



УДК 57.063

ИЕРАРХИЯ И КОМБИНАТОРИКА ПРИЗНАКОВ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ СИСТЕМАТИКЕ

Л.Н. Васильева

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук.
Проспект 100 лет Владивостоку 159, 690022, Владивосток, Россия; e-mail: vasilyeva@biosoil.ru*

В статье обсуждается «иерархия Линнея» как таксономическая модель эволюционной дифференциации биоты. Данная модель позволяет объяснить ряд неудачных идей и противопоставлений в эволюционной теории, в частности, идею линейной «лестницы природы», спор о постоянстве или изменчивости видов, о количестве типов животных, единстве или разобщенности микроэволюции и макроэволюции, а также противопоставление интегрированных и естественных видов высшим таксонам, которые якобы не обладают такими свойствами. Рассматриваются различные аспекты филогении в применении к появлению новых признаков в эволюции, что обеспечивает иерархию групп, и к смене состояний признаков, что увеличивает разнообразие таксонов одного уровня. Таксономическая иерархия выражает только первый аспект филогении и не требует выявления предков и потомков по линиям развития признаков. Обсуждается возможность ранжирования признаков и коррекции таксономической иерархии, построенной на основании предварительного распределения общих признаков по уровням, с помощью апостериорного взвешивания отличий и построения комбинативных прогностических таблиц. Отмечаются недостатки кладистической методологии (особенно «принцип синапоморфии», «принцип дихотомии», «определение» монофилии через состав групп), ведущие к созданию гетерогенных групп в систематике и неверному ранжированию признаков.

Ключевые слова: иерархия, признаки, ранги, система организмов, таксоны, филогения

THE HIERARCHY AND COMBINATORIAL SPACE OF CHARACTERS IN EVOLUTIONARY SYSTEMATICS

L.N. Vasilyeva

*Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences.
Prospect Stoletiya 159, 690022, Vladivostok, RUSSIA; vasilyeva@biosoil.ru*

In this paper, the Linnaean hierarchy is discussed as the taxonomic model for the evolutionary differentiation of the earth's biota. This model allows us to understand why a number of ideas and arguments in the evolutionary theory are unfortunate. Among these is the idea of a linear ladder of nature («scala natura»). The arguments about species constancy versus species variability, natural species versus «artificial» higher taxa, a single type of animals versus multiple types, as well as about the connection versus disconnection of microevolution and macroevolution are meaningless. Two kinds of phylogeny are considered. The first reflects the appearance of new characters in the course of evolution, and their sequence provides the nesting hierarchy of groups. The second reflects the appearance of new character states and provides a basis for the diversity of taxa at each hierarchical level. The taxonomic hierarchy is an embodiment of the first kind

of phylogeny and does not require the tracing of ancestors and descendants along the lines of character development. Character ranking and the improvement of a tentative taxonomic hierarchy with the help of a posteriori weighting of differences are discussed. The method of character weighting leads to the construction of prognostic combinatorial arrangements that can predict the existence of organisms with certain character state combinations at each hierarchical level. The drawbacks of cladistic methodology, especially the «synapomorphy principle», the «dichotomy principle», and the monophyly «definition» through the internal composition of groups, are noted. It is pointed out that these principles only lead to the creation of heterogeneous groups and wrong character ranking.

Key words: hierarchy, characters, ranks, system of organisms, taxa, phylogeny

1. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИЕРАРХИЯ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Юбилейная книга, изданная по случаю трехсотлетия Карла Линнея, называется «Страсть к системам. Линней и мечта о порядке в природе» (Schmitz and Uddenberg, 2007), но по иронии судьбы именно Линнея всегда обвиняли в неспособности выявить *природный* порядок. Обычно утверждают (и это мнение опирается на признание самого Линнея), что он создал только искусственную систему организмов (Stevens, 1994; Grant, 2003; Bremer, 2007). Однако тот факт, что Линней сознавал несовершенство своих построений, не мешал ему полагать, что это дело временное, что «искусственные классы замещают естественные, пока все естественные не открыты» (Линней, 1989, с. 95).

Казалось бы, биологам следовало задуматься, каким же образом можно *открыть* естественные классы, но вместо этого они перенесли представление об искусственном характере временной системы Линнея на фундаментальную идею иерархической организации биологического разнообразия. «Иерархия Линнея» стала восприниматься как нечто не совместимое с реальным природным порядком, эволюционными представлениями и «принципом общего происхождения» (De Queiroz, 1997). Появилась книга с оскорбительным названием «Нищета иерархии Линнея» (Ereshfsky, 2001), которая демонстрирует непонимание основ и процедуры классификации организмов, хотя и претендует на «философское исследование биологической таксономии» (подзаголовок).

Предполагается заменить существующую таксономическую систему «*безранговой* системой, основанной на *филогенетической таксономии*»

(Hibbett and Donoghue, 1998, p. 347, полужирный курсив мой – Л. В.). Однако *система* организмов не может быть «безранговой», и данное требование филогенетиков просто подразумевает существование так называемой «великой цепи бытия» («great chain of being»). Понятие об этой цепи «*занимало центральное место в западной культуре многие века*» и представляло органический мир организованным в *линейную последовательность* (Nee, 2005). Ограниченность подобного взгляда на природу не осознается даже при современных знаниях об эволюции органического мира, которые исключают линейное развитие.

Уже почти общепринятым является тезис о том, что первоначально на Земле существовал единый генетический пул, разделившийся вскоре на три индивидуальных пула (Woese, 2000). В результате возникли три домена – Archaea, Bacteria, Eucarya, и это событие можно изобразить в виде трех конусов, исходящих из точки общего происхождения (рис. 1). Расширение конусов показывает увеличение числа живых существ в каждом из них с течением времени. В дальнейшем каждый домен развивался по-своему, в зависимости от полученных потенциалов, но отличия между ними так и продолжали существовать с момента их возникновения до настоящего времени.

Домен Eucarya разделен на целый ряд царств, и некоторые биологи изображают их также исходящими из одной дивергентной точки (Леонтьев, Акулов, 2002). Царства дробились сходным образом, например, во время «кембрийского взрыва», когда одновременно появилось множество типов животного царства (Marshall, 2006), или в период «ордовикской радиации» на более низких таксономических уровнях (Droser & Finnegan, 2003). Эта эволюционная дифференциация органического мира напоминает развитие организма из яйца, и здесь уместно вспомнить, что первоначально тер-

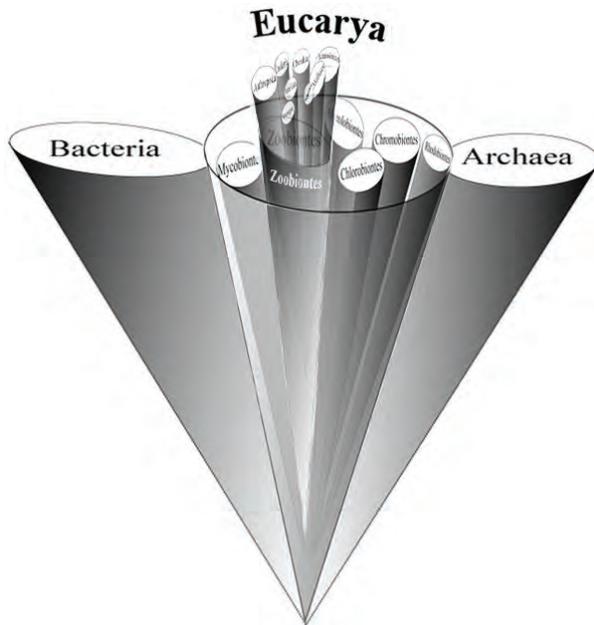


Рис. 1. Иерархическая модель развития органического мира.

