

ИССЛЕДОВАНИЯ

Проблема изменчивости в классической и неклассической систематике

М.В. Винарский

Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия;
radix.vinarski@gmail.com

История развития представлений об изменчивости в зоологической систематике рассматривается в контексте различия между двумя базовыми подходами — классическим и неклассическим. В основе первого лежал эссенциализм как теоретическая основа для выделения таксонов, типологическое мышление и стремление систематиков найти и зафиксировать существенные (эссенциальные) признаки животных при относительном невнимании к признакам акцидентальным. Изменчивость в классическом подходе рассматривалась как второстепенное явление, более затемняющее Естественную систему организмов, чем помогающее её построить. Дарвин как систематик также принадлежал этому направлению, хотя созданная им эволюционная теория в конце концов привела к отказу от типологического мышления в пользу популяционного, которое легло в основу неклассического подхода. Кратко рассмотрено современное состояние вопроса об изменчивости, включая его трактовку в эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ).

Ключевые слова: систематика, изменчивость, эссенциализм, типологическое мышление, популяционное мышление.

История любой научной дисциплины (и науки в целом) немислима без её периодизации. Попытки разложить развитие биологической систематики на закономерно сменяющие друг друга во времени этапы предпринимались неоднократно и на очень несходных основаниях (см. обзор: Павлинов, Любарский, 2011). Чаще всего основой периодизации служила историческая смена познавательных установок, исследовательских программ и парадигм. Привлекательны в этом отношении попытки встроить историю систематики в контекст общей истории естествознания, которую нередко рассматривают как последовательную смену типов научной рациональности (классический, неклассический, постнеклассический). В отечественной науке в последние годы оживленно обсуждается вопрос о соотношении классической (КС) и неклассической (НС) систематики, причем разные авторы вкладывают своё, специфическое, содержание

Таблица

Сопоставление классического и неклассического подходов к проблеме изменчивости*

	Классический подход	Неклассический подход
Тип таксономического мышления	типологическое	популяционное, позднее дендрограммное
Подход к выделению таксонов	типологический (эссенциализм)	филогенетический (эволюционизм)
Причины изменчивости	преимущественно внешние, связанные с негативным воздействием среды обитания на живой организм	преимущественно внутренние (наследственно закрепленная норма реакции)
Форма проявления изменчивости	изменчивость проявляется в виде серии дискретных качественно различных состояний	изменчивость может быть как дискретной, так и непрерывной, различия между особями носят как количественный, так и качественный характер
Методы изучения изменчивости	преимущественно изучение музейных коллекций, единичных экземпляров; отсутствие или слабая развитость количественных методов анализа	изучение репрезентативных выборок из природных популяций преимущественно количественными методами; исследование музейных коллекций дополняется полевыми исследованиями, а также экспериментами
Значение изменчивости для практикующего систематика	изменчивость — досадное отклонение индивидуумов от «типа», затрудняющее построение Естественной системы	изменчивость — нормальное свойство всех природных популяций; познание её закономерностей необходимо как для построения системы, так и для понимания процесса видообразования

* Составлена по: Яблоков, 1966; Майр, 1971; Маур, 1982; Bowler, 2005; Шаталкин, 2007; Павлинов, Любарский, 2011.

как в сами эти понятия, так и в решение вопроса о переходе или границе между КС и НС (Любарский, 2006; Павлинов, 2006; Расницын, 2006; Павлинов, Любарский, 2011). Развивая эту тему далее, можно, видимо, говорить о классическом и неклассическом подходах к важнейшим для систематики проблемам, таким как проблема вида, проблема соотношения сходства и родства, проблема гомологии и — last but not least — проблема изменчивости живых организмов, которую иногда называют даже «центральной концепцией биологии» (Hallgrímsson, Hall, 2005).

В этой статье мне хотелось бы дать самый общий и по необходимости краткий очерк развития представлений об изменчивости в зоологической систематике, организуя материал именно в рамках указанной выше схемы (классический—неклассический подход). По моему мнению, разница между этими подходами в понимании изменчивости настолько велика, что позволяет говорить о двух разных парадигмах, накладывающих глубокий отпечаток не только на теоретические взгляды систематиков,

но и на их *modus operandi*. Однако граница между «классической» и «неклассической» систематикой не является четкой, ни в концептуальном, ни во временном отношении, а само содержание этих понятий различается в зависимости от взглядов конкретного автора, ретроспективно анализирующего эволюцию систематики (см. авторов, цитированных выше). В данной статье понятие «неклассичности» связывается в первую очередь с господством популяционного мышления, которое пришло на смену типологическому мышлению (Maug, 1982), а в наши дни постепенно вытесняется в сообществе систематиков «дендрограммным мышлением» (O’Nara, 1997). Отсюда следует, что смена парадигм в систематике животных происходила, судя по всему, не по куновской модели научных революций, а в форме медленного тектонического сдвига в сознании учёных. Более того, триумф неклассического подхода не означал окончательного и бесповоротного отказа от классических представлений, влияние которых можно проследить вплоть до второй половины XX в. Поскольку формирование популяционного мышления было тесно связано с другими сдвигами в биологической теории, различия между классическим и неклассическим подходами к проблеме изменчивости удобно представить в виде таблицы (табл.), содержание которой развернуто обсуждается ниже.

Научные интересы автора связаны с пресноводными моллюсками, что не могло не отразиться на подборе цитат и примеров. Некоторым оправданием может служить то, что моллюски (в первую очередь их раковины) издавна служили излюбленным объектом для изучения изменчивости природных популяций, причем некоторые работы (например, по окрасочному полиморфизму раковин *Sepaea*) давно стали классическими.

В статье наиболее подробно изложены ранние этапы развития представлений об изменчивости (приблизительно до середины XX в.). Уже в первой половине прошлого столетия литература об изменчивости становится практически необозримой, поэтому обрисовывать положение дел в этой области за последние десятилетия можно только очень широкими мазками.

1. Вопрос об изменчивости организмов в классической систематике

Как бы ни проводить границу между КС и НС, вряд ли можно отрицать, что к классическому этапу относятся труды большинства систематиков XVI–XIX столетий, включая Карла Линнея и его непосредственных предшественников. Почти общепризнано, что теоретические основы построения системы организмов в ту эпоху опирались на *эссенциализм*, философское учение о сущности (от *lat. essence* — “сущность”), возникшее ещё в античную эпоху в трудах Платона и Аристотеля (Cain, 1958; Maug, 1982; Шаталкин, 1996, 2007; Любарский, 1996; Ereshefsky, 2001; Симпсон, 2006; Павлинов, Любарский, 2011). Господство сущностного подхода к выделению таксонов можно считать характернейшей чертой КС, наряду с идеей о возможности построения универсальной Естественной системы организмов (Павлинов, Любарский, 2011), слабо выраженным интересом к временному измерению при построении системы, стремлением установить геометрические закономерности в реализации множества форм и выявить первичные, вневременные принципы морфологии организмов (Беклемишев, 1994).

В КС проблема изменчивости организмов фактически сводилась к проблеме *разновидностей* (*varietates*) и их таксономической интерпретации. Однако этот вопрос

считался второстепенным по отношению к проблеме правильного выделения в природе *естественных* видов и родов. Истоки этого отношения следует искать в логике Аристотеля, которая, хотя и в неполном виде, была усвоена средневековыми теологами-схоластами, такими как Фома Аквинский, разработавший оригинальное учение о сущности, повлиявшее, как полагают (Любарский, 1991, 1996; Захаров, 2005), на образ мыслей Линнея¹. Эссенциализм в систематике стремится охарактеризовать таксоны путем указания на их сущностные признаки, неизменные во времени и позволяющие надежно отграничить один таксон от другого. Согласно эссенциализму, каждый таксон

«имеет сущностный признак, который является типичным для этого [таксона] как такового. Этот признак и есть реальная сущность объекта, которая имеется у всех без исключения объектов данного рода <...> В качестве модельного объекта эссенциализма часто приводится периодическая таблица Менделеева, в которой все представители данного элемента обладают общей реальной сущностью — их уникальной и идентичной атомной структурой» (Ereshefsky, 2001, p. 17).

