. Aberdeen: Print. Univ. 329 p.
- Du Rietz G.E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy // *Svensk Bot. Tidskr.* Vol. 24. P. 333–428.
- Engler A. 1898. *Syllabus der Pflanzenfamilien: Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem...* Berlin: Gebrüder Borntraeger. 214 S.
- Gilmour J.S.L. 1940. Taxonomy and philosophy // Huxley J. (ed.). *The new systematics*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 461–474.
- Gordon M.S. 1999. The concept of monophyly: a speculative essay // *Biol. Philos.* Vol. 14. P. 331–348.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Belknap Press. 491 p.
- Gould S. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belnap Press. 1397 p.
- Gray A. 1876. *Darwiniana. Essays and reviews pertaining to darwinism*. N.Y.: D. Appleton & Co. 396 p.
- Green E.L. 1909. Landmarks of botanical history. A study of certain epochs in the development of the science of botany. Pt. 1 – prior to 1562 // *Smithson. Misc. Coll.* Vol. 54. No. 1870. 329 p.
- Greene J.C. 1992. From Aristotle to Darwin: reflections on Ernst Mayr's interpretation in the growth of biological thought // *J. Hist. Biol.* Vol. 25. No. 2. P. 257–284.
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenztheorie*. In 2 Bdr. Berlin: Reimer. 576 S.
- Hall B.K. (ed.). 1994. *Homology, the hierarchical basis of comparative biology*. L.: Acad. Press. 483 p.

- Hall H.M., Clements F.E. 1923. The phylogenetic method in taxonomy: the North American species of *Artemisia*, *Chrysothamnus*, and *Atriplex* // *Publ. Carnegie Inst. (Wash.)*. No. 326. 355 p.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana (IL): Univ. Illinois Press. 263 p.
- Heslop-Harrison J. 1953. *New concepts in flowering-plant taxonomy*. L.: Heinemann. 134 p.
- Ho M.W. 1984. Where does biological form come from? // *Biol. Forum.* Vol. 77. No. 2. P. 147–179.
- Ho M.W. 1988. How rational can rational morphology be? A post-Darwinian rational taxonomy based on a structuralism of process // *Biol. Forum.* Vol. 81. No. 1. P. 11–55.
- Hoque T. 2008. Buffon: from natural history to the history of nature? // *Biol. Theory* Vol. 2. No. 4. P. 413–419.
- Hull D.L. 1988. *Science as a process*. Chicago: Univ. Chicago Press. 586 p.
- Huxley J. (ed.). 1940. *The new systematics*. L.: Oxford Univ. Press. 583 p.
- Huxley J.S. 1958. Evolutionary process and taxonomy, with special reference to grades // *Uppsala Univ. Arsskr.* Vol. 6. P. 21–39.
- Huxley T.H. 1865. *Lectures on the elements of comparative anatomy*. L.: John Churchill & Sons. 303 p.
- Huxley T.H. 1867. On the classification of birds... // *Proc. Zool. Soc. Lond.* (1866). P. 415–472.
- Huxley T.H. 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia // *Proc. Zool. Soc. Lond. Sci. Memoirs IV.* Vol. 43. P. 649–661.
- Jordan A. 1873. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces affines // *Ann. Soc. linn. de Lyon. 2e série.* Vol. 20. P. 195–213.
- Lam H.J. 1938. On the relation of taxonomy, phylogeny, and biogeography // *Blumea.* Vol. 3. P. 114–158.
- Lenoir T. 1980. Kant, Blumenbach, and vital materialism in German biology // *ISIS.* Bd. 71. Nr. 256. S. 77–108.
- Lindley J. 1836. *The vegetable kingdom or, the structure, classification and the uses of plants*. L.: Bradbury & Evans. 974 p.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. T. 1. Editio decima, reformata. Holmiæ: Salvius. 824 p.
- Loefer S. 1975. On phylogenetic classification // *Acta zool. Cracow.* Vol. 20. No. 14. P. 499–523.
- Mayr E. 1988. *Toward a new philosophy of biology*. L.: Cambridge Univ. Press. 564 p.
- Meyer A. 1935. Ueber typologische und phylogenetische Systematik // *Proc. VI. Int. Bot. Congr. Amsterdam.* Vol. 2. P. 58–60.
- Myers G.S. 1952. The nature of systematic biology and of a species description // *Syst. Zool.* Vol. 1. No. 2. P. 106–111.
- Naef A. 1919. *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*. Jena. 77 S.

