

ПРИНЦИП НЕПРЕРЫВНОСТИ ЛЕЙБНИЦА И КОНЦЕПЦИЯ ГОМОЛОГИИ В БИОЛОГИИ

Александр Александрович Поздняков — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института систематики и экологии животных СО РАН. E-mail: pozdnyakov@eco.nsc.ru

В статье обсуждается влияние принципа непрерывности Лейбница на формирование концепций плана строения и гомологии в биологии. Концепция плана строения создавалась для обоснования структурной тождественности всех живых объектов. Понятие гомологии употреблялось для обозначения тождественных элементов в плане строения. Однако тестирование гипотезы непрерывности органического мира на сравнительно-анатомическом материале показало невозможность сведения строения всех животных к одному плану. Идея эволюции дала возможность представить непрерывность органического мира в форме исторической последовательности. С эволюционной точки зрения гомология была проинтерпретирована как гомогения, что позволило рассматривать непрерывность органического мира на суборганизменном уровне. Однако тестирование этой гипотезы на эмбриологическом материале показало, что морфологические структуры, тождественные согласно первому критерию гомологии Ремана и происходящие эпигенетическим способом, не являются гомогенными, что не позволяет признать непрерывность органического мира. Базовые концепции классических биологических дисциплин (сравнительная анатомия, систематика, эволюционистика) могут быть согласованы лишь на основе принципа дискретности.

Ключевые слова: философия биологии, принцип непрерывности, план строения, гомология, гомогения.

LEIBNIZ'S PRINCIPLE OF CONTINUITY AND THE CONCEPT OF HOMOLOGY IN BIOLOGY

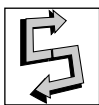
Alexandr Pozdnyakov — PhD Senior researcher, Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS

This article discusses the problem of the influence of the Leibniz' continuity principle on the concept of structural plan and homology formation in biology. The concept of body plan was established for the justification of the thesis about the structural sameness of the all living objects at the organismal level. However, the continuity hypothesis testing which was made on the comparative anatomical material has showed the impossibility of reducing the animals structure explanation to the single plan. The idea of organic evolution has made it possible to present the continuity of the organic world as a historical consistency. From an evolutionary point of view homology was interpreted as a homogeneity. That made it possible to consider the continuity of the organic world on the suborganismal level. This hypothesis was tested on the embryological material. The results, however, showed that the morphological structures, which seemed to be identical according to the first criterion of the Remane homology and occurred epigenetically, are not really homogenic. This fact does not allow us to recognize the continuity of the organic world on the suborganismal level.

The key concepts of classical biological disciplines (comparative anatomy, systematics, evolutionism) could be reconciled only on the basis of the discrete principle.

Key words: philosophy of biology, principle of continuity, body plan, homology, homogeneity.





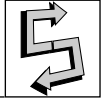
Понятию *гомологии* в биологии чуть больше 150 лет. Оно рассматривается в качестве одного из базовых понятий эволюционной теории. В частности, эволюционная интерпретация сравнительно-анатомического материала невозможна без этого понятия. В наше время понятие гомологии применяется при сравнении последовательности нуклеотидов ДНК и аминокислот в белках. Очень высокую значимость этого понятия для биологии демонстрирует идея *гомологического мышления*, возникшая по аналогии с популяционным мышлением [Ereshefsky, 2012: 382].

За прошедшее время смысл этого понятия неоднократно менялся, что породило запутанную терминологию, нацеленную на уточнение значений [см.: Бляхер, 1976; de Pinna, 1991; Mindell, Meyer, 2001; Kleisner, 2007; Захаров-Гезехус, 2008]. Некоторые ученые отрицают значимость понятия гомологии при сравнительных исследованиях [Nelson, 1970; Борхвардт, 1988]. Эта негативная оценка основывается на формальном характере понятия гомологии, отсутствии у него содержательного наполнения. Также это понятие появилось в определенном теоретическом контексте.

Принцип непрерывности

Принцип непрерывности Лейбница следует рассматривать в двух аспектах. Во-первых, согласно представлениям Лейбница, «все в универсуме связано таким образом, что *настоящее таит в себе в зародыше будущее* и всякое настоящее состояние естественным образом объяснимо только с помощью другого состояния, ему непосредственно предшествовавшего. Отрицать это — значит допускать в мире существование пустых промежутков, hiatus'ов, отвергающих великий принцип достаточного основания и заставляющих нас при объяснении явлений прибегать к чудесам или к чистой случайности» [Лейбниц, 1982: 211–212]. В этом аспекте принцип непрерывности представляет собой основу, позволяющую связать в единую последовательность совокупность явлений и вещей в пространстве и времени и тем самым обосновать *континуальность* материального мира.

Отрицание разрывов, пустых промежутков между вещами демонстрирует связь представлений Г.В. Лейбница с представлениями Р. Декарта и их направленность против представлений И. Ньютона. В этом аспекте, по мнению Лейбница, следует говорить о связи принципа непрерывности с принципом *достаточного основания*. Таким образом, в контексте лейбницианской и картезианской философий *достаточно* продемонстрировать последовательность вещей в пространстве и времени, чтобы дать *исчерпывающее* объяснение состояния универсума.



Второй аспект принципа непрерывности, выражаемый афоризмом «природа никогда не делает скачков», связан с принципом *тождественности неразличимых вещей*. Согласно принципу *всеобщих различий*, вещи не могут быть совершенно одинаковыми и всегда можно найти какое-то свойство, отличающее одну вещь от другой. Даже одна и та же вещь, если она изменяется с течением времени, не тождественна самой себе в разные моменты времени. Однако, несмотря на то что в природе нет двух совершенно одинаковых вещей, различия между ними могут быть настолько малы, что мы не в состоянии их заметить. Но это также означает, что между двумя хорошо различимыми вещами должны существовать промежуточные, различия между которыми исчезающе малы, так что они должны составлять непрерывный переход между хорошо различимыми вещами. Промежуточные вещи не всегда присутствуют в универсуме в значительном количестве, так что необходим специальный поиск для их обнаружения.