Систематики XVII–XVIII вв. включали сущностные признаки в *диагноз* таксона, а до введения биномиальной номенклатуры нередко их перечисляли и в названии вида, так что имя вида и его диагноз могли совпадать. Получалось длинное название-диагноз или *полиномиал*, которое могло включать до десяти и более слов, причем не только существительные и прилагательные, но и глаголы, от употребления которых впервые отказался Линней в первой половине XVIII в. (Боркин, 2009).

Практика названия-диагноза берет начало в зоологических трудах Аристотеля, который, если исследуемое им животное не имело собственного названия в греческом языке, пользовался в качестве наименования его коротким описанием, иногда включавшем даже особенности жизненного цикла данного организма (Voultsiadou, Vafidis, 2007).

Биномиальная номенклатура требует не названия-диагноза, а названия-метки, которое позволяет отличать данный вид от других видов того же рода путем указания его наиболее характерной особенности, становящейся видовым эпитетом. Недаром сам Линней одним из важнейших итогов своей деятельности как систематика считал то, что ему удалось создать систему относительно простого запоминания множества видовых названий путем редуцирования названия-диагноза к названию-метке². Такая же редукция произошла и по отношению к признакам классифицируемых организмов — число признаков, значимых для построения системы, резко уменьшилось (Павлинов, Любарский, 2011).

До Линнея при составлении диагноза одного и того же вида разные натуралисты порой использовали разные сущностные признаки, и даже переход к биномиальному названию-метке не всегда происходил в соответствии с провозглашаемыми

¹ Некоторые исследователи (Скворцов, 1967; Winsor, 2003, 2006), впрочем, утверждают, что Линней мало чем обязан Аристотелю и схоластической логике и что эссенциализм не играл столь важной роли в таксономии, как ему это обычно приписывается.

² Афоризм 151 «Философии ботаники» гласит: «Основу ботаники составляет разделение растений и именование родов и видов по системе <...> так все растения за какой-нибудь год интуитивно, без наставника, без изображений или описаний прочно закрепляются в памяти. Следовательно, тот, кто это познал, — ботаник, прочие [же] — нет» (Линней, 1989: 92).

теоретическими установками. Это можно проиллюстрировать историей описания ранними систематиками одного из обыкновенных видов пресноводных моллюсков Европы — прудовика большого, или озерного (*Lymnaea stagnalis*).

Впервые этот вид был коротко описан и изображен в третьем томе трактата Улисса Альдрованди «De reliquis animalibus» (Aldrovandi, 1606, p. 358–359) под названием «Turbo laevis in stagnis degens» (Turbo³ гладкий, обитающий в стоячих водоёмах). Очевидно, что такое лаконичное описание может применяться ко многим видам пресноводных улиток с турбоспиральными раковинами. В конце XVII в. английский натуралист Мартин Листер (Lister, 1678, p. 137) дает уже гораздо более подробное описание большого прудовика, снабдив его названием-диагнозом «Vuccinum longum 6 spirarum, omnium & maximum & productius, subflavum, pellucidum, in tenue acumen ex amplissima basi mucronatum» (Vuccinum⁴ длинный, с шестью оборотами, цельный, крупный, продолговатый, желтоватого цвета, с прозрачными [стенками раковины], остроконечной вершиной и широчайшим основанием). Линней в первом издании «Шведской фауны» (Linnaeus, 1746, p. 374) приводит другое название-диагноз для того же вида: «Cochlea testa producta cuminata opaca, anfractibus senis subangularis, apertura ovata» (Раковина продолговатая, остроконечная, непрозрачная, с шестью угловатыми оборотами и овальным устьем). Очевидно, что для характеристики раковины одного и того же вида натуралистами применялись разные, иногда противоречащие друг другу эпитеты (Листер пишет о полупрозрачной раковине прудовика, Линней утверждает, что она непрозрачна). При этом в 1758 г., в поисках биномиального названия для вида, Линней (Linnaeus, 1758, p. 774) выбирает в качестве сущностного признака-метки не морфологический, а экологический признак, то есть обитание большого прудовика в стоячих (лат. stagnis) водоёмах.

Очевидно, что каждый организм имеет множество признаков, и большинство из них нельзя считать сущностными; их изменение никак не влияет на сущность объекта. Со времён позднеантичного неоплатонизма европейские философы называли такие второстепенные признаки акцидентальными (случайными). Так, у неоплатоника Порфирия (III в. н.э.) находим рассуждение об окраске ворона, которая служит примером акцидентального признака, ибо «ворона можно представить, что он белый <...> без уничтожения субстрата» (цит. по: Шаталкин, 2007). Белый ворон остается вороном *по существу*, ибо его видовая сущность не затрагивается изменением окраски.

Исходя из этого, изменчивость в КС приписывается почти исключительно акцидентальным признакам и, как считалось, не затрагивает признаки эссенциальные, оставляя сущность таксона без изменения. Такое отношение очень хорошо выразилось в теоретических трудах К. Линнея, в первую очередь в его «Философии ботаники» (Линней, 1989).

Сущность таксона понималась Линнеем как некоторый тип организации (Скворцов, 1967), который может быть выражен вербально путем перечисления сущностных признаков и составления диагноза таксона. Таксоны представлялись Линнею стабильными, а их сущности — неизменными; такая стабильность гарантирует саму возможность классифицирования организмов путем изучения их признаков. Виды и

³ Слово *Turbo* в латинском языке имеет много значений — волчок, юла, круговорот, поворот и т. д. В таксономии XVI–XVIII вв. это слово утвердилось в качестве имени собственного для обозначения рода брюхоногих моллюсков.

⁴ *Vuccinum* (название трубы в римской армии) в зоологии Нового времени становится названием одного из родов брюхоногих моллюсков.

границы между ними существуют объективно, так как созданы Творцом (Скворцов, 1967). Так в креационистской систематике XVIII в. возникает концепция *хиатуса* — перерыва в изменчивости признаков, позволяющего проводить границы между таксонами (Cain, 1956).

Для обозначения изменений в акцидентальных признаках Линней использовал понятие «разновидность» (*varietas*). Главной проблемой, связанной с разновидностями, Линней считал опасность смешивания видов и вариететов (или, что то же самое, опасность смешивания существенных и случайных признаков). Как отмечает И.Я. Павлинов, онтологический статус *varietas* в линнеевской систематике был ниже, чем статус видов. Виды как «творения природы» противопоставлялись разновидностям как «творениям человека» (Павлинов, Любарский, 2011). Естественно, это считалось справедливым не только для растений, но и для животных.

К разряду разновидностей Линней относил множество разнородных феноменов. В первую очередь, это модификационные изменения, вызванные различием внешних условий, в которых обитают особи данного вида. Так, разновидностями являются коровы «маленькие и большие, тощие и тучные, гладкие и косматые» (Линней, 1989, с. 179), горные и равнинные особи одного и того же вида растений. Разновидностями являются породы собак и сорта культурных растений, уродливые экземпляры, особи представляющие разные степени выраженности одного и того же признака, варианты окраски (коровы «белые, чёрные, рыжие, серые, пёстрые») и т. п. В «Шведской фауне» К. Линнея (Linnaeus, 1746) разновидностями были названы даже этнические группы населения Швеции — шведы, финны, лопари и т. д. (Боркин, 2009).

Следует особо подчеркнуть, что речь у Линнея шла о дискретных вариациях — резких отклонениях от «типа» или об альтернативных вариантах строения организмов. Представления о непрерывной изменчивости количественных признаков в ту эпоху не было, как не было и математических методов для её изучения и наглядного отображения.

