

## Вклад Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарка в разработку системы типа Mollusca

*М.В. Винарский*

*Музей водных моллюсков Сибири,*

*Омский государственный педагогический университет, Омск 644099, Россия*

*e-mail: radix.vinarski@gmail.com*

---

Рассмотрен вклад двух великих французских натуралистов, Жоржа Кювье (1769–1832) и Жана-Батиста де Ламарка (1744–1829), в развитие систематики моллюсков. Сравнительно-анатомические исследования беспозвоночных, проведенные Кювье, позволили сформировать современное понятие о моллюсках как особом плане строения животных и самостоятельном таксономическом типе. На анатомической основе Кювье построил систему Mollusca на уровне классов и отрядов. До работ Кювье таксон Mollusca ограничивался только головоногими без наружной раковины, а большинство «настоящих» моллюсков помещалось в особый таксон Testacea (например, в системе К. Линнея). Ламарк также использовал результаты, полученные Кювье, в своей классификации беспозвоночных, хотя и не принял его систему до конца. Предложенная им классификация моллюсков была более искусственной, чем классификация Кювье, особенно в применении к брюхоногим моллюскам. В отличие от Кювье, Ламарк много занимался систематикой моллюсков на видовом и родовом уровнях и составил сводку с описанием всех известных ему видов, общее число которых, включая ископаемые формы, превысило 3500.

**Ключевые слова:** моллюски, систематика, история, Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарк.

---

## Contribution of Georges Cuvier and Jean-Baptiste de Lamarck to development of the system of Mollusca

*M.V. Vinarski*

*Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk State Pedagogical University,*

*Omsk 644099, Russia*

*e-mail: radix.vinarski@gmail.com*

---

The contributions of two great French naturalists, Georges Cuvier (1769–1832) and Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829), to the development of the molluscan taxonomy are reviewed. The Cuvier's works in the field of comparative anatomy of invertebrates led to creation of the modern concept of Mollusca as a peculiar groundplan of animals representing a peculiar taxonomic phylum. The Cuvier's system of classes and orders of mollusks was anatomy-based. Before Cuvier, the taxon Mollusca included only cephalopods without external shell, while most «genuine» mollusks were classified within a special taxon, Testacea (for example, in the Linnaeus' system). Lamarck used the Cuvier's results in his own classification of invertebrates, though he did not adopt the Cuvierian system of Mollusca completely. The Lamarck's system of Mollusca was more artificial as compared with the Cuvier's, especially this artificiality may be seen in the classification of gastropods proposed by Lamarck. Unlike Cuvier, Lamarck made important contribution to taxonomy of Mollusca on the lower taxonomic levels (species and genus). He compiled a handbook with description of all known to him taxa of mollusks that included more than 3500 extant and fossil species.

**Key words:** Mollusca, taxonomy, history, G. Cuvier, J.-B. de Lamarck.

---

Двух величайших французских натуралистов XIX в. – Жоржа Кювье (1769–1832) (рис. 1) и Жана-Батиста де Ламарка (1744–1829) (рис. 2) – в научно-исторической литературе принято противопоставлять как почти непримиримых научных оппонентов. Конечно, это связано в первую очередь с их расхождениями по вопросу об эволюции органического мира [Юнкер, Хоссфельд, 2007; Ruse, 2000; Gould, 2011], но также и с особенностями их личных взаимоотношений, которые часто описывают как почти антагонистические. Например, А.И. Шаталкин [2009] пишет, что Кювье, будучи не только великим ученым, но также и ловким администратором и вообще «светским человеком», развернул «тихую войну» против Ламарка, что стало главной причиной долгого научного забвения последнего.

Так это или нет, вопрос к историкам науки. Мне бы хотелось заметить, что в научной судьбе Кювье и Ламарка прослеживается и немало совпадений, которые касаются выбора ими тем для исследования и влияния на современных им ученых и последующие поколения биологов. Оба интересовались палеонтологией и вопросами эволюции, хотя и пришли к радикально разным выводам. Оба состояли профессорами Музея естественной истории в Париже – ведущего французского учреждения по изучению фауны и флоры. Наконец, и Кювье и Ламарк внесли



**Рис. 1.** Жорж Кювье – официальный портрет (источник: <http://www.napoleon-empire.com/pictures/cuvier.php>).

**Fig. 1.** Georges Cuvier, an official portrait (<http://www.napoleon-empire.com/pictures/cuvier.php>).



**Рис. 2.** Жан-Батист Ламарк в период написания «Естественной истории беспозвоночных» (источник: Wikimedia Commons).

**Fig. 2.** Jean-Baptiste de Lamarck in the period of preparation of «Système des animaux sans vertébrés» (source: Wikimedia Commons).

немалый вклад в становление современной систематики животных. Достаточно напомнить, что именно от Ламарка берет начало классическое деление царства Animalia на беспозвоночных и позвоночных, а Кювье сформировал понятие о планах строения и предложил принципиально новую классификацию животных.

Здесь мне бы хотелось ограничиться только одним аспектом сравнительного изучения трудов Ламарка и Кювье, а именно их вкладом в развитие системы типа Mollusca, второго по численности типа животных после членистоногих, характеризующегося колоссальным таксономическим и экологическим разнообразием и немалым практическим значением.

Согласно биографам, для Ламарка занятия систематикой беспозвоночных начались уже в весьма зрелом возрасте, когда он после французской революции получил кафедру «насекомых, червей и микроскопических животных» во вновь организованном Музее естественной истории (Muséum National d'Histoire Naturelle). Несмотря на то, что Ламарк к этому времени был одним из ведущих авторитетов в области изучения растений, ни одна из трех кафедр музея, связанных с ботаникой, ему не досталась, поэтому пятидесятилетнему ученому поневоле пришлось переквалифицироваться в зоологи, что у него блестяще получилось [Шаталкин, 2009].

