А.П. Расницын

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

по эволюционной биологии



А. П. РАСНИЦЫН

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2005

А.П. Расницын Избранные труды по эволюционной биологии. — Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 347 стр. с илл.

Книга представляет работы эволюциониста и палеоэнтомолога А.П. Расницына по различным аспектам эволюционной биологии, опубликованные в 1965–2003 гг., включая авторские переводы его зарубежных публикаций. Тексты сгруппированы в шесть разделов: Общие закономерности эволюции (10 статей), Методология филогенетики, систематики и номенклатуры (11), Проблема прогресса в биологии (3), Биологическое разнообразие и его динамика (7), Особенности эволюции насекомых и эволюционная теория (8), Популярные работы (3). Приложен также общий список трудов А.П. Расницына (224 названия).
Для биологов, палеонтологов и всех интересующихся эволюционной биологией и методологией науки.

Редакционная коллегия:
Г.Ю. Любарский, А.В. Маталин, К.Г. Михайлов

ISBN 5–87317–243–9

© Т-во научных изданий КМК,
издание, 2005

СОДЕРЖАНИЕ

1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ 1
1.1. Попытка причинного анализа процесса олигомеризации гомологичных органов 1
1.2. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции 2
1.3. О некоторых механизмах видообразования 6
1.4. К вопросу о виде и видообразовании 8
1.5. Инадаптация и эвадаптация 22
1.6. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) 27
1.7. О Чёрной Королеве, поступательности размножения и половом отборе 48
1.8. Кошмар Холдейна — фикция 55
1.9. Реплика на реплику, или ещё раз о переходном грузе 56
1.10. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста 57
2. МЕТОДОЛОГИЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ, СИСТЕМАТИКИ И НОМЕНКЛАТУРЫ . 60
2.1. О фенетической и филогенетической системах 60
2.2. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах ... 69
2.3. Филогения и систематика 84
2.4. Паратаксон и параноменклатура 90
2.5. Филогенетика 100
2.6. Принципы и методы реконструкции филогенезов 114
2.7. Проблема ранга в таксономии 120
2.8. Принципы филогенетики и систематики 124
2.9. Принципы номенклатуры и природа таксона 134
2.10. Концептуальные проблемы филогенетики, систематики и номенклатуры 141
2.11. Сравнение кладограм по их соответствию ископаемой летописи: метод скрытых интервалов 185
3. ПРОБЛЕМА ПРОГРЕССА В БИОЛОГИИ 194
3.1. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса 194
3.2. Анализ путей биологического прогресса пилильщиков в сравнении с бабочками 195
3.3. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса 203
4. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЕГО ДИНАМИКА 210
4.1. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого 210
4.2. Уточнённый метод оценки объёма локальных фаун 218
4.3. Динамика видообразования и вымирания неогеновых двустворок Восточного Паратетиса 223
4.4. Эволюция двустворчатых моллюсков в миоцене Паратетиса по данным лайелевых кривых 226
4.5. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода 227
4.6. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса 242
4.7. Динамика таксономического разнообразия: послесловие 2004 г. 247
5. ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ... 249
5.1. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых 249

5.2. О несоблюдении закона Долло в эволюции перепончатокрылых насекомых подотряда Symphyta 259
5.3. Происхождение социальности муравьёв 260
5.4. Рекапитуляции в онтогенезе *Dolichovespa saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) ... 269
5.5. Паранотальная теория происхождения крыльев насекомых 283
5.6. Проблема базальной дихотомии крылатых насекомых 290
5.7. Остатки растений в кишечнике ископаемых насекомых: эволюционное и палеоэкологическое значение 299
5.8. О глиссерной гипотезе происхождения полета насекомых 304
6. ПОПУЛЯРНЫЕ РАБОТЫ 308
6.1. История палеоэнтомологии и история насекомых 308
6.2. Систематика, филогения, кладистика 320
6.3. Меценатство в “чистой” науке 334
7. СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ А. П. РАСНИЦЫНА 336

1. Общие закономерности макроэволюции

1.1. Попытка причинного анализа процесса олигомеризации гомологичных органов

Олигомеризация гомологичных органов состоит, согласно Догелю, в закономерном уменьшении числа органов, выполняющих одну и ту же функцию, при увеличении их сложности и эффективности.

Можно предположить, что причиной олигомеризации является бульшая экономичность сложных систем, т.е. количество материальных затрат на построение и управление системой сложных органов может быть меньшим по сравнению с системой, построенной из простых и менее эффективных органов, обеспечивающих тот же уровень выполнения функции благодаря увеличению своего числа.

Затраты на построение и управление системой определяются зависимостями: 1) между сложностью органа и его эффективностью (производительностью, т. е. между сложностью и необходимым числом органов), 2) между сложностью и затратами на построение и функционирование органа и 3) между сложностью и затратами на управление системой. Последнюю зависимость можно расчленить на две: 3а) между структурой системы и сложностью управляющих ею систем, определяемой через необходимое для управления количество информации, и 3б) между сложностью управляющей системы и затратами на её управление. Зависимости (2) и (3б), вероятно, идентичны. Таким образом, адаптивный эффект олигомеризации определяется характером взаимоотношений между (1), (2) и (3а).