мин «эволюция» применяли к индивидуальному развитию. Однако в таком же смысле он подходит и ко всему органическому миру, что соответствует представлениям некоторых ранних натурфилософов, например, Лоренца Окена (Окен, 1831), о природе как сверхорганизме. Г. Спенсер писал, что «биологическая эволюция – это саморазвитие биоты, структурирующее ее разнообразие подобно тому, как индивидуальное развитие структурирует живой организм» (Spencer, 1900, см.: Павлинов, 2007, с. 131).

Очевидно, что в ходе эволюционной дифференциации возникает структура, состоящая из соподчиненных друг другу групп («гнездовая иерархия»). Более того, с течением времени, при последовательном возникновении совершенно новых признаков как бы и возникают «ранги», отмечающие определенные этапы эволюции: «Ранги представляют фундаментально различные уровни реальности, а не просто удобство» (Atran, 1998, р. 549). Если же учесть, что все это как раз и передается в «иерархии Линнея», то правильно построенная таксономическая иерархия может служить моделью иерархической эволюции. Именно построение иерархии (т. е. ранжирование признаков) имеет наибольшее значение для понимания исторического развития органического мира, поэтому призывы к «безранговой системе»

обесценивают работу биологов-систематиков и значение систематики как наиболее фундаментальной области биологии.

Иерархическая модель эволюции, воплощенная в таксономической системе, может объяснить множество споров, возникавших в эволюционной теории, и прежде всего она показывает, почему неудачна идея «лестницы природы» как линейного развития от низших форм к высшим. Для зародышевого развития эту идею отверг К.М. Бэр, а для развития всей природы – Ж. Кювье (ср. Канаев, 1963, с. 242). При разной дифференциации равноранговых групп в одних происходит большее усложнение, в других же формы остаются примитивными. Человек не попирает ногами все другие организмы, как на вершине «лестницы Аристотеля» или знаменитого родословного дерева Э. Геккеля (Haeckel, 1874), а, как и любой организм, находится *внутри* многослойного кокона дифференцированных групп (в данном случае – семейства гоминид, отряда приматов, позвоночных животных и т. д.)

Каждый уровень иерархии характеризуется своими признаками, совокупность которых можно назвать *иерархическим типом*. В знаменитом споре Э. Жоффруа Сент-Илера и Ж. Кювье первый хотел доказать существование единого типа животных, а Кювье говорил о нескольких типах и резком отличии позвоночных, моллюсков и членистоногих (Канаев, 1963, с. 250–263). Считается, что в споре победил Кювье, но оба великих зоолога были в чем-то правы, если оценивать спор в рамках иерархической модели. Жоффруа Сент-Илер не смог доказать свою точку зрения (с помощью простого перегиба позвоночного животного, чтобы сделать его похожим на каракатицу), но все же смотрел на вещи как бы с уровня царств, где *все животные*, безусловно, имеют «единый тип» или определенную совокупность черт, отличающую их, скажем, от растений или грибов. Внимание Кювье было направлено не только на признаки другого уровня, разделяющие царство животных на подгруппы, но главным образом на частные состояния данных признаков («типы Кювье»).

Иногда даже глубокие исследователи не понимают смысла утверждений Кювье или Жоффруа Сент-Илера без иерархической модели. Например, И.И. Канаев (1963, с. 247) писал, что, хотя четыре типа животных, выделенные Кювье, сохранились в современной науке, «ошибкой» Кювье было

утверждение, что эти типы резко отграничены друг от друга: «*между ними есть ряд общих признаков: клеточное строение, хромосомы, образование зародышевых листков, целомов и т. д.*» Однако здесь перечисляются признаки всего животного царства и даже доменов (хромосомы), т. е. признаки более высоких уровней, чем типы Кювье, и эти признаки не являются «переходными» между данными типами: они – общие для этих типов.

Столь же напрасным был спор об изменчивости или постоянстве видов между трансформистами (Lamarck, 1809; Geoffroy Saint Hilaire, 1830) и биологами-систематиками (Linnaeus, 1751; Cuvier, 1825). Однако, если в споре о количестве типов внимание фиксировалось на разных уровнях иерархии, то здесь оно обращалось к разным аспектам видов – экстенциональному и интенциональному (более подробно об этих аспектах см.: Васильева, 2007). Весьма показательным выглядит заголовок одной из статей о разных взглядах на вид: «От логических универсалий к историческим индивидуумам» (Sloan, 1985), в которой «логические универсалии» К. Линнея противопоставлены «историческим индивидуумам» трансформиста Г.Л.Л. Бюффона. Однако, исходя из иерархической модели, можно понять, что все группы, если не вымирают, всегда изменяются внутри (экстенционально), но систематики заняты *отличиями* между группами (интенционалами), которые сохраняются с момента их возникновения. При этом важно подчеркнуть, что именно интенционалы, будучи в определенной степени «универсалиями» или «сущностями» (см. раздел 3), обеспечивают историческую индивидуальность таксонов в эволюционных процессах и как бы удерживают возрастающее внутреннее разнообразие в единстве.

Без иерархической модели эволюции трансформизм выдвинул идею «превращения видов друг в друга», воспринятую вполне серьезно философами биологии и даже использованную как доказательство мнимой невозможности построить естественную систему организмов: «*Единственная основа естественной классификации – это эволюционная теория, но, согласно эволюционной теории, виды развиваются постепенно, превращаясь друг в друга. Если виды эволюируют столь постепенно, их нельзя разграничить с помощью одного или нескольких признаков. Если виды нельзя таким образом разграничить, тогда виды не могут быть*

реальными. Если виды не являются реальными, тогда классификация совершенно произвольна.» (Hull, 1965, p. 320, полужирный курсив мой – Л. В.). Однако никакого превращения видов друг в друга никогда не происходит, так как «*проблема увеличения числа видов сводится... к объяснению того, как одна природная популяция **разделилась** на несколько изолированных популяций*» (Майр, 1974, с. 278, полужирный курсив мой – Л. В.), т. е. каждый новый вид *изначально* отделен от всех других видов и продолжает развиваться в этой изоляции. При таком взгляде на видообразование уже можно говорить о существовании естественных высших таксонов, так как внутренняя эволюция изолированной группы может состоять только в ее дифференциации на подгруппы, и не могут же естественные виды разрастаться в «неестественные» роды и семейства.

Доминирующая идея «превращения видов друг в друга» долго не позволяла говорить о естественных родах и семействах, так как их возникновение нельзя было вклинить в непрерывную ленту преобразования видов. Поэтому высшие таксоны считались искусственно слепленными из ее обрывков, и даже сами виды оказывались неестественными: «*Режьте ленту, где вы хотите, ... и это будут виды*» (Полянский, 1936, с. 51). Только вымирание промежуточных форм, по мнению многих, формировало четкие границы между группами, и, в связи с этим, возникло представление о «разрывах», которые якобы больше между родами и семействами, чем между видами (Ashlock, 1979). «Размер и природа разрывов» до сих пор обсуждаются на страницах биологических журналов (Stevens, 2006, p. 118), хотя они не имеют смысла для систематики. Иерархическая модель представляет все группы (как ископаемые, так и ныне живущие) в виде веера «конусов» на каждом уровне (см.: рис. 1). Границы между этими группами всегда одни и те же, т. е. «разрывы» между видами, родами или семействами вообще отсутствуют, но это не имеет отношения к установлению ранга.

