

ГЕНЕТИКА, ДИНАМИЧНАЯ ЭКОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ В «ЗРЕЛОЙ» ТЕОРИИ Ч. ДАРВИНА (ПРИНЦИП ДИВЕРГЕНЦИИ)

Я.М. Галл

Институт истории естествознания и техники РАН, Санкт-Петербург

e-mail: Yasha@JG7549.spb.edu

В статье, опубликованной в «Информационном вестнике ВОГиС» (№ 23, 2003), была предложена авторская реконструкция эволюционных воззрений Чарлза Дарвина 1840-х гг. на основе анализа его рукописей 1842 и 1844 гг. Выяснилось, что эволюционная концепция Ч. Дарвина принципиально отличалась от той концепции, которая хорошо известна читателю по знаменитой книге «Происхождение видов». Она представляла собой комбинацию элементов классического дарвинизма и пунктуализма. Градуализм и прерывистое видообразование были тесно связаны между собой. Кроме того, эволюционный застой был органическим компонентом теории Дарвина, так как весь процесс мыслился как пунктуалистский, лишь периодически инициированный геологическими изменениями. Именно геологические процессы выступали прямыми «стимуляторами» эволюции.

Вполне естественно встает интересный вопрос или даже большая проблема, которую в общем виде можно сформулировать следующим образом: по каким путям шла эволюция творческой мысли Дарвина и в каких теоретических концептах этот рост познания лучше всего зафиксирован? Иначе говоря, была ли иерархическая структура теории Дарвина (вариации, организмы, виды, надвидовые таксоны) консолидирована в едином теоретическом принципе, который по значимости не уступает теории естественного отбора. Забегая вперед, можно сразу же дать положительный ответ. Все теоретические и аналитические новшества Дарвина после 1844 г. были красиво собраны вместе в сформулированном им принципе дивергенции. Таким образом, в конечном итоге развитие теории Ч. Дарвина прямо связано с генезисом принципа дивергенции, в котором и сошлись все теоретические новшества после 1844 г. Сам принцип дивергенции

представляет собой многоуровневое теоретическое обобщение и в сжатом виде означает, что эволюционный процесс сам по себе создает новые эволюционные возможности, процессы ветвления и прогрессивного продвижения филетических линий, т. е. принцип дивергенции призван объяснить механизмы и формы возникновения многообразия жизни и эволюционной подвижности таксонов любого ранга. Не случайно Ч. Дарвин в письмах и в «Автобиографии» всегда с волнением писал о принципе дивергенции и по теоретической значимости приравнивал его к самой теории естественного отбора. Из каких же источников формировался этот базовый теоретический конструкт, который отсутствовал в ранних воззрениях Ч. Дарвина, и какими были те теоретические новшества в других областях эволюционной теории, которые привели к консолидации и возникновению принципа, положенного в основу теории эволюции и систематики.

«Большая книга» Ч. Дарвина. Историки науки и биологи до недавнего времени широко заявляли о том, что «Происхождение видов» представляет собой простое расширение «Очерка» Ч. Дарвина 1844 г. Но исследователи почему-то с завидным постоянством проходили мимо слов самого Ч. Дарвина. «Издаваемое сейчас извлечение по необходимости несовершенно. Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения» (Darwin, 1859, P. 1–2). Неизбежно встает вопрос, из какого источника следовало извлечение? Не могла же книга извлекаться из небольшого очерка?... Но вслед за упомянутым отрывком Ч. Дарвина следуют совсем непонятные слова о каком-то труде, который он не завершил, но именно из этого незавершенного труда он делал извлечение. Ясно, что предполагаемый труд превосходил по объему «Происхождение

видов» и содержал библиографический раздел, который отсутствует в главной книге Ч. Дарвина.

Такая интригующая ситуация обязательно требует посмотреть на «творческий лист» Дарвина после написания Очерка 1844 года (Дарвин, 1939). Попробуем это сделать на основе высказываний самого Ч. Дарвина и его комментариев к формальным датам публикации трудов и хорошо известных вех жизни. В ноябре 1845 г. в письме к своему другу и эксперту по ботанике Джозефу Хукеру Ч. Дарвин ясно изложил свои творческие планы: «В течение следующего лета я надеюсь закончить мою геологию Южной Америки, затем немного займусь зоологией (систематикой усоногих раков. – пер. Я. Г.) и, наконец, ура (hurrah) моей работе о виде» (Darwin, 1987, P. 264). Дарвин посвятил изучению усоногих раков восемь лет (1846–1854 гг.), и эта работа многопланово повлияла на идейную структуру теории эволюции. Лишь 9 сентября 1854 г. он начал сортировать заметки о виде и 14 мая 1856 г. начал писать книгу о виде. О масштабе предполагаемого исследования можно судить по следующим словам Ч. Дарвина: «В начале 1856 года Лайелль посоветовал мне изложить мои взгляды с достаточной подробностью, и я сразу же приступил к этому в масштабе, в три или четыре раза превышающем объем, в который впоследствии вылилось мое “Происхождение...”. Придерживаясь этого масштаба, я проделал около половины работы...» (Дарвин, 1959, С. 228).

Во введении к первому изданию «Происхождения видов» Дарвин весьма точно изложил причины, побудившие его прервать работу над большой книгой и опубликовать более краткий вариант исследования. «Труд мой близок к завершению, но так как мне потребуется два или три, или даже больше лет для его полного завершения, а здоровье мое далеко не сильное, то я решил опубликовать это извлечение. Особенно побуждает меня это сделать то, что м-р Уоллес, изучающий естественную историю Малайского архипелага, пришел к выводам, в основном совершенно сходным с теми, к которым пришел и я по вопросу о происхождении видов... Издаваемое сейчас

извлечение по необходимости не совершенно... Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения» (Darwin, 1859, P. 1–2). Таким образом, наука не досчиталась важнейшей и полноценной книги по теории эволюции, благодаря «вине» А. Уоллеса, который пришел к взглядам, сходным со взглядами Ч. Дарвина (анализ отношений Дарвин – Уоллес см.: England, 1997; Endersby, 2003). Ч. Дарвин так спешил, что даже не составил библиографию к «Происхождению видов» и заставил читателей и историков науки думать о жанре и особенностях своего труда.