Интерес Кювье к исследованию беспозвоночных, в первую очередь их анатомии, зародился в гораздо более молодом возрасте. Он попал в Париж только в 1795 г., а восьмью годами раньше жизненные обстоятельства забросили его на север Франции, в Нормандию, где он служил в качестве домашнего учителя в одной аристократической семье. Кювье и раньше интересовался естественной историей, но теперь близость моря и доступность объектов для изучения сформировали его склонность к анатомическим исследованиям морских животных [Канаев, 1976; Johnston, 1850; Winsor, 1976]. Именно в те годы был заложен фундамент дальнейших революционных работ Кювье в области классификации беспозвоночных. Уже первые публикации Кювье в области зоологии принесли ему известность и, что не менее важно, место ассистента, а потом и профессора сравнительной анатомии в Музее естественной истории [Канаев, 1976]. Первая его статья о внутреннем строении моллюсков (*Patella vulgata* L., 1758) вышла в свет ещё в 1792 г. [Cuvier, 1792].

Но для полной оценки вклада Кювье и Ламарка в развитие системы моллюсков необходимо рассмотреть, в каком состоянии она находилась в конце XVIII столетия.

Общеизвестно, что «отцом зоологии», заложившим основы этой науки и основы классификации животного мира, был Аристотель. В своем главном зоологическом труде, «История животных», он наметил контуры системы Animalia, хотя нигде в полном и ясном виде её не привел, так что эту систему приходится реконструировать, исходя из разбросанных по биологическим сочинениям Аристотеля указаний [Старостин, 1996]. В самом общем виде она выглядит так. Все

животные делятся на две группы, таксономический ранг которых Аристотель четко не определил: группе кровяных животных соответствует позднейшее представление о позвоночных, а группа бескровных охватывала беспозвоночных. Эти группы делились дальше на более мелкие подразделения, которые Аристотель именовал «большими родами» и «малыми родами». Можно видеть в этом прообраз будущей иерархической классификации биологических объектов, предложенной Линнеем, но у Аристотеля понятия большого и малого рода ещё не имели устойчивого содержания и они не соответствуют вполне каким-то категориям современной зоологической номенклатуры [Pellegrin, 1986].

Бескровные животные подразделялись Аристотелем на пять высших родов [Старостин, 1996]:

1. Мягкотелые (соответствуют головоногим моллюскам в современной трактовке);
2. Мягкоскорлупные (ракообразные современной системы);
3. Черепокожие (все моллюски с наружной раковиной, а также морские ежи, баянусы и даже асцидии);
4. Насекомые (не только представители класса Insecta в нынешнем его понимании, но также паукообразные, многоножки и многие другие «черви»);
5. Зоофиты, или животнорастения – медузы, губки, полипы и прочие организмы, которые считались промежуточными формами между «настоящими» животными и «настоящими» растениями. Этот «высший род» формально у Аристотеля отсутствует, но реконструкторы его системы считают возможным добавлять его к четырем классическим подразделениям, перечисленным в первой главе четвертой книги «Истории животных» [Старостин, 1996].

Нетрудно увидеть, что представления о моллюсках как таксономической группе или особом типе организации у Аристотеля нет. Представители современного типа Mollusca распределены здесь между двумя высшими родами – мягкотелых и черепокожих. Дальнейшее деление последних Аристотелем привело его к принятию «родов» меньшего объема, которые в позднейшей научной литературе именовались латинскими терминами *univalves* (одностворчатые, которым соответствуют брюхоногие моллюски-блюдечки), *bivalves* (двустворчатые моллюски) и *turbinates* (брюхоногие моллюски со спирально завернутой раковиной) [Maton, Rackett, 1804; Fleming, 1837].

Эта система была целиком конхологической, основанной исключительно на признаках раковины. Хотя Аристотель был тонким и умелым анатомом и оставил удивительно точные наблюдения над внутренним строением головоногих, анатомические данные в его классификации моллюсков не использовались. Основным таксономическим признаком служил внешний вид раковины.

Удивительно, что в общих чертах эта крайне несовершенная на современный взгляд система моллюсков осталась фактически неизменной до середины XVIII в. и была освящена авторитетом великого Карла Линнея, который, классифицируя моллюсков в своей «Системе природы», фактически следовал в русле аристотелевской схемы. Впрочем, давно отмечено, что моллюски не были излюбленным объектом исследований Линнея, так что его классификация раковинных животных (Testacea) стала объектом критики последующих поколений зоологов [Maton, Rackett, 1804].

Напомню, что в каноническом для зоологической номенклатуры десятом издании «Системы природы» [Linnaeus, 1758] Линней делит животное царство (regnum Animalia) на шесть классов, из которых беспозвоночным животным соответствуют классы Insecta и Vermes (черви). «Червями» в то время назывались все вообще беспозвоночные, лишенные хитинового наружного покрова и членистых конечностей. Линней подразделил своих «червей» на пять отрядов:

1. Intestina – просто устроенные животные без твердого наружного покрова (очень разнородная группа, куда попали дождевые черви, пиявки, волосатики и даже миксины. Из моллюсков сюда был отнесен корабельный червь, *Teredo* Linnaeus, 1758);
2. Mollusca – не моллюски в современном смысле слова, а разнообразные животные с мягкими покровами от медуз до голотурий. В этот отряд Линней отнес большинство головоногих, кроме аргонавта и наутилуса, а также безраковинных гастропод (морских заднежаберных, наземных слизней);
3. Testacea, или раковинные. Это фактически полный аналог черепоконных Аристотеля, с включением не только всех моллюсков, имеющих раковину, но также морских уток и даже полихет, живущих в известковых трубках (*Serpula*);
4. Lithophyta – различные виды кораллов;
5. Zoophyta – различные кишечнополостные, а также *Volvox* и *Taenia*.

Итак, эта система тоже лишена четкого понятия о моллюсках, вернее, под этим названием Линней объединял множество разнообразных животных, подобранных по признаку отсутствия раковины.

Отряд Testacea у Линнея делился на четыре группы неопределенного ранга, три из которых фактически взяты у Аристотеля:

1. Bivalvia (conchae);
2. Univalvia spiraled (cochleae) – аристотелевские Turbinates;
3. Univalvia Basque spiral regulari – аристотелевские Univalves.

Четвертая группа – многостворчатые (multivalves) – объединяла морских уток (*Lepas*) и моллюсков-хитонов.