В иерархической модели снимается тезис о разобщенности микро- и макроэволюции. Как высшие, так и низшие таксоны образуются в процессе *одновременной* дифференциации. Очевидно также, что вид не является единственной «интегрированной системой» – «*в отличие от всех других таксономических единиц*» (ср. Колчинский, 2006, с. 44),

так как все виды продолжают эволюировать в смысле распада на популяции различной степени изоляции, и здесь, скорее, наблюдаются процессы дезинтеграции. С. Гулд (Gould, 1982, p.140) писал, что «*виды возникают (в геологическом времени) со своими различиями, имеющимися уже на старте*», и это делает их «*истинными индивидуумами*». При дальнейшей *внутренней* эволюции видов образуется крупномасштабный иерархический паттерн, или «*геометрия видообразования в геологическом времени*» (фрактальный характер иерархической модели). С. Гулд также считал, что в случае разработки настоящей *иерархической теории эволюции* данная теория не будет полностью дарвиновской, т. к. естественный отбор не будет в ней играть ведущую роль, но она будет включать сущность учения Дарвина в более общей форме.

2. ДВЕ ФИЛОГЕНИИ

Дарвин (1952, с. 125) писал (в духе иерархической модели эволюции), что «*формы жизни повсеместно во вселенной распадаются на группы, подчиненные другим группам*», и его идеи о классификации иногда описываются как представление о «*расположении организмов в виде групп, вложенных друг в друга*» (Stevens, 1994, p. 245, полужирный курсив мой – Л. В.). При этом следует подчеркнуть, что Дарвин (1952, с. 395, 408, 426, 442) называл «генеалогическими» *иерархические отношения* групп разного уровня. Однако то, что он «*считал отсутствие промежуточных форм... главным препятствием для достижения полностью генеалогической классификации*» (Radian, 1999, p. 355), переводит генеалогические отношения в плоскость одного (и каждого) уровня, где только и могут быть «промежуточные формы» (между состояниями каких-то признаков). Использование одного и того же термина – «генеалогия» или «филогения» – для качественно разных отношений (иерархических и одноуровневых) привело к значительной путанице в биологической литературе.

В буквальном смысле «генеалогия» как родословная, связанная с прослеживанием *предков и потомков*, – это только *одноуровневые* отношения, выяснение которых, как правильно отметил А.А. Любищев (1982, с. 35), «*бесполезная для систематика работа*». Под «генеалогией» и «филогенией» А.А. Любищев (там же, с. 48–49)

понимал главным образом *развитие признаков* от одних состояний к другим в пределах рода или семейства, но для построения системы организмов важно знать не последовательность состояний в признаке, а относительный *уровень признака* в таксономической иерархии. Поэтому А.А. Любищев утверждал, что «*система и генеалогия – совершенно различные вещи*» (там же, с. 76), и что «*систематика и филогения, очевидно, совершенно различные дисциплины*» (там же, с. 63). Эта позиция была им противопоставлена одному из постулатов неodarвинизма, согласно которому «*иерархичность естественной системы организмов соответствует генеалогии организмов; дихотомия в систематике – дивергенция в эволюции*» (там же, с. 67, полужирный курсив мой – Л. В.).

Нужно отметить, что дивергенция не всегда бывает иерархической: в частности адаптивная видовая радиация приводит только к умножению групп одного уровня, и «дихотомия в систематике» часто не отражает иерархические отношения (дихотомические ключи для определения видов или родов). Кроме того, *иерархичность системы* вовсе не соответствует генеалогии конкретных организмов: единственная «генеалогия» в иерархической системе – это *последовательность* появления *отличающих признаков* разных уровней и образования гнездовой иерархии групп. Вполне возможно, что обычное изображение иерархической системы в виде филогенетического *древа*, не показывающего вложения групп друг в друга, и является причиной упадка «*иерархической идеи*», которая якобы «*доживает свой век*» (Чайковский, 2008, с. 569).

К сожалению, вместо того чтобы различить «иерархическую генеалогия» (*вертикальную филогению* – последовательность признаков) и «одноуровневую генеалогия» (*горизонтальную филогению* – последовательность признаков состояний в *предках и потомках*), А.А. Любищев (1982, с. 49) переносит бесполезность рассмотрения последней на систематическую иерархию и считает, что нужно вообще *отходить от иерархии «по пути продвижения к подлинно естественной системе»*. Таким образом, в результате смешения двух генеалогий иерархическая система дискредитируется не меньше, чем в результате разделения «иерархии» и «генеалогии» современными филогенетиками, которые считают «филогенетическими отношениями» только связи предков и

потомков. Акцентируя внимание на одноуровневой генеалогии, сторонники данного направления требуют упразднить «иерархию Линнея» и полагают, что могут «реорганизовать само ядро биологической таксономии» (De Queiroz, 1992, p. 309).

Парадоксальным образом «реорганизация» систематики, проводимая филогенетиками, совпадает с разрушительной критикой дарвинизма. Если учесть частичное соответствие иерархии Линнея и дивергенции Дарвина (Воронцов, 1999, с. 183), то есть какая-то символика в том, что «дни иерархии Линнея сочтены» (Ereshefsky, 2001, p. IX) в то же время, когда дарвиновская схема дивергенции подвергается многочисленным нападкам, хотя и по другим причинам. Мысль о том, что «принцип расхождения признаков» представляет «слабейшую» часть теории Дарвина, была высказана давно (ср. Филиппченко, 1977, с. 53), но в настоящее время все более остро ставятся под вопрос «дивергентный характер эволюции и преобладание в ней монофилии» (Назаров, 2005, с. 55). Полагают, что в живой природе господствует не дивергенция, а параллелизм и конвергенция, но в этом противопоставлении содержится большая путаница, причем в двух аспектах. Один аспект связан с возникновением организмов и групп в результате гибридизации и симбиоза (эукариоты, лишайники и т.п.), так что очевидное слияние как будто противоречит расхождению. Однако любое такое событие сопровождается возникновением каких-то *отличий*, которые и составляют основу таксономической иерархии и схемы дивергенции. Именно эти отличия необходимо анализировать для установления ранга изменившихся признаков, т. е. установления *уровня события*.

Любопытное описание взглядов Линнея на возникновение различных групп путем «гибридизации» можно найти в довольно старинной и не очень популярной работе (Соболев, 1924, с. 19, полужирный курсив мой – Л. В.): «Вначале... было создано столько индивидуумов растений, сколько имеется естественных порядков. Эти первичные **классовые** растения... были смешаны между собою, и **внутри** каждого порядка образовалось столько родов, сколько растений возникло при этом скрещивании. Скрещиванием этих **родовых** растений природа произвела столько видов, **сколько их существует теперь**. Путем случайного скрещивания различных видов возникли существующие разновидности. Таким образом, органические

формы связаны между собою переплетающеюся сетью генетических отношений.» Данное описание, хотя и на плохом языке (без различия интенционального и экстенционального аспектов у таксонов), почти иллюстрирует иерархическую модель эволюции (последовательное появление признаков разных уровней, а также изменения *внутри* ранее возникших групп: современные виды возникли на очень поздней стадии развития). Кроме того, можно допустить, что мысль о «скрещивании» и «переплетающейся сети отношений» возникла у Линнея в результате наблюдения многочисленных случаев комбинаторики признаков, различающих таксоны одного уровня, в частности, родов («Философия ботаники» – 167; Линней, 1989, с. 108). Однако он не выдвигал данный фактический аргумент против своей же иерархии признаков и правильно делал, так как комбинаторика касается их состояний на *каждом* иерархическом уровне.

