

Григорий Александрович Кожевников (1866–1933) — недооцененная фигура в истории российской биологии

3. Г.А. Кожевников как систематик

И.Я. Павлинов^{1}, М.В. Винарский², Н.Н. Спасская¹*

¹ Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия; ² Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН; * igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

В статье рассмотрены взгляды профессора Московского университета Г.А. Кожевникова на биологическую систематику, которой он отводил «важную роль в области разрешения основных вопросов биологии». Он был горячим сторонником эволюционно интерпретированной систематики и утверждал, что «классификация должна наилучшим образом выяснять родство форм между собою». Кожевников придерживался политической концепции вида, подчеркивал особое значение «изучения <внутривидовой> систематики в связи с экологией и генетикой». Он предсказывал грандиозное будущее «биометрической систематики» и биохимических методов изучения разнообразия животных. Основной сферой его практических интересов в систематике было видовое и подвидовое разнообразие пчел рода *Apis*. Г.А. Кожевников придавал большое значение развитию фауно-экологических исследований центральной России, руководил работой Фаунистической комиссии при Обществе акклиматизации животных и растений, уделял особое внимание грамотному сбору и сохранению коллекционных материалов.

Ключевые слова: Г.А. Кожевников, систематика, фаунистика, виды, подвиды, музейные коллекции, этикетирование, домашняя пчела, *Apis*.

Одну из ключевых тем познания живой природы составляет изучение разнообразия организмов — его структуры, причин, значения для нормального функционирования и развития биоты как системного целого и т. п. Эту тему в той или иной форме разрабатывают почти все разделы биологии; в рамках ее классической ветви

сформировалась особая дисциплина, которая связана исключительно с изучением того аспекта биологического разнообразия, который принято называть *таксономическим разнообразием*. Эта дисциплина — суть биологическая систематика.

Профессор Московского университета, многие годы заведовавший кафедрой и Музеем зоологии, Григорий Александрович Кожевников всегда признавал особую значимость систематики для решения многих биологических вопросов. Он считал, что не правы ученые (имея в виду, например, московского зоолога-анатома проф. Н.Ю. Зографа), «принижающие значение систематических исследований, ставящие их как бы на низшую ступень зоологических знаний. Такой взгляд, конечно, несправедлив» (Кожевников, 1900, с. 1). Правда, Г.А. самостоятельных исследований в этой области почти не проводил, за исключением немногих опубликованных им работ по систематике пчел рода *Apis*. Но это не мешало ему, как руководителю университетской зоологии, активно интересоваться новыми веяниями в этой науке и настойчиво прививать своим студентам и младшим коллегам мысль о том, что «систематика занимает в настоящее время такую важную роль в области разрешения основных вопросов биологии, что не быть реально знакомым с этой областью знания невозможно» (Кожевников, 1916, л. 16).

В настоящей статье нашего цикла, посвященного научным взглядам Г.А. Кожевникова, мы характеризуем его понимание того, что такое систематика, почему ею нужно заниматься, как оно соотносится с преобладавшими в его время таксономическими теориями, а также рассматриваем некоторые примечательные аспекты его «систематического» взгляда на живую природу.

Наш анализ перечисленных вопросов следует предварить самым кратким обзором состояния дел в биологической систематике в конце XIX и начале XX в., когда происходило становление Г.А. Кожевникова как ученого, формировался его интерес к систематике, а позже появилась возможность привить этот интерес своим ученикам. Указанный период в истории систематики — один из самых бурных, можно даже сказать — критических. В ней активно развивалось эволюционное направление, точнее, несколько направлений, которые можно сгруппировать в несколько основных школ. Одно из них развивали микросистематики — дарвинисты и неоламаркисты, сосредоточившиеся на проблемах классификации внутривидовых единиц, одним из центральных был вопрос о выделенности видовой категории. Последователи Э. Геккеля и Э. Коупа развивали макросистематику, исследуя филогенетические отношения между макротаксонами с двух позиций — монофилетической и полифилетической. Вместе с тем на рубеже XIX–XX вв. классическая систематика, а также сравнительно новое филогенетическое направление подвергались острой критике, исходящей от сторонников позитивистской философии науки. Они пропагандировали новые методы исследований, включая экспериментальные, биохимические, математические, экологические и проч., и на этом основании объявили всю макросистематику отжившим свое «пережитком прошлого».

Систематика и филогенетика

Общие представления Г.А. Кожевникова о систематике, ее задачах и методах первоначально были изложены им во вступительном разделе его лекционного курса

зоогеографии для студентов-зоологов (конец 1890-х гг.), а затем более развернуто в публичной лекции по основам систематики и зоогеографии, прочитанной в начале 1920-х гг. для в основном для специалистов. Рассуждая об основаниях систематики в докладе «Современные представления в систематике», читанном в аудитории Зоологического музея МГУ в 1923 г. (Кожевников, 1923), он со ссылкой на чешского биолога Э. Радля (Emanuel Rádl) говорит, что системы могут быть построены или по Платону, или по Дарвину¹. В не столь афористической форме это означает, что Г.А. имеет в виду два основных источника базовых идей в систематике, существенного разного содержания: типологию и эволюционистику.

Первый из этих двух источников в изложении Кожевниковым теоретических оснований систематики составляют структурно-типологические идеи двух биологов-натурфилософов — немца Г. Дриша (Hans Driesch) и нашего соотечественника А.А. Любищева; Г.А. сводит их взгляды к простейшему утверждению, что «надо строить [естественную] систему, отрешившись от эволюционного подхода» (Там же, л. 9). Со ссылкой на Дриша он говорит, что «наиболее совершенной системой является такая, где все признаки объекта определяются положением его в системе... Естественной системой надо признать такую, где количество свойств объекта, поставленных в функциональную связь с его положением в системе, является максимальным» (Там же)². Кратко останавливаясь на взглядах Любищева и упоминая его призыв «произвести полный пересмотр как самого понятия естественной системы, так и ее возможных форм» (Там же), Г.А. указывает три основные формы естественной системы, которые тот выделяет, — иерархическую, комбинативную и коррелятивную.

Сам Кожевников, будучи горячим приверженцем эволюционной идеи (об этом мы писали во второй статье нашего цикла), акцентирует внимание на необходимости эволюционного объяснения сходства организмов, в том числе связи между их сходством и родством. В связи с этим в этом же докладе и в ряде других работ он затрагивает важный вопрос о соотношении моно- и полифилии в происхождении сходства организмов. Кожевников кратко разбирает объяснение этого сходства «полифилетиками» (Г.А. упоминает палеонтологов Й. Штейнмана, А.П. Павлова и Э. Копа, зоологов А.А. Любищева и Е.С. Смирнова) со ссылкой на закономерный характер эволюционных параллелизмов: они полагают, что сходство организмов возникает не столько по причине близкого родства, сколько в результате параллельной и конвергентной эволюции. В заготовке большой (при жизни Г.А. неопубликованной) статьи «Полиморфизм и эволюция» Григорий Александрович указывает, что было бы большой ошибкой «отказаться от разрешения проблемы родства между формами и ограничить задачу систематики только изучением закономерностей в распределении признаков» (Кожевников, 1924, л. 5). Придерживаясь «монофилетической» позиции Э. Геккеля, он подчеркивает (Кожевников, 1923, л. 12):

¹ Вероятно, Кожевников имел в виду работу Радля «Ueber die bedeutung des Prinzips der Korrelation in der Biologie», в которой тот утверждает, что «естественная группировка животных, может быть философски интерпретирован по-разному. Я сошлюсь только на двух философов: Платона и Дарвина (Г. Спенсера)» (Radl, 1901, s. 408).

² Это еще одна цитата из только что упомянутой работы Любищева (Любищев, 1923, с. 27–28). Данный критерий естественности классификации в самом общем смысле в середине XIX в. обосновал английский логик Дж. Милль (Павлинов, 2018).

Если мы признаем, что все жив[ые] суц[ества] суть продукт эволюции, то мы не имеем никаких основ говорить, что группирование животных в таксоном[ические] группы не является тоже продукт[ом] эволюции. Тогда бы получилось, что эта группировка не имеет никакой реальной базы, что она есть только продукт нашего измышления. <...> Если мы не знаем, какие родств[енные] связи связыв[ают] наши формы, то из этого не следует, что мы должны отмахиваться от самой постановки вопроса об этой связи. Там, где мы эту связь знаем, вопрос вполне ясен.

Таким образом, Г.А. Кожевников фактически утверждает следующее. Общая идея дивергентной эволюции (Дарвин, Геккель) предполагает определенную связь между сходством и родством как основу для построения эволюционной системы. К сожалению, эта связь не столь однозначна, как хотелось бы ортодоксальным сторонникам монофилетического принципа построения филогенетической системы (особенно в ее кладистической версии). Однако полностью отрицать эту связь, как это делают приверженцы полифилетической концепции, было бы нелепостью, поскольку было бы равносильно игнорированию эволюционной дивергенции. Значит, нужно не отвергать эту связь, а проводить специальные кропотливые исследования, чтобы по мере возможности ее выявлять.

Позиция самого Кожевникова в отношении дилеммы «монофилия vs полифилия» существенным образом уточнена в его вышеупомянутой статье «Полиморфизм и эволюция». Из нее видно, что наш герой выступает против концепции «ультрамонофилии»; скорее, его позиция ближе к концепции «широкой монофилии» Дж. Симпсона (об этих концепциях см.: Павлинов, 2018). Действительно, он полагает, что (Кожевников, 1924, л. 5 об.):

Под монофилией нельзя разуметь происхождение какой-нибудь формы напрямую от одной пары предков. Происхождение от многих пар, но принадлежащих к одному виду или подвиду, будет тоже монофилия с моей точки зрения, а полифилия будет происхождение 2 форм от разных корней, т. е. от разных предков и последующее их сближение путем конвергенции признаков.

Придерживаясь в целом эволюционной интерпретации Естественной системы, Г.А. Кожевников на протяжении 1890-х и 1900-х гг. неоднократно подчеркивает тесную связь современной систематики с эволюционной идеей, причем связь эта, по его убеждению, двусторонняя. В своем дневнике за 1893 г. он записывает, что именно «систематика создала Дарвиновскую теорию»³, а позже в заготовке первой своей лекции по зоогеографии (1898 г.) добавляет, что «основная идея эволюционной теории — идея об изменчивости форм — родилась на почве систематики» (Кожевников, 1898). Эту важную мысль о ведущем значении систематики в формировании эволюционных воззрений Чарльза Дарвина век спустя выскажут авторитетные исследователи его творчества (Mayr, 1982; Winsor, 2009). С другой стороны, будучи эволюционистом, Г.А. считает, что «конечной целью [изучения] таксономических единиц <...> должно быть» объяснение системы организмов ссылкой на их эволюцию за счет «установления родственных связей между формами, выяснение их происхождения» (Кожевников, 1924,

³ АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 350. Л. 78 об.