Линней отмечает, что разновидности лишены сущности (= существенных признаков), то есть почти фантомны, возникают случайно и в определённом смысле не существуют для систематика. Невнимание к изменчивости, к досадным отклонениям от «типа», имеет глубокие философские корни. Для Платона и платоников изменчивость вещей вообще не подлежит изучению, она имеет только отрицательное значение и относится к категории «не-сущего», противоположна миру вечных и неизменных идей, который один только и может быть объектом познания (Гайденко, 1980). По словам С. Дайвера (Diver, 1939, p. 92), с точки зрения классической систематики «изменчивость не только не имела какой-либо теоретической важности, но была практической помехой и затруднением для таксономии». Стремление к фиксации стабильной «нормы», некоего морфологического эталона вида привело систематиков к практике выделения типовых серий (типовых экземпляров), что до сих пор является обязательным с точки зрения правил зоологической номенклатуры.

Конечно, любой опытный натуралист XVIII столетия знал, что особи не идентичны друг другу, то есть представление о едином для вида «морфологическом стандарте», «типе» было полезной научной абстракцией, своего рода «идеальным газом» систематиков. И Линней прекрасно понимал, что в определённых условиях среды образуются хорошо очерченные локальные вариететы, представляющие собой модификации организмов под действием изменяющихся факторов среды (Bowler, 2005). При этом уже в додарвиновскую эпоху в таксономии возникла «дробительская» (*splitting*) тенденция рассматривать такие резко очерченные вариации, как «хорошие» виды. Уже тогда

возникают первые дискуссии между систематиками-укрупнителями и систематиками-дробителями. К числу откровенных крупнителей относился французский натуралист Ж.-Л. Бюффон. Он считал, например, что такие хорошо очерченные на линеивский и современный взгляд виды семейства кошачьих, как лев, тигр, леопард и т. д., есть не что иное, как значительно обособленные и потенциально способные к плодовитому скрещиванию члены одного и того же вида (Bowler, 2005). Противоположный лагерь составляли многочисленные в XVIII в. авторы, которые, по словам Линнея (1989, с. 219), стали создавать новые виды «на основании ничтожнейшей особенности; в итоге разновидности стали приниматься за виды, а виды за роды».

Существование особей одного вида в несколько различных условиях рассматривалось многими натуралистами XVIII в. как возможная причина образования вариаций. Предполагалось, что изменение условий существования порождает вариации, но если эти условия вернуться к первоначальному состоянию, то и сами организмы вновь обретут «типичный» для своего вида облик (Bowler, 2005). В начале XIX в. Ж.-Б. Ламарк предположил, что возможна передача по наследству этих самых благоприобретенных изменений, а тем самым возможно возникновение новых видов. Именно так, по мысли Ламарка, разновидности становятся видами и уже не возвращаются в исходное состояние даже при восстановлении первоначальных условий (Bowler, 2005).

2. От классической к неклассической систематике. Дарвин и постдарвиновская борьба идей в биологии

Дарвиновская революция в биологии ознаменовалась полной переоценкой традиционных взглядов на изменчивость. Если для платоника-эссенциалиста любое проявление изменчивости — это лишь малозначимое отклонение от идеального типа, то для эволюциониста способность организмов варьировать, то есть отличаться от некоего «морфологического стандарта», есть движущий фактор и основное условие эволюционного процесса. Р. Докинз (Dawkins, 2010) считает очень показательным заглавие одной из ранних эволюционистских статей А. Уоллеса: “On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type”⁵ (Wallace, 1858). Преодолев эссенциалистское пренебрежение разновидностями и определив эволюционное значение изменчивости, Ч. Дарвин открыл дорогу к популяционному мышлению в систематике.

Однако, исходя из хорошо изученных представлений Дарвина об изменчивости (Norton, 1973; Bowler, 1974, 2005; Mayr, 1982; Winther, 2000; Галл, 2004), можно говорить о том, что Дарвин-систематик скорее принадлежал классическому этапу в понимании этого явления, но заложенные в его трудах теоретические идеи привели к постепенной кристаллизации популяционного мышления и основанного на нём неклассического подхода к понимаю изменчивости.

Ещё в период работы над «Происхождением видов» Дарвин вполне разделял общее мнение о существовании некоей «нормы», фенотипического стандарта вида, рассматривая изменчивость как совокупность отклонений от этой нормы в первую очередь под влиянием среды обитания (Winther, 2000; Галл, 2004; Bowler, 2005). Изменчивость рассматривалась им в первую очередь как свойство индивида, а не группы организмов,

⁵ «О склонности разновидностей бесконечно уклоняться от исходного типа».

как событие в его индивидуальной судьбе, онтогенезе. Причины, вызывающие изменчивость, Дарвину известны не были, хотя этот вопрос интересовал его всю жизнь. Он не верил в спонтанность изменчивости и предполагал, что её причиной являются различные воздействия на репродуктивные органы родительских особей факторов среды обитания, особенно — неблагоприятных (Maug, 1982). Таким образом, он видел в изменчивости лишь «силу, которая нарушает естественный процесс точного копирования, обеспечиваемый наследственностью» (Bowler, 2005, p. 15). Игнорирование групповой изменчивости организмов было общепринятой практикой у систематиков-современников Дарвина, так что, цитируя вторую главу «Происхождения видов», можно сказать, что в те годы нашлось бы «немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многочисленных экземпляров одного и того же вида» (Дарвин, 2001, с. 52).

Однако логика постепенно вырисовывавшейся эволюционной теории заставила Дарвина внимательнее присмотреться к сути явления изменчивости. В «Происхождении видов» он дал полную сводку известных на то время фактов и бытовавших среди натуралистов представлений о её формах. Это было необходимо потому, что существование изменчивости было непременным условием для протекания естественного отбора. Если все организмы идентичны друг другу, отбору не из чего выбирать, ибо все особи одинаково адаптированы к среде обитания (Bowler, 2005).

Для Дарвина мелкие индивидуальные различия, малоинтересные для систематика, важны как «первые шаги к образованию разновидностей» (Дарвин, 2001, с. 59). Устойчивые и более или менее хорошо очерченные разновидности дают начало подвидам, а затем и видам. Однако и виды, и разновидности трактовались Дарвином и его единомышленниками вполне типологически, на основе морфологических различий (Bowler, 1983, 2009).

Однако, повысив значимость *varieties* для систематики, придав научную респектабельность изучению разновидностей, Дарвин вольно или невольно снизил значение видов, что привело к размыванию границ между видами и разновидностями и определенной «девальвации» онтологического статуса линнеевского вида. Это был настоящий кризис видовой таксономии (Завадский, 1968; Павлинов, Любарский, 2011), который не в последнюю очередь был вызван широко известным высказыванием Дарвина о том, что термин «вид» он рассматривает как «произвольный, присвоенный ради удобства <...> и не отличающийся в основном от термина “разновидность”» (Дарвин, 2001, с. 59). Это мнение сочувственно цитировал, к примеру, Т.Д. Лысенко (1952), приводя его в качестве аргумента в пользу своей «теории» вида и видообразования. Э. Майр (1968, с. 27) прямо утверждал, что Дарвин «уничтожил вид как конкретную естественную единицу».

По Майру (Maug, 1982), причина состояла в том, что Дарвин, как и многие систематики со времен Линнея, вкладывал в термин *разновидность* слишком широкий и размытый смысл, включая туда и географические расы, и индивидуальные аберрации. Возможно, кризис вида и не возник бы, если бы Дарвин называл разновидностями только географически локализованные расы (Maug, 1982). Но этого не произошло, и некоторые из ближайших последователей Дарвина пришли уже к полному отрицанию самой концепции вида (Wilkins, 2009).

