

УДК 160.1

**СТРУКТУРА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ\****А.А. Поздняков*

В статье описаны два способа объяснения упорядоченности биологического разнообразия: картезианский и ньютоновский. Упорядоченность биоразнообразия проявляется в повторностях явлений: в сходстве рядов таксонов (фиксируемом в периодических таблицах), мимикрии, криптических видах, сходстве морфологической изменчивости таксонов (фиксируемом в законе гомологических рядов Н.И. Вавилова), параллелизме отдельных признаков. Количественные соотношения между числом и объемом таксонов отражает вогнутая кривая (правило Виллиса). Биоразнообразие характеризуется самоподобием. Показано, что только в рамках ньютоновского подхода решение проблемы структуры биоразнообразия соответствует научным стандартам.

**Ключевые слова:** биологическое разнообразие, повторность, сходство, правило Виллиса, самоподобие, фрактал, объяснение, картезианство, ньютонианство

Биологическую систематику следует рассматривать как науку о структуре биологического разнообразия. В настоящее время в ней доминирует филогенетическое направление, в формализованном кладистическом варианте которого утверждается, что биоразнообразию может быть упорядочено лишь на основе принципа происхождения, принимаемого в форме кладистического отношения. Таким образом, предполагается, что биологическая система может быть представлена только в форме дерева, отражающего родственные (кладистические) отношения между таксонами.

Сильным аргументом в пользу филогенетической системы является то, что система родственных отношений отражает такую структуру биоразнообразия, механизм образования которой нагляден, т.е. предпочтительность филогенетической системы основана на эволюционной теории, описывающей определенный механизм изменения биоразнообра-

---

\* Работа выполнена при финансовой поддержке программой фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.7.

зия. Аргумент против филогенетической системы состоит в том, что она основана на неявном предположении, что совокупность таксонов и их характеристик представляет собой хаотическое состояние, так что упорядочить этот хаос можно лишь путем установления происхождения таксонов. Такое предполагаемое хаотическое состояние разнообразия подразумевает отсутствие естественной упорядоченности, т.е. упорядоченности, обусловленной какими-то характеристиками таксонов.

Однако естественная упорядоченность биоразнообразия существует, что можно понять из многочисленных, удачных в той или иной степени, попыток разработки конкретных систем с использованием разнообразных принципов упорядочивания [1]. Правда, в качестве существенного недостатка таких систем указывается то, что по сравнению с филогенетической системой механизм образования естественной упорядоченности до сих пор никому не удалось достаточно убедительно обосновать.

Следует заметить, что «порядок» – это многозначное слово, которым обозначается правильное устройство, организованное состояние чего-либо, характеризующееся правильным расположением всех частей. Под правильным расположением понимается последовательность частей, причем можно выявить правило или алгоритм, с помощью которого можно описать или построить последовательность. Любая последовательность состоит из повторяющихся частей, которые совершенно не обязательно должны быть полностью идентичными. Таким образом, естественную упорядоченность биоразнообразия можно будет установить по наличию повторностей в ее структуре.

Повторности в структуре биоразнообразия описывались неоднократно, причем ученые, их обнаружившие, как правило, делали какие-то предположения в отношении механизмов, обуславливающих их возникновение. Такие повторности предварительно можно разделить на две группы: повторности, выявленные среди таксонов, и повторности, выявленные среди признаков.

### **Периодические системы таксонов**

Считается, что описание биоразнообразия приобретает научный характер начиная с линнеевских работ. Поэтому имеет смысл кратко обсудить представления К. Линнея о системе, которая, по его мнению, является Ариадниной нитью ботаники: «Система сама по себе указывает даже на пропущенные растения, каталожный же список – никогда» [2]. По мнению Линнея, в основе ботаники лежат «расположение»

и «именование», причем второе вытекает из первого, т.е. названия растений не являются просто именами, аналогичными именам людей, даваемым при крещении. Названия должны отражать существенные признаки растений: «во фрагментах естественного метода названия основаны на случайных [признаках] и являются как бы заместителями, когда же система будет завершена, необходимо, чтобы они все были изменены исходя из принципа деления [растений этой] будущей системы» [3]. Расположение (или метод) осуществляется двумя способами: синоптически и систематически. Синописис представляет собой дихотомическое деление, и к этому методу Линней относится отрицательно. Систематический метод возможен в двух вариантах: математическом, когда система строится от простого к сложному, и естественном, когда организмы расположены от сложного к простому. Приводимые Линнеем «фрагменты естественного метода» предполагают построение такой системы, в которой не было бы группировки в порядки, так как надродовые категории Линней использовал для облегчения работы с родами, «ибо легче разграничить 10 родов, нежели 100» [4]. Расположение родов в такой системе не было линейным: «все растения проявляют друг к другу сродство, как земли на географической карте» [5].

В основе представлений Линнея лежат постулаты, в целом характерные для мировоззрения его эпохи: 1) природа не делает скачков; 2) природа не терпит пустоты. Они обуславливают непрерывность классификационного пространства и постепенность переходов в нем. Следствием существовавших тогда представлений об одноактности творения является постоянное (неизменное) количество таксонов. Таким образом, с этой точки зрения Естественная система должна иметь комбинативную форму, причем комбинативный метод на основе анализа внешнего сходства путем перебора позволяет заполнить все классификационное пространство.

Комбинативный тип системы должен задаваться изменчивостью нескольких параметров, которые будут формировать метрику таблицы. В большинстве случаев такие таблицы строятся гораздо проще: в строках перечисляются признаки, а в столбцах – подтаксоны, характеризующиеся данными признаками. Таким образом, выявляются параллельные ряды таксонов, члены которых характеризуются одинаковым состоянием каких-либо признаков.

Пожалуй, первым биологом, который обратил внимание на наличие параллельных рядов, был Э. Коп, собравший большой материал по параллелизму разных групп позвоночных. Он выяснил, что близкие таксоны характеризуются полным параллелизмом, более далекие – неполным.

По его мнению, выявленные ряды представляют собой линии развития, обусловленные двумя законами: законом ретардации и акселерации и законом естественного отбора. Следует отметить, что, по мнению Коппа, происхождение родов отличается от происхождения видов, причем можно проследить непрерывную линию видовых признаков и независимую от нее непрерывную линию родовых признаков. Соответственно, происхождение видов обусловлено законом естественного отбора, а происхождение родов – законом ретардации и акселерации. Развитие родов Копп рассматривает по аналогии с развитием особи, но с тем отличием, что «в то время как изменение действительно прогрессирует, внешние особенности остаются неизменными, кроме тех пунктов, которые могут быть названы *пунктами выражения*. Когда *пункт выражения* нового родового типа достигнут, внешние признаки рода у особи во взрослом состоянии выпадают на период воспроизводства, чтобы они были переданы потомству и их потомкам вплоть до другого *пункта выражения* прогресса, который может быть достигнут. Таким образом, последовательность развития не уничтожает линии, окружающие природные типы так, чтобы наша система оказалась неэффективной для их выражения» [6]. Итак, по мнению Коппа, появление новых родов на линиях развития имеет сальтационный характер.