л. 4). Рассматривая систематику в таком ключе, Г.А. Кожевников в заготовке той же лекции указывает, что основная задача этой дисциплины включает:

Выработку наиболее правильной группировки этих форм с точки зрения их близости и взаимного родства. <...> Систематик не только описывает новые формы, он <...> работает над выяснением естественной системы этих форм, основанной на родстве, он, наконец, изучает в подробности все случаи изменчивости видов, отыскивает переходные формы и таким образом непосредственно работает над выяснением великого вопроса о происхождении животных форм⁴.

Несколькими годами позже Г.А. в набросках к своим лекциям по общей зоологии (предположительно начало 1900-х гг.) подтверждает свою приверженность филогенетической идее в систематике. В рукописи одной из своих университетских лекций по зоологии (предположительно начало 1900-х гг.) он высказывает свое глубокое убеждение в следующем:

Классификация должна наилучшим образом выяснять родство форм между собою. Систематика должна быть синтетическим *конспектом филогенеза*. <...> Систематич[еские] группы высшего порядка: классы, отряды семейства, роды — соответствуют древней истории филогенетич[еского] развития. <...> Категории низшего порядка: виды, подвиды, породы — соответств[уют] новой истории филогенеза⁵.

Из этого видно, что для Кожевникова как систематика-эволюциониста выяснение родства форм имеет не самодовлеющее значение, но служит средством для выяснения вопроса о происхождении таксономических единиц, включая эволюционное объяснение сходства и различия между ними. Этот вопрос он считает ключевым и формулирует его так: «почему и каким образом организмы развились в то, что они теперь из себя представляют?»⁶ Но, признавая более чем ограниченный характер наших знаний об истории организмов, Г.А. весьма пессимистически оценивает возможность науки ответить на этот «основной вопрос» систематики, тем самым отчасти повторяя один из доводов систематиков-типологов. Он указывает, что исследователь имеет дело со слишком большим числом неизвестных переменных: неизвестны предковые формы, неизвестны внешние условия, которые могли вызвать изменения, неизвестны эволюционные механизмы и т. п.; отсюда следует его пессимистическое заключение: «этот вопрос не подлежит исследованию»⁷. Такой несколько своеобразный «агностицизм» Кожевникова, как нам кажется, отражает его позицию в отношении того, что в науке важнее ставить правильные вопросы, чем пытаться ответить на неправильные (об этом мы писали в первой статье нашего цикла).

В первой части своей докторской диссертации по естественной истории пчелы Г.А. Кожевников кратко касается вопроса о реальности высших и низших систематических групп. Он полемизирует с С.А. Усовым (одним из учеников К. Рулье),

⁴ Там же. Ед. хр. 61. Л. 6 об, 13 об; курсив добавлен.

⁵ Там же. Ед. хр. 138 б. Л. 6/н.

⁶ Там же. Ед. хр. 101. Л. 7.

⁷ Там же. Л. 14.

который в своей диссертации «Таксономические единицы и группы» явил себя сторонником их сугубо номиналистической трактовки (Усов, 1888), и в противовес ему восклицает: «Как же отказать в естественности крупным группам, для характеристики которых мы призываем на помощь именно всю совокупность наших знаний?» (Кожевников, 1900, с. 2). Исходя из своего понимания «основного вопроса» систематики, Г.А. утверждает:

что крупные систематические группы более научно обоснованы, чем мелкие. Пока речь идет о разграничении классов, отрядов, мы имеем господство естественной системы во всеоружии данных сравнительной анатомии, истории развития и палеонтологии, и мы можем не только вполне научно разграничить крупные таксономические группы, но во многих случаях и выяснить их соотношения друг с другом, большее или меньшее родство, общность происхождения и т. п. <...> При современном состоянии зоологических знаний основы естественной классификации тем менее применимы, чем более мелкую таксономическую группу мы берем, потому что совокупность наших сведений о мелких группах слишком недостаточна, чтобы научно выяснить их естественные характеристики (Там же).

Микросистематика и «вопрос о виде»

Как было отмечено в предыдущей статье нашего цикла о Г.А. Кожевникове, среди общих идей о причинах разнообразия организмов в конце XIX и начале XX в. преобладающей становится дарвиновская, которая подкрепляется зарождающейся генетикой и отчасти экологией. Эволюционный процесс, рассматриваемый в таком ключе, Ю.А. Филипченко (1923) назвал *микроэволюцией*, в противовес *геккелевой макроэволюции*, которая изучает происхождение таксонов высокого ранга. В таком направлении дарвиновскую концепцию разрабатывают англичанин У. Бейтсон (William Bateson), россиянин С.С. Четвериков, швед Г. Турессон (Göte Wilhelm Turesson) и др. Последний обозначает данный подход как *генэкологический*; позже такое направление развития дарвиновской эволюционной теории будет названо *неодарвинизмом*⁸.

В своем приложении к систематике организмов эта эволюционная концепция концентрирует внимание исследователей на внутривидовой дифференциации (формирование рас, подвидов, морф и т. п.) и в 1920–1930-е гг. формирует так называемую «новую» систематику, имеющую дело с природными популяциями, как альтернативу «старой» (музейной) систематике линнеевского толка (Huxley, 1940). По аналогии с разграничением микро- и макроэволюции, «новую» систематику позже станут называть микросистематикой, или популяционной систематикой, в противовес макросистематике (Maug, 1942), которая изучает таксоны высоких рангов; среди ботаников первая более известна как «биосистематика» (Camp, 1951; Тахтаджян, 1970). В первой половине XX в. это направление в систематике занимает едва ли не доминирующее положение, оттесняя на периферию типологию, «есте-

⁸ Термин «неодарвинизм» был введен в употребление еще в конце XIX в., и его значение со временем претерпевало изменения. Так, в одном из первоначальных вариантов его использовали для обозначения теории А. Вейсмана о зародышевой плазме (Hossfeld et al., 2014). В таком же значении (как синоним вейсманизма) его употребляли и в отечественной литературе 1920–1930-х гг. (например, Бондаренко и др., 1932).

ственную систематику» и филогенетику; во многом этому способствует набравшая популярность позитивистская философия науки (Павлинов, 2018).

Г.А. Кожевников, судя по его многочисленным высказываниям, несомненно, был приверженцем этой популярной таксономической теории: в центре его внимания — главным образом низшие единицы таксономической иерархии. Г.А. полагал, что важнейшим из вопросов современной систематики является вопрос о происхождении видов и внутривидовых форм и их признаков, и утверждал, в полном согласии с генэкологической концепцией Г. Турессона (Göte Turesson), что только «правильное постановление изучения систематики в связи с экологией и генетикой приведет нас к пониманию происхождения видов» (Кожевников, 1924, л. 9). В докладе «Фауна Московской губернии...» (читан на годовичном заседании Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии в 1906 г.) он утверждает (Кожевников, 1906, л. 21, 22), что:

Современная систематика [ставит] свою задачу выяснить пределы изменчивости видов, переходные формы между видами и происхождение видов. <...> Для современного систематика <...> вид является совокупностью целого ряда местных форм, местных изменений, из которых каждая есть биологическая единица низшего порядка, заслуживающая самостоятельного изучения.

Как видно из предыдущего, Кожевников, подобно многим систематикам этого времени, особое внимание уделяет видовой систематике — точнее, вопросу о том, что такое вид живых организмов, если его рассматривать не в традиционном чисто классификационном ключе, а в эволюционном. Впрочем, в начале своей научной карьеры Г.А., воспитанный в классической традиции описательной систематики, не касался сущностного толкования вида. Так, во вступительной лекции по энтомологии (1901 г.) он отмечал, что «были многие попытки дать определение этому понятию», и предпочитал самое простое из них, эмпирическое, восходящее к XVII—XVIII вв.: «Видом мы называем совокупность форм, которые сходны между собой в такой степени, в какой дети сходны с родителями»⁹. Но по мере своего «созревания» как систематика эволюционного толка в его понимании содержания видовой систематики (и вообще проблематики) появляется все больше эволюционных мотивов.

Определяя позицию Г.А. среди разнообразия видовых концепций этого времени (Павлинов, 2023; Винарский, 2024), важно отметить два по-своему важных момента. Во-первых, в конце 1900-х гг. он вполне осмысленно пользуется понятием «биологический вид»: например, именно так озаглавлена одна из вводных лекций его курса общей зоологии, подготовленного в 1909 г.¹⁰ Примечательность здесь в том, что в указанное время само это понятие только начало входить в биологическую литературу, а популярным оно станет лишь начиная с 1930-х гг., так что наш герой оказывается (очевидно, сам того не подозревая) на переднем крае развивавшихся в XX в. представлений о виде. Во-вторых, понимание Кожевниковым соотношения между видом и его подразделениями в определенной степени является эклектичным, сочетая в себе прежние «линнеевские» и новые «дарвиновские» представления о виде живых организмов.

⁹ Там же. Ед. хр. 64. Л. 2.

¹⁰ Там же. Ед. хр. 73. Л. 9.

Напомним, что классическая «линнеевская» трактовка иерархического устройства Естественной системы признает некую особую выделенность видовой категории¹¹, означающую и в теории, и на практике строгое отграничение видов от внутривидовых единиц. Склонность Кожевникова трактовать видовую категорию именно в таком традиционном ключе ярко отражает тот факт, что главе по систематике пчел в 1-й части его «Материалов по естественной истории пчелы» он предпосылает следующий примечательный эпиграф: «Вопрос о виде есть вопрос самый сложный, сильно запутанный и самый спорный во всей биологии. Между тем понятие вида лежит в основе всякой биологической системы и поэтому этого вопроса обойти невозможно» (Кожевников, 1900, с. 1)¹². Несколькими десятилетиями позже такую же по сути позицию четко обозначит один из учеников Г.А. Кожевникова — В.Г. Гептнер, написав в предисловии к переводному изданию книги Э. Майра «Систематика и происхождение видов», что «проблема вида — основная теоретическая проблема систематики» (Гептнер, 1947, с. 7).

С другой стороны, приверженность Кожевникова дарвиновским идеям приводит к тому, что он принимает ту трактовку соотношения между видом и внутривидовыми формами, которую разрабатывала «новая» систематика со ссылкой на постепенный характер микроэволюции. Согласно этому Г.А. утверждает, что «между понятием раса и понятием вид не может быть резкой границы» (Кожевников, 1923, л. 8)¹³. Развивая эту мысль в упоминавшейся нами начальной лекции курса зоогеографии, он говорит, что:

Вид не есть нечто постоянное, заключенное в строго определенные рамки, а что вид есть наоборот нечто меняющееся, что вид есть только одна из ступеней, один из этапов постепенного, непрерывного изменения форм. Эта идея изменчивости форм легла в основу эволюционного учения¹⁴.

Данная трактовка в начале XX в. породила так называемый *вопрос о виде (species question)*, который имеет два аспекта, их можно назвать «вертикальным» и «горизонтальным» (Павлинов, 2023). В первом случае речь идет об отсутствии строгих границ между «соседними» категориями микросистематики — видами, подвидами, расами и т. п. Рассматривая этот вопрос на своем материале по пчелам, Кожевников указывает, что одной из основных причин проблемной ситуации в видовой систематике является «смешивание» понятий вида и разновидности (Кожевников, 1902а). Широкая внутривидовая изменчивость, проявляющаяся в существовании разновидностей, нивелирует межвидовые различия; признавая это, Кожевников

¹¹ Позже особую выделенность вида признает синтетическая теория эволюции (СТЭ), с ее утверждением, что только видовой ранг может быть установлен объективно на основе критерия репродуктивной изоляции (Dobzhansky, 1937).