Тайна «большой книги» Ч. Дарвина целиком открылась лишь в 1975 г. Историк биологии Р. Стауффер опубликовал незаконченную рукопись Ч. Дарвина, предварительно названную «Естественный отбор» (см.: Darwin, 1975). Объем рукописи 225 000 слов, а в первом издании «Происхождения видов» содержится 155 000 слов. Рукопись снабжена обширной библиографией, включающей более 750 названий. Она состоит из 11 глав. Лишь четыре главы появились в «Происхождении видов» (О неполноте геологической летописи; О геологической смене органических существ; Взаимное родство органических существ; Повторение и Заключение). Британский историк науки Дэвид Кон (Kohn, 1985) сличил тексты «Естественного отбора» и «Происхождения видов»: ряд параграфов целиком совпадают. Однако имеются разделы и даже идеи, которые присутствуют в незаконченной рукописи и по каким-то причинам не вошли в опубликованную книгу Ч. Дарвина 1859 г. Важно и то, что к «Естественному отбору» приложены варианты отдельных разделов, а также выписки и комментарии к источникам. «Естественный отбор» стал великолепным подарком для историков и методологов науки. Они получили редчайшую возможность более подробно проанализировать «творческую кухню» великого мыслителя и изучить пути формирования гигантского синтеза знаний из разнообразных и порой альтернативных источников.

Вместе с тем даже публикация «Естественного отбора» не дает полного представления об объеме предполагаемой «большой книги». Дело в том, что в архиве Ч. Дарвина

хранится шесть больших конвертов с выписками по географическому распространению видов, палеонтологии, abortивным органам, эмбриологии и классификации. Можно предположить, что, если бы письмо А. Уоллеса не остановило работу Ч. Дарвина и соответствующие главы были написаны, то объем рукописи возрос бы, по меньшей мере, в два или даже три раза. Планировался полноценный многотомник, а получилось лишь поспешное извлечение даже без библиографии. Грандиозный замысел Ч. Дарвина по написанию большой книги о виде никогда не был реализован. Тем ценнее становятся обильные заметки, выписки и переписка Ч. Дарвина, которые частично опубликованы, а частично хранятся в библиотеке Кембриджского университета. Особо следует сказать о переписке и встречах Ч. Дарвина после поселения в Дауне в 1942 г. Правда состоит в том, что Ч. Дарвин жил в географической изоляции от Лондона, Кембриджа и Оксфорда, но он никогда не жил в условиях интеллектуальной изоляции. Например, в письмах к ботанику Джозефу Хукеру Дарвин обсуждал вопросы географического распространения видов, классификации, эмбриологии, значение понятий «низшее» и «высшее» в ботанике и зоологии. От Эйса Грея были получены важные данные, которые использовались при решении проблем изменчивости видов и дивергенции. Более того, в письме к нему от 5 сентября 1857 г., Ч. Дарвин четко изложил и теорию естественного отбора, и принцип дивергенции. Это свидетельство огромного доверия к американскому ботанику, так как официально еще не было никаких публикаций Ч. Дарвина на темы эволюции. По-видимому, Ч. Дарвин обязан многим ученым и специалистам в области растениеводства, разведения животных, которые профессионально информировали его по данной тематике. Лишь учтя изложенное, можно обсуждать дальнейшую творческую эволюцию Ч. Дарвина. Но именно в незаконченном труде впервые появились широкое обоснование принципа дивергенции и даже знаменитая диаграмма, только почему-то в перевернутом виде. В «Происхождении» Ч. Дарвин поменял все вектора эволюционной дивергенции, но смысл концепции не изменил.

Эволюция взглядов на изменчивость. В 1844 г. Ч. Дарвин утверждал, что изменчивость, выраженная в индивидуальных различиях, затрагивает лишь внешние признаки и поэтому не имеет большого эволюционного значения. Изменчивость внутренних органов, составляющая материал для эволюции, возникает при особом стечении геолого-географических изменений и главное – ее всегда мало. Думается, что взгляды Ч. Дарвина на изменчивость служили главной причиной для введения Творца в структуру научной теории. В «Естественном отборе» и особенно в первой редакции «Происхождения видов», изложены принципиально новые воззрения Ч. Дарвина на изменчивость и ее эволюционную роль: фактов изменчивости в природе много, она затрагивает любые части организма и возникает даже при стабильных условиях существования. Новая позиция Ч. Дарвина прямо связана с оценкой индивидуальных различий и их роли в эволюции. Индивидуальных различий (*individual differences*) всегда много, они затрагивают любой орган и носят в своей массе наследственный характер (см.: Darwin, 1859, P. 45).

Но такой радикализм во взглядах на изменчивость требовал веских доказательств, так как во времена Ч. Дарвина под индивидуальными различиями понимались массовые изменения малого масштаба, как правило, носящие ненаследственный характер. Широко распространена версия, что доказательства в пользу эволюционной роли индивидуальных различий и случайных вариаций Ч. Дарвин собрал из необъятной массы материалов по domestикации животных и по разведению растений в условиях культуры, т. е. он проявил себя как хороший коллекционер многочисленных и разнообразных фактов (см. Winther, 2000).

Даже сейчас еще трудно выявить главные причины, повлиявшие на формирование «новой генетики» Ч. Дарвина, основной принцип которой гласит, что в природе у свободно размножающихся организмов нет двух генотипов, которые были бы идентичны. В этом и заключается генетико-популяционное мышление. Из пары простых слов следуют далеко идущие выводы. Главный из них состоит в том, что любая природная популяция всегда «тащит» боль-

шой запас разнообразной изменчивости.