- Nelson G., Platnick N. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. N.Y.: Columbia Univ. Press. 567 p.
- O'Hara R.J. 1988. Homage to Clio, or toward an historical philosophy of evolutionary biology // Syst. Zool. Vol. 37. No. 2. P. 142–155.
- O'Hara R.J. 1991. Representations of the natural system in the nineteenth century // Biol. Philos. Vol. 6. P. 255–274.
- O'Hara R.J. 1992. Telling the tree: narrative representation and the study of evolutionary history // Biol. Philos. Vol. 7. P. 135–160.
- O'Hara R.J. 1996. Trees of history in systematics and philology // Mem. Soc. Ital. Sci. Natur. Mus. Civ. Stor. Natur. Milano. Vol. 27. No. 1. P. 81–88.
- Ogilvie B.W. 2006. The science of describing: natural history in Renaissance Europe. Chicago: Univ. Chicago Press. 385 p.
- Osborn H.F. 1902. Homoplasy as a law of latent or potential homology // Amer. Nat. Vol. 36. No. 424. P. 259–271.
- Padian K. 1999. Charles Darwin's views of classification in theory and practice // Syst. Biol. Vol. 48. No. 3. P. 352–364.
- Padian K. 2004. For Darwin, "genealogy alone" did give classification // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 42. No. 2. P. 162–164.
- Pallas P.S. 1766. Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones, cum selectis auctorum synonymis. Haag: Petrum van Cleef. 478 p.
- Panchen A.L. 1992. Classification, evolution, and the nature of biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 398 p.
- Queiroz K., de. 1988. Systematics and the Darwinian revolution // Phil. Sci. Vol. 55. P. 238–259.
- Rabel G. 1940. A decimal system for organisms // Discovery. N.S. Vol. 3. P. 16–24.
- Radl E. 1930. The history of biological theories. Oxford: Oxford Univ. Press. 408 p.
- Ray Lankester E. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreement // Ann. Mag. Nat. Hist. 5th Ser. Vol. 6. P. 34–43.
- Remane A. 1956. Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. 2. Aufl. Leipzig: Akad. Verlag. 364 S.
- Richards R.J. 1992. The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory. Chicago: Univ. Chicago Press. 222 p.
- Ruse M. 1979. The Darwinian revolution: science red in tooth and claw. Chicago: Univ. Chicago Press. 320 p.
- Scott W.B. 1896. Paleontology as a morphological discipline // Biol. Lecture Mar. Biol. Wood's Holl. Summer Sess. Boston: Ginn & Co. P. 43–61.
- Simpson G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press. 247 p.
- Sloan P.R. 1979. Buffon, German biology, and the historical interpretation of biological species // Brit. J. Hist. Sci. Vol. 12. No. 2. P. 109–153.

- Sneath R.H.A., Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and methods of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman & Co. 573 p.
- Stafleu F.A. 1963. Adanson and the "Familles des plantes" // Lawrence G.H.M. (ed.). Adanson: The Bicentennial of Michel Adanson's «Familles des Plantes». Pt. 1. Pittsburg: Hunt Bot. Library. P. 123–263.
- Stafleu F.A. 1969. A historical review of systematic biology // Systematic Biology. Proc. Internat. Conf. Washington: Natl. Acad. Sci. P. 16–44.
- Stafleu F.A. 1971. Linnaeus and Linnaeans. Utrecht: Oosthoek. 386 p.
- Stamos D.N. 1996. Was Darwin really a species nominalist? // J. Hist. Biol. Vol. 29. P. 127–144.
- Stevens P.F. 1983. Augustin Augier's "Arbre Botanique" (1801), a remarkable early botanical representation of the natural system // Taxon. Vol. 32. P. 203–211.
- Stevens P. 1984. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690–1960, or the art of putting new wine in old bottles // Taxon. Vol. 33. No. 2. P. 169–211.
- Stevens P. 1994. The development of biological systematics. N.Y.: Columbia Univ. Press. 616 p.
- Stevens P.F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past // Taxon. Vol. 51. P. 11–26.
- Turrill W.B. 1940. Experimental and synthetic plant taxonomy // Huxley J. (ed.). The new systematics. L.: Oxford Univ. Press. P. 47–71.
- Turrill W.B. 1942a. Taxonomy and Phylogeny. Pt. I // Botan. Rev. Vol. 8. No. 4. P. 247–270.
- Turrill W.B. 1942b. Taxonomy and Phylogeny. Pt. II // Botan. Rev. Vol. 8. No. 4. P. 473–532.
- Valentine D.H. 1949. The units of experimental taxonomy // Acta Biotheoret. Vol. 9. No. 1–2. P. 75–88.
- Wake D.B. 1992. Homology and homoplasy // Hall B.K., Olson W.M. (eds.). Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 191–201.
- Webster G. 1996. The struggle with proteus: Goethe, Cassirer and the concept of form // Biol. Forum. Vol. 89. P. 199–220.
- Webster G., Goodwin B. 1996. Form and transformation: generative and relational principles in biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 287 ö.
- Wettstein R. 1901. Handbuch der systematischen Botanik. 2. Bd. Leipzig–Wien: Franz Deuticke. 577 S.
- Wiley E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. N.Y.: Wiley & Sons. 439 p.
- Williams D.M. 2007. Ernst Haeckel and Louis Agassiz: Trees that bite and their geographic dimension // Ebach M.C., Tangney R.S. (eds.). Biogeography on a changing world. Boca Raton (FL): CRC/Taylor & Francis. P. 1–60.
- Williams D.M., Ebach M.C. 2008. Foundations of systematics and biogeography. N.Y.: Springer Sci. 309 p.

Zimmermann W. 1934. Research on phylogeny of species and of single characters (Sippenphylogenetik und Merkmalsphylogenetik) // Amer. Natur. Vol. 68. P. 381–384.