¹² Эта цитату Г.А. заимствовал из докторской диссертации уже упоминавшегося нами С.А. Усова (Усов, 1888, с. 258).

¹³ Это полностью соответствует взглядам Дарвина, писавшего об отсутствии «ясной линии демаркации» между видами и внутривидовыми категориями: различия между ними «нечувствительно сливаются в один непрерывный ряд, а всякий ряд внушает сознанию мысль о действительном переходе» (Дарвин, 2001, с. 59).

¹⁴ Там же. Ед. хр. 61. Л. 13.

утверждает, что «существование широкой изменчивости <...> признаков — вот это-то обстоятельство и делает вопрос о виде вопросом спорным» и поэтому «задача установить границы видов едва ли не самая трудная»¹⁵.

Важно подчеркнуть, что Г.А. усматривал корень этой проблемной ситуации не столько в практике систематических исследований, сколько в самой природе разнообразия организмов. Понимая изменчивость как фундаментальное свойство живых организмов, он видит в ней не только одну из предпосылок, но и одно из следствий их эволюции. На этом основании Кожевников считает существование как широко изменчивых, так и устойчивых видов объективным природным фактом, объясняя его разной эволюционной судьбой видовых форм. В черновых материалах новой статьи об изменчивости организмов он с полной убежденностью утверждает:

Этот размах изменчивости у некоторых видов ничтожен, у некоторых же весьма велик. Мы имеем полное основание сказать, что некоторые виды отличаются непостоянством, пластичностью своих признаков, широким размахом изменчивости. Это виды, которые, вероятно, еще не окончательно установились, находятся в состоянии «видообразования». Другие виды, наоборот, как бы вылились в прочную постоянную форму, потеряли пластичность, не подвержены изменчивости. [При этом] иногда однородные признаки в одной группе бывают строго постоянные, в другой нет¹⁶.

Признание постепенного превращения внутривидовых форм в виды означает, что дискретные различия вторых возникают в результате известных преобразований непрерывной изменчивости первых. Следуя в этом вопросе Дарвину, Г.А. уверен в том, что «если бы мы собрали экземпляры из множества промежуточных мест, то получили бы сплошную цепь изменений, получили бы непрерывную изменчивость в пространстве»¹⁷; в конце 1930-х гг. такую непрерывную пространственную изменчивость назовут «клинальной» (Арнольди, 1939; Huxley, 1939). Разбирая эту возможность на конкретном примере изменчивости зайцев отечественной фауны, он пишет, что «так как подвиды мало отличаются друг от друга, то у отдельных особей бывает схождение признаков, но у большинства должно быть расхождение. Вот это теоретическое положение необходимо проверить на практике» (Кожевников, 1917, с. 3).

Вместе с тем Григорий Александрович полагает, что эти новые идеи не отвергают полностью классические представления о «линнеевском» виде как о полноценной дискретной единице. Он считает, что «если установлен подвид, раса, *natio*, то ведь вид-то остается старый и весь вопрос лишь в том, желательно ли схематизировать или [неразб.] детали [неразб.]» (Кожевников, 1923, л. 5 об.). Из этого видно, что Кожевников в отношении «вопроса о виде» занимал некую промежуточную позицию между «дарвинистами» и «линнеистами»: от первых он берет дробную иерархию категорий внутривидовых категорий, от вторых — признание того, что при их выделении сам вид все-таки остается «старым», т. е. в известном смысле не меняется. Согласно этому Г.А. пишет в энциклопедической статье, посвященной общей проблеме изменчивости организмов:

¹⁵ Там же. Ед. хр. 64. Л. 2.

¹⁶ Там же. Ед. хр. 35. Л. 16; черновик статьи, подготовленной во второй половине 1910-х гг.; не была завершена и не опубликована.

¹⁷ Там же. Ед. хр. 90. Л. 14.

Не надо, однако, думать, что в том случае, если мы имеем перед собою несколько соседних изменчивых видов, они сливаются друг с другом в непрерывную цепь сплошным рядом постепенных переходов. Наоборот, <...> между настоящими видами, хотя бы и весьма близкими друг к другу, всегда имеется определенная граница, если только эти виды не находятся еще в периоде "видообразования", иначе говоря, не успели еще обособиться друг от друга. <...> наличие этой изменчивости не уничтожает границ видов (Кожевников, 1912а, с. 478).

Следует обратить внимание на то, что в приведенной цитате Кожевников пишет о «настоящих» видах, чуть ли не явным образом противопоставляя им виды «ненастоящие». Эта пара терминов соответствует тому, что систематики с начала XIX в. (а возможно, и раньше) называли «хорошими» и «плохими» видами: первые четко диагностируются и в этом смысле дискретны, вторые плохо отграничиваются от близких к ним из-за перекрытия диапазонов изменчивости признаков. Ч. Дарвин дал свое объяснение этому феномену: «хорошие» («настоящие» по Кожевникову) виды — те, которые завершили свое эволюционное становление, «плохие» — это «становящиеся» (nascent) виды, находящиеся «в периоде "видообразования"» и потому еще не оформленные окончательно.

Представление о дискретности «хороших» видов Г.А. Кожевников по-своему облачает в глубокую натурфилософскую идею, которой он привержен (Павлинов, Спасская, 1925). Согласно этому, он понимает вид как некую структурную единицу живой природы, по своим важнейшим характеристикам подобную организму. В докладе, посвященном проблеме вымирания животных, Г.А. характеризует вид как реальную биологическую единицу: «Каждый вид представляет собой нечто специфическое прежде всего не по своим внешним признакам, а по своему, если можно так выразиться, внутреннему содержанию, по генетическим и химико-физиологическим свойствам своего живого вещества» (Кожевников, 1923, л. 7 об.). Кожевников полагает, что видовая единица, подобно всякому живому существу, рождается, живет, дифференцируется — и в конечном итоге умирает, в чем состоит важнейший аспект биологической эволюции: отмирающее освобождает жизненное пространство для нового (Кожевников, 1908а).

Признавая непрерывный (клинальный) характер географической изменчивости признаков, Кожевников считает, что внутривидовые хорологические единицы более строго определяемы, чем виды: каждый подвид «имеет вполне определенное распространение, <...> причем обыкновенно область распространения каждого подвида не сливается с областью распространения другого» (Кожевников, 1908b, с. 83). Как можно думать, эту позицию Г.А. воспринял от ботаников конца XIX в. (С.И. Коржинский, Р. Веттштейн), которые предложили использовать при характеристике низших единиц систематики (видов, рас, подвигов) их ареалы; в частности, наш соотечественник В.Л. Комаров выразил это так: «вид есть морфологическая система, помноженная на географическую определенность» (Комаров, 1927, с. 39; он имеет в виду «элементарные» виды, а не «линнеевские»). Поскольку, согласно этой точке зрения, подвид характеризуется не только признаками, но и определенной занимаемой им территорией, Кожевников считает, что подвид есть понятие не только систематическое, но и «зоогеографическое». Такая трактовка подвида видна из того, например, что

Г.А. упрекнул Н.М. Книповича, автора вышедшего в 1909 г. руководства по зоологии, в том, что в главе «Основные понятия классификации животных» тот не захотел «более подробно и определенно высказаться о зоогеографическом значении понятия *subspecies* (подвид)» (Кожевников, 1909, с. 83).

В нескольких своих работах Г.А. Кожевников, разбирая новые идеи в сфере микросистематики, затрагивает проблему иерархии низших систематических единиц. Так, он упоминает популярное в то время разделение видов на «большие» и «малые» («элементарные»), используя для них термины «линнеоны» и «жорданоны» голландского ботаника-биосистематика Я. Лотси (Johannes Lotsy) (Кожевников, 1924). Весьма положительно он отзывается о работах двух своих коллег и соотечественников — петербургских зоологов А.П. Семенова-Тян-Шанского и В.Л. Бианки, специально посвященных этой теме (Семенов-Тян-Шанский, 1910; Бианки, 1916). Григорий Александрович соглашается с полезностью предлагаемой ими дробной иерархии таких единиц, особенно с введением *natio*, и полагает, «что удобнее, когда каждое определенное уклонение называется определенным именем» (Кожевников, 1923, л. 5 об.). Со ссылкой на результаты исследований немецкого ихтиолога Фридриха Хайнке (= Гейнке, Friedrich Heincke) по дифференциации рас балтийской сельди, Г.А. дополняет установленную коллегами иерархию внутривидовых единиц, выделяя для названного вида «табун»: по его мнению — это «первая систематическая категория сельди»¹⁸; в современной ихтиологии такую минимальную («первую») популяционную единицу у рыб называют «стадо» (Никольский, 1980). В контексте обсуждения данного вопроса Кожевников, дорабатывая в конце 1920-х гг. внутривидовую классификацию медоносной пчелы, в письме к своему ленинградскому коллеге и приятелю А.П. Семенову-Тян-Шанскому упоминает категорию «круг форм» (Formenkreis), предложенную германским зоологом и богословом О. Кляйншмидтом (Otto Kleinschmidt)¹⁹; свою «кольцевую классификацию» форм медоносной пчелы Кожевников разработал (вполне независимо от Кляйншмидта) уже в начале 1900-х гг. (Кожевников, 1900; об этом см. далее). Вслед за многими авторами Кожевников обосновывает выделение внутривидовых единиц разного ранга, упоминая генетический критерий их различий: «Когда мы устанавливаем понятия морфы или расы или местной вариации и расы, то критерием различия принимаем наследуемость или ненаследуемость признаков»²⁰.

Следуя своему научно-просветительскому призванию, Григорий Александрович обращает внимание на необходимость ознакомления зоологов и натуралистов с идеями внутривидовой систематики, которая в то время была еще мало известна российским исследователям, и указывает, что в систематических сводках о животных надо непременно разъяснять, «что такое подвид, каково значение зоогеографических данных для выяснения этого понятия, что такое индивидуальная изменчивость, и т. п.» (Кожевников, 1915б, с. 78). С этой целью на страницах одного из выпусков «Охотничьего вестника» он подробно разбирает идеи А.П. Семенова-Тян-Шанского о внутривидовых категориях (Кожевников, 1910). Позже, касаясь этого вопроса, Кожевников обращает внимание на то, что теперь зоологи стремят-

¹⁸ Там же. Ед. хр. 35. Л. 12 (черновой набросок текста с неясной атрибуцией).

¹⁹ Санкт-Петербургский филиал архива Российской академии наук (СПбФ АРАН). Ф. 722. Оп. 2. Д. 499. Л. 95 об.

²⁰ АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 101. Л. 10.

ся выделять и описывать мелкие внутривидовые подразделения — подвиды, племена, морфы: с этой точки зрения, например, «оказывается, что если принять во внимание более мелкие отличия и сравнивать среднерусских, например, московских зайцев с западноевропейскими, то окажется, что наш русак и русак западный — не одно и то же» (Кожевников, 1917, с. 2). Огромный биологический смысл такого рода конкретных исследований Г.А. видит в следующем: «Если мы соберем большое количество русаков, убитых в разное время в разных местностях России, то перед нами, вероятно, развернется поучительная картина одного из интереснейших явлений природы, явления видообразования» (Там же, с. 5).