Конечно, важна была обработка большого литературного материала. Но целенаправленный поиск материала предполагает наличие рабочей гипотезы. Труд Ч. Дарвина по систематике рецентных и вымерших видов усоногих раков, достигший размера двухтомника, как правило, используется при анализе его взглядов на природу классификации и, как бы сейчас сказали, на макроэволюцию (Darwin, 1854; см. также: Тарасов, 1936; Ghiselin, Jaffe, 1973; Love, 2002). Но как ни парадоксально, скорее всего «новая генетика» Ч. Дарвина зародилась в процессе работы над систематикой усоногих раков, включавшей изучение эмбриологии и внутренней морфологии (Галл, 1993, 2001). Так, например, в разгаре работы по систематике еще в 1849 г. Ч. Дарвин писал наиболее доверенному лицу Дж. Хукеру, что он столкнулся «...с изменчивостью каждой части в слабой степени. Когда один и тот же орган строго сравнивается у многих особей, то я всегда обнаруживаю некую слабую изменчивость» (Darwin, 1960, P. 397). В 1854 г. в монографии о сидячих раках Ч. Дарвин высказался еще более определенно, что не только каждый внешний признак значительно варьирует у большинства видов, но и *внутренние части варьируют в удивительной степени и добавляют трудности* (курсив – Я.Г.) Безнадежно искать какой-либо вид, который имел бы широкую область распространения и многочисленные образцы которого демонстрировали бы абсолютную неизменность в форме или структуре (Darwin, 1854, P. 155). Теперь ясны источники, из которых были взяты слова Ч. Дарвина о большом запасе изменчивости в природе, составляющем неограниченный материал для действия естественного отбора. В главный эволюционный труд Ч. Дарвина огромная предшествующая работа вошла в сжатом виде и сводилась к тому, что систематики с неудовольствием встречают примеры вариабельности в существенных признаках и что найдется немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многочисленных экземпляров одного и того же вида (Darwin, 1859, P. 45). Правда, уместно напомнить, что по старой

британской традиции Ч. Дарвин в середине 1850-х годов увлекся разведением голубей, эти материалы широко представлены в первой главе «Происхождения...». Как показала Дж. Секод, возможна была экстраполяция материалов по доместикации на процессы, протекающие в дикой природе. Голуби хорошо демонстрировали роль индивидуальных различий в процессе селекции (Secord, 1981). Безусловно, «новая генетика» Ч. Дарвина формировалась в результате действия многих причин, но на первое место я бы поставил его собственные оригинальные исследования по таксономии. Именно из таксономии Ч. Дарвин извлек наиболее обильный и, главное, точный материал для понимания наличия в природе больших запасов наследственной изменчивости и тем самым устранялись старые воззрения на существование чрезвычайно узких ее пределов. Изменчивости много и естественный отбор может непрерывно ее кумулировать даже без всяких геолого-географических перемен. «Новая генетика» составила важнейшую предпосылку для трактовки эволюции без необходимых геологических катастроф.

Но в «Происхождении видов» материалы по индивидуальным различиям и случайной вариации представлены весьма скупо. Ч. Дарвин явно спешил, о чем свидетельствует незаконченная рукопись «Естественный отбор». В рукописи глава «Вариабельность в природном состоянии» фигурирует под номером 4. Она была написана меньше чем за 1,5 месяца, с середины декабря 1856 г. по конец января 1857 г. Объем главы около 80 страниц, а поскольку форматы книг не совпадают, то по количеству знаков разница выглядит еще внушительней. Глава содержит библиографические ссылки, материалы-заготовки, выписки из важнейших источников, которыми пользовался Ч. Дарвин. Вторая глава «Происхождения видов» извлекалась из четвертой главы «Естественного отбора». Можно даже ставить вопрос о качестве извлечения. Не упустил ли Ч. Дарвин что-либо существенное?

Динамичная экология. В середине 1850-х годов вера Ч. Дарвина во всемогущество абиотических факторов в качестве причин эволюции резко ослабла. Скорее, первое

прямое и однозначное письменное утверждение Ч. Дарвина по этому вопросу датируется 5 августа 1856 г. В письме к Дж. Хукеру он писал: «В модификации (эволюции. – Я. Г.) прямому влиянию климата я отвожу малую роль» (Darwin, 1887, P. 82). 25 сентября 1859 года Ч. Дарвин писал Ч. Лайеллю: «Я очень рад, что Хукер, который читал мои географические главы, вполне согласен со взглядом на большую важность органических отношений» (Darwin, 1887, P. 168–169).

Исключительный историко-научный интерес представляет небольшая рукопись Ч. Дарвина, которую можно назвать «Теория географического распространения видов». Рукопись была написана в ноябре 1854 г., а опубликована в качестве приложения к «Естественному отбору». Из заметки видно, что формирование взглядов Ч. Дарвина на важность биотических отношений (или синэкологических взаимодействий) в географическом распространении видов и эволюции находилось в тесной связи с его отказом от идеи абсолютной адаптированности видов к среде. Ч. Дарвин анализировал гипотетические последствия ситуации, которая сложилась бы в случае контакта флор и фаун Южной Америки и Австралии (см. подробнее: Darwin, 1975, P. 582).

В результате биогеографических изысканий Ч. Дарвин лишь усомнился в абсолютном совершенстве адаптаций, служивших оплотом креационизма и естественной теологии, в которых доминировали идеи о постоянной интервенции Бога в земные дела. «Сомнение» могло породить цепь других вопросов. Существуют ли пределы совершенствования, как утверждает естественная теология (адаптация всегда совершенна), и каким образом происходит сам процесс совершенствования? Способна ли сама Природа без внешней интервенции решать столь непреодолимые задачи?

В трудах Ч. Дарвина 1856–1859 гг. необходимо искать ответы на все трудные вопросы. Главное Ч. Дарвину необходимо было срочно «похоронить» старые взгляды на экономию природы (статичную экологию) с приматом абиотических и климатических факторов в качестве инициаторов эволюционного процесса. Кроме того, надо было придумать, что делать со столь многообраз-

ной вариабельностью, куда ее пристроить? Логика и структура концепции Ч. Дарвина, возможно, несколько схематично, но достаточно хорошо просматриваются в 3-й и 4-й главах «Происхождения видов». Когда Ч. Дарвин пришел к мысли о том, что возникновение вариаций и индивидуальных различий не зависит от перемен в абиотических факторах, то впоследствии он разорвал причинно-следственную связь между геолого-географическими изменениями и действием естественного отбора.