Несложно заметить, что Линней как классификатор моллюсков принципиально не добавил ничего к системе, восходящей к Аристотелю, полностью игнорируя внутреннее строение животных, что и делает его систему «червей» крайне искусственной.

Величайший вклад Кювье в историю малакологии состоит в том, что именно он впервые сформулировал близкое к современному понятие о моллюсках как особом типе организации животных и отказался от построения системы их на основе признаков раковины. Именно анатомическое строение Кювье считал более значимым с точки зрения систематики, чем раковину, которая представляет собой не более, чем наружный скелет.

Работа над систематикой моллюсков была частью более общего замысла по ревизии линнеевского класса «червей», или *Vermes*, о необходимости которой говорили многие, включая Ламарка, называвшего этот класс «чудовищным» [Gould, 2011]. Действительно, у Линнея «черви» стали своеобразным таксономическим «складом», куда попали все беспозвоночные, кроме насекомых. 10 мая 1795 г. Кювье выступил с докладом в Обществе естественной истории, где изложил предложения по ревизии класса *Vermes* на анатомической основе. В том же году вышел в свет специальный «мемуар» [Cuvier, 1795a] на ту же тему. Из состава «червей» были выделены в качестве особых групп моллюски, ракообразные, черви *sensu stricto* и зоофиты. Вместе с классами позвоночных, общее число классов животных достигло девяти [Канаев, 1976].

Второй «мемуар» 1795 г. был посвящен исключительно моллюскам. В нем Кювье описал основные черты организации моллюсков и предложил их новую систему. Диагноз класса (пока ещё класса, а не типа) выглядел следующим образом [Cuvier, 1795b, p. 447]: «моллюски – это класс животных, чьи внутренние признаки [следующие]: яйцерождение, бесцветная кровь, наличие сердца, [кровеносных] сосудов и жабр, печени, а внешние [признаки] – мантия и щупальца». Ещё одним важным признаком моллюсков, не вошедшим в этот диагноз, Кювье считал специфическое строение их нервной системы.

Именно этот момент и следует считать отправной точкой в развитии малакологии как особой ветви зоологии, специализирующейся на исследовании моллюсков. До этого времени моллюски и другие раковинные животные были объектом конхологии – науки о раковинах и их обитателях [Johnston, 1850; Glaubrecht, 2009]. Кювье предложил объединить в рамках единого таксона всех моллюсков, ранее распределенных по разным отрядам в системе Линнея. Впервые в одну большую группу попали все моллюски независимо от наличия у них раковины. Они были разделены на три отряда, пока ещё не имевших латинского названия и обозначенных по-французски как «*les Gastéropodes*» (брюхоногие), «*les Céphalopodes*» (головоногие) и «*les Acéphales*» (буквально – безголовые; соответствуют современному классу *Bivalvia*) [Cuvier, 1795b]. Отмечу, что морские утки и баянусы также были отнесены Кювье к отряду безголовых, то есть их истинное родство с ракообразными ещё не было распознано.

В отличие от Аристотеля, делившего всех животных на две большие группы, Кювье в 1812 г. показал, что хордовые – это не особая группа, противопоставленная всем остальным беспозвоночным, а один из четырех главных стволов (не в эволюционном смысле) системы животных, которые соответствуют четырем основным планам строения, представленным в царстве *Animalia* [Канаев, 1976]. Это более прогрессивно и гораздо ближе современным взглядам, чем аристотелевская дихотомия кровяных и бескровных. Ламарк, разделивший животных на позвоночных и беспозвоночных, в этом отношении уступает Кювье и находится ближе к аристотелевской традиции.

Вернемся в конец XVIII в. После выхода статей 1795 г. Кювье начинает работу над капитальным семисотстраничным сочинением по систематике животных, опубликованном в 1798 г. под названием «Элементарная сводка по естественной истории животных» [Cuvier, 1798]. В ней он дал общую характеристику класса моллюсков с диагнозами и описаниями всех известных родов и перечислением важнейших видов. Он ещё сохраняет дихотомическое деление животных на две основные группы, называя их животными с красной кровью (позвоночные) и с белой (*sang blanc*; вероятно, правильнее переводить как бесцветной) кровью. Вторая группа соответствовала бескровным животным Аристотеля. Кювье отмечал, что его «белокровные» организмы, в отличие от «краснокровных», не имеют общих морфологических черт и их объединение в один таксон основано на отрицательных признаках, таких как отсутствие позвоночного столба, внутреннего артикулированного скелета и пр. [Cuvier, 1798].

Белокровные животные делились им на три группы, не имевшие определенного таксономического ранга: *mollusques*, *insectes et vers* (насекомые и черви), *zoophytes*. Научные названия высших таксонов ещё не были латинизированы, хотя Кювье строго придерживался бинарной номенклатуры, приводя родовые и видовые названия на латинском языке.

Группа моллюсков подразделялась на три отряда, те самые, что были установлены в 1795 г. (табл. 1). Кювье безоговорочно относит аргонавта и наутилуса в отряд головоногих, исправляя тем самым многовековую ошибку систематиков, помещавших раковинных и безраковинных цефалопод в разные таксоны. Отряд гастропод делится на два «подотряда» – раковинных (*testacés*) и безраковинных (*nuda*). Это, пожалуй, уступка традиции. Ещё одна архаичная черта системы – филогенетическая разнородность класса брюхоногих. Туда вошли в качестве отдельных родов хитоны и голотурии. Но ещё более пёстрым в филогенетическом отношении был класс безголовых моллюсков. Помимо «настоящих» двустворчатых, Кювье поместил туда такие рода, как *Ascidia*, *Balanus*, *Lingula*, *Salpa*, *Terebratula*. Таким образом, эта сборная группа включала представителей ракообразных, плеченогих и даже оболочников.

Рода моллюсков в системе Кювье 1798 г. скорее соответствуют современным семействам, и выделение их происходит на строго морфологической основе без учета экологических различий. Например, в составе рода *Bulimus* Scopoli, 1777

Таблица 1

Классификация моллюсков в системе Кювье 1798 г.