Понимание Ч. Дарвином разновидности как зарождающегося вида имело и положительную сторону для таксономии, послужив стимулом к развитию идеи географической расы как пространственно изолированной и морфологически очерченной разновидности, для которой во второй половине XIX в. утвердилось название «подвид». Вопрос о том, кому принадлежит приоритет в создании современной концепции подвида,

окончательно не решен. В отечественной литературе, вслед за А.П. Семеновым-Тян-Шанским (1910), эту заслугу обычно приписывают Генри Бэйтсу (1825–1892), который одним из первых стал использовать понятие «подвид» для обозначения географической расы, говоря о “local varieties, or sub-species” (Bates, 1861, p. 353)⁶. К концу XIX в. оно вошло в кодексы зоологической номенклатуры. Подвид занял место высшей ступени в довольно дробной иерархии внутривидовых категорий (Семенов-Тян-Шанский, 1910). В систематике растений даже само понятие «вид» стало отождествляться с географической расой высшего порядка, как это характерно, например, для русских ботаников С.И. Коржинского (1892) и В.Л. Комарова (1901), введших эколого-географический критерий в определение вида.

Отсюда был только шаг к идее географического видообразования, впервые высказанной немецким натуралистом Морицем Вагнером (1813–1887) в 1868 г. (Wagner, 1868). Интересно, что Дарвин и его единомышленники (А. Уоллес, А. Вейсман) явно склонялись к модели симпатрического видообразования и идею Вагнера не поддерживали. Поскольку сам Вагнер считал изоляцию в пространстве и изменения условий существования особей непременным условием для протекания эволюции, изоляция была неверно истолкована сторонниками Дарвина как фактор, альтернативный естественному отбору, а не дополнительный к нему (Bowler, 1983, 2009). Окончательно идея географического видообразования восторжествовала только в эпоху эволюционного синтеза, сторонники которого впали в другую крайность — стали отрицать любые формы видообразования, кроме аллопатрического (Майр, 1947).

Дальнейший прогресс в изучении и осмыслении изменчивости организмов был связан с освоением биологами понятия о непрерывной изменчивости количественных признаков и разработкой математического аппарата для её анализа. Для классического же подхода характерно понимание изменчивости как серии дискретных состояний (см. табл.).

Количественный подход к проблеме стал возможен только в конце XIX в., когда начал разрабатываться соответствующий математический аппарат в рамках новой науки — *биометрии* (Bulmer, 2003). Направление биометриков, представленное Ф. Гальтоном, К. Пирсоном, Р. Уэлдоном, а позднее Р. Фишером, не только в строгой математической форме установило факт изменчивости количественных признаков всех природных популяций, но и дало первые доказательства (в статистическом смысле) реальности естественного отбора, происходящего в природе (Bulmer, 2003). Одной из известных работ такого рода была статья Х. Бампуса (Bumpus, 1898), в которой сопоставлялась изменчивость морфологических признаков погибших и выживших во время снежной бури воробьев. Используя весьма простые статистические методы, Бампус сделал вывод о реальности процесса элиминации неприспособленных особей в природе — процесса, о котором говорил Дарвин в «Происхождении видов».

Постепенный переход к популяционному мышлению прослеживается в работах А. Уоллеса, который был убежден в том, что все популяции проявляют широкую изменчивость по любому признаку, что может быть выражено количественно (Bowler, 2005). В книге Уоллеса «Дарвинизм» (Wallace, 1889) можно найти первые и пока не очень

⁶ Сам Г. Бэйтс, по словам А.П. Семенова-Тян-Шанского (1910, с. 2) «уступая силе рутины, не решился использовать его [термин подвид] в своих многочисленных позднейших систематических и фаунистических работах и всю жизнь держался безразличного термина “varietas” для обозначения всех вообще модификаций вида».

CARDINALIS VIRGINIANUS. 58 specimens. Florida.

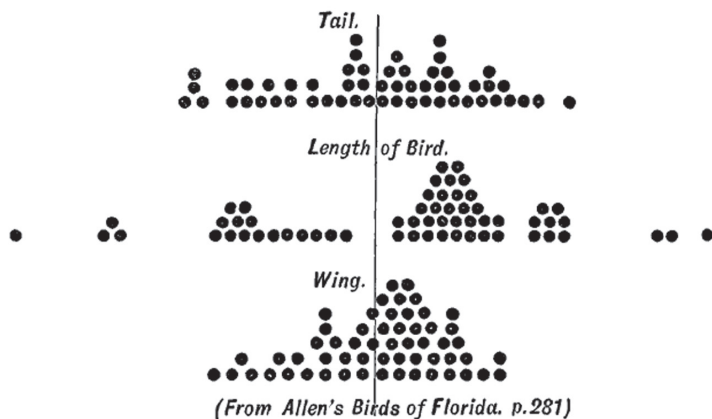


FIG. 12

Рис. 1. Рисунок из книги А. Уоллеса «Дарвинизм» (Wallace, 1889) — одна из ранних попыток наглядного отображения изменчивости природных популяций

совершенные попытки описать изменчивость природных популяций путем приведения кривых распределения значений признаков (Bowler, 2005) и других графических методов (рис. 1)⁷. Это уже преддверие полноценного биометрического анализа.

Исследования Карла Пирсона (1857–1936) по изучению изменчивости организмов охватили природные популяции самых различных таксонов. Пирсон ввел в практику биометрии такие показатели, как среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации, создал учение о разных типах кривых распределения (Лакин, 1990). Эти работы позволили обнаружить сдвиги в изменчивости популяций под действием факторов внешней среды (Bowler, 2005), то есть то, что в 1927 г. было названо Ю.А. Филипченко *микроэволюцией*.

Другой пионер в этой области исследований, Рафаэль Уэлдон (1860–1906), занимался изучением изменчивости различных беспозвоночных, включая высших ракообразных и наземных моллюсков. Ему удалось показать действие стабилизирующего отбора на примере раковин наземных улиток *Clausilia laminata*⁸ (Weldon, 1901; Norton, 1973; Hutchinson, 1990), хотя то же самое оказалось невозможным при изучении близкородственного вида *C. itala*⁹ (Bulmer, 2003). Позднее ученик Уэлдона А.П. ди Чеснола провел аналогичные исследования на другом виде наземного моллюска, *Arianta arbustorum* (Di Cesnola, 1907).

Необходимо упомянуть об исследованиях американского миссионера и натуралиста Дж.Т. Гулика (1832–1923), в 1880-е гг. изучавшего изменчивость гавайских наземных улиток семейства Achatinellidae и создавшего на этом материале оригинальную

⁷ Необходимо отметить, что применительно к изменчивости морфологических признаков человека статистические методы использовались ещё в первой половине XIX в. бельгийским антропологом А. Кетле. Именно ему принадлежит введение в антропологию гауссова нормального распределения вероятностей (Филипченко, 1978).

⁸ В современной номенклатуре — *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803).

⁹ В современной номенклатуре — *Charpentieria itala* (von Martens, 1824).

концепцию географического видообразования (Gulick, 1905). Он выявил устойчивую корреляцию между разновидностями и их географической локализацией — в каждой изолированной горной долине обитала своя локальная разновидность ахатинелл. Тем самым была продемонстрирована возможность возникновения нового вида из изолированного в пространстве варианта (Hall, 2006).

Однако биометрики не были единственным в конце XIX — начале XX в. научным направлением, изучавшим изменчивость. Группа генетиков-менделистов, ярким представителем которой был У. Бэтсон (1861–1926), разрабатывала оппозиционную дарвинизму и биометрикам антиселекционистскую и антиадапционистскую программу (Bowler, 1983, 2005; Bateson, 2002; Голубовский, 2002). Ранние генетики склонялись к сальтационной модели эволюции, ставя под сомнение значимость естественного отбора. Напротив, биометрики Уэлдон и Пирсон полагали, что их исследования подтверждают дарвиновское представление об эволюции как о постепенном и медленном процессе, идущем путем накопления сравнительно небольших вариаций.