В центр своей концепции борьбы за существование он поставил индивид и популяцию, а не вид, как это делали представители естественной теологии. Индивидуалистическая (в противовес типологической) трактовка борьбы за существование, акцентирующая внимание на биотических отношениях в качестве факторов естественного отбора, привела Ч. Дарвина к выводу, что естественный отбор может действовать в любое время жизни (Darwin, 1975, P. 216). Здесь-то и понадобился Ч. Дарвину «генетический» аргумент. Отбор не затухает в природе и потому, что вариабельности всегда много и из нее черпается материал для эволюции. Биотические отношения носят динамичный характер и поэтому всегда нужен большой запас вариабельности для адаптации. По причине постоянной перестройки биотических отношений адаптация никогда не носит абсолютный характер. Индивиды подвергаются постоянному прессу конкуренции, и их выживание и размножение целиком зависят от наличия вариаций, а их всегда много. М. Гизли точно подметил, что суть дарвиновой научной революции состоит в том, что он поставил в центр своих исследований индивида как объект действия естественного отбора в природных поселениях (популяциях) (Ghiselin, 1971). Дж. Хаксли во многих научных трудах и в публикациях социального плана назвал теорию Ч. Дарвина самой либеральной теорией в науке (Галл, 2004).

Важнейшие идеи Ч. Дарвина из области динамичной экологии были «плохо» извлечены из «Естественного отбора». А.М. Гиляров (2003) обратил внимание на следующий отрывок, демонстрирующий не только идею экологической ниши, но даже представления об упаковке ниш, которые разви-

вал Роберт МакАртур в 1970-е годы (MacArthur, 1972). Так как до публикации А.М. Гилярова материал еще не был в научном обороте, а он представляет особый интерес, то есть полный смысл привести его целиком. Природу можно сравнивать с поверхностью, образованной десятками тысяч острых клиньев, – часть клиньев одинаковой формы, а другая – разной, соответствующей разным видам. Клинья тесно прилегают друг к другу и забиваются вглубь непрерывными ударами. Порой удары становятся особо сильными, и тогда клинья той одной, той другой формы ломаются, а иногда один клин, проникнув глубже, вышибает другой. Волны от ударов быстро распространяются по всем направлениям. Можно представить себе, что под поверхностью клиньев располагается твердый слой, уровень которого колеблется. Этот уровень соответствует минимальному количеству пищи, необходимому для поддержания существования каждого индивида. Пройти через него не может даже самый острый из клиньев (Darwin, 1975, P. 175).

Отрывок крайне радикален. Он включает идеи индивидуальной конкуренции за пищу, конкурентное исключение и другие характеристики роли индивида в эволюции. Ч. Дарвин проявил явную осторожность и в том, что он продолжал пользоваться старыми линеескими понятиями «экономия природы» и «политика природы». Но содержание было уже совсем другим, чем в рукописях 1840-х гг. Он стал на путь создания эволюционно-динамичной концепции живой природы. В 1857 г. Ч. Дарвин четко сформулировал мысль, что число мест в экономике природы практически не имеет границ, так как обуславливается динамичными биотическими отношениями. Следовательно, не существует пределов, регламентирующих многообразие жизни на Земле. Наконец, был дан четкий ответ на, казалось бы, неразрешимый вопрос: откуда берутся свободные места в экономике природы, если исключить роль Творца? Эволюционный процесс сам по себе, без всякой интервенции создает вакансии в природе, так как биотические отношения постоянно перестраиваются. Даже в стабильных сообществах адаптация никогда не бывает совершенной, так как проис-

ходит процесс экологической специализации (по словам Ч. Дарвина – разделение труда) и тем самым возникают новые места в экономике природы и новые эволюционные ситуации. Д. Осват обратил внимание на то, что в прямом тексте и без всяких подтекстов в «зрелых» рукописях и трудах Ч. Дарвина само понятие «места» наполнилось настолько новым содержанием, что практически стало тождественным современному понятию экологической ниши (Osprovat, 1981). Уверен, что именно при таком способе теоретизирования Ч. Дарвин разрушил старые статичные и телеологические концепции экономики и баланса природы. Более того, «новая генетика» и динамичная экология напрочь разрушили «трехлимитную» модель эволюции, которая была создана Ч. Дарвином в 1840-е годы. Эволюционный процесс запускается и протекает без всякой внешней интервенции. И все же появление новой генетики и динамичной экологии в теории Ч. Дарвина еще не означали полную завершенность теории. Эти воззрения должны были быть состыкованы с его взглядами на систематику и на происхождение таксонов любого ранга.

Таксономия. Представители практически всех течений в современной систематике, которые используют эволюционный подход, считают своим почетным долгом называть Ч. Дарвина своим основоположником. Обычное высказывание теоретиков систематики и дарвинизма звучит так: Ч. Дарвин создал концепцию общности происхождения или происхождения от общего предка, и эта гениальная идея заменила концепцию типов или архетипа Кювье-Оуэна. В этом есть доля правды. Идея общности происхождения четко была сформулирована Ч. Дарвином еще в рукописях 1840-х годов (Галл, 1993, 2003). Рождение гениальной идеи не вызвало у Ч. Дарвина никаких бурных реакций, и он как-то совершенно спокойно писал на эту тему как о нечто само собой разумеющемся. Совершенно другие эмоции возникали у великого британца, когда он писал о естественном отборе и особенно о принципе дивергенции. Причина, по-видимому, состояла в том, что идея естественного отбора как главная причина эволюции не была состыкована с филогенетическими воззре-

ниями. Так, в «Очерке 1844 года» главы, посвященные естественному отбору и филогении, были как бы независимыми, и связка между ними полностью отсутствовала. Нужно было искать контакты и следствия между теорией естественного отбора и, как бы сейчас сказали, его макроэволюционными следствиями. В рамках идеологии 1840-х годов Ч. Дарвин такую связку не мог обнаружить в силу «лимитных» экологических и генетических воззрений. Современные ведущие специалисты в области систематики и теории эволюции точно провели разграничительную линию между филогенетическими системами, основанными лишь на идее общности происхождения, и эволюционной систематикой, включающей принципы общности происхождения и дивергенции (Takhtajan, 1980; Mayr, 1981; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1991). Филогенетические системы типа кладизма очень удобны для работы, особенно при компьютерной обработке материала, но логика таких систем, доведенная до конца, упирается в полный абсурд, так как общего предка можно в принципе искать до бесконечности.

Действительно, в опубликованном виде принцип дивергенции впервые был обнаружен Ч. Дарвином в «Происхождении видов». Но историк науки должен искать все возможные пути происхождения идеи в онтогенезе ученого.

Ранее было показано, что в исследованиях именно по систематике формировалась «новая генетика» Ч. Дарвина. Но что представляли собой сами теоретические воззрения Ч. Дарвина на систематику и какую роль они сыграли в формировании и развитии его безграничного взгляда на эволюцию? Короче говоря, надо выявить прямые и обратные связи между формированием эволюционной теории Ч. Дарвина и его трудами, или даже шире – воззрениями на таксономию.