Table 1

The classification of mollusks in the Cuvier's system of 1798

Класс	Отряд	«Подотряд»	Рода
Les mollusques	Cephalopodes (4 рода)	–	<i>Argonauta, Nautilus, Octopus, Sepia</i>
	Gastéropodes	Gastéropodes testacés (18 родов)	<i>Bulimus, Chiton, Conus, Helix, Nerita, Planorbis, Strombus, Trochus, Turbo</i> и др.
		Gastéropodes nuds (8 родов)	<i>Aplysia, Doris, Limax, Tethys</i> и др.
	Acéphales (29 родов)	–	<i>Arca, Cardium, Mytilus, Ostrea, Pecten, Teredo, Unio</i> и др.

мы находим как наземных моллюсков, так и пресноводных (большого прудовика, *Bulimus stagnalis* = *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)). Это было характерно и для линневской системы, в которой в один род *Nautilus* Linnaeus, 1758 были помещены морские головоногие и пресноводный брюхоногий моллюск, известный сейчас как *Armiger crista* (L., 1758). Диагнозы родов моллюсков у Кювье в большинстве своем тоже чисто конхологические. Редким исключением был род *Conus* Linnaeus, 1758, характеристика которого включала данные о строении мантии и органов дыхания.

Система Кювье была быстро принята некоторыми французскими конхологами, например, Драпарно [Draparnaud, 1801] и, отчасти, Ламарком (см. ниже).

Учение Кювье о четырех основных формах организации животных, или планах строения, впервые выдвинутое в короткой статье 1812 г. [Cuvier, 1812], нашло полное выражение в капитальной сводке «Животное царство», вышедшей в четырех томах в 1817 г. [Cuvier, 1817]. Эти четыре формы организации Кювье называл «ответвлениями» (embranchements), и они ещё не стали «типами» (phyla) в номенклатурном смысле слова. Таксономический смысл был придан им позднее Бленвиллем [Blainville, 1814]. Тем не менее, «Животное царство» представляет собой систематическое изложение знаний о царстве Animalia и вполне выражает взгляды Кювье на систему моллюсков как она виделась ему на вершине его научного творчества [Канаев, 1976].

Группа моллюсков («les mollusques») состоит, по Кювье [Cuvier, 1817], из шести «естественных подразделений», или классов, из которых два – Brachiopodes и Cirrhopodes – моллюскам в собственном смысле слова не принадлежат. По сравнению с системой 1798 г. добавлен класс Pteropoda, установленный

Кювье в 1804 г. Крупные классы, *Gastéropodes* и *Acéphales*, разделены на отряды (табл. 2) и далее на семейства. Впервые деление на отряды было предложено Кювье в 1814 г., в небольшой статье, вышедшей за авторством Бленвилля [Blainville, 1814]. Отряды брюхоногих выделялись на основе строения дыхательной системы, а семейства – на основе признаков раковины. Помимо категории вида и рода, в некоторых случаях Кювье использует ранг подрода (*sous-genre*), например, род *Conchylum* Cuvier, 1816 (младший синоним *Ampullaria* Lamarck, 1799) включал 4 подрода: *Ampullaria*, *Melania* Lamarck, 1799, *Phasianella* Lamarck, 1804 и *Janthina* Röding, 1798 (табл. 3).

Система моллюсков, опубликованная во втором (и последнем прижизненном) издании «Животного царства» [Cuvier, 1830], в целом соответствует системе 1817 г., но в ней заметно увеличено число родов, а в структуре класса брюхоногих появляется ещё два отряда: «*les hétéropodes*», установленный в 1812 г. Ламарком, и «*les tubulibranches*», выделенный из состава *Pectinibranchia* для объединения трех родов сидячих брюхоногих, характеризующихся отсутствием копулятивного аппарата: *Siliquaria* Bruguière, 1789, *Vermetus* Daudin, 1800 и *Magilus* Montfort, 1810.

При этом хитоны до сих пор оставались в составе отряда «*les Cyclobranches*» в качестве особого рода вместе с родом *Patella* Linnaeus, 1758. Сходство в строении дыхательной системы оказалось для Кювье более значимым, чем резкие различия в строении раковины у хитонов и гастропод.

Система двустворчатых моллюсков в издании 1830 г. осталась без существенных изменений.

Таблица 2

Классификация моллюсков в системе Кювье 1817 г.

Table 2

The classification of mollusks in the Cuvier's system of 1817

Группа	Классы	Отряды
Mollusques	Céphalopodes	–
	Ptéropodes	–
	Gastéropodes	Nudibranches, Inferobranches, Tectibranches, Pulmonés, Pectinibranches, Scutibranches, Cyclobranches
	Acéphales	Acephales testacés (= Bivalvia), Acephalés sans coquilles (= Tunicata)
	Brachiopodes	–
	Cirrhopodes (= Cirripedia)	–

Таблица 3

Таксономическая структура брюхоногих и двустворчатых (= безголовых) моллюсков в системе Кювье [Cuvier, 1817]

Table 3

The taxonomic structure of Gastropoda and Bivalvia (=Acéphales) in the Cuvier's system [1817]

Классы	Отряды	Семейства	Рода
Брюхоногие (Gastéropodes)	Nudibranches	–	<i>Doris, Tritonia, Tethys</i> и др.
	Inferobranches	–	<i>Phyllidia, Diphyllidia</i>
	Tectibranches	–	<i>Aplysia, Dolabella</i> и др.
	Pulmonés	–	<i>Limax, Helix, Succinea, Clausilia, Lymnaeus, Physa</i> и др.
		Trochoïdes	<i>Turbo, Trochus, Valvata, Paludina</i> и др.
	Pectinibranches	Buccinoïdes	<i>Buccinum, Conus, Cypraea, Voluta, Ovula</i> и др.
		Без названия	<i>Sigaretus</i>
	Scutibranches	–	<i>Haliotis, Crepidula, Fissurella</i> и др.
	Cyclobranches	–	<i>Chiton, Patella</i>
Двустворчатые (Acéphales)	Acéphales testacés	Ostracés	<i>Ostrea, Perna, Arca, Pinna</i> и др.
		Mytilacés	<i>Mytilus, Unio, Anodontes</i>
		Bénitiers	<i>Tridacna</i>
		Cardiacés	<i>Cardium, Chama, Donax, Cyclas, Tellina</i> и др.
		Enfermés	<i>Mya, Solen, Hiatella, Teredo, Pholas</i> и др.
	Acéphales sans coquilles	–	<i>Ascidia, Salpa</i> и др.