Новые идеи в систематике

Как мы подчеркнули в первой статье нашего цикла о научных воззрениях Г.А. Кожевникова, он живо интересовался новыми разработками в области методологии научных исследований, в том числе имеющими прямое отношение к биологической систематике. В данном случае особенно примечательно то, что пророческим оказывается его мнение о значении математических и биохимических методов изучения таксономического разнообразия.

Так, в уже упоминавшейся лекции о современных направлениях в систематике животных и зоогеографии (1923 г.) Г.А. уделяет значительное внимание «биометрике» и отмечает, что «в настоящее время биометрическое направление прочно узаконено в систематике» (Кожевников, 1923, л. 4). Он в первую очередь имеет в виду решение задач по разграничению внутривидовых форм, но, предугадывая дальнейшее развитие систематики в этом направлении, указывает, что «биометрические методы исследования можно переносить с низших категорий на высшие» (Там же, л. 6). Пользуясь удобным случаем, Г.А. в указанной лекции обозначает это направление особым термином: «Одно из направлений совр[еменной] систематики надо бесспорно назвать биометрическим»; «в настоящее время без математики нельзя заниматься *биометрической систематикой*» (Там же; курсив ориг.). К сожалению, случилось так, что этот термин не получит популярности среди специалистов, в ход пойдут другие. Один из учеников Кожевникова, энтомолог Е.С. Смирнов, в эти же годы начавший первым не только в России, но и в мире (Павлинов, 2018; Vinarski, 2022) разрабатывать количественные методы построения естественной системы организмов, назовет это направление «точной систематикой» (Смирнов, 1923; Smirnov, 1924).

Переводя обсуждение «биометрики» в практическую плоскость, Г.А. Кожевников считает важным предупредить биологов о тех опасностях, которые может повлечь за собою безоглядное увлечение этим новым подходом. Он совершенно справедливо отмечает, что «это направление несомненно придает работе биолога несколько отвлеченный характер, превращая его из биолога в математика», и призывает, чтобы «специальность-математики работали в сотрудничестве с биологами над разрешением этих сложных вопросов» (Кожевников, 1923, л. 6). Кроме того, он указывает на то, что всякое биометрическое исследование (Там же, л. 7):

Требует весьма много времени и механической работы, и при этом весьма точной. При неточности первичных измерений, а они легко допускаются, вся работа теряет смысл. Опасной является эта работа в том, что она, будучи чисто механической, дает мало пищи уму

и поэтому особенно опасна для начинающих, которые увлекаются обилием цифровых убедительных построений, забудут, что кроме цифр в зоологии есть много другого.

Примечательно, что при рассмотрении возможностей оценивать таксономические различия количественно, Кожевников весьма скептически относится к использованию для этих целей частотных характеристик счетных признаков. Обсуждая этот вопрос в письме к уже упоминавшемуся нами А.П. Семенову-Тян-Шанскому, он уверяет, что для разделения форм медоносной пчелы вычисления средних значений количества таких признаков не имеют смысла. Основной его довод заключается в том, что: «Признак породы, подвида, вида, рода должен быть таков, что каждый экземпляр этой группы должен этому признаку удовлетворять. [Но] не может у пчелы быть $20\frac{1}{3}$ зацепок!»²¹ Как видно, точка зрения Г.А. соответствует классическому *монотетическому* способу определения таксона; в современной систематике принят *политетический* способ (о них см.: Sneath, Sokal, 1973; Павлинов, 2018), который фактически отвергается нашим героем.

Увлеченный новыми подходами к систематике животных, Г.А. Кожевников одним из первых в России начинает пропагандировать биохимический метод в систематике. В энциклопедической статье, посвященной разнообразию организмов, он отмечает (со ссылками на работы Рейхерта, Ландуа и др.), что (Кожевников, 1912а, с. 472–473; курсив ориг.):

Различия физических <...> свойств гемоглобина разных животных находятся в полном соответствии со степенью биологического родства исследуемых форм. [В целом] химизм кровяной сыворотки есть величина изменчивая, и эта изменчивость стоит в соотношении с родственными отношениями форм. Таким образом, кристаллограф и химик могут явиться судьями в вопросах систематики и филогении. Этой идее предостит со временем блестящая будущность.

В более поздней рукописи «Полиморфизм и эволюция» Г.А. пишет, что «если бы мы овладели вполне методами химии по биологической изменчивости, то путем химико-биологического анализа мы наиболее верно могли бы решить, принадлежат ли данные животные, обладающие мелкими отличительными признаками, к одному виду или нет» (Кожевников, 1924, л. 8). К сожалению, наш профессор не стал развивать эту свою пророческую идею более активно, из-за чего она осталась практически не замеченной отечественными специалистами-систематиками.

Хотелось бы отметить также интерес Г.А. Кожевникова к генэкологическим идеям, о чем мы упоминали выше. Так, в своей лекции «Современные направления в систематике...», которую мы уже не раз цитировали, он прямо утверждает, что «в современную систематику вводятся понятия генетики» и поэтому «современная систематика не может обойтись без генетики и эксперимента» (Кожевников, 1923, л. б/н).

²¹ СПбФ АРАН. Ф. 722. Оп. 2. Д. 499. Л. 76, 76 об.

Систематика пчел

Как мы отметили в начале настоящей статьи, Г.А. Кожевников сам практическими исследованиями по систематике занимался очень мало; единственной его темой в этой области была видовая и особенно внутривидовая дифференциация рода пчел *Apis*. Актуальность этой темы в конце XIX в. была обусловлена слабой разработанностью представлений о характере породного разнообразия пчел: разные авторы насчитывали от 20 до 50–60 пород, а в самых дробных классификациях их насчитывалось чуть ли не несколько сотен. По мере погружения в пчеловедческую тематику Г.А. очень скоро приходит к неутешительному выводу, что «вопрос о породах пчел принадлежит к числу весьма неясных и запутанных и неправильно освещается в большинстве руководств по пчеловодству» (Кожевников, 1902а, с. 597). Как теоретик-систематик, основную причину такой запутанной ситуации он видит в том, что многие авторы «смешивают здесь понятие о виде (*species*) с понятием о разновидности (*varietas*) и породе» (Там же).

Одной из первых серьезных публикаций Г.А. Кожевникова является большая обзорная (в основном компилятивная) статья о видах и породах пчел рода *Apis* в журнале «Русский пчеловодный листок» (Кожевников, 1891). Согласно принятой в это время большинством систематиков классификации, Г.А. признает в названном роде четыре вида (*Apis dorsata* Fabr., *A. florea* Fabr., *A. indica* Fabr. и *A. mellifica* = *mellifera* L.), а в последнем виде — две главные породные группы: темные (с 12 породами) и пестрые (с 13 породами). В завершение своего обзора начинающий пчеловед специально отмечает, что «на громадном пространстве России более чем удобно проследить <...> вопрос: насколько свойства породы зависят от влияния окружающих условий?» (Там же, с. 71).

В первой части докторской диссертации Г.А. Кожевникова «Материалы по естественной истории пчелы» глава «Систематика рода *Apis*» построена как полноценная систематическая ревизия — не традиционного «каталожного» типа, восходящего к трудам XVIII в. (Линней, Фабриций и др., на которых Г.А. ссылается), а нового, в котором дается подробное обоснование выделяемых таксонов и указываются их детальные и разносторонние морфологические характеристики. Кожевников отмечает, что видовая систематика пчел, как, впрочем, большинства других животных в то время, разработана слабо и носит в значительной мере поверхностный характер во многом из-за того, что виды и породы различаются чаще всего по немногим внешним признакам. Он подчеркивает (Кожевников, 1900, с. 3), что:

В своей работе по естественной истории пчелы [пробует] применить новые способы исследования систематических признаков и выискать новые данные в вопросе о видах, разновидностях и породах рода *Apis*, стараясь поставить этот вопрос на более научную почву, чем та, на которой он разрабатывался до сих пор.

Первой задачей для Кожевникова становится выявление наиболее важных диагностических признаков, позволяющих надежно различать разные формы медоносной пчелы. Для ее решения Г.А. разрабатывает новый подход к оценке размера пчелиного брюшка за счет индивидуальной обработки каждого его членика; внедряет новый метод расправления хоботка пчелы, позволяющий более точно определять его длину; обращает особое внимание на характер жилкования крыльев.

В результате своих усилий он подтверждает ранее признанную 4-видовую классификацию рода *Apis*, а систему вида медоносная пчела (*A. mellifera*) представляет в оригинальной «кольцевой» форме, демонстрирующей основные тренды в изменчивости двух диагностических признаков — размеров и окраски тела (рис. 1). Такая не слишком тривиальная (в отличие от древовидной) классификационная схема во многом напоминает концепцию "круга форм", впервые опубликованную в 1900 г. (Kleinschmidt, 1900).

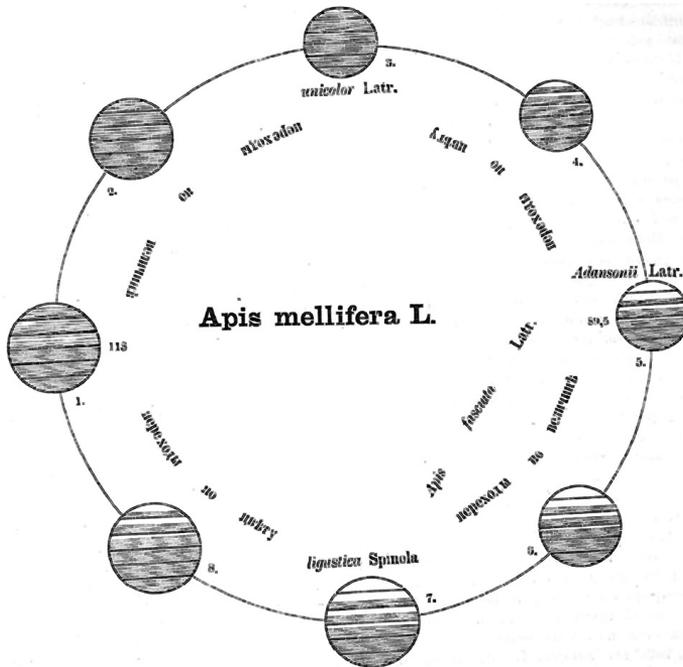


Рис. 1. Круговая схема, показывающая систематические отношения между видами рода *Apis* в первой части диссертации Г.А. Кожевникова «Материалы по естественной истории пчелы» (Кожевников, 1900, с. 59)

Fig. 1. A circular diagram showing the systematic relationships between species of the genus *Apis* in the first part of G.A. Kozhevnikov's dissertation "Materials on the natural history of bees" (Kozhevnikov, 1900, p. 59)

Позже, стремясь взглянуть на внутривидовое разнообразие пчелы по-новому, с учетом последних веяний в области микросистематики (см. выше), Кожевников указывает следующее. «Все основные породы пчел связаны с определенными местностями, вследствие чего мы можем считать их за '*natio*' в смысле А.П. Семенова-Тян-Шанского. Предложение того же автора считать породу за '*morpha*' неприемлемо, т. к. '*morpha*' — не наследственная при изменении условий фенотипическая вариация» (Кожевников, 1928, с. 75). На этом основании Г.А. предлагает новую классификацию «главных пород» медоносной пчелы, разделив ее всего на два подвида (*mellifera* L. и *fasciata* Latr.) и выделив в одном три, а в другом пять «племен» (*natio*). В этой же работе Кожевников вспоминает свою старую «кольцевую» систему породного разнообразия медоносной пчелы и (без обсуждения деталей), характеризуя ее как «замкнутый круг форм, обра-

зующих всевозможные между собой переходы по величине и окраске» (Там же). Можно полагать, что в данном случае он имеет в виду упомянутую нами выше концепцию «круга форм», которую в первой четверти XX в. разрабатывал О. Кляйншмидт (Kleinschmidt, 1900, 1926). Впрочем, в более поздних обзорах внутривидового разнообразия медоносной пчелы Г.А. представляет более традиционную систему, разделив породы на все те же две основные группы — желтых и темных (Кожевников, 1929, 1930, 1934). Примечательно, что в только что указанных публикациях, появившихся почти одновременно, породные классификации различаются деталями; это означает, что представления самого Кожевникова о таксономическом разнообразии пчел до конца жизни так и не устоялись.