В предисловии к своему капитальному труду об изменчивости Бэтсон заявлял, что «накопление и упорядочивание фактов об изменчивости <...> есть первая обязанность каждого естествоиспытателя» (Bateson, 1894, p. VI). Сама книга Бэтсона представляла собой объемистый каталог разного рода скачкообразных изменений в числе меристических признаков, которые, по мысли автора, сразу давали начало новому виду. Ранние менделисты склонялись к признанию прерывистости хода эволюционного процесса, придавая особое значение внезапно возникающим крупным вариациям, резко отделяющим потомство от предыдущего поколения (Norton, 1973; Колчинский, 2002). Однако приводимые Бэтсоном примеры касались в основном изменений меристических признаков — числа позвонков, пальцев, зубов у животных и т. п. — то есть таких, которые по самой природе своей не могут происходить непрерывно, а только скачками (Филипченко, 1977).

Однако на практикующих систематиков описанные выше дебаты и методические новшества оказывали сравнительно мало влияния. Методы биометрии проникали в таксономию медленно. Ещё 50 лет назад А.А. Любищеву (1959) приходилось специально доказывать важность и необходимость применения биометрии в систематике и подробно разбирать примеры из практики, когда невнимание к точному измерению и правильному использованию количественных признаков приводило к досадным ошибкам. Несколько больше повлияли на развитие таксономии споры между генетиками-мутационистами и дарвинистами. Укажем на *неожорданизм*, представители которого (Я. Лотси, Г. де Фриз, В. Иогансен и другие генетики) разработали «узкую» концепцию вида-жорданона, противопоставляемую широкой концепции вида-линнеона (Завадский, 1968). «Истинным видом» (жорданоном) называлась наименьшая наследственная форма, не расщепляемая путем экспериментального скрещивания на составные части. Систематики более традиционного толка интересовались проблемами изменчивости в гораздо меньшей степени, хотя внутривидовая таксономия была предметом их изучения (Семенов-Тянь-Шанский, 1910).

Прогресс генетики привел в 1910–1920-е гг. к появлению очень своеобразного направления в таксономии, известного как *экспериментальная систематика* (Valentine, 1949; Hagen, 1984; Павлинов, Любарский, 2011), также, несомненно, «неклассического» по своей сути (см. табл.). Его представители (Ф. Клементс, Г. Турессон, М.А. Розанова, Е.Н. Синская) считали, что таксономические гипотезы подлежат опытной проверке, а объектом исследования должны быть не музейные экземпляры, а непосредственно

живые организмы (Завадский, 1968). Точный экспериментальный подход был призван прийти на смену субъективизму КС с её произвольным взвешиванием признаков.

Практиками экспериментальной систематики были в основном ботаники, ставившие своей целью выяснение наследственной или модификационной природы признаков. Для этого растения, взятые из разных биотопов, выращивались в стандартных и строго контролируемых условиях (Turesson, 1922a, b). Оказалось, что многие выделяемые таксономистами варианты не что иное, как экотипы, модификационные варианты изменчивости, параллельно возникающие у разных видов в сходных условиях среды. Экотипы включают отдельные экофены, которые есть не что иное, как адаптивные нормы, «формы индивидуального приспособления растений к свойствам почвы и другим экологическим условиям» (Шмальгаузен, 1946, с. 20).

Г. Турессон (Turesson, 1922a, b) разработал оригинальную концепцию экологического вида (*oecospecies*), который является суммой отдельных экотипов и составляющих их экофенов (рис. 2). По мнению Д. Валентайна (Valentine, 1949), эковиды Турессона приблизительно соответствуют линнеевским видам. Один или несколько эковидов образуют ценовид (*coenospecies*) — политипический вид, все особи которого способны к плодовитому скрещиванию меж собой. Интересно, что, по мнению Турессона, изучение генетической и экологической изменчивости организмов не имеет ничего общего с задачами таксономии и должно быть предметом особой научной дисциплины — генэкологии (Maqr, 1982).

В зоологии методы экспериментальной экологии привились не так широко (вероятно, из-за больших сложностей в лабораторном выращивании животных), но можно указать, например, работы американского териолога Т. Сэмнера по изучению экотипов у оленьих хомячков рода *Peromyscus*, русского энтомолога Н.А. Холодковского, установившего наличие экофизиологических рас у тлей и др. (Завадский, 1968).

Предпринимались попытки — причем независимо от теоретических установок экспериментальной систематики растений — установить опытным путем реальность видов и разновидностей, описанных ранее представителями «музейной» систематики. Объектом целого ряда таких работ послужили пресноводные моллюски рода *Lymnaea* (прудовики). Эти животные характеризуются очень изменчивой раковиной, что во времена господства типологического подхода привело к описанию более чем тысячи видов и разновидностей в составе этого рода (Hubendick, 1951).

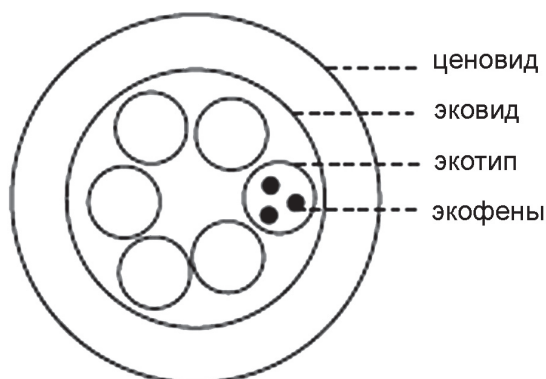


Рис. 2. Структура вида (ценовида) по Г. Турессону (по: Wilkins, 2009)

Ещё в 1914 г. польский малаколог В. Рошковский (1886–1946), работавший тогда в Швейцарии, показал, что аберрантные по раковине глубоководные прудовики альпийских озёр, ранее описанные как особые виды *L. profunda* Clessin, 1887, и *L. abyssicola* Brot, 1874, при выращивании в лабораторных условиях утрачивают специфический аберрантный облик и становятся типичными по форме раковины представителями широко распространённых видов *L. ovata* (Draparnaud, 1805) и *L. palustris* (O.F. Müller, 1774), соответственно (Roszkowski, 1914a, b; Arthur, 1982; Vidal, 1994). По строению половой системы литоральные и глубоководные формы одного и того же вида оказались идентичными (Roszkowski, 1914a). Был сделан вывод о том, что глубоководный образ жизни оказывает глубокое модифицирующее воздействие на признаки раковины, но не изменяет генотип; аберрантная форма раковины оказывается обратима при перемещении животного в «нормальные» условия мелководья.

Рошковскому возражал Жан Пиаже (1896–1980), в будущем известный психолог, который в молодости занимался изучением конхологической изменчивости прудовиков, но оставил занятия зоологией в возрасте около 30 лет (Vidal, 1994; Брангье, 2000). Он полагал, что глубоководные формы заслуживают как минимум подвидового статуса, поскольку отличаются от мелководных прудовиков не только пропорциями раковины, но и физиологически. У них изменяется система дыхания. Ввиду невозможности контакта с атмосферным воздухом глубоководные прудовики полностью перешли на дыхание растворённым в воде кислородом.

Расхождения между Рошковским и Пиаже в оценке таксономического статуса глубоководных лимней были связаны с разными подходами к определению вида. Некоторые авторы (Vidal, 1994) видят в этой полемике отголосок споров между школами биометриков и менделистов.

В собственных экспериментах Пиаже (Piaget, 1929a) удалось показать, что различия между некоторыми вариантами большого прудовика имеют под собой генетическую основу. При выращивании в стандартных лабораторных условиях признаки вариантов сохранялись в течение нескольких поколений. На других видах прудовиков подобные результаты были получены в Англии А. Бойкоттом (Boycott, 1938). Однако по современным меркам интерпретация результатов этих опытов, данная в работах Пиаже и Бойкотта, не вполне удовлетворительна. Выводы делались на основе описаний и фотографий, порой очень многочисленных (Piaget, 1929b), но статистические методы практически не применялись, поэтому оценить достоверность различий между вариантами невозможно (Arthur, 1982).

Ещё одной идеей Г. Турессона, нашедшей применение в таксономической практике, стало предложение упорядочить номенклатуру экотипов, обозначая сходные экотипы разных видов одинаковыми латинскими названиями (Павлинов, Любарский, 2011). В этом можно видеть параллель не только к закону гомологических рядов изменчивости, который примерно в те же годы разрабатывался в России Н.И. Вавиловым, но и к попыткам построения системы организмов на периодической основе, которые время от времени предпринимались в сообществе систематиков (Попов, 2008).