Второй аспект путаницы вокруг дивергенции и параллелизма состоит в нечетком разделении понятий «признак» и «состояние признака». Признаки всегда *расходятся* на состояния, которые очень часто обнаруживают параллелизм и комбинаторику, и, поскольку состояний гораздо больше, чем признаков, то может создаваться впечатление, что в природе «господствуют» параллелизм и комбинаторика. Следует также подчеркнуть, что параллелизм и комбинаторика состояний – прямое следствие дивергенции. Когда возникает какое-то отличие между организмами или группами, оно оказывается ничтожным на фоне сохранения почти одинаковой генетической программы у потомков. Эта наследственность реализуется затем одинаково в расходящихся группах, и сходство внутреннего полиморфизма во многих родственных родах и семействах гораздо выше немногих отличий между ними. Именно это выражается законом гомологической изменчивости Н.И. Вавилова, который насчитал больше сотни повторяющихся признаков в родах *Secale*, *Triticum*, *Hordeum* и др. (а отличается, например, *Secale* от *Triticum* тем, что колосковые чешуи не имеют ясных килей: Пробатова, с. 1985).

Возникновение комбинаторики признаков состояний чаще всего обьязано неопределенной «дарвиновской» изменчивости, когда предок (ABCD) имеет несколько потомков, у которых изменились разные признаки (aBCD, AbCD,

ABcD, ABCd). Если в каждом случае изменился один признак, то очевидно, что любой потомок не только похож на предка во всем остальном, но и может меняться в тех же направлениях, что и предок. Поэтому уже в третьем поколении потомков может появиться гораздо больше комбинаций имеющихся атрибутов (abCD, abcD, aBCd, AbcD, AbCd, ABcd, и т. д.), и в результате возникает мозаичность признаков состояний *при дивергентной эволюции*, хотя часто комбинаторику пытаются объяснить результатом какой-то особой сетчатой эволюции. Данный процесс демонстрирует преобразование изначального хаоса изменчивости в упорядоченные ряды форм, хотя «*принятие хаотического мутирования в качестве субстрата эволюционного развития*» считается «редукционизмом» (Красилов, 1986, с. 31).

Недавно опубликованная книга «Ортогенез против дарвинизма» (Попов, 2005) описывает множество попыток представить тенденции организмов варьировать в определенном направлении как антитезу идее о том, что материалом эволюции является практически неисчерпаемый материал изменений в любых направлениях. На самом деле мутирование, действительно, может быть хаотическим, но возникновение любого отличия становится направляющим фактором для последующего развития (или гибели) групп, получивших разные признаковые состояния дивергирующего признака. Таким образом, с одной стороны, при дифференциации органического мира развитие не может быть хаотическим, так как попробуйте изменяться «в любом направлении», если уже стали стрекозой, ромашкой или мухомором. С другой стороны, любой признак у каждого организма может измениться в хорошую или плохую сторону, что, как известно, и лежит в основе понятия «неопределенной изменчивости» Дарвина.

Бесполезное противопоставление дарвинизма и теорий ортогенеза часто выражается в ложном противопоставлении различных «систем» организмов, причем эти системы рассматриваются как равноправные (со своими достоинствами и недостатками). Например, А.А. Любищев (1982) обсуждал иерархическую систему как *альтернативу* комбинативной и параметрической, а Б.В. Преображенский (1982) говорил о филогенетической и «комбинативно-градативной ретикулярной» системах, предпочитая вторую. Как

правило, в таких сравнениях «иерархическая» или «филогенетическая» система соответствует дарвинизму, а работы теоретиков ортогенеза «*тесно связаны с поиском периодических систем живых организмов*» (Попов, 2005, с. 4). На самом деле *единственная* таксономическая система может отражать в своей иерархической структуре филогению (последовательное возникновение совершенно новых признаков), но на каждом уровне иерархии демонстрировать параллелизм и комбинаторику признаков состояний. При этом неизбежная прогностическая параллельность рядов и комбинативных построений делает систему «параметрической» («периодической»), хотя в случае неверного расположения признаков в иерархии даже комбинативные «системы» каждого уровня будут неестественными. Другими словами, *проблема ранжирования* является центральной в систематике, в противоположность мнению о том, что «концепцию ранга» нужно вообще «уничтожить» для «*достижения номенклатурной стабильности*» (Hibbett and Donoghue, 1998, p. 347).

В литературе редко встречаются утверждения о том, что иерархический принцип организации таксономического разнообразия должен стать «*основой для каузального умозаключения в систематике*» (Atlan, 1998, p. 564, полужирный курсив мой – Л. В.). Как правило, *таксономическая иерархия* не нравится никому – ни тем, кто наполняет ее «генеалогией» (ср. Любищев, 1982), ни тем, кто говорит, что она «лишена» всякого эволюционного смысла (Benton, 2000; Ereshefsky, 2001). При попытках обоснования «*иерархической теории систематики*» утверждается, что иерархическая классификационная система является «вневременной» и «антиисторической» (Wood, 1994, p. 273). Подобные утверждения неизбежно будут появляться вновь и вновь, если не рассматривать систему организмов как иерархическую модель эволюционной дифференциации биоты.

3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОМБИНАТОРИКИ СОСТОЯНИЙ ДЛЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО РАНЖИРОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ

Отрицательное отношение к таксономической иерархии во многом определяется отсутствием «теории ранжирования» таксонов, в котором Э. Майр упрекал В. Хеннига и его последователей

(Колчинский, 2006, с. 55), хотя сам не располагал такой теорией, и фактически никто толком ранжированием не занимался. Несовершенство существующей «иерархии Линнея» вызывало не стремление найти способ улучшить ее, а попытки найти какие-то новые подходы к классификации, неизбежно уведившие в сторону от самого важного теоретического вопроса.

Обычно говорят, что «порочность» рангов Линнея заключается в «отсутствии» онтологического статуса, т. е. как будто они ничему реальному не соответствуют в природе (Durré, 2002). Это возмущение можно снять указанием на поэтапное возникновение признаков разных уровней в процессе эволюции (см. раздел 1). Однако не менее крупным недостатком таксономической иерархии считается отсутствие «абсолютных» рангов (Ereshefsky, 2002; Ohl, 2007): откуда, мол, знать, что семейство цветковых растений и семейство насекомых относятся к одному уровню – у них даже признаков общих нет. По этому поводу нужно сказать, что вместо поиска «абсолютных рангов» необходимо правильно ранжировать признаки *относительно друг друга* и в каждой группе *выявить совокупности одноранговых признаков*, состояния которых комбинируются друг с другом.

Наиболее уязвимое место в практике традиционной систематики – это хаотическое использование отличий для разделения групп одного уровня, в результате чего получаются «классификации», описанные аргентинским писателем Х.Л. Борхесом в рассказе «Аналитический язык Джона Уилкинса». Там говорится, что в древней китайской энциклопедии животные делятся на: 1) принадлежащих Императору, 2) набальзамированных, 3) прирученных, 4) сирен, 5) сказочных, 6) бродячих собак, 7) бегающих, как сумасшедшие, 8) похожих издали на мух, и т. д. «Данная классификация создана без учета **правила деления понятий, т. е. не на одном основании...**» (Кафанов и др., 2004, с. 252, полужирный курсив мой – Л. В.). О том же писал Б.В. Преображенский (1982, с. 20): «Классификация предполагает сравнение таксонов на основе однородных признаков (правило общего основания деления).» Некоторые авторы, отмечая, что группы одного ранга должны выделяться на «однотипных признаках», называли данное правило «*правилом единого уровня*» (Скарлато и Старобогатов, 1974). Здесь уже переброшен «мостик» между *единым основанием* как совокуп-

ностью признаков и *уровнем*, и подобная ситуация обсуждалась еще Линнеем, хотя и на чуждом современными систематикам языке.