Интересный элемент в представлениях Коппа – мнение о появлении в развитии видовых черт ранее родовых и о более быстром изменении родовых признаков по сравнению с видовыми. На этом основании он считал, что вид без потери своих видовых черт может переходить в другой род. Это мнение Копп распространил и на таксоны более высокого ранга: «Полагая, что новый род может возникнуть на основе перехода некоторого количества видов предыдущего рода в данном отряде без необходимой потери видовых признаков, я думаю, что подотряды и отряды могут появиться в результате этого же процесса. Таким образом, *большое число родов, существующих в одно и то же время, в прошлой или настоящей геологической истории, перешли в другой подотряд или отряд путем принятия или потери признака или признаков группы, в которую они были перемещены, и это без необходимой потери их родовых признаков*» [7].

Среди высших таксонов Копп отмечает *гомологические* группы, члены которых различаются каким-либо признаком, сохраняя типические черты. Например, среди зверей есть два частично гомологических ряда: плацентарные и сумчатые. Копп ввел термин «*гетерология*», который является синонимом «аналогии». Гетерология показывает отношения

родов разных зоологических регионов, а *миметическая аналогия*, представляющая собой поверхностную имитацию, показывает отношения родов одного региона. В качестве примеров миметической аналогии Коп приводит сходство окраски животных географических регионов и ландшафтных зон. Таким образом, словом «гетерология» он обозначил явления, для которых позже А.А. Любищев предложил термин «*стиль*» [8].

Оригинальную систему группы головоногих моллюсков – гониатитов разработал Д.Н. Соболев. Исходя из принципа «изучать – значит сравнивать» он считал, что при сравнении предметы необходимо рассматривать с одной и той же точки зрения. Поэтому система должна быть построена по одному плану, существующие же группировки произведены по принципу «в огороде бузина, а в Киеве дядька». Признаки Соболев делит на две группы: постоянные (устойчивые) и изменчивые (градационные). Комбинации постоянных признаков «длина камеры» и «струйка роста» дают четыре группы гониатитов. Для изменчивого признака «расчленение сутуры» вводятся градации и стадии развития, причем со стадии *Duplices* возможно существование нескольких изомеров, связанных с разными способами удвоения лопастной линии. Помимо усложнения лопастной линии возможно и ее упрощение, поэтому в каждой из четырех групп гониатитов встречаются прогрессивные и регрессивные ряды развития. Встречаются также изменения, не комбинирующиеся, а появляющиеся внезапно, например, замена внешнего сифона внутренним. Такие изменения, в понимании Соболева, являются мутационными. Также он вводит свою номенклатуру, позволяющую по названию определить место рода в системе, например *Ortho-macropliomero-ceras* – гониатит с большой камерой, прямой струйкой роста, с лопастной линией на стадии *Multiplices*.

Итак, система гониатитов Соболева соответствует критерию естественной системы в понимании Любищева – Мейена: положение гониатита в системе обусловлено его свойствами, что в соответствии с линнеевским принципом закреплено в его названии. Для построения системы использовано всего несколько признаков, как устойчивых, так и изменчивых.

По представлению Соболева, устойчивые признаки долго сохраняются неизменными, передаются наследственным путем по законам Менделя, поэтому могут появляться лишь новые комбинации уже существующих признаков. Следствием скрещивания как способа передачи наследственных признаков и образования новых комбинаций является невозможность как монофилии, так и полифилии, и, следовательно, благодаря скрещиванию структура связей между особями представляет собой

сеть. Исходя из этого система принципиально не может иметь древо-видную форму. Изменчивые признаки, в представлении Соболева, не обнаруживают жесткой наследственной устойчивости. Такие признаки и их комбинации обладают способностью развития на протяжении ряда поколений в определенном направлении, но нередко происходит смена направления развития на противоположное.

Градационные признаки могут изменяться одинаковым образом в разных группах организмов. Например, закон филогенетического роста проявляется в различных группах животных. Возможны два направления развития градационного признака. Первое направление, связанное с дифференцированием, увеличением сложности организма, трактуется как прогрессивное развитие. Второе, обратное направление, связанное с дедифференцированием, упрощением организма, рассматривается как регрессивное развитие. Одинаковое направление развития признака в близких линиях отражает закон параллельного развития. Развитие признака с различной скоростью в разных линиях проявляется как филогенетическая *гетерохрония*. Следствием различных скоростей развития признака оказываются также переживание и предварение стадий. Таким образом, Соболев, так же как Коп, считал, что появление новых таксонов обусловлено изменением скорости развития.

Необходимо также заметить, что Соболев в отношении проблемы реальности видов был последователем Ламарка и признавал реальность только особей, поэтому с его точки зрения, всякая система является *искусственной*. Комбинативную систему инфузорий семейства *Ophryoscolecidae* разработал В.А. Догель [9]. Для каждого из четырех родов, выделяемых по строению реснитчатого аппарата, им построена двумерная таблица, в которой по строкам задано увеличение количества шипов (от 0 до 6), а по столбцам – увеличение размера тела. В таблицах оказались незаполненные ячейки, что говорит о возможности открытия новых видов. Однако выяснилось, что по указанным параметрам не все виды помещаются в таблицу. Например, в роде *Ophryoscolex* есть два вида с тремя ярусами шипов, хотя у остальных видов этого рода количество шипов изменяется от 0 до 6. Также выяснилось, что количество шипов представляет собой не постоянный видовой признак, поскольку есть виды, у которых этот признак имеет несколько модусов. По мнению Догеля, таблица отражает *ограниченную потенцию варьирования формы* в пределах данного семейства инфузорий.

Периодическую систему пантопод разработал В.М. Шимкевич [10]. В качестве главного признака, на основании которого формы были рас-

пределены в роды, он использовал количество члеников первых трех конечностей. Разнообразие существующих форм пантопод можно представить в виде двух- или трехмерной таблицы, где по осям показано уменьшение количества члеников. Для всех форм пантопод Шимкевичем построена двумерная таблица, в основу которой легло уменьшение количества члеников первых двух конечностей. Получилось довольно равномерное заполнение таблицы, лишь небольшая часть ячеек оказалась пустой. По мнению Шимкевича, периодическая система применима к группам, в которых все роды связаны единством происхождения. Поскольку он считал, что есть два монофилетических ствола пантопод, следовательно, для каждого ствола необходимо построить свою отдельную таблицу. Для построения этих таблиц по столбцам задано уменьшение количества члеников первой и третьей конечности, а по строкам – уменьшение количества члеников второй конечности.

В основе представлений Шимкевича лежит идея, что все формы пантопод произошли путем упрощения от исходной гипотетической формы *Oronymphon*, характеризуемой максимальным количеством члеников всех конечностей. Проанализировав построенную периодическую таблицу пантопод, Шимкевич пришел к следующим выводам. Во-первых, тогда как генеалогические деревья отражают связи между таксонами очень схематично, поскольку задают единственный путь перехода от одной формы к другой, периодическая система пантопод показывает, что переход от одной формы к другой возможен несколькими путями. Во-вторых, в получившейся таблице есть клетки, в которых находятся несколько родов, а также встречаются случаи, когда один род занимает несколько клеток. По мнению Шимкевича, во многих случаях необходимо роды, находящиеся в одной клетке, объединить в один, а роды, занимающие несколько ячеек, разделить. В-третьих, не исключена возможность существования форм, соответствующих незанятым ячейкам.

Комбинативный метод для построения системы группы грибов – пиреномицетов использован Л.Н. Васильевой [11]. В основе ее представлений лежит утверждение, что исходный тип дает веер форм в результате расхождения по разным признакам. Иными словами, можно говорить о дивергенции признаков, но не форм, поэтому неправомерно противопоставлять дивергенцию и параллелизм. Ряды форм можно сопоставлять в отношении отдельно взятых признаков. Весь спектр форм упорядочивается в виде многомерной комбинативной решетки.