По мнению Лейбница, принцип непрерывности должен играть важнейшую роль в естественной истории: «Существует тесная связь между людьми и животными, между животными и растениями и, наконец, между растениями и ископаемыми; ископаемые же в свою очередь находятся в теснейшей связи с телами, которые нашим чувствам и воображению кажутся мертвыми и бесформенными. Закон непрерывности требует, чтобы и *все особенности одного существа были подобны особенностям другого, если только существенные определения первого подобны существенным определениям второго*. Закономерность естественных явлений, таким образом, образует не что иное, как такую цепь, в которой различные роды явлений настолько тесно связаны, что ни чувственным восприятием, ни воображением невозможно точно установить тот самый момент, когда одно кончается и начинается другое» [Лейбниц, 1982: 213].

Итак, во-первых, принцип непрерывности является философской основой метода установления *тождественности* вещей (структурный аспект принципа непрерывности). Для биологии принятие его в качестве руководящей идеи означает, что все живые существа должны описываться с единой точки зрения, т.е. они должны рассматриваться как организованные в соответствии с одним и тем же *планом строения*. Во-вторых, универсум рассматривается как упорядоченный на основе принципа непрерывности, т.е. предполагается, что все вещи составляют *непрерывную последовательность* (континуальный аспект принципа непрерывности). Как руководящая идея для биологии это означает, что все живые существа должны рассматриваться как находящиеся в родстве (непрерывной связи) друг с другом.

Ученые классической эпохи в своих исследованиях руководствовались принципом непрерывности в его первом аспекте. Так, К. Лин-



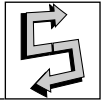
ней описывал растения по единой схеме и считал, что «все виды растений имеют цветок и плод; даже если зрение их не улавливает. Семена *мхов* [открыты] нами. Цветки *Летны* изображены *Валиснером*. Цветки *фукусов* (*Fuci*) наблюдал *Реомюр*. Цветки *Pilularia* исследовал *Б. Жюссье*. Тычинки *грибов* описал *Мукели*» [Линней, 1989: 86]. Более того, он видел общность строения растений и животных: «Чашечка может считаться *срамными губами* (*cunni labia*) или даже *крайней плотью клитора* (*praeritium*). Венчик может быть принят за малые *срамные губы* (*nympheae*). Тычиночные нити, которые проводят сок к пыльникам, рассматриваются как *семенные сосуды*. Пыльники — суть *мужские яичники* (*testiculi*). Рыльце — *вульва*, соответствующая той части, которая у женского пола выделяет *детородную лимфу*. Столбик соответствует *влагалищу* или *фаллопиевой трубе*, хотя этой последней и менее точно. Завязь — *яичник*, так как содержит зачатки семян» [Линней, 1989: 88]. Учитывая, что Линней классифицировал себя как сексуалиста в ботанике, такое «сексуальное» сравнение растений и животных вполне ожидаемо.

Натуралисты, используя принцип непрерывности в качестве методологического предписания, сопоставления между растениями и животными делали достаточно осторожно, тогда как философы предавались безудержным фантазиям. Например, Ж.Б. Робине считал, что между разными объектами нет существенных различий, так как они устроены в соответствии с одним *прототипом*: «Всегда существовало только одно существо, прототип (prototype) всех существ, бесчисленными и разнообразными вариациями на всевозможные лады которого являются последние» [Робине, 1936: 387]. В качестве такого прототипа он видел животное и считал, что все существа — от животных до минералов — образуют единую цепь. Таким образом, Робине не только в растениях, но и в минералах, к которым он относил также окаменевшие остатки животных, видел животность: способность питаться, расти и размножаться.

Вполне очевидно, что для обоснования непрерывности органического мира научными методами была необходима формализация сравнительных исследований.

План строения

В качестве методологической основы сравнительной анатомии была предложена концепция *плана строения*. Формирование этой концепции шло постепенно, причем потребовалось отграничить ее от некоторых близких концепций. Так, Ж. Бюффон крайне негативно отзывался о системе Линнея и считал, что никаких классов, порядков и родов в природе не существует. Исключение он делал лишь в отно-

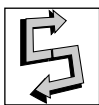


пении видов, образуемых группами особей, дающих плодовитое потомство. Также Бюффон предполагал, что для особей каждого вида существует *общий прототип* (*prototype général*), по которому моделируются индивиды. Прототип является внутренней формой (*moule intérieur*), представляющей собой «силу», в соответствии с которой распределяются органические молекулы в процессе формирования особи, а эта «сила» поддерживает в индивидах жизнь [Канаев, 1966: 154].

Бюффон принимал принцип непрерывности в качестве методологического предписания и считал, что между растениями и животными нет существенных различий, что они устроены по одному *плану* и образуют единую цепь существ. В данном случае выявляется связь с идеями Робине: «Единство плана расширяется на весь органический мир, включая растения. Переход к низшим формам жизни по ступеням “лестницы” есть уже “деформация” общего плана, его искажение и обеднение. Бюффон уже не указывает на сходство (гомологию) частей, ибо такого у позвоночных с беспозвоночными и тем более с растениями по существу уже нет, но есть сходство основных функций, которые Бюффон и отмечает, — питание, развитие и воспроизведение. Единство “плана” в известной мере как бы пронизывает всю “лестницу” сверху донизу. Лестница, таким образом, рассматривается как огромный ряд вариаций все одной и той же темы. Идея ее для Бюффона сливается с идеей прототипа, единого плана органического мира» [Канаев, 1966: 157]. Из цитаты следует, что И.И. Канаев здесь видит общность идеи *прототипа*, моделирующего индивиды в рамках одного вида, и идеи *плана*, в соответствии с которым устроены все живые существа. Но Бюффон использует в этих случаях разную терминологию, поэтому отождествление прототипа и плана представляет собой явную натяжку.

Создатель науки *морфологии* И.Ф. Гёте считал, что эта наука «должна содержать учение о форме, об образовании и преобразовании органических тел» [Гёте, 1957: 104]. Целью морфолога, по его мнению, является описание и упорядочение наличного разнообразия форм, а орудием исследования является *тип*, под которым понимается «общая схема, которой были бы подчинены как человек, так и животные, с помощью которой можно было бы сравнивать между собой классы, роды и виды и судить о них» [Гёте, 1957: 146]. Он видел сходство всех животных в том, что, по его мнению, все развитые существа имеют три отдела.

Продолжателем дела Бюффона был Э. Жоффруа Сент-Илер, который также считал, что все животные построены по одному плану. Существенный аспект этого плана составляет не форма или функция органов, а порядок их расположения по отношению друг к другу [Ка-

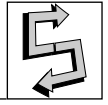


наев, 1963: 186]. О нем и его знаменитом споре с Кювье будет сказано далее, так как сначала следует сказать об идеях самого Ж. Кювье.