Исследования Г.А. по систематике пчел высоко оценил его ученик В.В. Алпатов, также много работавший в этой области. По его словам, Кожевников «закладывает основы современного изучения внешних признаков пород медоносных пчел. Все исследования русских и советских ученых, которые завоевали себе первое место среди подобных исследований в других странах, так или иначе связаны с классическими исследованиями проф. Г.А. Кожевникова» (Алпатов, 1948, с. 8). Алпатов утверждал также, что подробная схема внутривидовых категорий медоносной пчелы, предложенная Г.А., «никогда до сих пор не превзойдена» (Алпатов, 1948, с. 29).

Вряд ли имеет смысл рассматривать здесь с современных позиций классификационную схему, разработанную Г.А. Кожевниковым в конце XIX и начале XX в. В настоящее время «порода» и «племя» как таксономические категории официально не признаются Международным кодексом зоологической номенклатуры (Павлинов, 2015), а подвиды выделяются чаще всего на основе молекулярно-филогенетического анализа, это направление исследований внутривидовой дифференциации известно как филогеография (Avice, 2000; Холодова, 2009). Разработанная на ее основе современная подвидовая система *Apis mellifera* L. значительно более дробная, чем у Кожевникова: в ней выделяется до 30 подвидов, группируемых в пять филетических линий (Pyasov et al., 2020).

Вопросы таксономической номенклатуры

Поскольку важную часть практической систематики составляет именование таксономических единиц, Г.А. Кожевников, обсуждая проблемы этой дисциплины, неизбежно затрагивает некоторые вопросы таксономической (биологической) номенклатуры. Они кратко изложены в ряде его научно-популярных публикаций в 1900-е гг. (Кожевников, 1907, 1908), а также в некоторых рукописных текстах конца 1910-х и начала 1920-х гг.²² Во главу угла Г.А. ставит «закон первенства или приоритета, <...> в силу которого за каждым животным сохраняется то латинское название, которое было дано ему впервые. При этом самым ранним сроком для первенства названий считают год появления в свет X издания Systema Naturae Линнея за 1758 год» (Кожевников, 1923, л. 5 об.). Кожевников совершенно справедливо отмечает, что «установка подвидов постепенно превращает Линнеевскую двойную номенклатуру (род и вид) в тройную (род, вид, подвид)» (Кожевников, 1908, с. 84). Он полагает, «что удобнее, когда каждое определенное уклонение называется определенным именем», и считает возможным, что последо-

²² Там же. Ед. хр. 35, 99.

вательное дробление внутривидовой иерархии (выделение *natio* и т. п., см. выше) дает «четверную номенклатуру», причем допускает, что «при обилии малых групп их даже не называют именами, а обозначают буквами или номерами» (Кожевников, 1923, л. 5 об.). Последнее правило было достаточно широко принято в XIX в. и зафиксировано в некоторых номенклатурных кодексах того времени (Павлинов, 2015).

Рассматривая ставшую распространенной в это время практику выделения мелких таксономических единиц, Кожевников упоминает мнение критиков такого подхода, которые считают «возможным упрекать систематиков в том, что они стремятся к даче новых названий из своего рода тщеславия, из стремления лишней раз поставить *mihi* [мое] после названия новой формы»²³. На этот упрек Г.А. отвечает следующим образом:

Весьма опасно [всякое] случайное уклонение счесть за постоянное, индивид[уальную] измен[чивость] возвести в степень подвида или морфы. Но само стремление отмечать мелкие отличия заслуживает полного признания и одобрения как совершенно правильный методологический прием. Пока мы не отметили наблюдаемые особенности особым определением, до тех пор они не могут стать предметом дальнейшего изучения. <...> Если же мы не создали нового названия, то у нас не будет такого определ[енного] повода основать даль[нейшее] изучение на добытых ранее фактах²⁴.

К обоснованию этой точки зрения Кожевников подходит весьма философски, подкрепляя ее цитатой из Н. Винера, будущего «отца кибернетики»: «Своеобразная роль названия, для определения места того или другого элемента, после того, как он выделен и признан, составляет один из самых старых приемов человеческой мысли»²⁵.

Отдельно следует упомянуть еще один аспект деятельности Г.А., теснейшим образом связанный с систематикой: его труды по организации научного музейного коллектирования остатков животных и обоснование его фундаментальной и прикладной значимости. Кожевников придавал первостепенное значение музеям как хранилищам типовых экземпляров, играющим огромную роль в повседневной работе систематиков. В 1915 г. он писал:

Особо важно хранить те материалы, по которым сделаны появившиеся в печати работы по систематике животных и зоогеографии и которые являются важными научными документами, которые могут многократно понадобиться последующим исследователям. Особое значение имеют те экземпляры, по которым установлены новые виды или подвиды, т. к. часто по одним описаниям, без сличения с подлинными экземплярами, по которым эти описания сделаны, невозможно установить сходство и различие форм. Такие типичные экземпляры, по которым установлены новые для науки формы, составляют главную драгоценность музеев (Кожевников, 1915b, с. 5).

²³ Там же. Ед. хр. 35. Л. 33. У историков биологической систематики это явление получило выразительное название «*Mihi-itch*», что можно передать по-русски как «зуд», в данном случае «номенклатурный» (Needham, 1930; Evenhuis, 2008; Павлинов, 2015).

²⁴ АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 35. Л. 33.

²⁵ Там же; без ссылки на конкретную работу Винера.

Фаунистические работы

В рамках фаунистики, которая занимается описанием таксономического разнообразия животных на региональном уровне, развиваются два основных направления — фауно-систематическое и фауно-экологическое. Первое ограничено выяснением и указанием таксономического состава конкретных фаун, его основным продуктом являются «чеклисты» — списки таксонов (точнее, их названий), иногда также содержащие их диагнозы. Второе включает, в дополнение к систематическим спискам, также указание некоторых важных пространственно-экологических характеристик таксонов: их распространение, биотопическую приуроченность, пространственную и временную динамику, трофические связи и т. п.

Развитие фаунистического раздела систематики составляет характерную особенность московской школы описательной зоологии, а ее основным центром изначально был и долгое время оставался Зоологический музей Московского университета (Павлинов, 2016). Такой характер этой школы начал складываться в начале XIX в. под влиянием И.А. Двигубского и Г.И. Фишера, чьи монографии принадлежали к фауно-систематическому направлению (Соколов, Шишкин, 2005; Майоров, Леонов, 2024). Их преемник К. Рулье обозначил решительный поворот московской фаунистики в сторону экологического направления, а А.П. Богданов окончательно закрепил его, сосредоточив активность зоологического отделения опекаемого им Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии (основано по инициативе Рулье) преимущественно на всестороннем изучении животного населения России. В 1890-е гг. при Обществе акклиматизации животных и растений была учреждена Комиссия по исследованию фауны Московской губернии (в просторечье «Фаунистическая комиссия»), которую в 1901 г. возглавил Г.А. Кожевников (Павлинов и др., 2024).

Осознанный интерес нашего героя к фауно-экологическим исследованиям пробудился в его студенческие годы под влиянием А.П. Богданова, направившего своего подопечного в экспедиции (тогда говорили — «экскурсии») на Черное, Балтийское и Северное (тогда Немецкое) моря для сбора материалов по фауне беспозвоночных прибрежной зоны. Десятью годами позже Г.А., продумывая свой курс зоогеографии, особо отмечает значение фаунистических исследований: их основная *«весьма важная задача»* заключается прежде всего в том, чтобы дать полную опись, полный реестр всего населения земного шара, и эта задача сама по себе достаточно высока и не может быть поставлена ниже других задач естествоиспытателя» (Кожевников, 1898, л. 5 об.; курсив ориг.). Он подчеркивает важность долгосрочного всестороннего фаунистического изучения каких-то избранных «модельных» регионов: для того, «чтобы получить полное понятие о фауне какой-либо группы животных данного, хотя бы небольшого района, необходимо изучать эту фауну в течение многих лет с величайшим старанием» (Кожевников, 1908, с. 79). Эту «заповедь фауниста» Г.А. аккуратно прописывает во вступительном разделе изданного под его редакцией силами Фаунистической комиссии «Руководства к зоологическим экскурсиям»: необходимо совершать в данной местности:

возможно часто экскурсии в разное время года. При этом надо стараться посещать возможно большое число пунктов в [ее] пределах, не делая априорных заключений о том, какие местности интересны, какие неинтересны. Надо получить возможно полную картину фауны исследуемого района в форме коллекций. <...> Весьма важное условие научного собирания

коллекций — брать много экземпляров одного и того же вида <...> нечего бояться взять лишнее, надо бояться чего либо пропустить. <...> Идеальная коллекция должна количеством экземпляров каждого вида давать нам картину распределения вида в изучаемой местности (Кожевников, 1902b, с. 7–10).

Свою плодотворную деятельность во главе Фаунистической комиссии при Обществе акклиматизации животных и растений (о ней см. далее) Кожевников начал с того, что учредил при ней особую «Комиссионную коллекцию» как сосредоточие собираемых членами названной Комиссии материалов (в основном хранятся в Зоологическом музее Московского университета, помечены особыми этикетками). Огромное значение систематического сбора научных коллекций Г.А. подчеркивает в вступительном разделе «Руководства по зоологическим экскурсиям» (Кожевников, 1902b).