По мнению Васильевой, комбинативная решетка – это инструмент, предназначенный только для целей сравнения и предсказания. Достоин-

ством метода являются: 1) возможность предсказания существования форм с определенными сочетаниями признаков, 2) взвешивание признаков по количеству образуемых ими сочетаний, 3) четкое выделение таксонов для сравнения при обнаружении новой формы, 4) правильное размещение таксонов, переносимых из других групп.

В периодической системе членистых, разработанной В.Я. Павловым [12], элементами таблицы являются *морфофункциональные схемы* жизненных форм, отражающие план строения. В строках этой таблицы показаны уровни организации членистых, различающиеся типом пищеводобывательного аппарата, в столбцах – образ жизни в соотношении с биотопом. Реальное количество морфофункциональных схем оказалось достаточно большим, и его можно было расположить в трехмерной таблице. Для наглядности Павлов сократил число морфофункциональных схем и свел их в двухмерную таблицу. Построенная им система является комбинативно-параметрической и имеет прогностический характер. Так, в процессе работы над системой ученый сконструировал морфофункциональные типы, которым впоследствии были поставлены в соответствие конкретные таксоны.

На основе анализа построенной им системы Павлов пришел к выводу, что эволюция членистых обусловлена совершенствованием способов питания, повлекшим за собой перестройку пищеводобывательных аппаратов, следствием чего были изменение плана строения и переход на новый уровень организации. Также он считает, что «построение периодической системы хотя бы для одного типа указывает на закономерный характер эволюции в целом и возможность построения аналогичных систем для других типов» [13]. Следует заметить, что несмотря на сокращение количества использованных морфофункциональных схем, в таблице остались незаполненные ячейки. Возможно, очень удачной находкой Павлова является использование в качестве элементов таблицы не таксонов, а *морфофункциональных типов*. Это снимает проблему, не всегда решаемую в других вариантах периодических систем, когда один таксон занимает несколько ячеек или одну ячейку занимают несколько таксонов. Однако о перспективности этого нововведения можно будет говорить только тогда, когда будет построена периодическая таблица еще хотя бы для одного типа.

Обзор различных вариантов периодических систем сделан И.Ю. Поповым [14]. Также он разработал и свой вариант периодической системы органического мира, в которой строки отражают сложность организации, а столбцы – уровень продвинутости, ячейки занимают так-

соны ранга класса. В отношении значения периодической системы Попов считает, что с большой долей вероятности «таблица имеет свойства фрактала – структуры, части которой подобны целому, потому что архетипы, так же как параллелизмы и ортогенетические ряды, можно выявить на разных уровнях классификации» [15]. Механизм эволюции, в представлении Попова, имеет следующий вид: воспроизводство живых организмов не является абсолютно точным, поэтому изменения неизбежны на протяжении смены поколений, но направления изменений задаются различными ограничениями. Таким образом, трансформация таксона – это реализация возможностей, заложенных в его архетипе. Собственно говоря, периодические таблицы как раз и помогают выявить эволюционные направления. В отношении построенной Поповым периодической таблицы следует заметить, что строки в ней разной длины.

О повторности в биоразнообразии свидетельствуют также отдельные случаи сходства таксонов, среди которых в первую очередь следует указать на *мимикрию*. Это явление было открыто Г.У. Бейтсом и интерпретировано с точки зрения дарвинизма, о чем говорит одно из современных определений: «*мимикрия затрагивает организм (имитатор), который моделирует сигнальные свойства второго живого организма (модель), воспринимаемые как сигналы интереса третьего живого организма (оператор), так что имитатор выигрывает в приспособленности в результате идентификации его оператором как примера модели*» [16]. Интерес к явлению мимикрии не ослабевает до сих пор [17]. Однако в последнее время не исключается и другой механизм образования сходных форм, связанный с геномными ограничениями в ходе развития [13]. Мюллеровская мимикрия в отличие от бейтсовской относится к организмам, имеющим сходную яркую (предостерегающую) окраску и средства защиты.

К этой же группе явлений следует отнести и наличие *видов-двойников* – видов, особи которых морфологически очень сходны, но различаются кариологически или генетически, так что такие виды оказываются репродуктивно изолированными. Виды-двойники встречаются во многих группах [19], в том числе и в имеющих средства защиты [20]. В этом случае нельзя провести строгое разграничение между мюллеровской мимикрией и видами-двойниками. В последнее время наряду с термином «виды-двойники» (sibling species) стали употреблять термин «*криптические виды*» (cryptic species) [21]. Признается важность изучения этих явлений для решения проблем биоразнообразия [22].

Таким образом, можно проследить ряд сходных форм начиная от криптических видов, практически неразличимых на морфологическом

уровне, до бейтсовской мимикрии, происхождение которой объясняется очень сложным механизмом. Следует также заметить, что Н.И. Вавилов интерпретировал явление мимикрии с точки зрения закона гомологических рядов [23], а Л.С. Берг критиковал дарвиновскую теорию мимикрии с разных сторон. Так, он приводил примеры, когда модель и имитатор обитают на разных территориях, так что отсутствует основание для возникновения мимикрии. Во многих случаях польза от мимикрии весьма неочевидна. Без натяжек с дарвиновских позиций сложно объяснить мимикрию растений [24].

Итак, сходные формы, демонстрирующие упорядоченность биологического разнообразия, широко распространены в природе. Упорядоченность проявляется на всех уровнях таксономической иерархии и в диапазоне от отдельных пар сходных видов до таблиц, включающих десятки и сотни видов. Анализ периодических таблиц показывает, что они *асимметричны*, т.е. столбцы или строки в них разной длины, так как остаются незанятые ячейки. Несмотря на оптимистические предположения многих авторов таких систем о том, что пустые ячейки в будущем при открытии таксонов с соответствующими характеристиками будут заполнены, асимметричность периодических таблиц остается их характерной особенностью. Причем в данном случае нельзя сослаться на отдаленность родства. Например, два близких рода полевок – *Microtus* и *Arvicola* сильно различаются как по количеству видов, так и по морфологическому разнообразию. Таким образом, асимметричность структуры является характерной чертой биологического разнообразия.

Среди предполагаемых механизмов, приводящих к наблюдаемому состоянию биоразнообразия, указываются естественный отбор [25], изменение скорости роста [26], ограниченность изменчивости [27], упрощение строения [28], эволюция биоты путем дифференциации подтаксонов в надтаксоны [29]. Во всех этих версиях невозможно найти какую-то общую основу. Как бы то ни было, методологически периодические таблицы строятся на принципах, обозначенных Линнеем и задающих возможность комбинативного упорядочения разнообразия. Однако асимметричность таблиц демонстрирует, что комбинативность не может быть единственной основой упорядоченности.

### **Гомологические ряды признаков**

Гомологические ряды признаков в определенном смысле можно рассматривать как конструкцию, обратную периодическим таблицам.

Так, в данном случае ячейки таблицы занимают состояния признаков, а не таксоны. Ряды таксонов характеризуются не сходством подтаксонов, а одинаковым состоянием признаков.

Первым биологом, обратившим внимание на это явление, был Э. Коп, который составил таблицу гомологических состояний кровеносной системы у разных групп позвоночных [30].