В основе представлений Кювье лежит концепция особи как *организма*, т.е. особь рассматривалась им как состоящая из иерархически структурированных, функционально взаимодействующих частей: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие» [Кювье, 1937: 130].

Основываясь на аристотелевских представлениях о первичности функций, Кювье выстраивает иерархию функций с точки зрения их общности. Главные функции — возникновение путем размножения, рост посредством питания, уничтожение путем смерти — свойственны всем организмам. Другие функции свойственны лишь отдельным группам организмов. Например, животным свойственны функции *ощущения и движения*, которые выполняют органы чувств и опорно-двигательная система. Регуляцию их деятельности осуществляет нервная система. Эти животные функции определяют характер функций и строение органов следующего уровня иерархии. Так, для осуществления животных функций необходима функция *пищеварения*, представленная соответствующими органами: органами для разделения пищи, желудком для ее накопления, соками для ее расщепления. Растения, не имеющие животных функций, соответственно не имеющие нервной и опорно-двигательной систем, не нуждаются и в пищеварительной системе. Для осуществления животных функций нужна также кровеносная система, переносящая питательный раствор ко всем органам. С кровеносной системой непосредственно связана и дыхательная, так как кровеносная система переносит не только питательные вещества, но и кислород. Эти функции — пищеварения, кровообращения и дыхания, а также некоторые другие — выделения, потоотделения — составляют иерархический уровень витальных функций [Russel, 1916: 32].

Таким образом, в соответствии с иерархией функций следует выстраивать и иерархию систем органов. Кювье разделил органы и системы органов по их положению в иерархии на главные (необходимые, господствующие) и подчиненные, менее важные. По его представлениям, мозг и ствол нервной системы образуют своего рода центр животных функций, а сердце и другие органы кровообращения — центр витальных (вегетативных) функций. Характер строения этих систем составляет основу подразделений животного царства, причем главные органы комбинируются так, что создается впечатление их расположения в определенном порядке, своем для каждого подразделения.

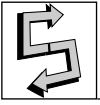


Таким образом, в отличие от Бюффона, Жоффруа Сент-Илера, Гёте и других ученых Кювье на основании сравнительно-анатомических исследований пришел к выводу, что животные устроены в соответствии с четырьмя планами строения. Терминологически Кювье различает *тип* (type) и *план строения* (plan commun). Если план строения — это порядок расположения главных органов, то тип (type primitif) — это наиболее совершенное животное, стоящее в начале ряда деградации [Наммен, 1981: 10]. В основе каждого плана строения лежит свой определенный порядок расположения органов. По представлениям Кювье, между животными, устроенными в соответствии с разными планами, нет переходных форм.

Концепция четырех планов строения, которую Кювье разработал на основе сравнительно-анатомического материала, была обоснована К.М. Бэром эмбриологическим материалом. Обширные наблюдения над развитием куриного эмбриона позволили Бэру сделать несколько утверждений, и некоторым из них он придал статус закона. Так, большое разнообразие строения на ранних стадиях эмбриогенеза, которое сглаживается на поздних стадиях, привело его к выводу, что «не материя, но *сущность* (идея, по взгляду новой школы) возникающей животной формы управляет развитием плода» [Бэр, 1950: 219]. Основной закон развития заключается в том, что «из гомогенного, общего постепенно возникает гетерогенное, частное» [Там же: 225]. Таким образом, в отличие от *роста*, развитие представляет собой *дифференцировку*.

Выделение в развитии стадий, характеризующихся разной степенью дифференцировки, необходимо для установления естественной системы: «Следует различать степень образования животного тела и тип организации. *Степень образования животного тела* состоит в большей или меньшей степени гетерогенности его элементарных составных частей и отдельных отрезков всего сложного аппарата, одним словом, в *большем гистологическом и морфологическом обособлении*» [Там же: 297]. По степени развития гетерогенных элементов можно оценить относительную высоту организации не только разных стадий онтогенеза одной формы, но и дефинитивных стадий различных форм. Чем более дифференцировано тело, тем выше его организация. Однако невозможно всех животных выстроить в один ряд согласно высоте их организации, так как они построены в соответствии с несколькими планами строения.

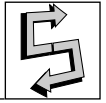
Терминологически *тип* в понимании Бэра соответствует *плану строения* в понимании Кювье: «*Типом* я называю характер расположения органических элементов и органов. Это расположение есть выражение известных основных отношений между отдельными проявлениями жизни организмов, например между его воспринимающим и выделяющим полюсами. Тип совершенно отличен от ступени раз-



вития, таким образом, один и тот же тип может охватывать разные ступени развития и наоборот, та же самая ступень развития может быть достигнута в различных типах. *Сочетание ступени развития с типом и дает в первую голову отдельные большие группы животных, которые названы классами*» [Там же: 298–299]. В соответствии с характером расположения частей он устанавливает четыре типа (группы животных — Haupttypen), в целом сопоставимых с четырьмя ветвями (embranchement) Кювье. Вариации главного типа, связанные с разными степенями образования, дают подчиненные типы, которые можно сопоставить с классами. Последние в свою очередь «делятся на меньшие вариационные группы, которые мы называем семействами и которые отражают не только главный тип, но отражают и тип класса — с особыми модификациями, которые образуют признаки семейства. Модификации меньшей степени в этих признаках семейства дают роды. Так дело идет и дальше, вплоть до видов и разновидностей» [Там же: 314].

Итак, определяя тип как план строения, Бэр соотносит его с конкретной группой, поэтому у него получается, что каждая группа должна иметь свой тип: «Различные формы то в большей, то в меньшей степени отклоняются от главного типа (Haupttypus). Конечно, и сам тип нигде не выдержан в чистоте, но лишь в известных модификациях. Поэтому, как мне кажется, совершенно необходимо, чтобы те формы, у которых их биологический характер выражен сильнее всего, наиболее уклонялись бы от основного типа (Grundtypus)» [Там же: 326]. С точки зрения Бэра, главный тип характеризует группу ранга типа и проявляется он на низшей ступени развития, и чем больше ступеней развития проходит эмбрион, тем дальше он удаляется от главного типа. Это отклонение от главного типа происходит не по одной линии, как оно представляется лестницей существ, а по расходящимся траекториям, обусловленным тем, что «развитие каждой отдельной определенной животной формы определяется двумя обстоятельствами: 1) прогрессирующим развитием животного тела благодаря растущему гистологическому и морфологическому обособлению; 2) последовательным образованием из общих форм более специальных» [Там же: 327]. Таким образом, Бэр первым предложил теорию расходящегося развития, создав тем самым предпосылки для возникновения представлений о дивергенции и филогенетическом древе.