Кювье в целом мало интересовался построением системы моллюсков на «нижних этажах» иерархии – видовом и родовом, хотя ему принадлежит авторство некоторых видов и родов, признаваемых валидными в наши дни – *Parmacella olivieri* Cuvier, 1804, *Potomida littoralis* (Cuvier, 1798) и др. Особенно много новых родов было описано им среди заднежаберных брюхоногих моллюсков – *Notarchus* Cuvier, 1817, *Phyllidia* Cuvier, 1817, *Tergipes* Cuvier, 1805, *Tritonia* Cuvier, 1798 и др.

Конечно, нельзя считать Кювье пионером в изучении внутреннего строения моллюсков. Такие исследования начались ещё в XVII в. (М. Листер, Ф. Реди, Я. Сваммердам), но они носили в основном описательный характер, хотя и имели большое значение для познания биологии и физиологии моллюсков [Benocci, Manganeli, 2012]. Старший современник Кювье, неаполитанский врач Поли, пытался построить систему двустворчатых моллюсков на основе их внутреннего строения, но по политическим и экономическим причинам его труды остались мало известны вне Италии [Johnston, 1850]. Заслуга Кювье состоит в том, что его исследования носили *сравнительно-анатомический* характер и потому смогли лечь в основу построения принципиально новой системы животных и окончательно покончить с аристотелевской классификационной традицией, давно устаревшей и тормозившей дальнейший прогресс зоологии.

Вклад Ламарка в развитие системы моллюсков был, может быть, менее фундаментален, чем вклад Кювье, но также заслуживает рассмотрения, так как предложенная им система Mollusca оказала большое влияние на целое поколение зоологов, о чем говорит появление затем ряда компиляций, излагавших систему моллюсков «по Ламарку» [Crouch, 1827; Gould, 1833; Brown, 1836]. В отличие от Кювье, он активно занимался изучением разнообразия моллюсков на видовом уровне и описал много новых видов. Первая конхологическая публикация Ламарка датируется 1792 г. [Lamarck, 1792].

После того, как Кювье обосновался в Париже, он и Ламарк параллельно работали над ревизией класса «червей» [Gould, 2011]. Сам Ламарк, по-видимому, вскрытиями животных не занимался [Winsor, 1976], но широко пользовался результатами, полученными Кювье и другими анатомами. В 1799 году он публикует небольшую работу, озаглавленную «Введение в новую классификацию раковин» [Lamarck, 1799]. Система, представленная в ней, имеет вполне «аристотелевский» облик, так как все раковинные животные разделены на *univalves*, *bivalves* и *multivalves*. Это именно классификация раковин, а не моллюсков, потому что цефалоподы, лишённые наружной раковины, в неё не попали. Но «Введение» сохраняет важность для малакологической систематики, потому что в нём введены несколько новых родовых названий, сохранившихся по сей день – *Anodonta* Lamarck, 1799, *Lymnaea* Lamarck, 1799, *Modiolus* Lamarck, 1799, *Nucula* Lamarck, 1799, *Turritella* Lamarck, 1799 и др. Всего в статье были перечислены и кратко охарактеризованы 126 родов раковинных моллюсков, как ныне живущих, так и ископаемых.

В 1801 г. появляется первое крупное произведение Ламарка о беспозвоночных – «*Système des animaux sans vertébrés*» [Lamarck, 1801], в котором, собственно, и вводится сам термин *invertebrates*. В тот период своего творчества Ламарк разделял идею лестницы существ (*scala naturae*), весьма популярную среди натуралистов эпохи Просвещения [Stevens, 1994]. Считалось, что все живые организмы образуют единую последовательность от самых простых к самым сложным, что выражается в градации их морфологической сложности [Ламарк, 1955]. Эта градация принципиально непрерывна, поэтому границы между таксонами носят

совершенно произвольный характер и проводятся ради удобства. Видимые разрывы в этой последовательности – мнимые, и связаны с неполнотой наших знаний о животном мире. Когда все виды будут открыты и описаны, разрывы сами собой заполнятся [Канаев, 1976; Stevens, 1994].

В соответствии с идеей лестницы природы Ламарк выстроил все классы животных в единой последовательности от низших к высшим, используя для этого данные о строении кровеносной, дыхательной и нервной систем. Классы беспозвоночных предшествовали позвоночным. На нижней ступени лестницы находился класс инфузорий, на верхней – млекопитающие. Моллюски рассматривались Ламарком как самый высокоорганизованный класс беспозвоночных, расположенный на лестнице существ прямо под классом рыб [Lamarck, 1801; Ламарк, 1955]. Эта же схема сохранилась и в самом известном сочинении Ламарка – «Философия зоологии» [Ламарк, 1955].

Класс моллюсков был разделен Ламарком на два отряда – моллюсков с головой (mollusques cephalés) и моллюсков безголовых (mollusques acephalés). Систему «гражданина Кювье» с подразделением моллюсков на отряды головоногих, брюхоногих и безголовых [Cuvier, 1798], Ламарк [Lamarck, 1801] пока не принял, хотя и включил головоногих в состав класса моллюсков. Брюхоногие и головоногие как особые таксоны появляются в системе, изложенной в «Философии зоологии» в качестве подразделений mollusques cephalés [Ламарк, 1955].