Среди афоризмов «Философии ботаники» есть высказывание, что «*существенный родовой признак посредством единственной идеи отграничивает род от других в том же естественном порядке*» (Линней, 1989, с. 118, полужирный курсив мой – Л. В.). Эта «единственная идея» охватывает сразу все родовые таксоны, т. е. как бы *сцепляет* их на одном уровне. Однако значение данного понятия осталось темным для биологов, воспитанных в духе негативного отношения к «идеализму» (ср. Hull, 1965; Caplan and Bock, 1988; De Queiroz, 1994). В английском переводе «Философии ботаники» слово «идея» вообще отсутствует, и даже смысл афоризма изменился, но на современном языке это означает, что группы могут иметь одинаковый ранг (в частности, ранг рода) только в том случае, если характеризуются комбинациями состояний *одной и той же совокупности признаков*.

При использовании этого правила, в том случае, если видов в роде или родов в семействе много, таксоны *каждого* уровня располагаются в комбинаторном пространстве признаков состояний. Получаются те самые высоко прогностические комбинативные «системы», которые якобы лучше иерархической. Однако комбинаторика признаков – не просто *частное явление* каждого уровня иерархической системы; эту комбинаторику можно использовать для *ранжирования признаков*, т. е. для построения самой иерархии, вернее, для ее *коррекции*. В сущности, систематики к настоящему времени имеют, так сказать, «черновую» иерархию, распределив признаки по уровням соответственно некоторой степени общности: общие черты позвоночных имеют более высокий ранг, чем у группы челюстноротых, а общие черты последних выше, чем у группы тетрапод, и т. д. Однако хаотически используя признаки для разделения групп и описания новых таксонов на каждом уровне, систематики имеют дело с группами, которые можно назвать еще только «таксономическими гипотезами», так как не все из них реально представляют равноранговые таксоны. Чтобы протестировать эти гипотезы на равноранговость, был предложен *метод оценки отличающих признаков по частоте их участия в разграничении* (ср. Vasilyeva, 1999).

	Gnomoniella	Apiognomonina	Gnomonia	Ophiognomonina
		Apioplagiostoma	Plagiostoma	Pleuroceras Plagiosphaera
	Mazzantia		Melanopelta	
	Clypeoporthella	Hypospilina	Chalcosphaeria	Linospora
	Mamianiella Dicarpella	Mamiania	Mamiania alni	

Рис. 2. Распределение родов сем. Gnomoniaceae по сочетаниям состояний трех отличающих признаков.

Будучи микологом, позволю себе привести небольшой пример анализа родовых признаков в семействе Gnomoniaceae (Diaporthales, Ascomycota). Наиболее частым отличием при установлении родов этого семейства было отличие в характере спор, которые могут быть одноклеточными (амероспоры), двуклеточными с перегородкой посередине (дидимоспоры), двуклеточными с перегородкой, отделяющей крошечную клетку у одного конца (апиоспоры), и удлинненно-вытянутыми до нитевидных (сколекоспоры). По этому признаку отличаются роды *Gnomoniella*, *Gnomonia*, *Apiognomonina*, *Ophiognomonina* (рис. 2). Не менее часто для различения родов служило отличие в положении удлиненной шейки плодового тела – шейка может быть центральной или латеральной. По этому признаку различаются *Gnomonia* и *Plagiostoma*, *Apiognomonina* и *Apioplagiostoma*, *Ophiognomonina* и *Pleuroceras*. Третий признак на шкале частоты участия в разграничении – это характер плодовых тел. Они могут быть простыми, без дополнительного развития защитной ткани, или такая ткань имеется и называется *клизеус*. Наличие или отсутствие клипеуса различает *Gnomoniella* и *Mazzantia*, *Gnomonia* и *Melanopelta*, *Apioplagiostoma*

и *Hypospilina*, *Pleuroceras* и *Linospora*. Дальнейшее развитие защитной ткани ведет к появлению некой капсулы вокруг простого плодового тела, и этот тип плодового тела также сочетается с разными типами спор.

Некоторые авторы (Barr, 1978; Monod, 1983) включают в семейство Gnomoniaceae также род *Plagiosphaera*, который по комбинации состояний двух рассмотренных признаков занимает то же место, что *Pleuroceras*. Таким образом, два рода одинаково отличаются от *Ophiognomonina*, и, в связи с тем, что только один род должен характеризоваться одной из комбинаций наиболее частых различающих признаков, нужно выяснить, чем же отличаются *Pleuroceras* и *Plagiosphaera*. В одной системе (Barr, 1978) эти группы отличаются на том основании, что представители *Pleuroceras* встречаются на отмерших листьях листопадных деревьев, а грибы рода *Plagiosphaera* развиваются на стеблях травянистых растений. Однако многие роды семейства Gnomoniaceae включают виды и на листьях деревьев, и на травянистых растениях, т. е. указанный признак обнаруживает во всей этой группе внутривидовую изменчивость и не может использоваться для разделения каких-то двух родов.

В другой системе (Monod, 1983) *Ophiognomonia* и *Pleuroceras* отделены от *Plagiosphaera* на том основании, что у них нет парафиз (особых гифальных нитей между споровыми сумками). Однако отсутствие парафиз характерно для всего семейства Gnomoniaceae, поэтому сразу можно предположить, что *Plagiosphaera* находится не в своем семействе, и даже не в своем порядке, так как наличие или отсутствие парафиз имеет значение на уровне порядков. При удалении *Plagiosphaera* состав семейства Gnomoniaceae становится более естественным, а признаки в иерархии располагаются более корректно (один «псевдородовой» признак стал ниже рангом, другой – выше). Кроме того, о естественности классификационного построения можно судить по его высокой прогностичности: «Система сама по себе указывает даже на пропущенные растения: каталожный же список – никогда» («Философия ботаники» – 156; Линней, 1989, с. 93). Очевидно, что пустые ячейки наводят на мысль о том, что в природе могут быть организмы с соответствующими сочетаниями признаков состояний, что и подтверждается имеющимся фактическим материалом, но без проведенного анализа данный материал как бы «закопан» для таксономистов. Например, род *Chalcosphaeria* был описан почти 100 лет назад, но в одной из рассмотренных систем его сводят в синонимы названия *Plagiostoma* (Barr, 1978), а в другой – *Hypoaspilina* (Monod, 1983). В одном случае недооценивается признак «наличие или отсутствие клипеуса», в другом – различие в спорах, но это непоследовательно, если учесть разграничение множества родов только по этому признаку. Аналогично представители вида *Mamiania alni*, обладая дидимоспорами, заслуживают выделения в самостоятельный род из группы с апиоспорами. В линии этого рассуждения можно также вспомнить, что род *Apioplagiostoma* был установлен как «апиоспоровый двойник» *Plagiostoma* с дидимоспорами (Barr, 1978, с. 102).

Последняя трактовка семейства Gnomoniaceae (Lumbsch and Nuhndorf, 2007) в значительной степени гетерогенна и следует системе Барр (l. c.), которая исключила из семейства целый ряд родов с латеральными шейками, положив данный признак («центральное или латеральное положение шейки») произвольно в основу разделения семейств. В этом обнаруживается переоценка признака «положение перитециальной шейки», так как ни одно семейство в порядке Diaporthales, куда относится семейство Gnomoniaceae, не было создано на этом признаке: он всегда использовался как родовой. При переходе на другой уровень нужно оценивать другие отличия и сравнивать другие группы.