Каждый тип как план строения осуществляется в соответствии со своим планом развития: «Каждая органическая форма в отношении к ее типу является тем, что она *есть*, благодаря тому способу развития, который в данном случае *имеет место*. План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому тип можно познать в полноте только из его способа развития. Этот последний и выявляет различия в зародышах, перво-



начально сходных в своих существенных чертах. Чтобы породить это многообразие, здесь должны действовать на зародыши различные условия или образовательные силы» [Там же: 362]. Подчиненные категории представляют собой вариации основного типа. Они воспроизводят его в расположении частей, но эти части модифицируются в разных направлениях, обусловленных приспособлением к условиям существования, например к наземной, водной или воздушной среде.

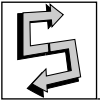
Вполне очевидно, что сторонники одного плана строения рано или поздно должны были вступить в дискуссию со сторонниками четырех планов строения. Формальным поводом для спора Жоффруа и Кювье стала работа учеников Жоффруа, в которой была сделана попытка обосновать организацию по одному плану моллюсков и позвоночных. Кювье только критиковал эту работу и не предлагал иной точки зрения на проблему организации животных, однако его исследования, обосновывающие организацию животных в соответствии с четырьмя планами строения, были слишком хорошо известны. Главный итог спора в научном отношении следующий: *плана строения, единого для всех животных, не существует.*

В общем концепция единого плана строения рассматривалась в качестве метода, позволяющего установить непрерывность органического мира путем обоснования тождественности строения всех живых существ. Так как фактические данные однозначно показали, что такого единого плана строения не существует, этот результат фальсифицировал и сам принцип непрерывности. В данном случае логично было бы отказаться от этого принципа и принять в качестве руководящей идеи *принцип прерывности (дискретности)*, что, кстати, и сделал сам Кювье.

Однако история показывает, что дальнейшее развитие понятийного аппарата сравнительной анатомии пошло по другому пути — отказа от плана строения как универсального метода описания тождественности и переноса применения принципа непрерывности на низший структурный уровень. Тогда в качестве метода установления непрерывности была принята идея тождественности (гомологии) *элементов строения* живых существ.

ГОМОЛОГИЯ

Жоффруа, отвечая на критику Кювье, пытался сформулировать свое представление о гомологии в форме «теории аналогов», возводя им к учению Аристотеля, но отражающей не соответствие функций органа у разных животных, как это предполагал Аристотель, а его положение в плане строения. Эту свою теорию он пытался разъяснить в диспуте с Кювье на заседании 1 марта 1830 г. в шести пунктах, но

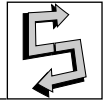


формулировки не отличались ясностью и систематичностью. По представлению Жоффруа, при исследовании «аналогий» следует придерживаться того, что 1) форма и функция органов не имеют значения; 2) в качестве первого объекта изучения необходимо придерживаться только одного элемента в исследовании; 4) необходима математическая точность для описания каждого отдельного анатомического элемента; 6) «для того чтобы всюду сравнивать одинаковое, теория аналогов всегда придерживается одного порядка вещей. В этом отношении неизбежно исключается все прочее. Она не может быть одновременно анатомической и физиологической. Прежде чем определять, какова функция этого тела, надо чтобы сначала оно само было установлено, надо чтобы оно существовало независимо от его формы и его использования» [Geoffroy, 1830; цит. по: Канаев, 1976: 153]. В сущности в последнем пункте дается более широкая формулировка положения, приведенного в первом пункте. Жоффруа подчеркивал, что 3) «аналогия» относится не к органам в целом, а к материалам, из которых устроены органы. Также, по его мнению, 5) теория аналогов является инструментом открытий [Канаев, 1976: 152–153].

Жоффруа в качестве критерия гомологии отвергал сходство формы и одинаковость функции. Не упоминал он в качестве критерия гомологии положение органа в плане строения, потому что не смог обосновать одного плана для всех животных. Поэтому в качестве критерия гомологии ему пришлось сослаться на материалы, из которых устроены органы, но что он под ними понимал, Жоффруа так и не смог объяснить.

Однако только критерий положения позволил корректно ввести понятие гомологии в сравнительную анатомию, что сделал Р. Оуэн, который некоторое время работал в лаборатории Кювье, посещал лекции Кювье и Жоффруа [Канаев, 1963: 275]. Оуэн дал следующее определение гомологии: «Соответствующие части различных животных, являясь одноименными, технически называются “гомологичными”. Этот термин используется логиками, как синонимичный “омониму”, и геометрами, как обозначающий “стороны подобных фигур, которые противостоят равным и соответствующим углам”, или относящийся к частям, имеющим одни и те же пропорции» [Owen, 1848: 5].

Здесь следует обратить внимание на то, что Оуэн пояснял это понятие посредством геометрической аналогии. С этой точки зрения геометрическая фигура должна соответствовать плану строения, а элемент фигуры — части организма. Тогда тождественность частей определяется их одним и тем же положением в плане строения (первый критерий гомологии Ремане). Однако в таком случае применение гомологии возможно лишь при сопоставлении животных, устроенных по одному плану. Например, Гёте применял остеологический тип



только в отношении млекопитающих. Итак, обосновать непрерывность всего органического мира в структурном отношении на основе концепции гомологии в оуэновской трактовке невозможно.

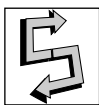
Гомогения

В дальнейшем была сделана попытка обосновать непрерывность всего органического мира как исторической последовательности, чему способствовало появление дарвинизма, давшего повод противопоставить типологию и эволюционизм. С этой точки зрения потеря интереса к типологии во второй половине XIX в. объясняется именно распространением дарвинизма, что не соответствует действительности.