Постепенно Ламарк отказался от лестничной схемы классификации, выстраивающей все классы животных в единую последовательность, в пользу более сложной древоподобной модели, весьма напоминающей известную дарвиновскую схему дивергенции [Gould, 2011]. Впервые она появляется в дополнениях к седьмой и восьмой главам «Философии зоологии» [Ламарк, 1955]. Ламарк признал, что животные разделяются на два основных ствола, или две самостоятельные лестницы, начавшиеся независимо друг от друга в результате спонтанного самозарождения. Один ствол начинается от инфузорий и ведет к моллюскам, а от них – к позвоночным. В основании другого находятся низшие черви. Вершиной этой второй линии развития являются членистоногие (рис. 3). Ламарк исправил ошибку Кювье и правильно классифицировал усоногих раков, поместив их в состав класса ракообразных.

Окончательная версия ламарковой системы беспозвоночных представлена в многотомном труде «Естественная история беспозвоночных» (1815–1822) общим объемом более 4000 страниц. Это был амбициозный проект, посвященный описанию всех известных тогда видов беспозвоночных, начиная с простейших. Моллюскам были посвящены целиком шестой (в двух выпусках) и седьмой тома, а также часть пятого тома [Lamarck, 1818–1822]. Несколько неожиданно Ламарк делит моллюсков на два класса – Conchifera (Bivalvia + Brachiopoda) и Mollusca sensu stricto (все остальные группы), которые обычным порядком делятся им на отряды, рода и виды. Он поясняет, что признаки, предложенные Кювье для характеристики моллюсков, на самом деле «охватывают два фактически различных (tout-à-fait

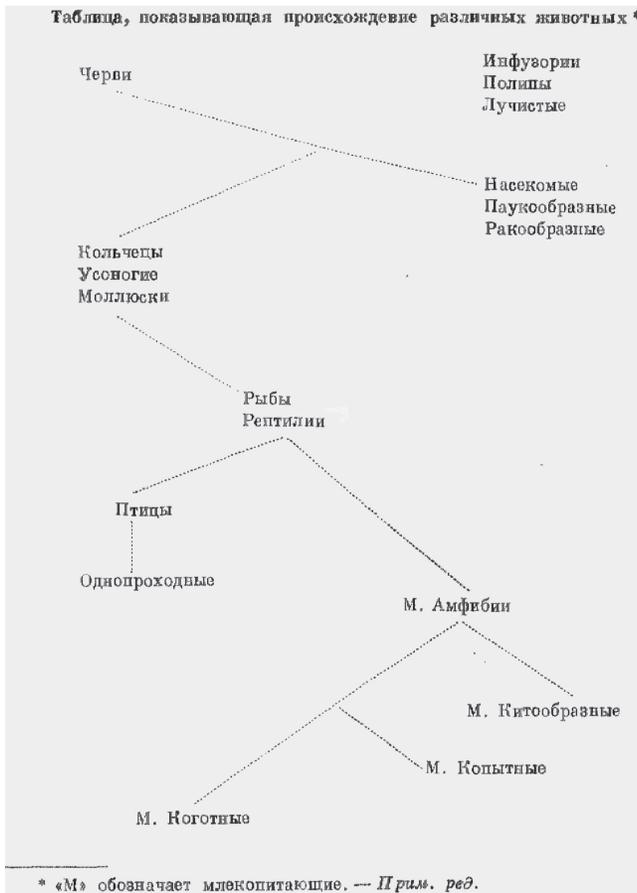


Рис. 3. Система животных Ламарка [по: Ламарк, 1955].

Fig. 3. System of animals of Lamarck [after Lamarck, 1955].

системой, разработанной Кювье. Отказавшись от кювьеровского принципа классификации на основе строения органов дыхания, Ламарк сильно ограничил объем отряда брюхоногих. Большая часть видов, ныне относимых к классу *Gastropoda*, были помещены им в другой отряд, *Trachélipodes* (см. табл. 5). Этот крупный отряд далее подразделялся на секции по двум признакам – наличию/отсутствию сифона раковины и типу питания (фитофаги vs. зоофаги). При этом вполне естественные монофилетические группы, такие как *Pulmonata*, оказались распределены между отрядами *Gastéropodes* и *Trachélipodes*, а в составе одной из секций последних были объединены легочные и жабродышащие моллюски. В одно и то же семейство (*Colimacés*) попали рода наземных и пресноводных моллюсков. Эти и другие факты показывают, что система брюхоногих Ламарка была менее совершенной, чем система Кювье. Классификация с учетом строения дыхательной системы оказалась гораздо более удачной и легла в основу ставшего на многие десятилетия

*différens*) плана строения» [Lamarck, 1818, p. 413], поэтому в курсе зоологии беспозвоночных 1816 г. их было предложено делить на два самостоятельных класса, из которых *Conchifera* рассматривается как более низкоорганизованный.

Класс *Conchifera* у Ламарка подразделен на два отряда и охватывает 88 родов и 1276 видов современных и ископаемых двустворок, не считая семейства брахиопод (табл. 4). Класс *Mollusca sensu stricto* включал 116 родов и около 2350 видов, не считая различных фораминифер и радиолярий, которые были помещены Ламарком в состав группы (семейства?) *Séphalopodes polythalamés* [Lamarck, 1822b].

Система брюхоногих, предложенная Ламарком, оказалась довольно искусственной в сравнении с сис-

Таблица 4

Система класса Conchifera по Ламарку [Lamarck, 1818, 1819]

Table 4

The system of the classis Conchifera after Lamarck [1818, 1819]

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Conchiferes dimyaires	Tubicolees	6	19	<i>Fistulana</i> (6)
	Pholadaires	2	12	<i>Pholas</i> (9)
	Solenacées	3	25	<i>Solen</i> (21)
	Myaires	2	14	<i>Anatina</i> (10)
	Mastracées	7	84	<i>Mastra</i> (33)
	Corbulées	2	15	<i>Corbula</i> (13)
	Lithophages	3	25	<i>Petricola</i> (13)
	Nymphacées	10	142	<i>Tellina</i> (58)
	Trigonées	2	17	<i>Trigonia</i> (16)
	Conques	7	223	<i>Venus</i> (94)
	Cardiacées	5	99	<i>Cardium</i> (52)
	Arcaées	4	96	<i>Arca</i> (46)
	Nayades	4	66	<i>Unio</i> (48)
Camaées	3	30	<i>Chama</i> (25)	
Conchiferes monomyaires	Tridacnées	2	8	<i>Tridacna</i> (7)
	Mytilacées	3	81	<i>Mytilus</i> (37)
	Malléacées	5	43	<i>Avicula</i> (15)
	Pectinides	7	152	<i>Pecten</i> (86)
	Ostracées	5	113	<i>Ostrea</i> (81)
	Rudistes	6	12	<i>Crania</i> (5)
Brachiopodes	3	61	<i>Terebratula</i> (59)	