Последнюю часть своих «Заметок по зоологической практике» (1906 г.) Г.А. начинает с агитации любителей природы участвовать в сборе фаунистических коллекций. Излагая общую технику грамотного научного коллектирования, Кожевников подчеркивает: для того, «чтобы было делом научным и серьезным, оно должно удовлетворять целому ряду условий. Прежде всего надо знать технику коллектирования» (Там же), для ознакомления с которой он отсылает к незадолго до того выпущенному им и его обширной командой «Руководству для <...> собирания зоологических коллекций» (о нем мы упоминали выше). Далее, «надо остановиться на какой-то одной группе, надо, чтобы коллекция была полна, а если не концентрировать своего внимания на чем-то одном, никакой полноты быть не может» (Кожевников, 1906, с. 70). Для того, чтобы выбор такой группы был осмысленным и «коллектирование было полезно для науки, [нужно] предварительно спросить специалистов, кому какой материал нужен для работы». Ну и, разумеется, «подробнейшее этикетирование есть необходимое условие научности всякой коллекции. Но кроме того весьма желательно ведение дневников, в которые необходимо заносить биологические наблюдения над собираемым материалом» (Там же, с. 71, 72).

Будучи знатоком музейного дела, Г.А. Кожевников особое значение придавал правильному этикетированию собираемых в поле и сохраняемых в музеях коллекционных материалов. Этому вопросу он посвятил специальный доклад на одном из заседаний Русского географического общества, в котором особо подчеркнул, что музейный экземпляр животного, на этикетке которого не указано, «где, когда, кем и при каких обстоятельствах оно добыто, не является научным объектом» (Кожевников, 1912b, л. 1).

Как и в случае собственно систематики, Г.А. Кожевников в зрелые годы сам почти не проводил фаунистических работ, выступая главным образом в качестве их пропагандиста и организатора, используя силы и ресурсы Фаунистической комиссии. Одним из основных результатов его деятельности в этом направлении становится Окская экспедиция летом 1903 г., которую сам Г.А. и возглавляет (Кожевников, 1905). По ее завершении он заключает, что для такого рода обследований «надо установить два практических типа экскурсий: 1) разведочные — с одним или двумя участниками для выяснения характера местностей <...>; 2) интенсивные при участии нескольких человек в течение нескольких дней на сравнительно небольшом пространстве» (Там же, с. 7). Подводя через несколько лет некоторые итоги работы возглавляемой им Комиссии, Кожевников высказывает важные и хорошо продуманные соображе-

ния по поводу фаунистических обследований вообще; ввиду их актуальности имеет смысл привести их здесь целиком (Кожевников, 1911, с. 37):

Для большей точности и научности фаунистических и зоогеографических выводов весьма важно добиваться возможно большей интенсивности при сборании материала. При исследованиях, производящихся на одном и том же месте, стационарно, надо всячески стараться провести сборы через весь год и, если можно, в течение нескольких лет. При стационарных исследованиях, длящихся менее года, надо всячески стремиться повысить число экскурсионных дней и часов. При исследованиях нестационарных, экспедиционных, надо всячески стараться повысить число отдельных ловов по всему пройденному пути, ставя себе в этом предел лишь наличностью посуды и сил. Никогда не надо думать, что материала собрано слишком много. Его не может быть слишком много даже для выводов фаунистических, но есть и другие направления в обработке материалов. При современном развитии статистического и биометрического направлений в зоологии многим исследователям приходится жалеть о том, что собиратели доставляют слишком скудные материалы. А в каком направлении будет обрабатываться впоследствии материал, собиратель предугадать не может.

Эпилог

Приведенные выше материалы показывают, что во многих отношениях Г.А. Кожевников находился на переднем плане развития биологической систематики своего времени. Не проводя сам интенсивных работ в этой области, он, будучи университетским профессором и наставником будущих зоологов, внимательно следил за всеми новыми веяниями (в первую очередь методологическими) и умел выделять те из них, которые ему казались наиболее перспективными. Это и использование математических методов в целях классификации, и биохимический подход к систематике, и генэкология. Как мы отметили в первой статье настоящего цикла (Павлинов, Спасская, 2025), взгляды Кожевникова на природу биологического вида предвосхитили современное понимание последнего как квазииндивида (по поводу этой концепции см.: Ghiselin, 1997; Brogaard, 2004; Павлинов, 2023).

Влияние идей Г.А. Кожевникова на развитие отечественной систематики животных первой половины XX в. шло, таким образом, не прямым путем. Сам он мало занимался практической систематикой и почти ничего не опубликовал по теоретическим вопросам таксономической науки. Но, как можно полагать, именно под влиянием Кожевникова у его ученика Е.С. Смирнова зародился интерес к «биометрической систематике»: он разработал оригинальный метод таксономического анализа и во многом оказался первопроходцем в этой области (Смирнов, 1923, 1938, 1969). Еще одним учеником Кожевникова, одним из первых в России применявшим биометрический метод к вопросам внутривидовой систематики, стал В.В. Алпатов, продолживший исследования своего учителя по пчелам (Алпатов, 1924, 1948). В зарубежной систематике численная таксономия начнет активно развиваться лишь в конце 1950-х гг., в настоящее время она занимает доминирующее положение в таксономической науке, далеко превзойдя самые смелые ожидания Г.А. Последнее верно и в отношении биохимического направления в систематике: предсказание Кожевникова о большом значении «химико-биологического анализа» сейчас в полной мере реализуется геносистематика (термин ввел А.С. Антонов, 2006).

К числу «научных детей» Г.А. Кожевникова в области зоологической систематики, развивавших в основном ее систематико-фаунистическое направление, кроме двух только что названных персон, несомненно, следует отнести В.Г. Гептнера и Л.А. Зенкевича — крупнейших представителей московской школы описательной зоологии. Зоологический музей МГУ, которым Г.А. руководил на протяжении почти трех десятков лет, занимает одно из центральных мест (наряду с Зоологическим институтом РАН в Санкт-Петербурге) в изучении таксономического разнообразия в нашей стране. В связи с этим нельзя не отметить, что сегодня в названном музее трудятся два «научных внука» Г.А. Кожевникова, оба в числе лидеров отечественной теоретической систематики: А.И. Шаталкин — ученик Е.С. Смирнова, один из авторов данной статьи (И.Я.П.) — ученик В.Г. Гептнера.

Благодарности

Авторы в признательны Н.П. Каргиной и Е.В. Лепениной за большую помощь в работе с рукописными материалами Г.А. Кожевникова, хранящимися в Архиве МГУ им. М.В. Ломоносова, и Ю.М. Барановой за содействие в работе с этими материалами; а также Е.А. Анненковой и Т.В. Хромцовой за помощь в работе с письмами Г.А. Кожевникова, хранящимися в Санкт-Петербургском филиале Архива Российской академии наук.

Основная часть исследования (ИЯП, ННС) выполнена в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова.

Литература

- Алпатов В.* Изменчивость и низшие систематические категории. К систематике муравьев // Зоологический журнал. 1924. Т. 4. № 1–2. С. 227–240.
- Алпатов В.В.* Породы медоносной пчелы. М.: МОИП, 1948. 183 с.
- Антонов А.С.* Геносистематика растений. М.: Академкнига, 2006. 293 с.
- Арнольди К.В.* К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении // Зоологический журнал. 1939. Т. 13. Вып. 4. С. 685–710.
- Бианки В.* Вид и подчиненные ему таксономические формы // Русский зоологический журнал. 1916. Т. 1. Вып. 9–10. С. 287–297.
- Бондаренко П., Брандгендлер В., Валексалн П., Токин Б.* К 50-летию со дня смерти Чарльза Дарвина (1882–1932) // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм: (К 50-летию со дня смерти Дарвина): Сборник статей под ред. П.И. Валексална, Б.П. Токина. М.: Партиздат, 1932. С. 21–33.
- Винарский М.В.* «Новое учение о виде» Трофима Лысенко: тексты и контексты. СПб.: Реноме, 2024. 304 с.
- Гептнер В.Г.* Проблема вида в современной зоологии // Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Иностранная литература, 1947. С. 5–22.
- Кожевников Г.А.* Свойства различных пород пчел // Русский пчеловодный листок. 1891. № 1, 2. С. 22–25, 66–71.
- Кожевников Г.А.* Курс зоогеографии. Лекция I, 1898. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 61. [Перепечатано в: Павлинов и др. 2024, с. 472–478.]

Кожевников Г.А. Материалы по естественной истории пчелы (*Apis mellifera* L.), Вып. 1 // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1900. Т. 99; Труды Зоологического отд. Общества. Т. 14. С. 1–144.

Кожевников Г.А. Породы пчел // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства и соприкасающихся с ним наук. СПб.: Изд-во А.Ф. Девриена, 1902а. Т. VII. С. 596–600.

Кожевников Г.А. Введение // Руководство к зоологическим экскурсиям / Под ред. Г.А. Кожевникова. М.: Изд-во К.И. Тихомирова, 1902b. С. 3–33.

Кожевников Г.А. Окская экспедиция 1903 г. (предварительный отчет). Отчет о деятельности Комиссии с 23 апреля 1902 года по 1 декабря 1904 года // Известия Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии. 1905. Т. 98; Дневник Зоологического отд. Общества. Т. 3. Вып. 6. С. 64–76.

Кожевников Г.А. Фауна Московской губернии и дальнейшие задачи ее изучения. Доклад на годичном заседании ОЛЕАЭ. 1906 г. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 85. [Перепечатано в: Павлинов и др., 2024, с. 611–622.]

Кожевников Г.А. Зоология, природа и охота // Охотничий вестник. 1907. № 4. С. 58–61.

Кожевников Г.А. Вымирание животных. Публичная лекция в Московском музее прикладных знаний. 1908а. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 89. [Перепечатано в: Павлинов и др., 2024, с. 527–539.]

Кожевников Г.А. Основные понятия зоогеографии // Из жизни природы. Зоогеографические очерки / Под ред. Г. Кожевникова. М.: Изд-во журнала «Охотничий вестник», 1908b. С. 72–96.

Кожевников Г.А. (Рец.) Н.М. Книпович. Курс общей зоологии для высших учебных заведений и самообразования // Естествознание и география. № 6. СПб., 1909. С. 82–86.

Кожевников Г.А. Двенадцатый съезд русских естествоиспытателей и врачей // Охотничий вестник. 1910. № 1. С. 2–4.

Кожевников Г.А. Несколько замечаний по поводу статьи Н.В. Воронкова «Коловратки Оки <...>» // Известия Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии. 1911. Т. 98; Дневник Зоологического отд. Общества. Т. 3. Вып. 10. С. 33–38.

Кожевников Г.А. Изменчивость организмов // Итоги науки в теории и практике / Ред. М.М. Ковалевский и др. М.: Т-во «Мир», 1912а. Т. VI. С. 471–508.

Кожевников Г.А. Значение этикетки для исследований сравнительно-анатомических, гистологических и эмбриологических. Публичный доклад, прочитанный на заседании Постоянной биогеографической комиссии РГО. 1912b. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 93. [Перепечатано в: Павлинов и др., 2024, с. 628–631.]

Кожевников Г.А. (Рец.) К.А. Сатунин. Определитель млекопитающих Российской империи. Вып. 1. Тифлис. 1914 // Естествознание и география. № 2. С. 77–80.

Кожевников Г.А. Краткий указатель показной коллекции млекопитающих и птиц Зоологического музея Московского университета, часть первая. Изд. 4-е. М.: Типогр. Русского товарищества, 1915b. 42 с.