В XVIII в. структура биоразнообразия описывалась с помощью метафоры географической карты или таблицы сходств и различий. В контексте кювьеровской типологии структура биоразнообразия описывалась с помощью метафоры дерева (*embranchement*). С этой точки зрения непрерывность следует предполагать лишь в пределах одного дерева (ствола), между разными стволами должен быть разрыв. Таким образом, географическая карта и дерево — это символы разных способов выражения непрерывности органического мира, разворачивающейся в *пространстве*. Добавление к пространственной развертке *временного* компонента не вносит ничего принципиально нового в эту схему. Следует также напомнить, что ископаемые формы стали широко описывать лишь с начала XIX в. Сама основа для описания непрерывности биоразнообразия во времени сформировалась лишь в 1840-х гг., когда впервые была составлена геохронологическая шкала. Поэтому неправомерно интерпретировать представления Кювье 1830 г. и представления Дарвина 1859 г. как противопоставление креационизма и эволюционизма. Например, с представлениями Кювье вполне совместим сальтационизм¹.

Дарвинизм исходит из идеи мелких малозаметных изменений, происходящих в течение длительного периода, т.е. эта теория осно-

¹ Одной из причин некорректного восприятия места дарвинизма в теоретической биологии является отсутствие общего термина, обозначающего различные теории развития биоты во времени. Так, в настоящее время термин «эволюция» употребляется в двух основных значениях. Во-первых, для обозначения развития биоты в общем без выделения каких-то ее особенностей. С этой точки зрения к эволюционным следует относить и сальтационные теории. Во-вторых, для обозначения такого развития биоты, которое осуществляется путем медленных, малозаметных изменений, т.е. для обозначения дарвинизма и других эволюционных теорий, основанных на *градуализме*. С этой точки зрения словосочетание «скачкообразная эволюция» представляет собой оксюморон. Учитывая распространенность в настоящее время идеи, обозначаемой как «глобальный эволюционизм», а также то, что под понятием «эволюция» явно или неявно подразумевается градуализм, вряд ли можно предложить приемлемое терминологическое решение.



ываается на принципе непрерывности. В контексте этой теории считается, что сходство обусловлено общим происхождением, а различия — случайными причинами. Также дарвинизм заимствовал метафору дерева, упростив ее до принципа дивергенции. Очевидно, на этих основаниях можно попытаться дать трактовку гомологии в историческом контексте как временной последовательности частей. В методологическом отношении тождественность несходных частей обосновывается наличием непрерывного ряда переходных форм между ними (третий критерий гомологии Ремане).

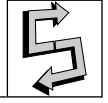
Новая трактовка гомологии была дана Э. Ланкестером. Согласно его представлениям, термином «гомология» обозначаются два разных понятия. Одно из них основывается на идее общего происхождения: «Структуры, которые генетически связаны в такой степени, что они имеют один источник (*single representative*) у общего предка, можно назвать *гомогенными*» [Lankester, 1870: 36]. Термином «гомоплазия» Ланкестер обозначил сериальную гомологию, а также другие случаи сходства структур, имеющих разное происхождение, например четырехкамерное сердце млекопитающих и птиц. Таким образом, согласно представлениям Ланкестера, гомопластичными являются такие структуры, которые гомологичны согласно первому критерию гомологии Ремане (кроме сериальной гомологии), но не гомологичны согласно третьему критерию гомологии Ремане, а гомогеничные структуры гомологичны согласно обоим критериям Ремане. Из исторической трактовки гомологии вытекает несколько важных следствий.

Во-первых, трактовка гомологии как гомогении говорит о ненадежности первого критерия гомологии Ремане и соответственно о второстепенности плана строения для обоснования непрерывности живого универсума. Следовательно, принцип непрерывности может выполняться лишь на уровне структур, являющихся частями индивида.

Во-вторых, гомоплазией объясняется значительное количество явлений, обозначаемых как параллелизмы и конвергенции, а также реверсии, атавизмы и рудименты [Hall, 2003: 412]. Таким образом, область фактологии, в которой может быть поддержана идея непрерывности органического мира, значительно сужается.

В-третьих, установление непрерывности универсума на уровне суборганизменных структур говорит об их относительной самостоятельности в методологическом отношении. С этой точки зрения особь может рассматриваться как мозаика признаков, независимых друг от друга, каждый из которых имеет начало в собственном источнике.

В-четвертых, гомология в оуэновской трактовке, предполагающая идентичность элементов в плане строения, определена только по отношению к морфологическим структурам. Например, можно ста-



вить проблему гомологии передних конечностей (это структуры) позвоночных животных, но нельзя говорить о гомологии крыльев (это органы) птиц и летучих мышей [Поздняков, 2003: 60]. Отказ от плана строения как основы, в контексте которой только и возможно установление гомологии структур, привело к тому, что стали ставить проблему гомологии и органов, и признаков, причем под признаком в настоящее время понимается любая особенность особи [Roth, 1984: 20].

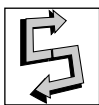
В-пятых, гомоплазия подразумевает независимое возникновение на одной и той же основе сходных морфологических структур, т.е. эпигенетический способ их формирования. С этой точки зрения гомогения, подразумевающая преемственность (непрерывность) элементов в строгом смысле, должна основываться на преформизме в развитии [Wagner, 1989: 53].

Эрнст Геккель предложил теорию гастреи для объяснения происхождения животных, согласно которой все многоклеточные животные происходят от колониального простейшего, имеющего форму сферы, состоящей из одного слоя клеток [Haeckel, 1874]. В онтогенезе животных этому предполагаемому предковому состоянию соответствует стадия бластулы, переходящая затем в стадию гастролы. С этой точки зрения развитие всех типов животных является эпигенетическим. Это положение было позже подтверждено эмбриологическими данными, согласно которым начало онтогенетического развития крайне разнообразно, но в процессе онтогенеза пути развития «конвергируют» так, что приводят к формированию структур, гомологичных согласно первому критерию гомологии Ремане [Brigandt, 2006: 323].

Итак, историческая трактовка гомологии, основанная на понятии гомогении, неспособна обосновать непрерывность всего живого универсума. Таким образом, можно признать, что принцип непрерывности фальсифицирован на уровне не только индивидов, но и их частей.