Таблица 5

Система класса Mollusca s.str. по Ламарку [Lamarck, 1819, 1822a, b]

Table 5

The system of the classis Mollusca s.str. after Lamarck [1819, 1822a, b]

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Pteropodes	–	6	9	<i>Limacina</i> (2)

Таблица 5 (окончание)

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Gastéropodes	Tritoniens	6	26	<i>Doris</i> (13)
	Phyllidiens	4	56	<i>Patella</i> (45)
	Sémi-phyllidiens	2	3	<i>Umbrella</i> (2)
	Calyptraciens	7	52	<i>Fissurella</i> (20)
	Bulléens	3	13	<i>Bulla</i> (11)
	Laplysiens	2	79	<i>Laplysia</i> (5)
	Limaciens	5	9	<i>Limax</i> (4)
Trachélipodes*	Colimacés	11	263	<i>Helix</i> (107)
	Lymneens	3	28	<i>Lymnaea</i> (12)
	Mélaniens	3	22	<i>Melania</i> (16)
	Péristomiens	3	19	<i>Ampullaria</i> (11)
	Néritacés	5	94	<i>Natica</i> (51)
	Macrostomes	4	26	<i>Haliotis</i> (15)
	Plicacés	2	12	<i>Tornatella</i> (7)
	Scalariens	3	21	<i>Scalaria</i> (10)
	Turbinacés	8	175	<i>Trochus</i> (69)
	Canalifères	11	415	<i>Cerithium</i> (116)
	Ailées	3	46	<i>Strombus</i> (33)
	Purpurifères	11	203	<i>Buccinum</i> (60)
	Columellaires	5	205	<i>Mitra</i> (94)
	Enroullées	6	371	<i>Conus</i> (190)
	Céphalopodes polythalames	27 родов. Крайне гетерогенная группа, включавшая раковинных протистов. К собственно моллюскам в ней относятся ≈ 50 видов		
Céphalopodes	Céphalopodes monothalames	1	3	<i>Argonauta</i> (3)
	Céphalopodes sépiars	4	11	<i>Loligo</i> (4), <i>Octopus</i> (4)
Hétéropodes		3	7	<i>Pterotrachea</i> (4)

\*В приложении к отрядам Gastéropodes и Trachélipodes Ламарк [Lamarck, 1822b] перечислил 154 ископаемых вида, не вошедших в основную часть систематического обзора таксонов.

\*In appendix to the orders Gastéropodes and Trachélipodes, 154 fossil species not included to the main part of the systematic survey of taxa were listed [Lamarck, 1822b].

общепринятым деления гастропод на три подкласса – переднежаберные, заднежаберные и легочные [Milne-Edwards, 1848]. Последний вариант системы Gastro-poda, лежащий в русле кювьеровской традиции, был разработан А.Н. Голиковым и Я.И. Старобогатовым [1988; Golikov, Starobogatov, 1975], хотя современные классификации, построенные с учетом данных молекулярной филогенетики [Bouchet, Rocroi, 2005; Aktipis et al., 2008], уже не оперируют таксонами ранга отряда или подкласса, введенными Кювье.

Общее таксономическое разнообразие моллюсков, известное во времена позднего Ламарка, составляло примерно 3650 видов, что более чем в 5 раз превышает число видов, известных Линнею в 1758 г. – 674 [Schilder, 1949].

Интересно, что в 1820 г. в сочинении «Аналитическая система положительных знаний человека» Ламарк снова пересмотрел свои взгляды на родственные отношения животных. Не отказываясь от идеи ветвящейся последовательности таксонов, он вводит представление об едином предке всех животных (Monera), который дает начало инфузориям, от них следует прямой переход к полипам, а последние порождают три самостоятельные эволюционные ветви – Radiata, Vermes и Tunicata. Vermes рассматривались Ламарком как предшественники членистоногих, а Tunicata – как предки моллюсков и позвоночных [Gould, 2011]. Возможно, в этом надо видеть попытку совмещения идеи Кювье о независимых планах строения животных с идеей эволюционной трансформации таксонов, которая считается главной заслугой Ламарка в истории науки.

В завершение – несколько слов о судьбе малакологической коллекции, принадлежавшей Ламарку. Он был известен как страстный собиратель раковин и в его частном кабинете хранились экземпляры многих сотен видов, о чем есть соответствующие отметки в тексте «Естественной истории беспозвоночных». Поскольку Ламарк при описании видов отмечал, в каком собрании хранится экземпляр, послуживший для описания, можно судить, что его частная конхологическая коллекция практически не уступала собранию Музея естественной истории в Париже.

После смерти Ламарка эта коллекция, особенно ценная в номенклатурном отношении, попала в собрание барона Б. Делессера, который сделал её доступной для изучения и опубликовал, с помощью специалистов-малакологов, изображения многих типовых экземпляров [Gray, 1869]. В настоящее время коллекция Ламарка хранится в двух научных учреждениях: большинство гастропод находятся в коллекции Музея естественной истории в Женеве, а двустворчатые моллюски большей частью в Национальном музее естественной истории в Париже [Dance, 1986].

## Литература

- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1988. Вопросы филогении и системы брюхоногих моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 4–77.  
Канаев И.И. 1976. Жорж Кювье (1769–1832). М.: Наука. 212 с.  
Ламарк Ж.Б. 1955. Избранные произведения в двух томах. М.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 968 с.