Реализацию этой идеи в систематике беспозвоночных можно проиллюстрировать системой унификации названий инфраподвидовых таксонов перловиц (семейство Unionidae), разработанной немецким малакологом Х. Моделлем (1898–1969). В изложении С.А. Зернова (1934, с. 160) система Моделля выглядит так. В Европе обитают 6 видов семейства Unionidae.

«Каждый из этих основных видов дает 4 ряда вариаций, которые Модельль обозначает как: *Var. typica* — типичная форма, *Var. crassa* — из текучих вод, *Var. archaica* — из бассейнов в изверженных породах и *Var. tenuis* — из медленно текучих и стоячих водоемов <...>. Каждая вариация может давать до пяти форм: форма *amnica* из больших рек, ручьев, *fluviatilis* из рек средней величины, *rivularis* — мелкие формы из верховьев рек и ручьев, *lacustris* в озёрах и *stagnalis* в заболоченных бассейнах. Кроме того можно отличить ещё региональные географические расы. Так, описывая *Unio pictorum* из предгорьев Альп, имевшую локальное название *platyrhynchus* Rossm., Модельль называет эту красивую, толстостенную, светлоокрашенную форму из большого озера предгорьев Альп *Unio pictorum* — *platyrhynchus* var. *typica lacustris*».

В современной же систематике подобная практика фактически сошла на нет, что связано с отказом Международной комиссии по зоологической номенклатуре регулировать правила формирования и употребления инфраподвидовых таксонов (Международная комиссия..., 2000).

Позднее о параллелизме в изменчивости перловиц на материале из водоемов Европейской России писал В.И. Жадин (1938). Разные виды рода *Unio* при обитании в водоемах с примерно сходными условиями дают близкие морфы. Например, самые толстостенные раковины у разных видов образуются «в хорошо прогреваемых водоемах, с очень небольшой скоростью движения воды, при благополучном кислородном режиме в воде, со средним содержанием кальция <...>, при отсутствии гуминизации воды и при небольшом накоплении ила» (Жадин, 1938, с. 37–38).

4. Проблема изменчивости в неклассической систематике

Известно, что эволюционная теория сто лет тому назад находилась в состоянии кризиса, которое в своё время было определено Дж. Хаксли как «затмение дарвинизма» (Bowler, 1983). Менделисты «резко противопоставили генетику как науку точную, основанную на экспериментальном методе, дарвинизму как якобы спекулятивному учению, опиравшемуся на “устаревший” исторический метод» (Завадский, Георгиевский, 1977, с. 10). Они считали, что новая теория наследственности делает теорию Дарвина излишней (Юнкер, Хоссфельд, 2007).

Эволюционный синтез 1930–1940-х гг. снял противоречие между генетикой и дарвинизмом, в результате чего возникла *синтетическая теория эволюции* (СТЭ), на долгие десятилетия ставшая господствующей эволюционной теорией (Мауг, 1982; Колчинский, 2002; Юнкер, Хоссфельд, 2007). Несмотря на усилившуюся в последнее время критику (Гродницкий, 2002), СТЭ сохраняет свои позиции в качестве влиятельной научной парадигмы.

Именно в рамках СТЭ окончательно восторжествовало популяционное мышление. Морфологи перестали основывать свои суждения на изучении единичных особей, как это было нормой в XIX столетии (Яблоков, 1966). Изменчивость рассматривается теперь как свойство популяции, изучаемое на *репрезентативных выборках* из неё. По словам Дж.Г. Симпсона (2006, с. 76), «популяции, а не организмы, являются единицами систематики и именно они классифицируются. Все популяции изменчивы и эта изменчивость является существенной частью их природы и их определения. У них нет единственного фиксированного образа или типа». И.И. Шмальгаузен (1946, с. 94) пишет об условности «нормального фенотипа», к которому принадлежат не абсолютно идентичные фенотипически особи (что

невозможно), а все особи «данной популяции, достигающие зрелого состояния в нормальных условиях среды и оставляющие “нормальное” потомство»¹⁰. Таким образом, *морфологический стандарт*, или *норма*, относится теперь не к индивидууму, а к популяции, с чем связан и прогресс биометрического подхода, работающего опять-таки с репрезентативными выборками. Внутривидовая изменчивость, которую таксономисты так долго игнорировали, стала едва ли не главнейшим объектом изучения популяционной систематики.

В рамках СТЭ возникает новое определение изменчивости, предложенное Дж.Г. Симпсоном (1948, цит. по: Яблоков, 1966): «наличие различий между особями в пределах скрещиваемой популяции». Такой подход получил поддержку в бурно развивавшейся в первой половине XX в. популяционной генетике, изучавшей в том числе и резерв изменчивости, содержащийся в каждой природной популяции (Bowler, 2005). Фенотипическая изменчивость рассматривается как внешнее проявление огромной генетической гетерогенности, свойственной любой природной популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

В методологическом отношении следствием торжества популяционного мышления стало господство количественных методов анализа изменчивости как средства проверки таксономических гипотез (см. табл.). Практические руководства по таксономии, составленные сторонниками СТЭ, содержат ряд операциональных критериев для разграничения видов, подвидов, рас на основе данных об изменчивости животных (Майр и др., 1956; Майр, 1971). Заметим, что практически в одно время со становлением эволюционного синтеза (1930е гг.) были разработаны некоторые из стандартных методов многомерной статистики. Например, такой популярный метод, как линейный дискриминантный анализ, был разработан Р. Фишером (Fisher, 1936) для нужд биологической классификации и только потом нашел самое широкое применение в различных областях науки. Первые работы по применению алгоритмов многомерной статистики в зоологической систематике датируются началом 1950-х гг. (см., например, Stroud, 1953). Прогресс в области вычислительных технологий, широкое распространение персональных компьютеров и специализированных статистических пакетов программного обеспечения для них во второй половине XX в. создало условия для массового использования методов многомерной статистики для изучения изменчивости и решения таксономических проблем.

Интересной альтернативой СТЭ, развиваемой преимущественно отечественными теоретиками, является *эпигенетическая теория эволюции* (ЭТЭ), изложение основ которой можно найти в ряде статей и монографий (Шишкин, 1988; Гродницкий, 2002; Расницын, 2002; Васильев, Васильева, 2009).

Сторонники ЭТЭ разработали оригинальный взгляд на сущность изменчивости, на котором стоит здесь коротко остановиться. По наследству из поколения в поколение передаются не конкретные признаки, а видоспецифичные нормы реакции, которые охватывают все морфопространство возможных фенотипов (Шмальгаузен, 1946; Медников, 1987). Так на основе одного генотипа может возникнуть несколько фенотипов. Пространство фенотипических возможностей очень богато, но какая именно из этих возможностей реализуется, зависит не в последней степени от условий обитания. Фенотип отдельной особи можно рассматривать как «вероятностную копию общей

¹⁰Ср. высказывание А.В. Яблокова (1966, с. 189) о том, что нормы как таковой «в природе не существует; есть лишь более или менее обычный набор различных отклонений от какого-то условного значения средней».

для популяции поливариантной эпигенетической модели» (Васильев, Васильева, 2009, с. 165). Изменчивость как явление определяют в таком случае как «реализацию законов возможного (допустимого в морфогенезе) преобразования отдельных признаков» (там же, с. 192).

Любая популяция имеет определённый потенциал фенотипической гетерогенности, в «нормальных» условиях зачастую скрытой. Сюда относятся, например, отдельные aberrации развития, в обычных условиях возникающие редко (Расницын, 2002). В изменившейся природной обстановке их частота может повыситься, и они вполне могут приобрести селективное преимущество над прежней «нормой» и даже вытеснить последнюю. Иногда возникает ситуация, когда стабилизируются две и более нормы, в этом случае формируется механизм онтогенетического переключения между ними. Для переключения может использоваться средовой сигнал — в этом случае наблюдается классическая модификационная изменчивость. Если сигнал имеет генетическую природу, получается одна из форм менделирования (Расницын, 2002).