Во взглядах Ч. Дарвина на таксономию как бы прослеживаются два **параллельных мира, которые периодически пересекаются и взаимно обогащают друг друга**. В основном труде по таксономии – систематике усоногих раков – Ч. Дарвин повел себя как опытный дипломат и глубоко спрятал эволюционные воззрения, которые он изложил в рукописях 1840-х годов. Более того, и в заметках по систематике, представленных в

ранних Записных книжках (1837–1839 гг.) по трансмутации видов, Ч. Дарвин не всегда был последовательным эволюционистом. Когда он приводит примеры, связанные с усоногими раками, то ситуация выглядит так, как-будто бы он просто думал: а что с ними делать? Тупиковая ситуация порождала внутренний диалог, который всегда сопровождал творчество Ч. Дарвина в области эволюционной теории и периодически вызывал резкий всплеск эмоций у глубоко спокойного или даже меланхолического человека. Более того, он сам постоянно создавал себе тупиковые ситуации или искал контр-примеры, опровергающие его новые теоретические находки. Этот стиль мышления, требующий огромных творческих затрат, хорошо обнаруживается и при изучении формирования идеи естественного отбора и особенно принципа дивергенции.

Ч. Дарвин откровенно воспринял таксономию, строящуюся из 5 членов, Уильяма МакКлея (MacLey) (система всегда включала исключительно 5 членов, взятых в круг), и в это же время можно обнаружить в нелепой форме и эволюционно-таксономические высказывания (Галл, 2001; Яблоков, 2001; Love, 2002).

У. Маклей в начале 20-х гг. XIX столетия (MacLey, 1819–1821) предложил систему животного мира, получившую в Британии широкое признание под названием «квинаризм» (Quinarism). 5 было магическим числом, а круг – магическим символом. Выбор круга в качестве символа, возможно, объясняется влиянием идей К. Линнея, но не в области систематики, а в совершенно иной сфере – глобальной экологии. В 1749 г. К. Линней выдвинул концепцию экономии природы, в которой предлагал рассматривать жизнь как сеть круговоротов или циклических образований. В основе всей жизни, по Линнею, лежит гидрологический цикл. Зоолог и сторонник Каббалы У. Маклей рассуждал таким образом, что иерархическая система, включающая виды, роды, отряды и т. д., всегда состоит из 5 членов, которые берутся в круг, и между ними, на стыке кругов, существуют спорные или переходные группы. Эти круги находят-ся и в структурном родстве, и на одном уровне классификации. Например, если из

пяти царств мы выбираем позвоночных, то они состоят из пяти классов (млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии и рыбы). Система У. Маклея была принята безоговорочным авторитетом в области сравнительной анатомии Р. Оуэном в 1843 г. в его знаменитых лекциях по сравнительной анатомии и физиологии беспозвоночных, и именно при классификации усоногих раков, труднейшей группы, где существуют асексуальные формы и гермафродитизм (Owen, 1943). В серии лекций именитый зоолог большое внимание уделил систематике усоногих раков как одной из самых трудных групп и указал на важность личиночных форм в их классификации, т. е. вне всяких сомнений, он искал родство и внимательно взвешивал признаки.

Историки науки в середине 90-х годов начали активно интересоваться проектом Ч. Дарвина по систематике усоногих раков. Вывод историков был не стандартный. Они пришли к общему заключению, что частично независимо от Р. Оуэна Ч. Дарвин в Записной книжке под номером Д в 1839 г. упомянул систему Р. Маклея именно при просмотре небанальных форм усоногих раков (Darwin, 1960). Так, например, авторитетный историк науки С. Слоан (Sloan, 1995) прямо утверждает, что грандиозный проект Ч. Дарвина по систематике усоногих раков, скорее всего, возник из проблем гомологий и аналогий, а также архетипа, четко поставленных Р. Оуэном. Более того, Р. Оуэн даже предложил диаграмму ветвления групп животных еще в 1837 г. (Owen, 1837; переиздано в 1992 г.). Идея ветвления в пределах изучаемой группы могла возникнуть у Р. Оуэна при теоретической интерпретации эмбриологии К. Бэра, где собственно уже содержалась идея эмбриональной дивергенции, которая абсолютно не противоречила его концепции архетипа, а скорее была очень близка к идеям мирового лидера эмбриологии. Концепция архетипа зародилась в творчестве Р. Оуэна из идей античной философии (Платон, Аристотель) и подчеркивала стабильность, широкую устойчивость формы лишь у основателей крупных таксонов. В пределах же архетипа допускалось ветвление форм, но, конечно, более низкого таксономического уровня, т. е. ветвление расширяется в пространстве лишь при движении вниз (к бо-

лее мелким группам). Геометрия принципа архетипа включала и стабильность формы, и ограниченное ветвление. Ч. Дарвин работал в этой парадигме многие годы, и именно в ее рамках зарождались первые, но весьма ограниченные идеи общности происхождения. Ведь и концепция гомологии Р. Оуэна целиком была построена на представлениях о родстве организмов, и именно в его понимании она вошла и в «Происхождение видов».

В рукописях Ч. Дарвина 1840-х г. широко была представлена идея общности происхождения, и думается, что Ч. Дарвин еще никакой революции в области теории систематики не совершил. Он просто расширил рамки этой идеи, которая содержалась в трудах всегда «битого» дарвинистами Р. Оуэна (британского Ж. Кювье). Но самой идеи дивергенции в рукописях Ч. Дарвина не было. Поэтому все утверждения историков науки старшего поколения о раннем зарождении принципа дивергенции, мягко говоря, весьма сомнительны. Ранние высказывания Ч. Дарвина о «дереве» жизни и «коралле» жизни, и даже его слабенькая диаграмма о ветвлении, приводимая в Записных книжках 1830-х гг., вполне укладывается в схемы и диаграммы Р. Оуэна, которые он всегда помещал в трудах по таксономии беспозвоночных и позвоночных животных. При внимательном сопоставлении текстов Р. Оуэна и Ч. Дарвина явно обнаруживается, что «проклятый» противник революционной теории в науке радикально двигал мысль Ч. Дарвина в рамках британского стиля теоретизирования, так как идеи У. Маклея и Р. Оуэна доминировали далеко не на континенте.