Ортология

Технический прогресс в последние десятилетия привел к созданию достаточно дешевых технологий, позволяющих определять последовательности мономеров ДНК. Вполне естественно, что понятие гомологии стали использовать и на молекулярном уровне. Были созданы новые термины: *ортология*, обозначающая гомологические последовательности ДНК, воспроизводящиеся в череде поколений путем копирования, и *паралогия*, обозначающая гомологические последовательности ДНК, произошедшие в результате удвоения последовательности в пределах одного индивида [Theissen, 2005: 202]. Паралогию следует рассматривать в качестве молекулярного аналога сериальной



гомологии Оуэна. Паралогические последовательности также копируются в череде поколений, но в контексте принципа непрерывности значение имеют только ортологические последовательности.

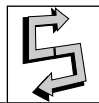
Есть концептуальные различия между морфологической гомологией и гомологией молекулярных последовательностей. В случае морфологии гомология является обоснованием *сходства* тождественных морфологических структур, но не наоборот. Поэтому определение гомологии морфологических структур как сходства является некорректным. В случае молекулярных последовательностей, наоборот, на основании сходства последовательностей делается суждение об их гомологии.

Статистические данные показывают отсутствие корреляции между последовательностями ДНК и функциями РНК и белков, кодируемыми ДНК [Кунин, 2014]. Аргументом в пользу отсутствия корреляции между последовательностями ДНК и морфологическими структурами является существенная перестройка филогенетической системы, сделанная в последние десятилетия на основе сходства последовательностей ДНК. Это несовпадение объясняется существованием нескольких уровней гомологии [Dickinson, 1995: 119], на каждом из которых гомологизация объектов производится независимо. С этой точки зрения разные концептуальные подходы к гомологии на молекулярном и морфологическом уровнях отражают независимость этих структурных уровней. Однако из этого утверждения следует, что гомология (сходство) последовательностей мономеров ДНК не может служить подкреплением гомологии (тождественности) морфологических структур.

Связать эти уровни невозможно и при помощи гомеозисных генов, поскольку в каузальном отношении они кодируют транскрипционные факторы, регулирующие экспрессию других генов, т.е. их деятельность не выходит за рамки молекулярного структурного уровня.

Что же такое гомология?

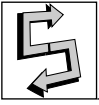
Исходно гомология — это *отношение* частей разных индивидов, позволяющее обозначить их как *тождественные*, хотя они могут быть совершенно не схожи друг с другом, например слуховые косточки млекопитающих и гомологичные им кости рыб. В отличие от биологических видов, существование которых предполагается в качестве надорганизменных объектов, не фиксируемых органами чувств, «гомологическое отношение, по-видимому, является лишь категорией ума. Так или иначе, особенности различных организмов можно рассматривать как те же самые, объединенные отношением, подобным отношению тождества. Гомология, как и тождество, является абсо-



лютой, так как они по существу представляют собой абстрактные отношения громадного аналитического значения. Как таковые они зависят от человеческого разума для самого их существования. Таким образом, искать гомологию в природе так же бесполезно, как и искать идентичность. Отсюда следует, что гомологии не могут наблюдаться, демонстрироваться, подтверждаться или выводиться, за исключением чисто формального и абстрактного способа» [Nelson, 1970: 378]. Конечно, это сильное утверждение, все-таки ученые как-то умеют работать с *отношениями*. По мнению Г. Нельсона, ситуация с гомологией неразрешима по той причине, что в сравнительной анатомии это понятие используется в исторической трактовке, т.е. тождественность структур обосновывается их происхождением от одной и той же структуры, имевшейся у общего предка. Однако, по современным представлениям, общий предок — это *гипотетическая конструкция*. Во-первых, из малочисленности палеонтологических данных невозможно восстановить связи типа предок–потомок. Во-вторых, отсутствуют филогенетические процедуры, способствующие установлению таких предков среди реальных форм. Таким образом, суждение о гомологии не может быть тестируемо (верифицировано или фальсифицировано) эмпирическим материалом и тогда понятие гомологии представляет собой метафизический принцип. Аналогично филогенетические гипотезы не тестируемы средствами, независимыми от систематики, сравнительной анатомии, палеонтологии, биогеографии, сравнительной биохимии, соответственно лежащая в их основе концепция эволюции представляет собой также метафизический принцип [Brower, 2000: 151].

С концептуальной точки зрения «никакой идеи, концепции, теории, принципа гомологии не существует и никогда не существовало. Не существует и “гомологического метода” сравнительной анатомии. Методологической основой этой науки когда-то была *теория архетипа*, а теперь большинство биологов руководствуется в своей работе *теорией эволюции*. Вся “проблема гомологии” сформировалась вокруг всего лишь рабочего термина “гомологичный”, который в самом общем виде означает “тот же самый” (the same). В рассматриваемом случае, как и в ряде других, имело место явление, которое можно назвать “фетишизацией термина»» [Борхвардт, 1988: 5]. В данном случае В.Г. Борхвардт подметил тот момент, что понятие гомологии является зависимым от определенного теоретического контекста, т.е. сначала гомология определялась через план строения, а затем — через происхождение от общего предка.

Однако исходным методологическим основанием для ряда биологических дисциплин явился принцип непрерывности, который в сравнительной анатомии пытались формализовать на основе концепции плана строения. Попытка закончилась неудачей, т.е. концеп-

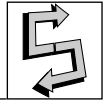


ция плана строения оказалась совместимой с принципом дискретности, но не с принципом непрерывности. Концепция гомологии (и «гомологический метод») появилась как способ спасения (тоже неудачный) принципа непрерывности путем переноса внимания на суборганизменный уровень.

У некоторых биологов сложилось представление о наличии двух разных подходов к описанию биологических объектов. Так, таксоны в контексте систематики должны быть «стационарны» и дискретны, тогда как в контексте эволюционной теории они должны непрерывно меняться и резкая граница между близкими таксонами должна отсутствовать. Применение этих подходов к одному и тому же объекту рассматривается в рамках принципа дополнительности [Старобогатов, 1993: 313]. С этой точки зрения единой теоретической биологии не существует и она «должна включать две отдельные, но связанные объектом дисциплины и основываться они должны на разных системах исходных постулатов» [Старобогатов, 1993: 313].

Однако, если принять, что биота меняется не эволюционно (градуально), а сальтационно (прерывисто), то можно говорить о единой теоретической биологии, основанной на принципе дискретности и позволяющей на этом фундаменте согласовать основные концепции классических биологических дисциплин. Так, сравнительная анатомия основывается на концепции плана строения, причем живые существа устроены в соответствии с несколькими десятками планов строения, не сводимых к одной схеме. В современной классической систематике для разделения таксонов и установления их ранга оценивают величину хиатуса (разрыва в морфологических признаках) между близкими таксонами. Для придания совокупности особей статуса биологического вида необходимо обосновать наличие ее репродуктивной изоляции от близкой совокупности, т.е. обосновать наличие дискретности.