В 1920 г. Н.И. Вавилов опубликовал работу «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», которую он затем перерабатывал и переиздавал. По его представлениям, совокупность признаков, характеризующих особей данного конкретного вида, можно разделить на две части: *радикал* – комплекс признаков, дифференцирующий один вид от другого, и *варьирующие признаки*, состояния которых одинаковы у близких видов. Такое разделение признаков Вавилов выразил следующей формулой:  $L_1(a+b+c+d\dots)$ ,  $L_2(a+b+c+d\dots)$ , в которой  $L_1$  и  $L_2$  обозначают радикалы, а буквы в скобках – варьирующие признаки. Последние могут иметь разные модусы, которые можно отразить цифрой при букве, и тогда формула усложняется.

В последнем прижизненном издании указанной работы (1935 г.) Вавилов показал гомологическую изменчивость разных видов злаков, представив таблицу, в которой приведены как обнаруженные, так и не зафиксированные состояния различных признаков. Закон гомологических рядов сформулирован им следующим образом: «1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что... зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. 2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» [31]. Как можно видеть из формулировки закона, полнота рядов изменчивости связывается с генетической близостью таксонов.

Гомологические ряды изменчивости привлекают внимание биологов, однако, как правило, их интерпретируют как параллелизмы, или параллельную изменчивость [32]. В теоретическом отношении важен закон родственных отклонений, или правило Кренке, сформулированное Н.П. Кренке [33] по отношению к феногенетической изменчивости, т.е. изменчивости структур отдельного индивида, которую легко выявить в случае растений как модульных организмов. Это правило вполне можно распространить также на таксоны и кратко выразить следующим об-

разом: морфологическая изменчивость данного таксона может включать в себя состояния признаков, не характерных для данного таксона, но характерных для близкого таксона. На этом основании Кренке признавал условность предложенного Вавиловым деления признаков на радикал и изменчивую часть.

Сходные ряды признаков выявляются не только на современном материале, но и в филогенетических линиях. Яркий параллелизм в возникновении новых признаков проявляется при формировании крупных таксонов, что связывается с выработкой новой морфофизиологической организации. Для этого явления, когда в нескольких группах независимо возникают те или иные признаки, входящие в синдром нового таксона, пока нет общего названия, а в конкретных случаях оно дается по формирующемуся таксону, например «*тетраподизация*» [34], «*маммализация*» [35], «*артроподизация*» [36], «*ангиоспермизация*» [37] и др.

В случае позвоночных животных выявляются достаточно четкие филогенетические линии, позволяющие говорить о параллельном развитии тех или иных признаков. В отличие от позвоночных, формирование членистоногих происходило несколько иным способом, характерные черты которого описаны А.Г. Пономаренко: «...Анализ строения древних членистоногих и близких животных показывает, что их ранняя эволюция происходила не в виде филогенетического дерева, а в виде газона со множеством параллельных ветвей, практически полностью заполняющих пространство логических возможностей. Синдром признаков, характеризующих разные таксоны, не набирается постепенно в ходе эволюции, но создается достаточно случайным вырезанием целых областей в многомерном пространстве признаков. Даже в таких важнейших признаках как положение рта, наличие членистости, характер придатков, сходные уровни продвинутости достигаются многократно и независимо. При этом невозможно выделить никаких признаков, которые могли бы выступать в роли “ключевых ароморфозов”» [38]. Хотя не следует исключать, что такое впечатление о формировании членистоногих могло сложиться в связи с гораздо меньшей представленностью ископаемых остатков этого таксона по сравнению с позвоночными.

К этой же группе явлений следует отнести *итеративную эволюцию*, под которой понимают последовательное замещение таксонов во времени, при этом каждый из них происходит от одного и того же родительского таксона, длительно существующего. Итеративная эволюция рассматривается в качестве особого случая широко понимаемого явления *параллелизма* и фиксируется во многих группах [39].

Некоторые примеры параллельного развития признаков трактуются как свидетельство наличия «колеблющихся тенденций», заключающихся в периодическом изменении модальностей признаков в филогенезе. Это явление достаточно широко распространено, причем оно имеет место у таксонов разных рангов [40].

Таким образом, в изменчивости разных таксонов обнаруживается сходство по той или иной совокупности признаков. Параллелизм признаков широко распространен, причем он выявлен как у современных форм, так и во временных последовательностях.

### Правило Виллиса

Материал, изложенный в предыдущих разделах, говорит о том, что упорядоченности биоразнообразия, в том числе и в морфологическом аспекте, присуща асимметричность. Количественные расчеты, проделанные Дж. Виллисом в рамках гипотезы «age and area» (размер ареала увеличивается с возрастом таксона), дали очень интересные результаты. Так, несмотря на разную продукционную способность растений и различные механизмы распространения семян и спор, выявленная зависимость между размером ареала и возрастом таксона имеет одну и ту же форму – вогнутой кривой, причем эта зависимость наблюдается у таксонов, распространенных в разных регионах. Также вогнутой кривой описывается соотношение частот родов и видов как у растений, так и у животных [41].

Полученный результат привел Виллиса к выводу, что вогнутая кривая является универсальным принципом, отражающим количественные соотношения между таксонами и их характеристиками. В дальнейшем исследовании он попытался сделать выбор между двумя возможными механизмами, дающими вогнутую кривую: «теорией дифференциации» и теорией естественного отбора. Результатом трех десятков тестов явился вывод, что вогнутая кривая не может быть объяснена с селекционистской точки зрения. В итоге Виллис пришел к дуалистической модели эволюционного процесса: «эволюция и естественный отбор, вероятно, в высшей степени независимы, и они работают под прямым углом друг к другу» [42], причем «эволюция происходит в направлении, которое можно назвать нисходящим направлением от семейства к разновидности, но не в восходящем, требуемом теорией естественного отбора» [43]. На последнем утверждении Виллиса основывается современная кладистика [44].

Вогнутая кривая (гиперболическая зависимость, гиперболическое распределение, ранговое распределение), описывающая соотношение

частот родов и видов, рассматривается как базовый принцип таксономии, получивший название правила, или закона, Виллиса. Следует также отметить, что аналогичные распределения известны также в других областях биологии. Объяснения правила Виллиса очень разнообразны. Так, А.Э. Филиппов выводит математическую формулировку правила Виллиса, рассматривая его как описывающее результат дискретности процесса видообразования, определяемого, в свою очередь, случайностью обнаружения свободных экологических ниш [45]. Следовательно, альтернативная гипотеза должна основываться на представлении о непрерывности процесса видообразования, определяемого закономерным обнаружением свободных экологических ниш. Надо сказать, что представление о непрерывности процесса видообразования преобладает у современных биологов, однако оно никак не связывается с процессом закономерного обнаружения свободных экологических ниш.

Используя модель географического видообразования, В.К. Равин и А.В. Рубанович также выводят математическую формулировку правила Виллиса, хотя они и признают, что математический вывод формулы не зависит от предположений относительно конкретного механизма видообразования [46]. Другие версии объяснения этого правила основываются на предположении, что вогнутая кривая описывает результат наложения двух независимых случайных процессов, в качестве которых предлагаются процессы возникновения видов и возникновения родов [47], эволюции и естественного отбора [48], видообразования и дивергенции признаков [49], сохранения сходства и приспособления к новым условиям [50]. В более сложной модели ранговое распределение объемов ныне существующих родов выводится на основе наложения процессов, когда видообразование и вымирание происходят случайно и независимо, а новые роды формируются путем случайного дробления вымирающих родов [51]. При этом большое значение придается наличию положительной обратной связи, когда при одинаковой вероятности появления нового вида большие роды имеют больше шансов увеличить свой объем по сравнению с небольшими.