Кожевников Г.А. Русские зайцы // Охотничий вестник. 1917. № 1. С. 2–4.

Кожевников Г.А. Современные направления в систематике животных и зоогеографии. Доклад на совещании в Научно-Исследовательском институте зоологии Московского Университета. 1923. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 101. [Перепечатано в: Павлинов и др., 2024, с. 479–487.]

Кожевников Г.А. Полиморфизм и эволюция (вводный раздел заготовки текста предполагаемой статьи о полиморфизме шмелей, при жизни автора опубликован не был). 1924. АрхМГУ. Ф. 200. Оп. 1. Ед. хр. 51. [Перепечатано в: Павлинов и др., 2024, с. 571–579.]

Кожевников Г.А. Систематика рода *Apis* в связи с вопросами о низших таксономических единицах и принципах научной систематики // Труды Третьего Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 14–20 декабря 1927 г. Л.: Изд-во Главного управления научных учреждений, 1928. С. 73–76.

Кожевников Г.А. Породы пчел и способы их улучшения. М.-Л.: Новая деревня, 1929. 80 с.

- Кожевников Г.А.* Как живут и работают пчелы. М.-Л.: Госиздат, 1930. 236 с.
- Кожевников Г.А.* Биология пчелиной семьи. М.: Сельхозгиз, 1934. 142 с.
- Комаров В.Л.* Флора полуострова Камчатка. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 506 с.
- Любичев А.А.* О форме естественной системы организмов // Известия Биологического Научно-исследовательского института при Пермском университете. 1923. Т. 2. Вып. 3. С. 99–110.
- Майоров С.Р., Леонов М.В.* Иван Алексеевич Двигубский (1771–1839). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 153 с.
- Никольский Г.В.* Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.
- Павлинов И.Я.* Номенклатура в систематике. История, теория, практика. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 439 с.
- Павлинов И.Я.* Зоологический музей Московского университета: Фрагменты истории (1755–1991) // Зоологические исследования. 2016. № 19. С. 57–157.
- Павлинов И.Я.* Основания биологической систематики: история и теория. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 786 с.
- Павлинов И.Я.* Проблема вида в биологии. История и современность. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023. 216 с.
- Павлинов И.Я., Спасская Н.Н.* Григорий Александрович Кожевников (1866–1933) — недооцененная фигура в истории российской биологии первой трети XX в. 1. Г.А. Кожевников как ученый // Историко-биологические исследования. 2025. Т. 16. № 1. С. 156–177.
- Павлинов И.Я., Спасская Н.Н., Баранова Ю.М.* Григорий Александрович Кожевников (1866–1933): Неизвестная жизнь известного зоолога. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2024. Т. 57. 673 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П.* Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших таксономических единиц // Записки Императорской Академии наук, Физико-математическое отделение. 1910. Т. 25. № 1. С. 1–29.
- Смирнов Е.С.* О строении систематических категорий // Русский зоологический журнал. 1923. Т. 3. Вып. 3–4. С. 358–389.
- Смирнов Е.С.* Конструкция вида с таксономической точки зрения // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. № 3. С. 387–418.
- Смирнов Е.С.* Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 187 с.
- Соколов В.Е., Шишкин В.С.* Развитие отечественной териологии в XIX веке. М.: Наука, 2005. 324 с.
- Тахтаджян А.Л.* Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Ботанический журнал. 1970. Т. 55. № 3. С. 331–345.
- Усов С.А.* Сочинения С.А. Усова. Т. I. Статьи зоологические. М.: Типогр. А.А. Карцева, 1888. 359 с.
- Филипченко Ю.А.* Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1923. 288 с.
- Холодова М.В.* Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. 2009. Т. 43. № 5. С. 910–917.
- Avise J.* Phylogeography: The history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press, 2000. 464 p.
- Camp W.H.* Biosystematy // Brittonia. 1951. V. 7. № 1. P. 113–127.
- Dobzhansky T.* Genetics and the origin of species. New York: Columbia University Press, 1937.
- Evenhuis N.L.* The “Mihi itch” — a brief history // Zootaxa. V. 1890. P. 59–68.
- Ghiselin M.T.* Metaphysics and the origin of species. New York: State University of New York Press, 1997. 377 p.
- Huxley J.S.* Clines: an auxiliary method in taxonomy // Bijdragen tot de Dierkunde. 1939. V. 27. № 5. P. 491–520.
- Huxley J. (Ed.).* The new systematics. London: Oxford Univ. Press, 1940. 583 p.

- Ilyasov R.A., Lee M.-I., Takahashi J.-i.* A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera* // Saudi Journal of Biological Sciences. 2020. V. 27. № 2. P. 3615–3621.
- Kleinschmidt O.* Arten oder Formenkreise? // Journal für Ornithologie. 1900. V. 48. S. 134–139.
- Kleinschmidt O.* Der weitere Ausbau der Formenkreislehre // Journal für Ornithologie. 1926. V. 74. S. 405–408.
- Mayr E.* Systematics and the origin of species, from the viewpoint of zoologist. New-York: Columbia University Press, 1942. 334 p. (Издана на русском языке в 1947 г.).
- Mayr E.* The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Belknap Press, 1982. 974 p.
- Needham J.S.* Scientific names // Science. 1930. V. 71 (1828). № 1. P. 26–28.
- Radl E.* Ueber die bedeutung des Prinzips der Korrelation in der Biologie // Biologisches Centralblatt. 1901. Bd. 21. No. 13. S. 401–416.
- Smirnov E.S.* Problem der exakten Systematik und Wege zu ihrer Loesing // Zoologische Anzeiger. 1924. Bd. 61. H. 1. S. 1–14.
- Sneath R.H.A., Sokal R.R.* Numerical taxonomy. The principles and methods of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman & Co, 1973. 573 p.
- Vinarski M.V.* Pattern without process: Eugen Smirnov and the earliest project of numerical taxonomy (1923–1938) // Journal of the History of Biology. 2022. V. 55. № 3. P. 559–583.
- Winsor M.P.* Taxonomy was the foundation of Darwin's evolution // Taxon. 2009. V. 58. № 1. P. 1–7.

Grigory Aleksandrovich Kozhevnikov (1866–1933), an underestimated person in the history of Russian biology of the first third of the 20th century

3. G.A. Kozhevnikov as a taxonomist

IGOR YA. PAVLINOV^{1}, MAXIM V. VINARSKY², NATALYA N. SPASSKAYA¹*

¹The Research Zoological Museum at the Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; ²St. Petersburg Branch of the S.I. Vavilov Institute of the History of Natural Sciences and Technology of RAS; * igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

The article considers the views of Professor G.A. Kozhevnikov, who was appointed at Moscow University, on biological systematics, which he assigned “an important role in addressing fundamental issues of biology”. He was an enthusiastic proponent of evolutionarily interpreted systematics and argued that “classification should best clarify the relationship of forms to each other”. Kozhevnikov adhered to the polytypic species concept, and emphasized the special importance of the “studying intraspecific systematics in connection with ecology and genetics”. He predicted the grand future of “biometric systematics” and biochemical methods for studying animal diversity. His main area of practical interests in systematics was the species and subspecies diversity of bees of the genus *Apis*. G.A. Kozhevnikov placed great emphasis on the development of faunal-ecological research in central Russia, headed the Faunistic Commission at the Society for the Acclimatization of Animals and Plants, and paid special attention to the competent collecting and preserving of research materials.

Keywords: G.A. Kozhevnikov, systematics, faunistics, species, subspecies, museum collections, labeling, honey bee, *Apis*.

References

- Alpatov, V.V. (1924). Izmenchivost' i nizshie sistematicheskie kategorii. K sistematike murav'ev [Variability and lower systematic categories. Towards the taxonomy of ants], *Zoologicheskii zhurnal*, 4, 1–2, 227–240 (in Russian).
- Alpatov, V.V. (1924). *Porody medonosnoj pchely* [Races of the honey bee], Moscow: Akademkniga (in Russian).
- Antonov, A.S. (2006). *Genosistematika rastenij* [Plant genosystematics], Moscow: Akademkniga (in Russian).
- Arno'di, K.V. (1939). K voprosu o nepreryvnoi geograficheskoi izmenchivosti v ee obshchem i taksonomicheskom znachenii [Concerning continuous geographical variability in its general and taxonomic meaning], *Zoologicheskii zhurnal*, 13, 4, 685–710 (in Russian).
- Avisé, J. (2000). *Phylogeography: The history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press.
- Bianki, V. (1916). Vid i podchinennye emu taksonomicheskie formy [Species and its subordinate taxonomic forms], *Russkii Zoologicheskii Zhurnal*, 1, 9–10, 287–297 (in Russian).
- Bondarenko, P., Brandgendlér, V., Valeksaln, P., Tokin, B. (1932). K 50-letiyu so dnya smerti Charl'za Darvina (1882–1932) [On the 50th anniversary of the death of Charles Darwin (1882–1932)]. Sbornik statej: Uchenie Darvina i marksizm-leninizm: (K 50-letiyu so dnya smerti Darvina). In [Collection: Darwin's teachings and Marxism-Leninism: (On the 50th anniversary of Darwin's death)]. P.I. Valeskalna, B.P. Tokina (Eds.). Pp. 21–33, Moscow: Partizdat (in Russian).
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Camp, W.H. (1951). Biosystematy. *Brittonia*, 7, 1, 113–127.
- Filipchenko, Yu.A. (1923). *Évolútsionnaia ideia v biologii: Istoricheskiĭ obzor évolútsionnykh uchenii XIX veka* [The evolutionary idea in biology: A historical review of the evolutionary teachings of the 19th century], Moscow: M. & S. Sabashnikov's Publ.
- Ghiselin, M.T. *Metaphysics and the origin of species*. New York: State University of New York Press, 1997.
- Heptner, V.G. (1947). Problema vida v sovremennoi zoologii [The species problem in contemporary zoology]. In: Mayr E. *Sistematika i proiskhozhdenie vidov s tochki zreniia zoologa*, Moscow: Inostr. lit-ra, pp. 5–22 (in Russian).
- Huxley, J.S. (1939). Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 27, 5, 491–520.
- Huxley, J. (Ed.). 1940. *The new systematics*. London: Oxford Univ. Press.
- Ilyasov, R.A., Lee, M.-I, Takahashi, J.-i. 2020. A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27, 12, 3615–3621.
- Kholodova, M.V. (2009). Sravnitel'naia filogeografiia: molekuliarnye metody, ékologicheskoe osmyslenie [Comparative phylogeography: molecular methods, ecological interpretation], *Molekuliarnaia Biologia*, 43, 5, 910–917 (in Russian).
- Kleinschmidt, O. (1900). Arten oder Formenkreise? *Journal für Ornithologie*, 48, 134–139.
- Kleinschmidt, O. (1926). Der weitere Ausbau der Formenkreislehre. *Journal für Ornithologie*, 74, 405–408.
- Kozhevnikov, G.A. (1891). Svoĭstva razlichnykh porod pchel [Properties of various bee breeds], *Russkii Pchelovodnyi Listok*, 1, 2, 22–25, 66–71 (in Russian).
- Kozhevnikov, G.A. (1898). *Kurs zoogeografii*. Lekciya I [Zoogeography course. Lecture I], Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 61 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 472–478.]
- Kozhevnikov, G.A. (1900). Materialy po estestvennoi istorii pchely (*Apis mellifera* L.), Pt. 1 [Contributions to the natural history of the bee (*Apis mellifera* L.), Pt. 1], *Izvestiia Imperatorskogo Obshchestva Liubitelei Estestvoznaniia, Antropologii i Étnografii*, 99; *Trudy Zoologicheskogo otd. Obshchestva*, 14, 1–144 (in Russian).
- Kozhevnikov, G.A. (1902a). Porody pchel [Breeds of the bee]. In: *Polnaia Éntsiklopedia Russkogo Sel'skogo Khoziaĭstva i Soprikasaiushchikhsia s Nim Nauk*, V. 7, Saint Petersburg: A.F. Devrien Publ (in Russian).
- Kozhevnikov, G.A. (1902b). Okskaia ékspeditsiia 1903 g. (predvaritel'nyi otchet). Otchët o deiatel'nosti Komissii s 23 aprelia 1902 goda po 1 dekabria 1904 goda [The Oka Eiver Expedition of 1903 (a preliminary report). Report on the activities of the Commission from April 23, 1902 to December 1, 1904]. *Izvestiia Imperatorskogo Obshchestva Liubitelei Estestvoznaniia, Antropologii i Étnografii*, 98; *Dnevnik Zoologicheskogo Otd. Obshchestva*, 3, 5, 64–76 (in Russian).
- Kozhevnikov, G.A. (1906). *Fauna Moskovskoj gubernii i dal'nejshie zadachi eyo izucheniya*. Doklad na godichnom zasedanii OLEAE [Fauna of the Moscow province and further tasks of its study. Report at the annual meeting of Obshchestva Liubitelei Estestvoznaniia, Antropologii i Étnografii.]. Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 85 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 611–622.]
- Kozhevnikov, G.A. (1907). Zoologiia, priroda i okhota [Zoology, wildlife, and hunting], *Okhotnichii vestnik*, 4, 58–61 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1908a). *Vymiranie zhivotnykh. Publichnaya lekciya v Moskovskom muzee prikladnykh znaniy* [The extinction of animals. Public lecture at the Moscow Museum of Applied Knowledge.], Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 89 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 527–539.]