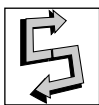
Представление о сальтационном развитии биоты (смене фаун в истории Земли) сформировалось уже у Кювье на основании исследования палеонтологических материалов. Тем самым идея дискретности органического мира была им распространена и на историю биоразнообразия. С тех пор длится противостояние сторонников принципа непрерывности и сторонников принципа дискретности. Если градуалистская синтетическая теория эволюции (СТЭ) по сути ограничена объяснением эволюции популяций, т.е. объяснением развития всего лишь одного структурного уровня живого, то сальтационистские теории нацелены на объяснение развития всех структурных уровней. Так, экосистемные концепции, называемые сторонниками СТЭ катастрофизмом [Колчинский, 2002], нацелены на объяснение развития органического мира Земли в целом и биоценозов в частности [Назаров, 2005]. Различные мутационные концепции — от мутационной



теории Г. де Фриза до гипотезы «перспективных монстров» Р. Гольдшмидта — постулируют сальтационную трансформацию организмов. Теория прерывистого равновесия утверждает, что популяции значительную часть времени пребывают в стазисе, но в короткий период видообразования свойства особей преобразуются с относительно высокой скоростью [Gould, 2007]. Таким образом, сальтационистские концепции по сравнению с градуализмом охватывают более широкий круг биологических явлений.

Библиографический список

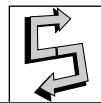
- Бляхер, 1976 — *Бляхер Л.Я.* Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М. : Наука, 1976. 358 с.
- Борхвардт, 1988 — *Борхвардт В.Г.* Гомология: живое учение или догма? // Вестник Ленинградского университета. Серия 3. 1988. Вып. 4. С. 3–7.
- Бэр, 1950 — *Бэр К.М.* История развития животных. Т. 1. М. ; Л. : АН СССР, 1950. 466 с.
- Гёте, 1957 — *Гёте И.Ф.* Избранные сочинения по естествознанию. М. ; Л. : АН СССР, 1957. 553 с.
- Жоффруа Сент-Илер, 1970 — *Жоффруа Сент-Илер Э.* Избранные труды. М. : Наука, 1970. 706 с.
- Захаров-Гезехус, 2008 — *Захаров-Гезехус И.А.* Проблема гомологии в эволюционной биологии. М., 2008. 127 с.
- Канаев, 1976 — *Канаев И.И.* Жорж Кювье (1769–1832). Л. : Наука, 1976. 212 с.
- Канаев, 1966 — *Канаев И.И.* Жорж Луи Леклер де Бюффон (1707–1788). М. : Наука, 1966. 266 с.
- Канаев, 1963 — *Канаев И.И.* Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М. ; Л. : АН СССР, 1963. 299 с.
- Колчинский, 2002 — *Колчинский Э.И.* Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб. : Наука, 2002. 554 с.
- Кунин, 2014 — *Кунин Е.В.* Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М. : Центрполиграф, 2014. 524 с.
- Кювье, 1937 — *Кювье Ж.* Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М., Л. : Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Лейбниц, 1982 — *Лейбниц Г.В.* Сочинения. В 4 т. Т. 1. М. : Мысль, 1982. 636 с.
- Линней, 1989 — *Линней К.* Философия ботаники. М. : Наука, 1989. 456 с.
- Назаров, 2005 — *Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М. : КомКнига, 2005. 520 с.
- Поздняков, 2003 — *Поздняков А.А.* Проблема индивидуности в таксономии // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 1. С. 55–64.
- Робине, 1936 — *Робине Ж.Б.* О природе. М.: ОГИЗ, 1936. 555 с.
- Старобогатов, 1993 — *Старобогатов Я.И.* Теоретическая биология: два разных понимания задач или две разные дисциплины? // Известия РАН. Серия биологическая. 1993. № 2. С. 312–314.
- Brigandt, 2006 — *Brigandt I.* Homology and Heterochrony: The Evolutionary Embryologist Gavin Rylands de Beer (1899–1972) // Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution. 2006. Vol. 306. P. 317–328.



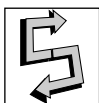
- Brower, 2000 — *Brower A.V.Z.* Evolution in Not a Necessary Assumption of Cladistics // *Cladistics*. 2000. Vol. 16. P. 143–154.
- Dickinson, 1995 — *Dickinson W.J.* Molecules and Morphology: Where's the Homology? // *Trends in Genetics*. 1995. Vol. 11. P. 119–121.
- Ereshefsky, 2012 — *Ereshefsky M.* Homology Thinking // *Biology and Philosophy*. 2012. Vol. 27. P. 381–400.
- Gould, 2007 — *Gould S.J.* Punctuated Equilibrium. Cambridge : Belknap Press, 2007. 396 p.
- Haeckel, 1874 — *Haeckel E.* Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter // *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. 1874. Bd 8. S. 1–55.
- Hall, 2003 — *Hall B.K.* Descent with Modification: the Unity Underlying homology and Homoplasy as Seen through an Analysis of Development and Evolution // *Biological Reviews*. 2003. Vol. 78. P. 409–433.
- Hammen, 1981 — *Hammen L.* Type-Concept, Higher Classification, and Evolution // *Acta Biotheor.* 1981. Vol. 30. P. 3–48.
- Kleisner, 2007 — *Kleisner K.* The Formation of the Theory of Homology in Biological Sciences // *Acta Biotheoretica*. 2007. Vol. 55. P. 317–340.
- Lankester, 1870 — *Lankester E.R.* On the use of the Term Homology in Modern Zoology, and the Distinction between Homogenetic and Homoplastic Agreements // *Annals and Magazine of Natural History*. Series 4. 1870. Vol. 6. P. 34–43.
- Mindell, Meyer, 2001 — *Mindell D.P., Meyer A.* Homology Evolving // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. Vol. 16. P. 434–440.
- Nelson, 1970 — *Nelson G.T.* Outline of a Theory of Comparative Biology // *Systematic Zoology*. 1970. Vol. 19. P. 373–384.
- Owen, 1848 — *Owen R.* On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton. L. : John van Voorst, 1848. 203 p.
- de Pinna, 1991 — *de Pinna M.G.G.* Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm // *Cladistics*. 1991. Vol. 7. P. 367–394.
- Roth, 1984 — *Roth V.L.* On Homology // *Biological Journal of Linnean Society*. 1984. Vol. 22. P. 13–29.
- Russel, 1916 — *Russel E.S.* Form and Function. L. : John Murray, 1916. 383 p.
- Theißen, 2005 — *Theißen G.* Birth, Life, and Death of Developmental Control Genes: New Challenges for the Homology Concept // *Theory in Biosciences*. 2005. Vol. 124. P. 199–212.
- Wagner, 1989 — *Wagner G.P.* The Biological Homology Concept // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1989. Vol. 20. P. 51–69.