Логика вышеприведенного рассуждения очень похожа на классификацию моллюсков (Скарлато

и Старобогатов, 1974), где группы сливаются и разделяются соответственно использованию одной совокупности признаков, однако вся процедура носит, скорее, эмпирический характер и не является методом, связанным с анализом признаков по частоте их участия в разграничении. Это тот самый «метод выработки родовых признаков», о котором писал Линней («Философия ботаники» – 167; Линней, 1989, 108), пытаясь предсказать, сколько же возможно родов при комбинаторике состояний нескольких признаков. Для многих систематиков даже непонятна сама постановка проблемы поиска родовых признаков после того как «роды» уже установлены (на каких-то признаках). Однако, будучи предварительными таксономическими гипотезами, не все группы, выделенные как «роды», относятся к одному уровню.

Линней также писал, что «всякий род (*genus*) естественен, ... поэтому его нельзя произвольно или согласно чьей-либо теории дерзновенно дробить или сливать... особенно *a posteriori*» («Философия ботаники» – 159; Линней, 1989, с. 94). *A posteriori* (лат. после опыта), означает, что после опыта создания предварительных «родов» необходимо их сравнить друг с другом для выявления той совокупности признаков, которая и будет их координировать на одном уровне, и тогда одни из наших таксономических гипотез выдерживают тест на равноранговость, а другие – нет. Выявленная совокупность признаков, действительно, не позволяет произвольно дробить или сливать роды согласно частным мнениям, однако можно выяснить ценные идеи авторов разных систем. Соединение их лучших сторон может быть не эклектическим (как кому нравится), а синтетическим – на основании апостериорного взвешивания отличающих признаков.

Э. Майр (1971, с. 250) писал, что все «хорошие классификации являются результатом... апостериорного взвешивания», но при этом отмечал, что «научная основа апостериорного взвешивания не вполне ясна» (там же). Не удивительно, что основа такого взвешивания не могла быть ясна Э. Майру, так как она непосредственно связана с античным и линнеевским эссенциализмом, против которого именно Э. Майр (Mayr, 1957) начал непримиримую борьбу, называя эссенциализм «типологическим мышлением». В ложных противопоставлениях популяционистского и типоло-

гического мышления (Mayr, 1982; Romero, 2008) были буквально затоптаны корни систематики, выросшей из античной философии с ее первичной иерархией вида и рода (Розова, 1986; Орлов, 2006). Впрочем, нельзя всю вину за это возлагать на Э. Майра: во многих философских, научных и художественных источниках «идеи» Платона, которые представляют реальные *отличия* вещей, описываются как «модели» для этих самых вещей. Сила данного искажения до сих пор не позволяет правильно оценить «идеалистический реализм», который, в общем-то, нигде не имеет значения, кроме классификационной теории.

Противостояния между «популяциями» и «типами» таксонов (хорошо бы не путать их, как это часто бывает, с «типовыми» образцами, имеющими значение для выбора приоритетных названий) вовсе не существует: популяции находятся *внутри* таксонов, а типы (*иерархические типы*) на каждом уровне системы, отражающей эволюционную дифференциацию биоты. Выявленная апостериорным взвешиванием совокупность признаков определенного уровня есть «сущность» данного уровня, тогда как комбинации состояний этих признаков – «сущности» или «типы» конкретных таксонов этого уровня. Если же учесть, что в «теории идей» Платона термины «идея» и «сущность» – синонимы, то становится понятным приведенный выше (см. раздел 2) афоризм Линнея о том, что *существенный* родовой признак посредством *единственной идеи* отделяет род от всех других родов в пределах группы более высокого ранга. Здесь «единственная идея» – совокупность признаков родового уровня, а *существенный* родовой признак – какое-то состояние этих признаков, характеризующее конкретный род. Нужно отметить, что некоторые биологи при общей не любви к терминам «идея» и «сущность» считают, что понятие «естественного признака» Линнея больше подошло бы для терминологии, связанной с построением *естественной* системы организмов. Однако вот как описывает естественный признак Линней («Философия ботаники» – 192; Линней, 1989, с. 120, полужирный курсив мой – Л. В.): «Естественный признак будет включать **все** отличительные и своеобразные особенности плодородия...», т. е. *естественный признак* – это признак во всем разнообразии взаимоисключающих состояний. Таким образом, любой признак может быть естественным, но «существенный» – для

определенного уровня иерархии – может быть найден только сравнением таксонов.

4. ДЕВАЛЬВАЦИЯ «ПРОБЛЕМЫ ВИДА» И КЛАДИЗМА

Если оставить в стороне эссенциализм, который достаточно сложен для восприятия и весьма гетерогенен (см. Васильева, 2003), то предложенный метод тестирования таксономических гипотез может быть неприемлем для некоторых систематиков, так как требует исключительно обширного сравнительного материала для апостериорного взвешивания. Если анализируются отличия родовых таксонов в каком-то семействе, нужно знать все, что было описано не только в этом семействе, но также все, что есть в родственных семействах и даже порядках или отрядах. В небольшой группе трудно оценить уровень отличий подгрупп, поэтому важно провести анализ в *родственной* крупной группе, а потом использовать закон гомологической изменчивости Н.И. Вавилова для придания равного ранга повторяющимся в обеих группах отличиям.

Есть все основания полагать, что *общими усилиями* систематики могли бы преодолеть трудности ранговой оценки признаков при разрозненном изучении отдельных семейств или порядков. Однако многим покажется более неприятным то, что при таком подходе обесценивается почти половина теоретических проблем в биологии, особенно «проблема вида». Несмотря на огромную литературу по данной проблеме (см. Wilson, 1999; Wheeler and Meier, 2000; Stamos, 2003) и очень большое число предложенных концепций, *ни одна* из этих концепций не имеет значения для построения естественной системы организмов. На данном этапе эволюции мы имеем группы различной степени дифференциации и какое-то множество групп, которые называем «видами». Все, что нам нужно сделать для повышения естественности системы, это выяснить, точно ли они относятся к одному уровню (путем анализа отличающих признаков). После этого некоторые «виды» наверняка станут подвидами, другие заслужат отдельный род, третьи переместятся в другое семейство, и естественность системы значительно повысится.

Дебаты вокруг вида бесполезны еще и потому, что они оставляют группы других рангов без всяких обоснований естественности, хотя все таксоны

могут быть равно естественными, если правильно построить иерархию признаков. Однако решению этой проблемы мешают столь популярные в настоящее время методы кладистического анализа. Кладистика характеризуется, например, как «*группировка объектов по синапоморфному сходству (совместное обладание эволюционно продвинутым признаком)*»; при этом ранжирование групп проводится «по *порядку ветвления кладограммы*», и в системах принимаются «*только строго монофилетические группы (общий предок и все потомки)*» (Паламарь-Мордвинцева и Царенко, 2007, с. 437, полужирный курсив мой – Л. В.). В данной характеристике полужирным курсивом выделены абсолютно противоположенные таксономистам положения.

Любопытно, что в настоящее время «*кладистика (филогенетика) и таксономия*» рассматриваются как «*две основные конкурирующие школы, осуществляющие систематические исследования*» (Grant, 2003, р. 1263), из чего можно понять, что кладистика – совсем не таксономия, хотя и «*была изобретена для улучшения таксономии*» (там же, р. 1268). Изобретение оказалось столь же неудачным, сколь и популярным. В частности, «*группировка объектов по синапоморфному сходству (совместное обладание эволюционно продвинутым признаком)*» – так называемый «*принцип синапоморфии*» – совсем не работает в интенциональном аспекте и приводит к гетерогенным группам в экстенциональном аспекте.