Именно Ч. Дарвин разорвал круг У. Маклея и выстроил другую геометрию таксономии, основанную на принципе дивергенции, включающей степень продвинутости и улучшения таксона, ветвление филетических линий, эволюционный застой, и четко выписал ортогенетические отрезки. Ч. Дарвин допускал, что эволюционный процесс неизбежно создает и продвинутость (advance), и ветвление, но иногда эволюция может приобрести ортогенетическую направленность. Диаграмма Ч. Дарвина, изображающая принцип дивергенции, никогда серьезно не анализировалась, а ведь в ней можно обнаружить многие современные

идеи, но не как самостоятельные, а вписанные в очень емкий теоретический конструктор. Все феномены были охвачены теорией естественного отбора и их объяснения выводились в качестве следствия мощной сверхтеории. Правда, такие важные и тонкие переходы не всегда улавливаются, но в мышлении Ч. Дарвина уверенно доминировала именно такая концепция природы. Таким образом, принципа дивергенции еще не было в трудах и рукописях Ч. Дарвина ранних лет по одной простой причине. Принцип дивергенции выводился Ч. Дарвином лишь в 1850-е годы как следствие теории естественного отбора. В науке существует естественная последовательность в решении задач. Пока Ч. Дарвин не создал «зрелую» теорию естественного отбора, основанную на новой генетике и динамичной экологии, он не мог вывести принцип дивергенции. Легко бросающаяся в глаза схема ветвления жизни далеко не тождественна принципу дивергенции, который включает в себя всю современную геометрию таксономии и теории эволюции. До формулировки принципа дивергенции эволюционный процесс не был отражен во всем многообразии и на всех таксономических уровнях одновременно. Теория естественного отбора хорошо объясняла адаптацию популяций и видов к местным условиям существования, но не имела выхода на большую эволюцию и иерархию таксонов в декартовом пространстве. Очевидно, это стало возможным, когда принцип дивергенции был выведен в качестве следствия в действии естественного отбора. Многие современные эволюционисты утверждают, что дивергенция признаков легко бросается в глаза и здесь нечего ломать копья. Например, Ж. Б. Ламарк всегда демонстрировал расхождение признаков в рамках грады, но это не совсем тождественно принципу дивергенции. Говоря современным языком, Ж. Б. Ламарк был ближе к молодому Ч. Дарвину с его идеями ветвления и общностью происхождения. Но принцип дивергенции включает и переходы от одной грады к другой. И при этом Ч. Дарвин тонко обошел ортогенетические траектории, которые были присущи как всем ранним эволюционистам, так и противникам теории эволюции. Например, предшественник Ч. Дар-

вина Р. Чемберс трактовал эволюцию как серию параллельных линий, и у него не было не то что принципа дивергенции, но даже идеи общности происхождения, которая присутствовала в рукописях Ч. Дарвина 1840-х годов.

Многие явления природы легко бросаются в глаза, но их трудно научно объяснить. Поэтому Ч. Дарвин пока не организовал связку естественный отбор – дивергенция, он был внутренне не удовлетворен и не считал свою теорию эволюции завершенной. Об этом красноречиво свидетельствует его письмо к Дж. Хукеру от 8 июня 1858 г. Он пишет, что принцип дивергенции вместе с естественным отбором составляют краеугольные идеи его книги (Darwin, 1903, P. 109). Ч. Дарвин в цитированном письме на первое место поставил принцип дивергенции, поскольку без этого принципа теория естественного отбора выступала как теория, объясняющая лишь адаптацию видов. Без объяснения механизмов большой эволюции (макроэволюции) теория естественного отбора была весьма ограниченной и ее элементы можно обнаружить у многих философов, писателей и натуралистов, которых историки науки обычно называют предшественниками Ч. Дарвина. Это типичная ситуация в науке. Когда выдвигается революционная теория, то начинается активный поиск предшественников с целью доказать, что данная теория не нова, или пытаются доказать ошибочность теории, чтобы ее быстро «похоронить». Позднее аналогичная ситуация сложилась вокруг открытия законов Менделя и теории относительности А. Эйнштейна.

И все же, что писал сам Ч. Дарвин о происхождении принципа дивергенции? В «Автобиографии», написанной в 1876 г., он хорошо изложил суть принципа дивергенции и его происхождение. «В то время (1844 г., – Я.Г.) я упустил из виду одну проблему, имеющую огромное значение, и меня изумляет, – если только не вспомнить анекдота о колумбовом яйце – каким образом я мог не обратить внимания как на саму проблему, так и на путь к ее решению. Проблема эта – тенденция органических существ, происходящих от одного корня, дивергировать по мере того как они модифицируются (эволюируют, – Я.Г.) в сво-

их признаках. Тот факт, что они значительно дивергировали, с очевидностью следует из принципа, на основании которого мы в состоянии всевозможные виды классифицировать в роды, роды в семейства, семейства в подотряды и так далее... Решение, как я полагаю, состоит в том, что модифицированное потомство всех доминирующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию адаптироваться к многочисленным и весьма разнообразным (по своим условиям) местам в экономии природы» (Дарвин, 1959, С. 228).

Действительно ли Ч. Дарвин в 1844 г. случайно «упустил» из виду проблему дивергенции? И здесь нам нужно повторить некоторые моменты. До сих пор во многих исследованиях не проводится различий между дивергенцией как свершившейся эволюционной историей (явления дивергенции) и принципом дивергенции как сложным теоретическим обобщением со сложной историей формирования. Интересна следующая постановка вопросов: что препятствовало формулировке принципа дивергенции в 1830–1840-е гг.? Каковы были эмпирические и теоретические предпосылки для возникновения радикально новых воззрений Ч. Дарвина на природу высших таксонов и классификацию? Анализ принципа дивергенции убедительно доказывает трансформацию всей теории Ч. Дарвина. Ранний «пунктуализм» погиб и была принята версия, согласно которой часть видов может претерпевать дивергенцию, а другая часть может оставаться стабильной в течение длительного геологического времени. Но по каким исследовательским линиям Ч. Дарвин нашел связь между теорией естественного отбора и принципом дивергенции? В природе всегда существует много вариаций, что позволяет естественному отбору адаптировать вид к различным биотическим и абиотическим факторам. Адаптация и вытекающее разделение труда (специализация) подразделяют вид на разновидности, которые в свою очередь могут стать зарождающимися видами. Чем больше дочерние и сестринские группы будут уклоняться от общего предка, тем больше шансов на их сохранение, так как откроется больше возможностей для создания своего места (по существ-

ву, ниши, – Я.Г.) в экономии природы. Дивергенция ослабляет пресс конкуренции, и тем самым отбор всегда будет активно содействовать такому неограниченному процессу. Таксономическая дивергенция является следствием естественного отбора, создающего множество специализаций и адаптаций. Следовательно, без естественного отбора нельзя объяснить природу классификации: разделение труда в группах, специализация на эколого-физиологическом уровнях (разделение ниш в использовании ресурсов и пространства, – Я.Г.) порождают объяснение, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются.