Kozhevnikov, G.A. (1908b). Osnovnye poniatia i zoogeografii [The basic concepts of zoogeography]. In: G.A. Kozhevnikov (Ed.). *Iz zhizni prirody. Zoogeograficheskie ocherki* [On the wildlife. Zoogeographical essays]. Moscow: Okhotnichii Vestnik Publ., pp. 72–96 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1909). Knipovich. Kurs obshchei zoologii dlia vysshikh uchebnykh zavedeniĭ i samoobrazovaniia. S.-Pb. 1909 [(Review) Knipovich. General zoology course for the higher educational institutions and self-education. SPb. 1909], *Estestvoznaniye i Geografiya*, 6, 82–86 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1911). Neskol'ko zamechaniĭ po povodu stat'i N.V. Voronkova "Kolovratki Oki [...]" [A few comments on N.V. Voronkov's article "Rotifers of the Oka River [...]"]. *Izvestiia Imperatorskogo Obshchestva Liubitelei Estestvoznaniia, Antropologii i Ėtnografii*, 98; *Dnevnik Zoologicheskogo Otd. Obshchestva*, 3, 10, 33–38 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1912a). Izmenchivost' organizmov [Variability of organisms]. In: M.M. Kovalevskii et al. (Eds.). *Itogi Nauki v Teorii i Praktike*, V. 6. Moscow: "Mir" Publ., pp. 471–508 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1912b). *Znachenie etiketki dlia issledovaniĭ sravnitel'no-anatomicheskikh, gistologicheskikh i ėmbriologicheskikh*. Publichnyi doklad, pročitannyĭ na zasedanii Postoiannoĭ biogeograficheskoi komissii RGO [The significance of labels for comparative anatomical, histological and embryological studies. Public report read at the Meeting of the Permanent Biogeographic Commission of RGO], Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 93 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 628–631.]

Kozhevnikov, G.A. (1915a). K.A. Satunin. Opredelitel' mlekopitaiushchikh Rossiĭskoi imperii. Vyp. 1. Tiflis. 1914 [(Review) K.A. Satunin. The identification manual for the mammals of the Russian Empire, Pt. 1. Tiflis. 1914], *Estestvoznaniye i Geografiya*, 2, 77–80 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1915b). *Kratkij ukazatel' pokaznoj kollekcii mlekopitayushchikh i ptic Zoologicheskogo muzeia Moskovskogo universiteta*, chast' pervaya, izd. 4 [A brief Index of the display collection of mammals and birds in the Zoological Museum at Moscow University, part one, 4th ed.], Moscow: Russian Company Publ (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1917). Russkie zaĭtsy [Russian hairs], *Okhotnichii vestnik*, 1, 2–4 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1923). *Sovremennye napravleniia sistematiki zhivotnykh i zoogeografii*. Doklad na soveshchaniĭ v Nauchno-Issledovatel'skogo instituta zoologii Moskovskogo Universiteta [Modern trends in animal taxonomy and zoogeography. Report at a meeting at the Research Institute of Zoology at Moscow University]. Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 101 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 479–487.]

Kozhevnikov, G.A. (1924). *Polimorfizm i ėvoliutsiia* (vvodnyĭ razdel zagotovki teksta predpolagaemoĭ stat'i o polimorfizme shmelei) [Polymorphism and evolution (an introductory section of the draft text of the proposed article on bumblebee polymorphism.)] (not published during his lifetime). Archive MSU. F. 200. In. 1. F. 51 (in Russian). [Reprinted in: Pavlinov et al., 2024, pp. 571–579.]

Kozhevnikov, G.A. (1928). Sistematika roda *Apis* v svyazi s voprosami o nizshikh taksonomicheskikh edinit'sakh i printsipakh nauchnoi sistematiki [Taxonomy of the genus *Apis* in connection with the problem of lower taxonomic units and principles of scientific systematics]. In: *Trudy Tret'ego Vserossiĭskogo S"ezda Zoologov, Anatomov i Gistologov v Leningrade 14–20 dekabria 1927*, Leningrad: Glavnoie Upravlenie Nauchnykh Uchrezhdenii, pp. 73–76 (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1929). *Porody pchel i sposoby ikh uluchsheniia* [Bee breeds and ways to improve them]. Moscow — Leningrad: Novaia derevnia (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1930). *Kak zhivut i rabotaiut pchely* [How bees live and work]. Moscow — Leningrad: Gos-Izd (in Russian).

Kozhevnikov, G.A. (1934). *Biologiia pchelinoi sem'i* [Biology of the bee family]. Moscow: Sel'khozgiz (in Russian).

Komarov, V.L. (1927). *Flora poluostrova Kamchatka*, Pt. 1 [Flora of the Kamchatka Peninsula, Pt. 1]. Moscow — Leningrad: Izd-vo AN SSSR (in Russian).

Lyubishchev, A.A. (1923). O forme estestvennoj sistemy organizmov [On the form of the natural system of organisms.] *Izvestiya Biologicheskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta pri Permskom Universitete*, 2, 3, pp. 99–110 (in Russian).

Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of zoologist*. New York: Columbia University Press.

Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press.

Needham, J.S. (1930). Scientific names. *Science*, 71 (1828), 1, 26–28.

Nikol'skiĭ, G.V. (1980). *Struktura vida i zakonmernosti izmenchivosti ryb* [Structure of the species and variability patterns in fish], Moscow: Pishchevaia promyshlennost' (in Russian).

Pavlinov, I.Ya. (2015). *Nomenklatura v sistematike. Istorii, teoriia, praktika* [Nomenclature in systematics. History, theory, practice]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniĭ KMK (in Russian).

Pavlinov, I.Ya. (2016). Zoologicheskii muzei Moskovskogo universiteta: Fragmenty istorii (1755–1991) [The Zoological Museum at the Moscow University: Fragments of the history (1755–1991)], *Zoologicheskie issledovaniia*, 19, 57–157 (in Russian).

Pavlinov, I.Ya. (2018). *Osnovaniia biologicheskoi sistematiki: istoriia i teoriia* [Foundations of biological systematics: history and theory], Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniĭ KMK (in Russian).

Pavlinov, I.Ya. (2023). *Problema vida v biologii. Istorii i sovremennost'* [The species problem in biology. History and contemporary]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniĭ KMK (in Russian).

Pavlinov, I.Ya., and Spasskaia, N.N. (2025). Grigorii Aleksandrovich Kozhevnikov (1866–1933) — nedoocenennaya figura v istorii rossijskoj biologii pervoj treti XX v. I. G.A. Kozhevnikov kak uchenyj [Grigory Aleksandrovich Kozhevnikov (1866–1933), an underestimated person in the history of Russian biology of the first third of the 20th century. I. G.A. Kozhevnikov as a scientist], *Istoriko-biologicheskie issledovaniya*, 16, 1, 156–177 (in Russian).

Pavlinov, I.Ya., Spasskaia, N.N., Baranova, Yu.M. (2024). Grigorii Aleksandrovich Kozhevnikov (1866–1933): Neizvestnaia zhizn' izvestnogo zoologa [Grigory Aleksandrovich Kozhevnikov (1866–1933): An unfamiliar life of the prominent zoologist], Archives of Zoological Museum of Moscow State University, 57 (in Russian).

Semenov-Tian-Shanskiĭ, A.P. (1910). Taksonomicheskie granitsy vida i ego podrazdelenii: opyt tochnoi kategorizatsii nizshikh taksonomicheskikh edinit^{ts} [Taxonomic limits of a species and its subdivisions: an attempt of a precise categorization of the lower taxonomic units]. *Zapiski Imperatorskoĭ Akademii Nauk, Fiz.-mat. otd.*, 25, 1, 1–29 (in Russian).

Smirnov, E.S. (1923). O stroenii sistematicheskikh kategorii [On the structure of systematic categories], *Russkii Zoologicheskii zhurnal*, 3, 3–4, 358–389 (in Russian).

Smirnov, E.S. (1924). Problem der exakten Systematik und Wege zu ihrer Loesung. *Zoologische Anzeiger*, 61, 1, 1–14.

Sneath, R.H.A., Sokal, R.R. (1973). *Numerical taxonomy. The principles and methods of numerical classification*. San Francisco: W.H. Freeman & Co.

Takhtadjan, A.L. (1970). Biosistematika: proshloe, nastoiashchee i budushchee [Biosystematics: its past, present, and future], *Botanicheskii zhurnal*, 55, 3, 331–345 (in Russian).

Usov, S.A. (1888). *Sochinenia S.A. Usova*. Tom I. Stat'i zoologicheskie [The Writings of S.A. Usov, Vol. I. Zoological Articles], Moscow: A.A. Kartsev's Publ (in Russian).

Winsor, M. P. (2009). *Taxonomy was the foundation of Darwin's evolution*. *Taxon*, 58, 1, 1–7.