Из предположения Э. Майра [52] о независимости процессов видообразования и дивергенции признаков вытекает следствие, что распределение признаков, с помощью которых дифференцируются виды, должно иметь случайный характер. Поскольку количество видов характеризует объем рода и, следовательно, данное распределение отражает именно распределение родов по их объему, при переводе эволюционной терминологии (видообразование, дивергенция) на язык таксономии можно

говорить об отсутствии корреляции между объемом родов и признаками, с помощью которых характеризуются роды. В таком случае альтернативной гипотезой будет наличие корреляции между объемом и характеристикой родов.

Такая альтернативная гипотеза была сформулирована А.В. Свиридовым, который, тем не менее, предположил вероятностный характер распределения родовых признаков, отличающих роды друг от друга. Основываясь на анализе определительных ключей, он пришел к мнению, что правило Виллиса связано с законом гомологических рядов Вавилова, так как «гомологическая изменчивость в стволах пропорциональна расстоянию между ними» [53], что определяется вероятностью «возникновения одних и тех же изменений признаков в различных стволах в зависимости от расстояния между ними» [54]. Эта точка зрения в конечном счете постулирует связь между объемом родов и дифференциальными признаками и является альтернативой объяснению Майра.

Определительные ключи рассматриваются в качестве средства таксономического анализа. С учетом того, что Свиридов рассматривает правило Виллиса в связи с диагностическими ключами, для проверки наличия такой связи был проанализирован характер распределения признаков в них. Выяснилось, что вогнутой кривой описывается распределение признаков по количеству ссылок на них в ключах, относящихся как к определению родов, так и к определению семейств [55]. Если бы существовала связь между характером распределения дифференциальных признаков и правилом Виллиса через посредство закона гомологических рядов Вавилова, то во втором случае следовало бы ожидать худших результатов.

Наиболее радикальным объяснением правила Виллиса является точка зрения А.И. Кафанова и В.В. Суханова, которые не видят в нем биологического смысла и считают, что объем таксона определяется из соображений удобства. В своей работе они пытаются обосновать то, что распределение Ципфа отражает плотность распределения случайной величины [56]. Однако представление о том, что вогнутая кривая отражает плотность распределения случайной величины, может считаться корректным исключительно с математической точки зрения, так как при статистических исследованиях  $\alpha$  priori, принимается, что формирование измеряемого параметра (признака) данного объекта статистической совокупности не зависит от формирования признаков других объектов данной статистической совокупности. Если же, как можно понять из названия статьи этих авторов – «О зависимости между числом и объе-

мом таксонов», речь идет о *зависимости между двумя величинами*, то при случайном характере такой зависимости получилось бы облако значений, приблизительно равномерно заполняющее плоскость, образованную данными величинами. Поскольку выявляется совершенно иная картина, приходится говорить о наличии *корреляции между этими величинами*. Поэтому поиск интерпретации вогнутой кривой возможен лишь путем сравнения *разных типов зависимости* двух величин. Тут возможны разные варианты, но, на мой взгляд, наиболее перспективным из них является сопоставление вогнутой кривой с колоколообразной кривой.

С математической точки зрения то, что распределено по нормальному закону, т.е. имеет форму колоколообразной кривой, характеризуется максимальной энтропией, или максимальной неупорядоченностью. Появление асимметрии колоколообразной кривой в этом плане можно интерпретировать как уменьшение энтропии и, соответственно, увеличение упорядоченности. Тогда чем больше асимметрия, тем выше степень упорядоченности. Вогнутую кривую можно интерпретировать как экстремальный случай асимметрии колоколообразной кривой, следовательно, совокупность объектов, количественные характеристики которой отражаются вогнутой кривой, обладает сильной степенью упорядоченности. В отношении интерпретации вогнутой кривой имеется и более сильное высказывание: «практической альтернативой асимптотически гиперболическому распределению является не какое-то другое распределение, но хаос» [57].

С этой же точки зрения можно интерпретировать и закон Ципфа. Так, если все слова из какого-нибудь словаря расположить текстуально в случайном порядке, то мы получим бессмысленный неструктурированный текст. Структуризация текста заключается в разбиении его на предложения, которые, в свою очередь, имеют определенную синтаксическую структуру. Конструкция предложений вносит в текст повторность, следовательно, его упорядочивает. Таким образом, осмысленность текста возможна лишь на основе его упорядоченности.

Итак, если рассматривать гиперболические распределения как альтернативные нормальным, то тогда они характеризуют совокупности, которым в той или иной мере присуща упорядоченность. С этой точки зрения биологическое разнообразие, характеризующееся как раз гиперболическим распределением по различным параметрам, является упорядоченным. Очевидно, что эти параметры (объем таксона или частоты модальностей дифференциальных признаков) оказываются только маркерами наличия порядка. Если рассматривать жизнь как процесс, в ходе

которого уменьшается энтропия и, следовательно, увеличивается упорядоченность, то в таком случае придется признать, что *упорядоченность изначально присуща живому*. Если это так, то таксономическое разнообразие, являющееся аспектом биологического разнообразия и понимаемое как упорядоченная совокупность таксонов, не может быть обусловлено внешними упорядочивающими факторами.

В целом правило Виллиса следует рассматривать как описывающее проявление упорядоченности таксономического разнообразия и полученное с помощью количественных оценок соотношения объемов надтаксонов и подтаксонов. Вогнутая кривая выявляется также при количественном анализе других сторон таксономического разнообразия, в частности при оценке встречаемости состояний признаков в разных таксонах. В случае, когда невозможны количественные оценки, проявление упорядоченности таксономического разнообразия устанавливается путем фиксации повторностей в его структуре, что демонстрируют периодические таблицы таксонов или гомологических рядов признаков.

### **Фрактальность биоразнообразия: картезианское и ньютоновское обоснование**

Итак, одной и той же кривой описывается соотношение объемов таксонов как одного ранга в разных группах, так и разных рангов в рамках одной группы. Объекты, характеризующиеся таким свойством, называются *самоподобными*. Самоподобие является одним из основных свойств *фракталов*. Это означает, что выделенная часть фрактала по каким-то характеристикам подобна целому, соответственно, разные части подобны друг другу. Теория фракталов подробно разрабатывается в математике, причем изначально под фракталом подразумевалась *самоподобная геометрическая фигура*.

Поскольку таксономическое разнообразие рассматривается как фрактальный объект, описываемый методами *фрактальной геометрии* [58], возникает вопрос: насколько связаны *самоподобие* и *геометрия*? Можно ли назвать фракталом *самоподобный негеометрический объект*? Ответ будет скорее положительным, так как самоподобием обладают музыкальный темперированный строй И.С. Баха, колебание биржевого курса, система счисления, которым трудно приписать геометрическую форму. Даже если связывать термин «фрактал» исключительно с геометрической самоподобной фигурой, то и в этом случае можно найти выход. Например, можно принять, что класс самоподобных объек-

тов включает в себя подкласс фракталов и подкласс негеометрических самоподобных объектов. На мой взгляд, в данном случае не имеет смысла умножать термины, поэтому говоря о фрактальности таксономического разнообразия, следует фокусировать внимание на его *самоподобии*, а не на геометрической методологии, поскольку нас интересует именно самоподобие таксономического разнообразия. Очевидно, акцент на геометрии фракталов делается в силу ее наглядности. Таким образом, применение термина «фрактальная геометрия» по отношению к таксономическому разнообразию выходит за пределы первоначальной области его применения.