Как отмечалось выше, интенциональный аспект таксонов связан с их отличиями друг от друга. В том случае, когда апоморфные состояния относятся к различающим признакам, они комбинируются с *равноценными* (в ранговом отношении) плезиоморфными состояниями тех же самых признаков и определяют таксоны одного уровня. В любом комбинаторном пространстве, состоящем из нескольких признаков, только одна комбинация состоит исключительно из плезиоморфий и только одна содержит исключительно апоморфии; все остальные представляют смесь примитивных и производных черт в различной пропорции. Поэтому бесполезно проводить какие-либо объединения на том или другом производном состоянии.

Экстенциональный аспект – это содержание таксонов, их внутренний полиморфизм. Два близкородственных рода или семейства могут (соглас-

но закону гомологической изменчивости) включать виды с абсолютно идентичными видовыми отличиями. Видовые признаки тоже, естественно, бывают апоморфные и плезиоморфные, но нельзя использовать эти апоморфии для объединения видов из разных родов или семейств в новый таксон. К сожалению, именно эта процедура лежит в основе перекраивания многих традиционных родов и семейств на основании «*кладистического анализа*»: филогенетики выхватывают виды с одними и теми же производными состояниями из разных таксонов и создают новые искусственные группы.

Что касается «*ранжирования*» групп «*по порядку ветвления кладограммы*» и связанного с этим «*принципа дихотомии*», то здесь неверны все посылки. Как отмечалось выше, таксоны одного уровня должны определяться состояниями одной и той же совокупности признаков, и тогда они связаны переплетающейся «*сетью*» отношений, которая кладограммой не выражается (Grant, 2003). Если же комбинаторику перевести в кладограмму, очень близкие таксоны одного уровня могут оказаться в разных ее частях и быть насильственно разделенными. Как правило, кладограммы отражают только практику построения дихотомических ключей для таксонов одного уровня, например, для видов, родов или семейств.

Совершенно справедливы сомнения в том, что узлы «*бифуркатных кладограмм*» могут что-либо сказать об «*иерархии таксономических рангов*» (Niklas, 2001, с. 2250). Иногда в литературе можно встретить выражения «*иерархия видов*» (Cowan, 1962) или «*гнездовое разнообразие на видовом уровне*» (Kirzian and Donnelly, 2004), хотя виды не могут составить гнездовую иерархию: они относятся к одному уровню. Не будучи выражением реальных эволюционных отношений, тем более иерархических, дихотомические деревья поддерживают главным образом практику хаотического использования отличий для разграничения таксонов и здесь даже не предусматривается их апостериорное сравнение для координации ранга. Напротив, нелепые дихотомии, называемые почему-то «*филогенетическими*», рассматриваются как «*адекватно отражающие природу*» в противоположность системе Линнея (ср. Pennisi, 2001).

В русле отмеченного выше разделения кладистики и таксономии находится также противопоставление так называемого «*мышления*, за-

нятого деревьями» (tree thinking) и «мышления, занятого группами» (group thinking), причем первое, всецело связанное с дихотомическими построениями, считается исключительно важным и даже необходимым для «полного понимания значения эволюционных результатов» (Sandvik, 2008, р. 46). Биологи же, обладающие вторым типом мышления, т. е. истинные таксономисты, обвиняются в неспособности понять тот факт, что «таксоны есть эволюирующие сущности и таким образом, онтологически говоря, индивидуумы» (там же). Однако именно таксономисты в иерархической модели могут передать индивидуальность эволюирующих групп любого ранга, связанную с определенными признаками.

Фактически в рамках кладизма «строго монофилетические группы», включающие предка и всех его потомков, могут быть весьма фантастическими образованиями, если учесть возможность одновременного изменения любых признаков у предка, в том числе признаков высокого ранга. Кладистическое определение монофилии абсолютно экстенсionalmente (связано с содержанием группы), тогда как в таксономической иерархии монофилетические группы определяются интенсionalmente (через отличающие признаки). Кроме того, интенсionalная монофилия исключает вообще экстенсionalное понятие «парафилетических» групп (ср. Grant, 2003), о которых столько спорят в систематике (Donoghue and Cantino, 1988; Sosef, 1997; Brummit and Sosef, 1998; Vasilyeva, 2005). И точно так же, как при обсуждении развития организма мы не говорим, что, например, мозг или печень «происходят» от сердца, но знаем, что все органы имеют общее происхождение, нам не нужно рассматривать линии предков и потомков, которые почти ничего не дают для понимания развития органического мира и его отражения в таксономической иерархии.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева Л.Н.** 2003. Эссенциализм и типологическое мышление в биологической систематике. *Журнал общей биологии*, **64**: 99–111.
- Васильева Л.Н.** 2007. Иерархия Линнея и «экстенсionalное мышление» С. 183–212 в кн: И.Я. Павлинов (ред.) *Линнеевский сборник* Сборник трудов Зоологического музея Московского Государственного Университета, Москва, **48**.
- Воронцов Н.Н.** 1999. *Развитие эволюционных идей в биологии*. Издательство «Прогресс-Традиция», Москва, 639 с.
- Дарвин Ч.** 1952. *Происхождение видов*. Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, Москва, 483 с.
- Канаев И.И.** 1963. *Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина*. Издательство Академии наук СССР, Москва – Ленинград, 299 с.
- Кафанов А.И., Борисовец Е.Э. и Волвенко И.В.** 2004. О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях. *Журнал общей биологии*, **65**: 250–265.
- Колчинский Э.И.** 2006. *Эрнст Майр и современный эволюционный синтез*. Издательство КМК, Москва, 149 с.
- Красилов В.А.** 1986. *Нерешенные проблемы эволюции*. Издательство ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 138 с.
- Леонтьев Д.В. и Акулов А.Ю.** 2002. Революция в метатаксономии: предпосылки и результаты. *Журнал Общей Биологии*, **63**: 168–186.
- Линней К.** 1989. *Философия ботаники*. Издательство «Наука», Москва, 452 с.
- Любищев А.А.** 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Издательство «Наука», Москва, 278 с.
- Майр Э.** 1971. *Принципы зоологической систематики*. Издательство «Мир», Москва, 454 с.
- Майр Э.** 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Издательство «Мир», Москва, 460 с.
- Назаров В.И.** 2005. *Эволюция не по Дарвину (Смена эволюционной модели)*. Издательство «КомКнига», Москва, 520 с.
- Орлов Е.В.** 2006. Аристотель об основаниях классификации. *Философия науки*, **2**: 3–31.
- Павлинов И.Я.**, 2007а. Этюды о метафизике современной систематики С. 123–182 в кн: И.Я. Павлинов (ред.) *Линнеевский сборник* Сборник трудов Зоологического музея Московского Государственного Университета, Москва, 48.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. и Царенко П.М.** 2007. Концепция вида и современные задачи систематики водорослей. *Альгология*, **17**: 421–449.
- Полянский В.И.** 1936. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. *Труды Ботанического института Академии наук СССР*. Серия 2. *Споровые растения*, **3**: 7–97.
- Попов И.Ю.** 2005. *Ортогенез против дарвинизма*. Издательство Санкт-Петербургского Государственного университета, Санкт-Петербург, 205 с.
- Преображенский Б.В.** 1982. *Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов*. Издательство «Наука», Москва, 159 с.
- Пробатова Н.С.** 1985. Мятликовые – Роасеae С. 89–382 в кн: С.С. Харкевич (ред.). *Сосудистые растения*