Адаптивные нормы могут быть как дискретными (Медников, 1987), так и градуальными (Хлебович, 2002). Первые изучены лучше. Их проявления давно известны натуралистам под названием полиморфизма. Классическими примерами дискретных адаптивных норм являются касты общественных насекомых, полиморфизм листьев у водных растений (воздушные, водные и плавающие листья стрелолиста), определение пола под действием температуры у некоторых животных и т. д. (Хлебович, 2002). С точки зрения систематики очень важно уметь отличать проявления полиморфизма от межвидовой изменчивости. Ошибки такого рода приводят к описанию внутривидовых морф в качестве самостоятельных таксонов, как это показывает хрестоматийный пример с «видами» бабочек *Vanessa levana* и *V. prorsa*, оказавшихся не более чем весенней и осенней генерациями одного вида (Шмальгаузен, 1946). Градуальные адаптивные нормы проявляются постепенно по мере изменения интенсивности фактора и не выражаются в виде дискретных состояний-морф (Хлебович, 2002).

Несмотря на различия между СТЭ и ЭТЭ, понимание изменчивости в обеих эволюционных теориях вполне укладывается в очерченный здесь неклассический подход (см. табл.), поскольку основной причиной изменчивости признается не воздействие внешних факторов, затемняющих чистоту идеального «типа», а внутренняя генетическая среда самих организмов, определяющая саму способность признаков варьировать на популяционном уровне. Однако сторонники ЭТЭ делают упор на упорядоченность изменчивости в противовес присущему классическому дарвинизму представлению о неопределённой изменчивости. Это открывает новый путь к пониманию изменчивости, сближающий позицию ЭТЭ с некоторыми течениями классической систематики, искавшими порядок и закономерность в морфологическом разнообразии живых организмов.

5. Заключение

Было бы упрощением рассматривать классический и неклассический подходы к изучению изменчивости как два исторических этапа, из которых первый полностью и бесповоротно уступил место другому. Господство популяционного (а теперь и дендрограммного) мышления не означает полного отрицания идей КС, которые периодически вновь оказываются объектом внимания систематиков-теоретиков.

Например, трактаты В.Н. Беклемишева (1952, 1994) о морфологии животных, опубликованные уже во второй половине XX в., написаны в рамках классического подхода к проблеме, хотя исторически принадлежат эпохе господства СТЭ. Неисчерпанность потенциала КС доказывается и вновь возникшим интересом к понятию «архетип» (Любарский, 1991, 1996) и существованием в наши дни направлений в таксономии, которые фактически продолжают давнюю схоластическую традицию. И.Я. Павлинов (2003) относит к ним «новую типологию», нумерическую фенетику и структурную кладистику. Например, типологическими по сути являются все современные таксономические подходы, основанные на оценке степени сходства (различий) между организмами методами биометрии — «статистический типологизм» в смысле Л.Я. Боркина (1984). В последние десятилетия огромную популярность приобрел «молекулярный типологизм», в котором выделение таксонов и определение их ранга основано на количественной оценке генетического расстояния между «молекулярными операциональными таксономическими единицами» (MOTU), несмотря на внешнее сходство с методологией кладистики, предполагающей поиск качественных различий (синапоморфий) как показателей достоверности филогенетической гипотезы (Mooi, Gill, 2010).

Однако даже при интересе к концепциям своего «эссенциалистского прошлого» вряд ли практическая систематика откажется в будущем от количественного подхода к изучению изменчивости и станет вновь рассматривать это явление как досадную помеху для таксономиста, препятствующую построению единой и универсальной «Естественной системы».

Благодарности

Автор признателен двум анонимным рецензентам, высказавшим конструктивные замечания на первый вариант рукописи, а также А.А. Федотовой за помощь при подготовке окончательного текста.

Литература

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Советская наука, 1952. 698 с.
- Беклемишев В.Н.* Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.
- Боркин Л.Я.* Что такое типология: видовой уровень проблемы // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: Ин-т зоологии зоол. и бот. АН ЭССР, 1984. С. 11–13.
- Боркин Л.Я.* Карл Линней как зоолог // Труды Зоологического института РАН. 2009. Прил. 1. С. 9–78.
- Брангье Ж.-К.* Беседы с Жаном Пиаже (Часть 1) // Психологический журнал. 2000. Т. 21. № 2. С. 138–144.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 512 с.
- Гайденко П.П.* Эволюция понятия науки. Становление и развитие первых научных программ. М.: Наука, 1980. 568 с.
- Галл Я.М.* Генетика, динамичная экология и таксономия в «зрелой» теории Ч. Дарвина (принцип дивергенции) // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 3. С. 151–163.
- Голубовский М.Д.* Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Борей-Арт, 2000. 262 с.

- Гродницкий Д.Л.* Две теории биологической эволюции. Саратов: Науч. книга, 2002. 160 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука, 2001. 568 с.
- Жадин В.И.* Сем. Unionidae // Фауна СССР. Моллюски. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 4. № 1. 170 с.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Завадский К.М., Георгиевский А.Б.* К оценке эволюционных взглядов Л.С. Берга // Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 7–42.
- Захаров Б.П.* Трансформационная типологическая систематика. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 164 с.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. М.: Биомедгиз, 1934. 504 с.
- Комаров В.Л.* Флора Маньчжурии // Труды Имп. Санкт-Петербургского ботанического сада. 1901. Т. 20. С. 1–559.
- Коржинский С.И.* Флора востока Европейской России в её систематическом и географическом отношении // Известия Томского университета. 1893. Кн. 5. С. 71–299.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Любарский Г.Ю.* Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1996. 434 с.
- Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Любарский Г.Ю.* Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 319–333.
- Любарский Г.Ю.* Классические систематики // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 5. С. 389–396.
- Любищев А.А.* О применении биометрии в систематике // Вестник ЛГУ. 1959. Вып. 9. С. 128–136.
- Лысенко Т.Д.* Агробиология. М.: Сельхозгиз, 1952. 783 с.
- Майр Э.* Эволюция и происхождение видов (с точки зрения зоолога). М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.* Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 352 с.
- Медников Б.М.* Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Международная комиссия по зоологической номенклатуре. Международный кодекс зоологической номенклатуры. СПб.: Наука, 2000. 222 с.
- Павлинов И.Я.* Разнообразие классификационных подходов — это нормально // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64. № 3. С. 275–291.
- Павлинов И.Я.* Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 2. С. 83–108.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю.* Биологическая систематика: эволюция идей. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 632 с.
- Попов И.Ю.* Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 223 с.
- Расницын А.П.* Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. 2002. Т. 73. 107 с.
- Расницын А.П.* Классическая и неклассическая систематика: другой взгляд // Журнал общей биологии. 2006. Т. 65. № 5. С. 385–388.
- Семёнов-Тян-Шанский А.П.* Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших систематических единиц // Записки Имп. Академии наук по физико-математическому отделению. 1910. Т. 25. № 1. С. 1–29.
- Симпсон Дж.Г.* Принципы таксономии животных. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 293 с.
- Скворцов А.К.* Основные этапы развития представлений о виде // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1967. Т. 72. № 5. С. 11–27.

- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 280 с.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука, 1977. 228 с.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.: Наука, 1978. 238 с.
- Хлебович В.В. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 16–25.
- Шаталкин А.И. Эссенциализм и типология // Современная систематика: Методологические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 123–154.
- Шаталкин А.И. От Линнея и Ламарка к современности. Типология и эволюция — две линии развития в систематике // Линнеевский сборник. М.: Изд-во МГУ, 2007. С. 25–100.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–168.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Юнкер Т., Хоссфельд У. Открытие эволюции: Революционная теория и её история. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007. 219 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 362 с.
- Aldrovandi U. De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem eius editi: nempe de mollibus, crustaceis, testaceis, et zoophytis. Bologna: Giovanni Battista Bellagamba, 1606. 593 p.
- Arthur W. Control of shell shape in *Limnaea stagnalis* // Heredity. 1982. Vol. 49. № 2. P. 153–161.
- Bates H.W. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley // The Transactions of the Entomological Society of London. New series. 1861. Vol. 5. P. 335–361.
- Bateson P. William Bateson: a biologist ahead of his time // Journal of Genetics. 2002. Vol. 81. № 2. P. 49–58.
- Bateson W. Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity of the origin of species. London: Macmillan & Co., 1894. 598 p.
- Bowler P.J. Darwin's concepts of variation // Journal of the History of Medicine and Allied Sciences. 1974. Vol. 29. P. 196–212.
- Bowler P.J. The eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900. Baltimore-London: The John Hopkins University Press, 1983. 292 p.
- Bowler P.J. Variation from Darwin to the Modern Synthesis // Variation — A central concept in biology / ed. by B. Hallgrímsson, B.K Hall. Amsterdam: Elsevier Academic press, 2005. P. 9–27.
- Bowler P.J. Evolution: The history of the idea. Berkeley etc.: California University Press, 2009. 464 p.
- Boycott A.E. Experiments on the artificial breeding of *Limnaea involuta*, *Limnaea burnetti* and other forms of *Limnaea peregra* // Proceedings of the Malacological Society of London. 1938. Vol. 23. № 2. P. 101–108.
- Bulmer M. Francis Galton: pioneer of heredity and biometry. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2003. 357 p.
- Bumpus H.C. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus* // Biological Lectures, Marine Biological Laboratory Wood's Hole. 1898. P. 209–226.
- Cain A.J. The genus in evolutionary biology // Systematic Zoology. 1956. Vol. 5. № 3. P. 97–109.
- Cain A.J. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy // Proceedings of the Linnaean Society in London. 1958. Vol. 169. P. 144–163.
- Dawkins R. The greatest show on Earth: The evidence for evolution. London: Black swan, 2010. 470 p.
- Di Cesnola A.P. A first study of natural selection in *Helix arbustorum* // Biometrika. 1907. Vol. 5. P. 387–399.
- Diver C. Aspects of the study of variation in snails // Journal of Conchology. 1939. Vol. 21. № 4–5. P. 91–141.
- Ereshefsky M. The poverty of Linnaean hierarchy: A philosophical study of biological taxonomy. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 316 p.
- Fisher R.A. The use of multiple measurements in taxonomic problems // Annals of Eugenics. 1936. Vol. 7. P. 179–188.
- Gulick J.T. Evolution, racial and habitudinal. Washington: Carnegie Institution, 1905. 267 p.

Hagen J.B. Experimentalists and naturalists in twentieth-century botany: experimental taxonomy, 1920–1950 // Journal of the History of Biology. 1984. Vol. 17. № 2. P. 249–270.

Hall B.K. “Evolutionist and missionary,” The Reverend John Thomas Gulick (1832–1923). Part I: Cumulative segregation-geographical isolation // Journal of Experimental Zoology. Part B. Molecular and Developmental Evolution. 2006. Vol. 306. № 5. P. 407–418.

Hallgrímsson B., Hall B.K. Variation and variability: Central concepts in biology // Variation — A central concept in biology / ed. by B. Hallgrímsson, B.K. Hall. Amsterdam: Elsevier Academic press, 2005. P. 1–7.

Hubendick B. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // Kunglike Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Series 4. Bd. 3. 1951. P. 1–223.

Hutchinson J.M.C. Stabilizing selection in Weldon’s snails: a reappraisal // Heredity. 1990. Vol. 64. P. 113–120.

Linnaeus C. Fauna Suecica, sistens Animalia Sueciae Regni: Quadrupedia, Aves, Amphibia, Insecta, Vermes etc. Lugdun: C. Wishoff et G.J. Wishoff, 1746. 411 p.

Linnaeus C. Systema naturae, per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 10, reformata. Holmiae: L. Salvius, 1758. Vol. I. 823 p.

Lister M. Historiæ animalium Angliæ tres tractatus etc. London: Joh. Martyn, 1678. 250 p.

Mayr E. The growth of biological thought. Cambridge (MA): Belknap Press, 1982. 974 p.

Mooi R.D., Gill A.C. Phylogenies without synapomorphies — A crisis in fish systematics: Time to show some character // Zootaxa. 2010. Vol. 2450. P. 26–40.

Norton B.J. The biometric defense of Darwinism // Journal of the History of Biology. 1973. Vol. 6. № 2. P. 283–316.

O’Hara R. Population thinking and tree thinking in systematics // Zoologica Scripta. 1997. Vol. 26. № 4. P. 323–329.

Piaget J. Les races lacustres de la *Limnaea stagnalis* // Bulletin de Biologie, France et Belgique. 1929a. Vol. 63. P. 424–455.

Piaget J. L’adaptation de la *Limnaea stagnalis* aux milieux lacustres de la Suisse romande // Revue Suisse de Zoologie. 1929b. Vol. 36. № 17. P. 263–531.

Roszkowski W. Contribution a l’étude des limnées du Lac Léman // Revue Suisse de Zoologie. 1914a. Vol. 22. P. 457–539.

Roszkowski W. Note sur l’appareil génital de *Limnaea auricularia* L. et de *Limnaea ovata* Drap // Zoologischer Anzeiger. 1914b. Bd 44. № 4. S. 175–179.

Stroud C.P. An application of factor analysis to the systematics of *Kaloterme*s // Systematic Zoology. 1953. Vol. 2. № 2. P. 76–92.

Turesson G. The species and the variety as ecological units // Hereditas. 1922a. Vol. 3. № 1. P. 100–113.

Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat // Hereditas. 1922b. Vol. 3. № 3. P. 211–350.

Valentine D.H. The units of the experimental taxonomy // Acta Biotheoretica. 1949. Vol. 9. № 1–2. P. 75–88.

Vidal F. Piaget before Piaget. Cambridge(MA): Harvard University Press, 1994. 276 p.

Voultsiadou E., Vafidis D. Marine invertebrate diversity in Aristotle’s zoology // Contribution to Zoology. 2007. Vol. 76. № 2. P. 103–120.

Wagner M. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Duncker Humbolt, 1868. 62 S.

Wallace A.R. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type // Proceedings of the Linnean Society of London. 1858. Vol. 3. P. 53–62.

Wallace A.R. Darwinism: An exposition of the theory of Natural Selection with some of its applications. London: Macmillan & Co, 1889. 494 p.

Weldon W.F.R. A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu) // Biometrika. 1901. Vol. 1. P. 109–124.

Wilkins J.S. Species: A history of the idea. Berkeley etc: University of California Press, 2009. 304 p.

Winsor M.P. Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy // *Biology and Philosophy*. 2003. Vol. 18. P. 387–400.

Winsor M.P. Linnaeus's biology was not essentialist // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2006. Vol. 93. P. 2–7.

Winther R.G. Darwin on variation and heredity // *Biology and Philosophy*. 2000. Vol. 33. P. 425–455.

Problem of Variability in Classical and Non-Classical Systematics

MAXIM V. VINARSKI

Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia; radix.vinarski@gmail.com

A history of development of the idea of variability in the zoological systematics is outlined within the context of the differences between two basic approaches — classical and non-classical. The former was based on the essentialistic method for taxa delineation as well as on typological thinking and permanent taxonomists' attempts to reveal "essential" features of animals as opposed to relatively neglected "accidental" ones. The classical approach treated variability as a secondary phenomenon that obscures the Natural System rather than helps to construct it. Darwin himself, as a taxonomist, belonged to the classical approach though his evolutionary theory has led biologists to replace typological thinking with the population thinking which is characteristic for the non-classical notion of variability. The current state of the problem is briefly outlined, including its interpretation in the so-called ETE (epigenetic theory of evolution).

Keywords: systematics, variability, essentialism, typological thinking, population thinking.