Вот почему Ч. Дарвин, полагал, что **генеалогия сама по себе не дает классификации** (Darwin, 1887, P. 247). «Различий в разных ветвях или группах, находящихся в одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней модификаций, пройденных этими группами; это и выражается размещением форм по разным родам, семействам, подотрядам и отрядам» (Дарвин, 2001, С. 364). Объединение принципа общности происхождения с принципом дивергенции позволило Ч. Дарвину продвинуться в понимании естественной системы. «Таким образом, естественная система представляет генеалогическое распределение существ, как в родословном дереве, но размер модификаций, пройденных разными группами, выражается в размещении их по разным так называемым родам, семействам, подотрядам, отрядам и классам» (Там же).

Принцип дивергенции в трудах современных историков науки. В последние годы историки науки на основе изучения архивного материала Ч. Дарвина 1840–1850-х гг. создали несколько, как нам кажется, дополняющих интересных гипотез, демонстрирующих историко-научными методами как сложную историю формирования воззрений Ч. Дарвина, так и иерархическую сложность принципа дивергенции. Главный вывод состоит в том, что Ч. Дарвин выдвинул несколько версий принципа дивергенции, обсуждая проблемы классификации и эмбриологии (Bowler, 1974; Ospovat, 1981), географического распространения видов, относящихся к малым или более крупным родам

(Browne, 1980, 1996, 2002), многообразия видов и отношений между видовыми нишами (Limoge, 1970; Schweber, 1980; Галл, 1993). Прежде чем сформулировать принцип дивергенции в виде теоретического обобщения, Ч. Дарвин в ограниченном виде использовал и проверил его в разных разделах естественной истории.

Архивисты единодушны во мнении, что непосредственно над созданием принципа дивергенции Ч. Дарвин работал в течение 10 лет (1847–1857 гг.). Именно в 1847 г. Ч. Дарвин переосмысливал законы К. Бэра (особенно принцип эмбрионального развития, согласно которому развитие идет от гомогенного к гетерогенному состоянию) и идею «ветвления» природы Р. Оуэна (Osprovat, 1981, P. 172–173). Согласно Д. Кону, одному из лучших знатоков архива Ч. Дарвина, кульминационным эпизодом следует считать 1854 г. (Kohn, 1985). Именно в этом году Ч. Дарвин обнаружил связь между таксономической дивергенцией и естественным отбором. Ключевую роль сыграла идея А. Мильн-Эдвардса по физиологическому разделению труда, которую Ч. Дарвин осмыслил в экологическом плане как разделение труда между видами в сообществах. В это же время Ч. Дарвин выполнял исследования по дивергенции в малых и значительно крупных родах насекомых. Но в манере, присущей Ч. Дарвину, исследования выполнялись несколько лет.

Гарвардский историк науки С. Швейбер (Schweber, 1980, 1985) убедительно сформулировал идею о том, что историю принципа дивергенции можно понять, лишь держа в уме социальные и научные факторы. Он показал, что идея знаменитого политэкономиста А. Смита о разделении труда как факторе развития человеческого общества имела глубокое влияние на А. Мильн-Эдвардса, который «перевез» ее в биологию в качестве уже своей концепции физиологического разделения труда в организме. Доказательством служит и тот интригующий факт, что в 1851 г. Ч. Дарвин посетил Большую Промышленную выставку и слушал речь принца Альберта. Принц сказал, что будущее всего человечества зависит от разделения труда. Ч. Дарвин слова принца записал в свой блокнот. Он с удовольствием цитировал «Общую зоологию» А. Мильн-

Эдвардса, так как ему было более удобно сослаться на именитого зоолога, чем на политэкономиста или представителя власти. Важно и то, что идея разделения труда позволила Ч. Дарвину переосмыслить всю концепцию экономии природы. Идея о том, что процессы дивергенции создают вакансии в экономии природы, раскрыла не только биологический смысл дивергентной схемы, но и роль естественного отбора в этом процессе. Так на уровне межвидовой диверсификации и был сформулирован в начале 1850-х гг. сам принцип дивергенции. А далее Ч. Дарвин как всегда максимально использовал принцип экстраполяции: дивергенция видов была перенесена на происхождение таксонов любого ранга. Модель Швейбера хорошо укладывается в общий поток исследований, так как большинство историков науки утверждают, что именно с 1852 по 1857 гг. были годами наиболее активного поиска Ч. Дарвином принципа дивергенции не только в трудах, но и в рабочих записях, предварительных набросках и в переписке с А. Греем.

«Зрелая» теория Ч. Дарвина (1850-е гг.) включила в себя ряд кардинальных новшеств. На основе обширных сравнительно-эмбриологических исследований по усоногим ракам и обобщения огромного литературного материала он построил «новую генетику», суть которой состоит в том, что в природе существует огромный запас вариативности и естественный отбор имеет в своем распоряжении неограниченный материал для работы. Ч. Дарвин обосновал идею о более важной роли биотических отношений в эволюции по сравнению с абиотическими факторами. Эта идея вместе с идеей разделения труда составила основу динамичной экологии. Новая трактовка естественного отбора означала появление эволюционного синтеза, основанного на тесном единстве идей, которые сейчас входят в компетенцию генетики популяций и популяционной экологии. Именно новая трактовка естественного отбора и мастерское знание проблем таксономии позволили Ч. Дарвину развить принцип дивергенции, который составил теоретическую базу эволюционной систематики.