Работы, посвященные фрактальности таксономического разнообразия, Д.Б. Гелашвили с соавторами [59] делят на две группы: *объясняющие* [60] и *обосновывающие* [61] данную фрактальность. Свою статью эти авторы относят ко второй группе: «...Строгого обоснования самоподобия эволюционного процесса до сих пор представлено не было. В настоящей работе мы предлагаем два направления, условно названные нами “сэмплинговым” и “топологическим”, которые косвенным образом могут быть использованы для достижения указанной цели. Разнообразие жизни на Земле является продуктом эволюционного процесса, поэтому в особенностях структуры таксономического разнообразия можно видеть отражение реальных свойств эволюции. Есть веские основания ожидать, что таксономическое разнообразие как реплика естественного разнообразия фрактально организованного органического мира, также обладает фрактальной структурой» [62]. Упомянутые авторы не приводят критерии, руководствуясь которыми они относят аргументацию к объяснению или обоснованию. Также из контекста цитируемой статьи становится понятным, что, по мнению ее авторов, статус процедуры обоснования более высокий по сравнению со статусом процедуры объяснения. Так ли на самом деле? Попробуем разобраться в этом. Прежде всего рассмотрим общепринятые значения этих терминов.

Итак, *«объяснение* (в методологии науки) – познавательная процедура, направленная на обогащение и углубление знаний о явлениях реального мира посредством включения этих явлений в структуру определенных связей, отношений и зависимостей, дающее возможность раскрыть существенные черты данного явления» [63], а *«обоснование* – способ убеждения в истинности (правильности) чего-либо, напр. мысли или действия. Это обоснование в широком его значении, оно не связано необходимо с логикой. Обоснованием в этом смысле служат и логическое доказательство, и эксперимент, и обычный опыт. ...Доказательство и обоснование

соотносятся между собой скорее как логика и *аргументация*. ...Обоснованию должна сопутствовать убедительность, а убедительность никогда не бывает абсолютной. Уже Платон отмечает разницу между понятиями “убеждать” с помощью разумного (скажем сегодня – логически верного) довода, обращенного к рассудку, и понятием “внушать” с помощью доводов, обращенных к сердцу, к чувству, к интуиции» [64].

Из приведенных определений следует, что объяснение является процедурой, имеющей достаточно строгий и обезличенный характер и относящейся только к знанию, а обоснование адресовано читателю или собеседнику и имеет целью его в чем-то убедить. Соответственно, обоснование может включать в себя как объяснение, так и другие доводы. Также понятно, что одного читателя изложенное в статье обоснование может убедить, а другого – нет, так как *убедительность* обоснования зависит, в том числе, и от *согласия* читателя с приводимыми доводами.

В узком смысле обоснование может рассматриваться как процедура установления связи между *основанием* и *обосновываемым*, в ходе которой для обосновываемого определяются характеристики основания. В нашем случае необходимо привести доводы, что таксономическое разнообразие обладает свойством фракталов, а именно, самоподобием. Для этого достаточно продемонстрировать несколько примеров подобия характеристик разных таксонов, чтобы принять утверждение о фрактальности таксономического разнообразия. Кстати, такие примеры в ряде упомянутых здесь статей [65] имеются, следовательно, их можно отнести к работам, *обосновывающим* фрактальность разнообразия. Однако это обоснование Гелашвили с соавторами явно *не убеждает*. Возможно, причина в том, что аргументация, содержащаяся в этих статьях, в контексте мировоззрения критикующих авторов не является убедительной. Можно вспомнить, что еще Виллис считал, что обнаруженные им закономерности не объясняются дарвиновской теорией.

С этой точки зрения обоснование следует рассматривать как процедуру нахождения места понятия или модели, отражающих либо моделирующих какой-либо объект или явление, в структуре некой теории, или выявления принципа, который может рассматриваться в качестве основания, следствием которого будут данные факты, или установления отношений с другими понятиями либо моделями в рамках научной картины мира нужного нам масштаба. Иными словами, обоснование будет определяться вписанностью модели в принятое представление о структуре мира и о порядке вещей в нем. Тогда задача обоснования фрактальности таксономического разнообразия будет заключаться в том, чтобы

проинтерпретировать эту фрактальность в рамках некоей теории (метатеории) или картины мира. В нашем случае возможны два основных варианта такой интерпретации.

Первый вариант связан с картезианской картиной мира, в рамках которой считается, что все пространство заполнено материей, а в основе явлений лежит движение частей материи, которое возможно при контакте или давлении этих частей (тел). Объяснение какого-либо явления заключается в установлении цепочки контактов действующих (движущихся) тел. В широком смысле в рамках картезианской картины мира способ решения проблем заключается в поиске *механизма* или выяснении частных условий, определяющих некое положение или состояние реальности. Надо сказать, что такой подход необходим в некоторых случаях, например в медицине или психотерапии. Искусство врача или психотерапевта, заключающееся в умении выявить конкретные причины, приведшие к патологии в конкретном случае, является залогом успешного излечения.

Биология с середины XIX в. развивается главным образом в контексте картезианской картины мира, что накладывает характерный отпечаток на объяснение биологических явлений. Предполагается, что любое биологическое явление должно быть интерпретировано в контексте эволюционной теории, под которой понимаются дарвинизм и его производные. В целом влияние картезианства выражается в поиске и обосновании *механизма* эволюции, а в частности – в описании конкретных условий, приведших к наблюдаемому состоянию, или в построении модели, имитирующей *процесс* возникновения данного биологического объекта или структуры. Например, в рамках картезианской картины мира обоснование фрактальности таксономического разнообразия заключается в попытках построить математическую модель *процесса*, результатом которого оказывается совокупность явлений, описываемых вогнутой кривой.

Второй вариант обоснования фрактальности таксономического разнообразия связан с ньютоновской картиной мира, в рамках которой внимание фокусируется на законах или закономерностях, определяющих структуру мира. С этой точки зрения таксономическое разнообразие упорядочено и организовано в соответствии с принципом самоподобия, который верифицируется разнообразным статистическим материалом. Так, проявление самоподобия фиксируется, в частности, в периодических системах и гомологических рядах. Количественные оценки параметров таксономического разнообразия дают вогнутую кривую. В контексте ньютоновской картины мира надо наблюдаемые явления объяс-

нять исходя из принципа самоподобия, а не самоподобие выводить из каких-то иных оснований. Математическая формула, описывающая форму вогнутой кривой, должна быть единой для всех таксонов. Такая формула, выведенная путем усреднения формул, описывающих структуру разных таксонов, вряд ли будет «убедительной» для большинства биологов, придерживающихся картезианства, в контексте которого предполагается, что каждый таксон должен обладать уникальной характеристикой. Вывод же такой формулы дедуктивным способом в настоящее время невозможен из-за неразвитости по историческим причинам того варианта теоретической биологии, в котором описывались бы структура мира и порядок вещей в нем, основанный на ньютоновской картине мира. Поэтому в существующих условиях оптимальным решением будет ограничиться определенным спектром значений параметров этой кривой.