- советского Дальнего Востока, Т. 1. Издательство «Наука», Ленинград.
- Розова С.С.** 1986. *Классификационная проблема в современной науке*. Издательство «Наука», Новосибирск, 223 с.
- Скарлато О.А. и Старобогатов Я.И.** 1974. Филогенетика и принципы построения системы. *Труды Зоологического института АН СССР*, **53**: 30–46.
- Соболев Д.Н.** 1924. *Начала исторической биогенетики*. Государственное издательство Украины, Симферополь, 203 с.
- Филипченко Ю.А.** 1977. *Эволюционная идея в биологии*. Издательство «Наука», Москва, 227 с.
- Чайковский Ю.В.** 2008. *Активный связный мир*. Издательство КМК, Москва, 726 с.
- Ashlock P.D.** 1979. An evolutionary systematist's view of classification. *Systematic Zoology*, **28**: 441–450.
- Atran S.** 1998. Folk biology and the anthropology of science: Cognitive universals and cultural particulars. *Behavioral and Brain Sciences*, **21**: 547–609.
- Barr M.E.** 1978. The Diaportheales in North America with emphasis on Gnomonia and its segregates. *Mycologia Memoir*, **7**: 1–232.
- Benton M.J.** 2000. Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? *Biological Reviews*, **75**: 633–648.
- Bremer B.** 2007. Linnaeus' sexual system and flowering plant phylogeny. *Nordic Journal of Botany*, **25**: 5–6.
- Brummit R.K. and Sosef M.S.M.** 1998. Paraphyletic taxa are inherent in Linnaean classification – a reply to Freudenstein. *Taxon*, **4**: 411–412.
- Caplan A.L. and Bock W.J.** 1988. Haunt me no longer. *Biology and Philosophy*, **3**: 443–454.
- Cowan S.T.** 1962. The microbial species – a macromyth? P. 433–455. In: G.C. Ainsworth, and P.H.A. Sneath (eds.). *Microbial classification*, University Press, Cambridge.
- Cuvier G.** (ed.). 1825. Discours sur les revolutions de la surface du globe. **3**, Paris, 400 p.
- De Queiroz K.** 1992. Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biology and Philosophy*, **7**: 295–313.
- De Queiroz K.** 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of «Mammalia». *Systematic Biology*, **43**: 497–510.
- De Queiroz K.** 1997. The Linnaean hierarchy and the evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of nomenclature. *Aliso*, **15**: 125–144.
- Donoghue M.J. and Cantino P.D.** 1988. Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: a botanical defense of cladism. *Botanical Review*, **54**: 107–128.
- Droser M.L. and Finnegan S.** 2003. The Ordovician Radiation: a follow-up to the Cambrian explosion? *Integrative and Comparative Biology*, **43**: 178–184.
- Dupré J.** 2002. Hidden treasure in the Linnaean Hierarchy. *Biology and Philosophy*, **17**: 423–433.
- Ereshefsky M.** 2001. The poverty of the Linnaean Hierarchy. University Press, Cambridge, 316 p.
- Ereshefsky M.** 2002. Linnaean ranks: Vestiges of a bygone era. *Philosophy of Science*, **69**: S305–S315.
- Geoffroy Saint Hilaire I.** 1830. Principes de philosophie zoologique. Pichon et Didier, Paris, 226 p.
- Gould S.J.** 1982. Punctuated equilibrium – a different way of seeing. *New Scientist*: 137–141.
- Grant V.** 2003. Incongruence between cladistic and taxonomic systems. *American Journal of Botany*, **90**: 1263–1270.
- Haeckel E.** 1874. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. W. Engelmann, Leipzig, 732 p.
- Hibbett D.S. and Donoghue M.J.** 1998. Integrating phylogenetic analysis and classification in fungi. *Mycologia*, **90**: 347–356.
- Hull D.L.** 1965. The effect of essentialism on taxonomy – two thousand years of stasis. I. *British Journal for the Philosophy of Science*, **15**: 314–326.
- Kizirian D. and Donnelly M.A.** 2004. The criterion of reciprocal monophyly and classification of nested diversity at the species level. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **32**: 1072–1076.
- Lamarck J.B.P.A.M.** 1809. *Philosophie zoologique*. Dentu, Paris, 427 p.
- Linnaeus C.** 1751. *Philosophia botanica*. Kiesewetter, Stockholm, 362 p.
- Lumbsch T. and Huhndorf S.M.** 2007. Outline of Ascomycota – 2007. *Myconet*, **13**: 1–58.
- Marshall C.R.** 2006. Explaining the Cambrian «explosion» of animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **34**: 355–384.
- Mayr E.** 1957. Species concepts and definitions P. 1–22. In: E. Mayr (ed.). *The species problem*. American Association for the Advancement of Science, Washington.
- Mayr E.** 1982. The growth of biological thought. Harvard University Press, Cambridge, 975 p.
- Monod M.** 1983. Monographie taxonomique des Gnomoniaceae. *Beiheft zur Sydowia*, **9**: 1–315.
- Nee S.** 2005. The great chain of being. *Nature*, **435**: 429.
- Niklas K.J.** 2001. Taxing debate for taxonomists. *Science*, **292**: 2249–2250.
- Ohl M.** 2007. Principles of taxonomy and classifications: current procedures for naming and classifying organisms. P. 141–166 In: W. Henke and I. Tattersall (eds.). *Handbook of paleoanthropology*. Springer Verlag, Berlin.
- Oken L.** 1831. *Lehrbuch der Naturphilosophie*. F. Fromman, Jena, 501 p.
- Padian K.** 1999. Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Systematic Biology*, **48**: 352–364.
- Pennisi E.** 2001. Linnaeus's last stand? *Science*, **291**: 2304–2307.
- Romero A.** 2008. Typological thinking strikes again. *Environmental Biology of Fishes*, **81**: 359–363.

- Sandvik H.** 2008. Tree thinking cannot be taken for granted: challenges for teaching phylogenetics. *Theory in Bioscience*, **127**: 45–51.
- Schmitz H. and Uddenberg N.** 2007. *A passion for systems. Linnaeus and the dream of order in nature*. Natur och Kultur, Stockholm, 256 p.
- Sloan P.R.** 1985. From logical universals to historical individuals: Buffon's idea of biological species P. 101–140. In: J. Roger and J.-L. Fischer (eds.). *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. Fondation Singer-Polignac, Paris.
- Sosef M.S.M.** 1997. Hierarchical models, reticulate evolution and the inevitability of paraphyletic supraspecific taxa. *Taxon*, **46**: 75–85.
- Stamos D.N.** 2003. *The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Lexington Books, Lanham, 380 p.
- Stevens P.F.** 1994. *The development of biological systematics*. Columbia University Press, New York, 616 p.
- Stevens P.F.** 2006. An end to all things? – Plants and their names. *Australian Systematic Botany*, **19**: 115–133.
- Vasilyeva L.N.** 1999. Systematics in mycology. *Bibliotheca Mycologica*, **178**: 1–253.
- Vasilyeva L.N.** 2005. Paraphyletic taxa: acceptable through extensional aspects. *Taxon*, **54**: 283–284.
- Wheeler Q. and Meier R.** (eds.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia University Press, New York, 230 p.
- Wilson R.A.** (ed.). 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, 325 p.
- Woese C.R.** 2000. Interpreting the universal phylogenetic tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **97**: 8392–8396.
- Wood S.W.** 1994. A hierarchical theory of systematics. *Evolutionary Theory*, **10**: 273–277.