Исторический анализ теории Ч. Дарвина

неизбежно рождает новые методологические проблемы науки. Я.И. Старобогатов и я создали новый комментарий к «Происхождению видов» с целью проследить, по каким путям шла эволюция текста от первого до шестого прижизненных изданий, который Ч. Дарвин успел подготовить (Галл, Старобогатов, 2001). Эволюция текста, как говорится, налицо, однако эти изменения вряд ли могут быть сравнимы с теми кардинальными изменениями, которые претерпела теория до публикации. «Онтогенез» теории свидетельствует о том, что «эмбриональные изменения» приводят к более резким (сальтационным) и более драматическим результатам, чем изменения, имеющие место в «постэмбриональном» развитии. Разумеется, совершенствование теории всегда происходит в результате сложного взаимодействия научных и вненаучных факторов. Но при сопоставлении теории до и после публикации становится очевидным, что внутренний диалог ученого более радикально меняет теорию, чем реакция ученого на критическую деятельность научного сообщества. Последняя лишь ведет к поиску защитных аргументов, «адаптационных» шагов и некоторому смещению акцентов на основе интеллектуальных ресурсов, которые уже содержатся в теории в качестве подтекста и по требованию общестественности могут быть обнаружены.

Исследование поддержано грантом РФФИ. Код проекта: 04-06-80436.

Литература

- Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб.: Наука, 1993.
- Галл Я.М. К истории создания «Происхождения видов» // Дарвин Чарлз. Происхождение видов. СПб.: Наука, 2001. С. 485–516.
- Галл Я.М. Дарвинизм и пунктуализм вместе (оригинальная концепция эволюции. Рукописи Чарлза Дарвина 1842 и 1844 гг.) // Информационный вестник ВОГиС. Новосибирск, 2003. № 23. С. 5–11.
- Галл Я.М. Джулиан Сорелл Хаксли. 1887–1975. СПб.: Наука, 2004.
- Галл Я.М., Старобогатов Я.И. Комментарий // Дарвин Чарлз. Происхождение видов. СПб.: Наука, 2001. С. 420–447.
- Гиляров А.М. Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 1. С. 3–22.
- Дарвин Ч. Очерк 1844 г. Собр. соч.: В 9 т. М.; Л., 1939. Т. 3. С. 116–230.
- Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография // Собр. соч.: В 9 т. М.; Л., 1959. Т. 9. С. 166–242.
- Дарвин Ч. Происхождение видов / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Ред.-сост. Я.М. Галл. 2-е изд. доп. СПб: Наука, 2001. (Сер. Классики науки).
- Тарасов Н.И. «Усоногие раки» Дарвина // Дарвин Ч. Собр. соч.: В 9 т. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 39–43.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987.
- Яблоков А.В. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина // Дарвин Ч. Происхождение видов. СПб.: Наука, 2001. С. 476–484.
- Bowler P. Darwin's concept of variation // J. Hist. Med. and Allied Sci. 1974. V. 29, N 2. P. 196–212.
- Browne J. The Charles Darwin – Joseph Hooker correspondence: An analysis of manuscript resources and their use in biography // J. Bibl. Nat. Hist. 1978. V. 8. Pt. 4. P. 351–356.
- Browne J. Darwin's botanical arithmetic and the «principle of divergence», 1854–1858 // J. Hist. Biol. 1980. V. 13, N. 1. P. 53–90.
- Browne J. Charles Darwin. Voyaging. Volume 1 of Biography. London, 1996.
- Browne J. Charles Darwin. The Power of Place. London, 2002.
- Darwin Ch. A monograph of the subclass Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae (or Sessile cirripedes). London, 1854.
- Darwin Ch. On the Origin of Species. London, 1859.
- Darwin Ch. The life and letters of Charles Darwin. London, 1887. V. 2.
- Darwin Ch. More Letters of Charles Darwin. London, 1903. V. 1.
- Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Fourth notebook (October 1838 – July 1839 // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. Ser.) 1960. V. 2, N 7. P. 160–183.
- Darwin Ch. Natural selection: Written from 1856 to 1858 / Ed. R. Stauffer. Cambridge. 1975.
- Darwin Ch. The correspondence. Cambridge. 1987. V. 3.

- Endersby J. Escaping Darwin's shadow // *J. Hist. Biol.* 2003. V. 36, N 2. P. 385–403.
- England R. Natural selection before the Origin: public reaction on the Darwin – Wallace papers // *J. Hist. Biol.* 1997. V. 30, N 2. P. 267–290.
- Ghiselin M. The individual in the Darwinian revolution // *New Lit. Hist.* 1971. V. 3, N 1. P. 113–124.
- Ghiselin M., Jaffe L. Phylogenetic classification in Darwin's monograph on the subclass Cirripedia // *Syst. Zool.* 1973. V. 22, N 1. P. 132–140.
- Kohn D. Darwin's principle of divergence as internal dialogue // *The Darwinian heritage*. Princeton. 1985. P. 245–258.
- Limoge C. *La selection naturelle*. Paris, 1970.
- Love A. Darwin and Cirripedia // *J. Hist. Biol.* 2002. V. 35, N 2. P. 251–289.
- MacArthur R. *Geographical ecology*. N.Y. 1972.
- MacLeay W. *Horae Entomologicae: or, essays non the Annulose animals*. London, 1819–1821.
- Mayr E. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodological // *Science*. 1981. V. 214, N 4520. P. 510–516.
- Ospovat D. *The development of Darwin's theory*. Cambridge, 1981.
- Owen R. *The Hunterian Lectures in comparative anatomy: May and June Chicago. 1837* (перизд. 1992).
- Owen R. *Lectures on the Comparative Anatomy and physiology of the invertebrate animals*. London, 1843.
- Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // *J. Hist. Biol.* 1980. V. 13, N 2. P. 195–290.
- Schweber S. The wide British context in Darwin's theorizing // *The Darwinian heritage*. Princeton. 1985. P. 35–70.
- Secord J. *Nature's Fancy: Charles Darwin and the breeding of pigeons* // *ISIS*. 1981. V. 72. P. 236–250.
- Sloan P. The long delay // *Biol. and Phil.* 1995. V. 10. P. 475–482.
- Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // *The botanical review*. 1980. V. 46, N 3. P. 226–267.
- Takhtajan A. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia Univ. Press. N. Y. 1991.
- Winther R. Darwin on variation and heredity // *J. Hist. Biol.* 2000. V. 33, N 3. P. 425–455.