References

- Ber K.M. *Istoriya razvitiya zivotnykh* (Baer K.M. The history of animal development). T. 1. Moscow, Leningrad, 1950. 466 p.
- Blyakher L.Ya. *Problemy morfologii zivotnykh. Istoricheskie ocherki* (Problems of animal morphology. Historical essays). Moscow, 1976. 358 p.
- Borkhvardt V.G. Gomologiya: zhivoe uchenie ili dogma? (Homology: living doctrine or dogma?). *Vestnik Leningradskogo universiteta, Seriya 3 — Gerald of Leningrad university, Seriya 3*. 1988. No. 4. P. 3–7.
- Brigandt I. Homology and heterochrony: The evolutionary embryologist Gavin Rylands de Beer (1899–1972). *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2006. Vol. 306. P. 317–328.



- Brower A.V.Z. Evolution in not a necessary assumption of cladistics. *Cladistics*. 2000. V. 16. P. 143–154.
- Dickinson W.J. Molecules and morphology: Where's the homology? *Trends in Genetics*. 1995. V. 11. P. 119–121.
- Ereshefsky M. Homology thinking. *Biology and Philosophy*. 2012. V. 27. P. 381–400.
- Gete I.V. *Izbrannye sochineniya po estestvoznaniyu* (Goethe J.W. Selected works on natural history). Moscow, Leningrad, 1957. 553 p.
- Gould S.J. Punctuated equilibrium. Cambridge, 2007. 396 p.
- Haeckel E. Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. 1874. Bd. 8. S. 1–55.
- Hall B.K. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological Reviews*. 2003. V. 78. P. 409–433.
- Hammen L. Type-concept, higher classification and evolution. *Acta Biotheor.* 1981. V. 30. P. 3–48.
- Kanaev I.I. *Ocherki iz istorii sravnitel'noy anatomii do Darwina. Razvitie problemy morfologicheskogo tipa v zoologii* (Sketches from the history of comparative anatomy to Darwin. Development of the morphological type problem in Zoology). Moscow, Leningrad, 1963. 299 p.
- Kanaev I.I. *Zhorzh Lui Lekler de Byuffon (1707–1788)* (Georges-Louis Leclerc Comte de Buffon (1707–1788)). Moscow, 1966. 266 p.
- Kanaev I.I. *Zhorzh Kyuv'e (1769–1832)* (Georges Cuvier (1769–1832)). Leningrad, 1976. 212 p.
- Kleisner K. The formation of the theory of homology in biological sciences. *Acta Biotheoretica*. 2007. V. 55. P. 317–340.
- Kolchinsky E.I. *Neokatastrofizm i seleksionizm: Vechnaya dilemma ili vozmozhnost' sinteza?* (Neocatastrophism and selectionism: Perpetual dilemma or the possible synthesis?). Saint-Petersburg, 2002. 554 p.
- Kunin E.V. *Logika sluchaya. O prirode i proiskhozhdenii biologicheskoy evolyutsii* (Koonin E.V. The logic of chance. The nature and origin of biological evolution). Moscow, 2014. 524 p.
- Kyuv'e Zh. *Rassuzhdenie o perevorotakh na poverkhnosti zemnogo shara* (Cuvier G. Discourse on the revolution on the surface of the earth). Moscow, Leningrad, 1937. 368 p.
- Lankester E.R. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Annals And Magazine of Natural History*, series 4. 1870. V. 6. P. 34–43.
- Leybnits G.V. *Sochineniya v chetyrekh tomakh* (Leibniz G.W. Works in four volumes). T. 1. Moscow, 1982. 636 p.
- Linney K. *Filosofiya botaniki* (Linnaeus C. Philosophy of botany). Moscow, 1989. 456 p.
- Mindell D.P., Meyer A. Homology evolving. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. V. 16. P. 434–440.
- Nazarov V.I. *Evolyutsiya ne po Darvinu: smena evolyutsionnoy modeli* (The evolution is not Darwinian: a change of the evolutionary model). Moscow, 2005. 520 p.
- Nelson G.T. Outline of a theory of comparative biology. *Systematic Zoology*. 1970. V. 19. P. 373–384.
- Owen R. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. London, 1848. 203 p.



de Pinna M.G.G. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 1991. V. 7. P. 367–394.

Pozdnyakov A.A. Problema individnosti v biologii (The problem of individuality in taxonomy). *Zhurnal obshchey biologii — Journal of general biology*. 2003. V. 64. No 1. P. 55–64.

Robine Zh.B. *O prirode* (Robinet J.B. On the nature). Moscow, 1936. 555 p.

Roth V.L. On homology. *Biological Journal of Linnean Society*. 1984. V. 22. P. 13–29.

Russel E.S. Form and function. London, 1916. 383 p.

Starobogatov Ya.I. Teoreticheskaya biologiya: dva raznykh ponimaniya zadach ili dve raznye discipliny? (Theoretical Biology: the two different understanding of tasks, or two different disciplines?). *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya — Biology Bulletin*. 1993. No 2. P. 312–314.

Theißen G. Birth, life and death of developmental control genes: New challenges for the homology concept. *Theory in Biosciences*. 2005. V. 124. P. 199–212.

Wagner G.P. The biological homology concept. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1989. V. 20. P. 51–69.

Zakharov-Gezekhus I.A. *Problema gomologii v evolyutsionnoy biologii* (The problem of homology in evolutionary biology). Moscow, 2008. 127 p.

Zhoffrua Sent-Iler E. *Izbrannye trudy* (Geoffroy Saint-Hilaire E. Selected works). Moscow, 1970. 706 p.