- Старостин Б.А.* 1996. Аристотелевская «История животных» как памятник естественно-научной и гуманитарной мысли // Аристотель. История животных. М.: Издательский центр РГГУ. С. 7–68.
- Шталкин А.И.* 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Товарищество научных изданий КМК. 606 с.
- Юнкер Т., Хоссфельд У.* 2007. Открытие эволюции: революционная теория и её история. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 220 с.
- Aktipis S.W., Giribet G., Lindberg D.R., Ponder W.F.* 2008. Gastropoda: an overview and analysis. W.F. Ponder, D.R. Lindberg (Eds.) Phylogeny and Evolution of the Mollusca. Berkeley, Los Angeles: California University Press. P. 201–237.
- Benocci A., Manganelli G.* 2012. Early research on anatomy and mating of land slugs and snails: Francesco Redi's (1684) Osservazioni // Archives of Natural History. V. 39. N 2. P. 270–280.
- Blainville M.H., de.* 1814. Mémoire sur la classification methodique des animaux mollusques et établissement d'une nouvelle considération pour y parvenir // Bulletin des Sciences par la Société Philomathique de Paris. V. 1. P. 175–180.
- Bouchet Ph., Rocroi J.-P.* 2005. Classification and nomenclator of gastropod families // Malacologia. V. 47. P. 1–397.
- Brown Th.* 1836. The Conchologist's Text-book, Embracing the Arrangements of Lamarck and Linnaeus, with a Glossary of Technical Terms. Glasgow, etc: A. Fullarton and Co. 180 p.
- Crouch E.A.* 1827. An Illustrated Introduction to Lamarck's Conchology. London: Rees, Orme, Brown and Green. 48 p.
- Cuvier G.* 1792. Anatomie de la patelle commune // Journal d'Histoire Naturelle. V. 2. P. 81–95.
- Cuvier G.* 1795a. Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de Vers; lu à la société d'Histoire-Naturelle, le 21 floréal de l'an 3 // La Décade Philosophique, Littéraire et Politique. V. 5, N. 3. P. 385–396.
- Cuvier G.* 1795b. Second mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structure des mollusques et de leur division en ordre, lu à la société d'Histoire Naturelle de Paris, le 11 prairial an troisième // Magazin Encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts. V. 2, N 8. P. 433–449.
- Cuvier G.* 1798. Tableau Élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux. Paris: Baudouin. xvi + 710 p.
- Cuvier G.* 1812. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal // Annales du Muséum d'Histoire Naturelle. V. 19. P. 73–84.
- Cuvier G.* 1817. Règne Animal Distribué d'après son Organisation, pour servir de base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée. Paris: Déterville. V. 2. 532 p.
- Cuvier G.* 1830. Règne Animal Distribué d'après son Organisation, pour servir de base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée. Paris: Déterville; Crochard. V. 3. xvi + 504 p.
- Dance S.P.* 1986. A history of Shell Collecting. Leiden: E.J. Brill – Dr. W. Backhuys. 230 p.
- Draparnaud J.* 1801. Tableau des Mollusques Terrestres et Fluviales de la France. Montpellier-Paris: Renaud, Bossange, Masson et Besson. 116 p.
- Fleming J.* 1837. Molluscous Animals, including Shell-fish; Containing an Exposition of their Structure, Systematical Arrangement, Physical Distribution, and Dietetical Uses, with a Reference to the Extinct Races. Forming the Article «Mollusca» in the Seventh Edition of the Encyclopaedia Britannica. Edinburgh: Adam and Charles Black. 244 p.
- Glaubrecht M.* 2009. On «Darwinian mysteries» or molluscs as models in evolutionary biology: from local speciation to global radiation // American Malacological Bulletin. V. 27, N 1–2. P. 3–23.
- Golikov A.N., Starobogatov Ya.I.* 1975. Systematics of prosobranch gastropods // Malacologia. V. 15, N 1. P. 185–232.
- Gould A.A.* 1833. Lamarck's Genera of Shells with a Catalogue of Species. Boston: Allen and Ticknor. 110 p.
- Gould S.J.* 2011. The Lying Stones of Marrakesh: Penultimate Reflections in Natural History. Cambridge (Ma), etc: Belknap Press. 371 p.

- Gray J.E. 1869. Lamarck's collection of shells // *Annals and Magazine of Natural History*, 4<sup>th</sup> Series. V. 3. P. 319–321.
- Johnston G. 1850. *Introduction to Conchology, or, Elements of the Natural History of Molluscous Animals*. London: John van Voorst. 616 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1792. Observations sur les coquilles, et sur quelques-uns des genres qu'on a établis dans l'ordre des vers testacés // *Journal d'Histoire Naturelle*. V. 2. P. 269–280.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1799. *Prodrome d'une classification des coquilles* // *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*. V. 1. P. 63–91.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1801. *Système des Animaux sans Vertèbres, ou Tableau Général des Classes, des Ordres et des Genres de ces Animaux*. Paris: Chez L'Auteur. Viii + 432 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1818. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Chez d'Auteur. V. 5. P. 612 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1819. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 6, Pt. 1. P. 343 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1822a. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 6, Pt. 2. 232 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1822b. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 7. P. 711 p.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regne Tria Naturae... Editio Decima, Reformata*. Tomus I. Regnum Animale. Holmiae: Laurentii Salvii. 823 p.
- Maton W.G., Rackett T. 1804. An historical account of testaceological writers // *Transactions of the Linnean Society*. V. 7. P. 119–244.
- Milne-Edwards H. 1848. Note sur la classification naturelle chez Mollusques Gastéropodes // *Annales des Sciences Naturelles. Zoologies*. Series 3. V. 9. P. 102–112.
- Pellegrin P. 1986. *Aristotle's Classification of Animals: Biology and the Conceptual Unity in the Aristotelian Corpus*. Berkeley, etc: University of California Press. 236 p.
- Ruse M. 2001. *The Evolution Wars: a Guide to the Debates*. New Brunswick, etc: Rutgers University Press. 326 p.
- Schilder F.A. 1949. Statistical notes on malacology // *Proceedings of the Malacological Society of London*. V. 27. P. 259–261.
- Stevens P.F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. New York: Columbia University Press. 616 p.
- Winsor M.P. 1976. *Starfish, Jellyfish and the Order of Life: Issues of Nineteenth-century Science*. New Haven, London: Yale University Press. 228 p.