Вполне очевидно, что обоснование фрактальности таксономического разнообразия возможно в рамках как картезианской, так и ньютоновской картины мира, однако его убедительность будет определяться философскими предпочтениями конкретного ученого. Но следует заметить, что эти картины мира делают акцент на разных аспектах реальности, поэтому указанные варианты обоснования не могут исключать друг друга. Вследствие несоизмеримости этих аспектов указанные два подхода к обоснованию фрактальности таксономического разнообразия можно сопоставить только в плане перспективности, прогностичности получаемых результатов для дальнейшего развития таксономии.

Так, картезианский подход нацелен на интерпретацию биологических явлений с точки зрения эволюционной теории, т.е. на выяснение их происхождения, особенностей, деталей, частностей. Однако данные, полученные в результате анализа конкретного случая, остаются справедливыми лишь для него и не могут быть в строгом смысле распространены на другие случаи. В рамках этого подхода параметры вогнутых кривых, полученные для разных таксонов, интерпретируются как индивидуальные характеристики данных таксонов [66]. Таким образом, в контексте картезианского подхода на основании параметров кривой, полученной для одного таксона, мы ничего не можем сказать о параметрах кривой, которая будет вычислена для других таксонов. Эту неопределенность усугубляет наличие существенной субъективной составляющей. Например, в систематике нередко складывается ситуация, когда представления разных ученых о структуре какого-либо таксона значительно различаются. В этом случае мы получим кривые с разными параметрами для одно-

го таксона, и они будут отражать не его индивидуальную характеристику, а представления о структуре таксона данных систематиков. Поэтому общим недостатком картезианского подхода является уникальный характер получаемых результатов, причем из-за отсутствия критериев для сравнения данных эти результаты имеют «личностный» характер. Типичность картезианского подхода в отношении успешности развития научной дисциплины, в которой он применяется, демонстрирует история физики, чей успех связан с развитием ньютоновской картины мира.

Ньютоновский подход нацелен на объяснение частных случаев путем подведения их под общие законы. С этой точки зрения вогнутая кривая с определенными параметрами может служить критерием естественности структуры таксона, т.е. чем ближе к предполагаемому идеалу вычисленные параметры кривой для конкретного таксона, тем точнее выявлена его структура. Соответственно, чем сильнее отличаются параметры вычисленной кривой от идеальных, тем хуже выявлена структура таксона, иными словами, хуже разработана его система. Из двух вариантов представлений о структуре таксона следует выбрать тот, который ближе к предполагаемому идеалу. Если таксономическое разнообразие является собой самоподобный объект, то чем ближе друг к другу распределения параметров таксонов в группе, тем более естественна система данной группы. Таким образом, в контексте ньютоновского подхода сопоставление вычисленных параметров распределения с предполагаемым идеальным распределением позволяет оценить степень близости полученных результатов к данным, предполагаемым теорией, т.е. в отличие от картезианского подхода здесь имеется возможность сравнения эмпирических данных и теоретической модели. Итак, в рамках ньютоновского подхода на основе сравнения параметров, характеризующих структуру таксона, с теоретической моделью можно сделать вывод либо о необходимости проведения дополнительных исследований для уточнения структуры таксона, либо о хорошем соответствии выявленной структуры теоретическим представлениям. С этой же точки зрения параметры распределения можно использовать в качестве критерия оценки полноты представленности таксонов в палеонтологической летописи, по крайней мере на родовом уровне.

В заключение следует сказать несколько слов о роли философии науки в развитии естествознания. Анализ объяснений структуры биологического разнообразия выявил влияние философских предпосылок, осознаваемых или, чаще, не осознаваемых, на способы объяснения, причем в данном случае перспективное направление исследований связано с нью-

тоновской картиной мира, так как в методологическом аспекте в контексте ньютоновского подхода возможно описание структуры разнообразия с применением общепризнанных критериев научности. Таким образом, методологический анализ позволяет не только выявить философские предпосылки научных теоретических построений, но и оценить перспективность того или иного направления, в котором ведутся исследования.

Не менее интересным представляется и субъективный аспект деятельности ученых. Синтетическая теория эволюции разрабатывается явно в русле картезианской картины мира [67]. Современная систематика, имеющая филогенетический характер, предполагает эволюционные основания, т.е. она также является картезианской. Тупиковость этого направления в естествознании ясно демонстрирует история физики. Как показывает анализ, перспективность исследований в области структуры биоразнообразия связана с ньютоновской картиной мира. Поэтому вполне актуален вопрос: способны ли по крайней мере современные систематики мыслить вне рамок картезианской картины мира, т.е. способны ли они заняться поиском закономерностей и законов, не сосредоточиваясь на механизмах, приводящих к таким закономерностям? Или картезианство уже настолько проникло в стиль мышления биологов, что они не способны ни на что иное, кроме как «измышлять гипотезы» о «механизмах» биологических явлений?

### Примечания

1. См.: *Cope E.D.* On the origin of genera // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1868. – V. 20. – P. 242–300; *Schimkewitsch W.M.* Über die Periodizität in dem System der Pantopoda // Zoologischer Anzeiger. – 1906. – Bd. 30, H. 1/2. – S. 1–22; *Соболев Д.Н.* Наброски по филогении гониатитов // Известия Варшавского Политехнического института. – 1914. – Вып. 1. – С. 1–191; *Догель В.А.* Ход развития видов в семействе Ophryoscolecidae // Архив русского протистологического общества. – 1923. – Т. 2. – С. 89–104; *Васильева Л.Н.* Комбинативный принцип в систематике пиреномицетов // Комаровские чтения. – 1985. – Вып. 32. – С. 14–56; *Павлов В.Я.* Периодическая система членистых. – М.: Изд-во ВНИРО, 2000; *Попов И.Ю.* Периодические системы и периодический закон в биологии. – С.-Петербург; Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2008.

2. *Линней К.* Философия ботаники. – М.: Наука, 1989. – С. 93.

3. Там же. – С. 175.

4. Там же. – С. 95.

5. Там же. – С. 32.

6. *Cope E.D.* On the origin of genera. – P. 270.

7. *Ibid.* – P. 287.

8. См.: *Лобицев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – С. 237.

9. См.: Догель В.А. Ход развития видов в семействе Ophryoscolecidae.
10. См.: Schimkewitsch W.M. Über die Periodizität in dem System der Pantopoda; Шимкевич В.М. Многоколенчатые (Pantopoda). – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1929.
11. См.: Васильева Л.Н. Комбинативный принцип в систематике пиреномицетов.
12. См.: Павлов В.Я. Периодическая система членистых. – С. 176.
13. Там же. – С. 176.
14. См.: Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. – С. 124.
15. Там же. – С. 124.
16. Vane-Wright R.I. On the definition of mimicry // Biological Journal of The Linnean Society. – 1980. – V. 13. – P. 4.
17. См.: Козо-Полянский Б.М. Проблемы мимикрии в ботанике. – Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1939; Endler J.A. An overview of the relationships between mimicry and crypsis // Biological Journal of The Linnean Society. – 1981. – V. 16. – P. 25–31; Sherratt T.N. The evolution of Müllerian mimicry // Naturwissenschaften. – 2008. – V. 95. – P. 681–695.
18. См.: Naisbit R.E., Jiggins C.D., Mallet J. Mimicry: developmental genes that contribute to speciation // Evolution & Development. – 2003. – V. 5. – P. 269–280.
19. См.: Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. – М.: Наука, 1983; Крыскоп С.В. К распространению нетопьрей комплекса *Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus* (Chiroptera, Vespertilionidae) в России // Plecotus et al. – 2007. – Т. 10. – С. 36–46.
20. См.: Michener C.D. Sibling species of *Trigona* from Angola (Hymenoptera, Apinae) // American Museum Novitates. – 1959. – No.1956; Bertsch A., Schweer H., Titze A., Tanaka H. Male labial gland secretions and mitochondrial DNA markers support species status of *Bombus cryptarum* and *B. magnus* (Hymenoptera, Apidae) // Insectes Sociaux. – 2005. – V. 52. – P. 45–54.
21. См.: Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мильто К.Д. и др. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Доклады Академии наук. – 2001. – Т. 376, № 5. – С. 707–709; Fritz U., Fattizzo T., Guicking D. et al. A new cryptic species of pond turtle from southern Italy, the hottest spot in the range of the genus *Emys* (Reptilia, Testudines, Emydidae) // Zoologica Scripta. – 2005. – V. 34. – P. 351–371; Hafner M.S., Light J.E., Hafner D.J. et al. Cryptic species in the mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami* // Journal of Mammalogy. – 2005. – V. 86. – P. 1095–1108.
22. См.: Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S. et al. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends in Ecology & Evolution. – 2007. – V. 22. – P. 148–155.
23. См.: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – С. 50.
24. См.: Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. – Петербург: Госиздат, 1922.
25. См.: Cope E.D. On the origin of genera. – P. 290; Gordon I.J., Edmunds M., Edgar J.A. et al. Linkage disequilibrium and natural selection for mimicry in the Batesian mimic *Hypolimnas misippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Afrotropics // Biological Journal of The Linnean Society. – 2010. – V. 100. – P. 191.
26. Cope E.D. On the origin of genera. – P. 272; Соболев Д.Н. наброски по филогении голячатых. – С. 91.
27. Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. – С. 126.
28. См.: Шимкевич В.М. Многоколенчатые (Pantopoda). – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1929. – Вып. 1. – С. XXXV.
29. См.: Васильева Л.Н. Иерархическая модель эволюции // Журнал общей биологии. – 1998. – Т. 59, № 1. – С. 10.

30. См.: *Cope E.D.* On the origin of genera. – P. 256.
31. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – С. 82.
32. См.: *Кренке Н.П.* Феногенетическая изменчивость. – М.: Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. – Т. 1; *Ангерманн Р.* Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1973. – Т. 3. – С. 104–118; *Поздняков А.А.* Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журнал общей биологии. – 1995. – Т. 56, № 2. – С. 172–178; *Васильев А.Г., Васильева И.А.* Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мероники. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009.
33. См.: Кренке Н.П. Филогенетическая изменчивость. – Т. 1.
34. См.: *Воробьева Э.И.* Процессуальный подход к проблеме «тетраподизации» // Палеонтологический журнал. – 2008. – № 2. – С. 13.
35. См.: *Татаринов Л.П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. – М.: Наука, 1976. – С. 152.
36. См.: *Пономаренко А.Г.* Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 146.
37. См.: *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука, 1989. – С. 174.
38. *Пономаренко А.Г.* Данные палеонтологии о происхождении членистоногих. – С. 153.
39. См.: *Раун Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. – М.: Мир, 1974.
40. См.: *Иванов А.В.* Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1998.
41. См.: *Willis J.C.* Age and Area: a Study in Geographical Distribution and Origin of Species. – Cambridge: Cambridge Univ. press, 1922.
42. *Willis J.S.* The Course of Evolution by Differentiation or Divergent Mutation Rather Than by Selection. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1940. – P. 191.
43. Ibid.
44. См.: *Поздняков А.А.* Основания кладистики: критическое исследование // Журнал общей биологии. – 1996. – Т. 57, № 1. – С. 91–103.
45. См.: *Филиппов А.Э.* Дискретное видообразование и закон Виллиса // Журнал общей биологии. – 1984. – Т. 45, № 3. – С. 410–418.
46. См.: *Равин В.К., Рубанович А.В.* Географическое видообразование и количественная структура таксона // Доклады Академии наук. – 1982. – Т. 263, № 1. – С. 247–250.
47. См.: *Yule G.U.* A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J.C. Willis // Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Ser. B. – 1924. – V. 213. – P. 21–87.
48. См.: *Willis J.S.* The Course of Evolution by Differentiation or Divergent Mutation Rather Than by Selection.
49. См.: *Майр Э.* Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971.
50. См.: *Заренков Н.А.* Теоретическая биология: Введение. – М.: Изд-во МГУ, 1988.
51. См.: *Reed W.J., Hughes B.D.* On the size distribution of live genera // Journal of Theoretical Biology. – 2002. – V. 217. – P. 125–135.
52. См.: *Майр Э.* Принципы зоологической систематики.
53. *Свиридов А.В.* Ключи в биологической систематике: теория и практика. – М.: Изд-во МГУ, 1994. – С. 170.
54. Там же. – С. 171.

55. См.: Поздняков А.А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 4. – С. 326–335.
56. См.: Кафанов А.И., Суханов В.В. О зависимости между числом и объемом таксонов // Журнал общей биологии. – 1981. – Т. 42, № 3. – С. 345–350.
57. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. – М.: Ин-т компьютер. исслед., 2002. – С. 475.
58. См.: Гелаишвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 2. – С. 128.
59. Там же. – С. 116.
60. См.: Павлинов И.Я. Слово о современной систематике // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 1996. – Т. 34. – С. 7–54; Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журнал общей биологии. – 1996. – Т. 57, № 1. – С. 5–43.
61. См.: Burlando B. The fractal dimension of taxonomic systems // Journal of Theoretical Biology. – 1990. – V. 146. – P. 99–114.
62. См.: Гелаишвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия. – С. 129.
63. Швырев В.С. Объяснение // Новая философская энциклопедия. – М.: Мысль, 2010. – Т. 3. – С. 137.
64. Новосёлов М.М. Обоснование // Новая философская энциклопедия. – М.: Мысль, 2010. – Т. 3. – С. 126.
65. См.: Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. – Семантические аспекты биоразнообразия.
66. См.: Burlando B. The fractal dimension of taxonomic systems. – P. 108–109.
67. См.: Поздняков А.А. Понятие естественного отбора в дарвинизме и синтетической теории эволюции // Философия науки. – 2013. – № 1 (56). – С. 93–106.

Дата поступления 14.04.2014

Институт систематики и экологии  
животных СО РАН, г. Новосибирск  
pozdneyakov@eco.nsc.ru

### ***Pozdneyakov, A.A. The structure of biological diversity***

The paper describes two ways used to explain the order in biological diversity: the Cartesian and Newtonian ones. The order in biodiversity shows itself by repeatability of phenomena: similarity of taxa series (recorded in periodic tables), mimicry, cryptic species, similarity of taxa morphological variability (reflected in Vavilov's law of homologous series), and parallelism of individual traits. Ratio of the number of taxa and their volume is represented by a concave curve (Willis' rule). Self-similarity is a characteristic feature of biodiversity. We show that solving the problem of the structure of biodiversity in compliance with scientific standards is possible only by the use of the Newtonian approach.

**Keywords:** biodiversity; repeatability; similarity; Willis' rule; self-similarity; fractal; explanation; Cartesianism; Newtonianism