Для определения сложности органа можно использовать число состояний, принимаемых им в процессе построения и функционирования. Зависимость (1), вероятно, имеет вид, близкий к $a \cdot b \cdot k = \text{const}$, где a — число состояний органа, b — число органов. Коэффициент k может принимать различные значения. Зависимость (3а) имеет вид $I = a \cdot b$, где I — количество информации. Учитывая (1), $I = a - 1/k \cdot C \cdot \log a$. Это уравнение имеет максимум при $a = e \cdot k$. Другими словами, как увеличение, так и уменьшение сложности органа по сравнению с этим значением будут вести к экономии на управление. Усложнение (и олигомеризация) будут поэтому выгодны тем чаще, чем ниже значение k.

Характер влияния на этот процесс зависимости (2), т. е. экономии на материале, остается неясным.

Расницын А.П. 1967. Попытка причинного анализа процесса олигомеризации гомологичных органов // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т.72. № 4. С.150. Автореферат доклада, прочитанного на межсекционном семинаре по проблемам эволюции 16 декабря 1965 г.

1.2. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции

Наиболее распространённый в настоящее время взгляд на специфику макроэволюционного процесса (включая сюда мегаэволюцию, т. е. наиболее крупные эволюционные преобразования), состоит, по существу, в отрицании такой специфики: "Нет никаких данных, оправдывающих представление о наличии существенной разницы между теми механизмами, которые вызывают изменения частот генов в популяциях и теми, которые создали различия между человеком и микробами" (Эрлих, Холм, 1966: 296). Более того, "...логический (достаточно критический и строгий) анализ имеющегося в нашем распоряжении конкретного биологического материала показывает, что в сущности нет оснований для поисков принципиально отличных, специфических механизмов макрофилогенеза и признания необходимости существования какого-то хиатуса между микро- и макрофилогенетическими процессами" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969: 272).

Такая точка зрения, с одной стороны, связана со значительными успехами в области популяционной генетики и теории микроэволюции. С другой стороны, сведйние макроэволюции к микроэволюции — реакция на номогенетические и телеологические построения многих эволюционистов классического плана, реакция закономерная, но, на наш взгляд, излишне затянувшаяся.

Если бы нам удалось разложить какой-либо макроэволюционный процесс на элементарные эволюционные изменения, вполне возможно, что ни в одном из них мы не обнаружили бы нарушений законов микроэволюции. Однако из этого не следует, что макроэволюцию можно свести к микроэволюции. Если мы любой материальный процесс, от движения брошенного камня до движения мысли (в смысле функции мозга), разложим на элементарные составляющие, то весь этот процесс теоретически можно описать в терминах квантовой механики, нигде не вступая в противоречие с законами движения элементарных частиц. Тем не менее, никто не говорит о сводимости мышления к квантовой механике. С возрастанием сложности системы в её поведении появляются такие особенности, которые более простая система, даже построенная из тех же элементов, ещё не обнаруживает. Эти новые свойства, не противоречащие закономерностям строения и функционирования более простых систем, но и не вытекающие прямо из их закономерностей, и составляют специфику сложных систем, не позволяют сводить их к системам низшего уровня сложности.

Отношение макро- и микроэволюции не составляет здесь исключения. Крупные эволюционные преобразования отличаются от мелких, элементарных изменений целым рядом специфических особенностей. Прежде всего, это направленность макроэволюции. Микроэволюционные изменения сравнительно легко обратимы, а макроэволюция, в основном, необратима. Микроэволюционные процессы не обнаруживают более или менее выраженной направленности, по крайней мере такой, какая характерна для макроэволюции. В частности, в микроэволюции, по-видимому, нет аналогов таким эмпирически установленным "законам" макроэволюции, как закон прогрессивной специализации, закон неспециализированного предка, прогрессивная направленность эволюции, закономерные смены ароморфов и алломорфозов, или более частные ортогенетические тенденции — закон филогенетического роста, полимеризация у простейших и олигомеризация у многоклеточных, законы симметрии у радиолярий и т. д.

Ещё сильнее разница между макро- и микроэволюцией в отношении скорости эволюционного процесса. Скорость микроэволюции при прочих равных условиях бу-

Расницын А.П. 1971. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпоз.). Ч.2. М.: Наука. С.171–178.

дет тем больше, чем больше размер популяции, чем выше плодовитость и чем быстрее происходит смена поколений. Если ограничиться диплоидными организмами с регулярным половым процессом, то скорость микроэволюции, например, у насекомых и особенно у моллюсков, должна быть значительно большей, чем у позвоночных, а среди последних у рыб больше, чем у четвероногих, а у амфибий больше, чем у амниот. Отношения же по скорости макроэволюции скорее обратные. Так, отряды, существующие и ныне, достигают половины общего числа одновременно существующих отрядов у моллюсков уже в ордовике, у насекомых — в поздней перми, у низших рыб — в юре, у костистых рыб — в раннем мелу, у амфибий — в юре, у рептилий — палеоцене, у птиц — в конце мела, а у млекопитающих — только в середине эоцена. Отряды, появившиеся или вымершие в течение последних 50–55 млн. лет, у моллюсков в среднем едва превышают 10% от общего числа отрядов, существовавших в это время. У насекомых эти отряды составляют около 20% общего числа, у разных классов позвоночных эта величина колеблется вокруг 35%. Наконец, среднее число отрядов, появляющихся в течение 100 млн. лет, у моллюсков равно 5,7; у насекомых — 14,7; у рыб — 21,6; у амфибий — 5; у рептилий — 11; у птиц — 29 и у млекопитающих — 18.

Использование числа или процента появляющихся отрядов (или других таксонов) в качестве показателя скорости эволюции могут вызвать возражения, прежде всего из-за несопоставимости объёма таксона одного ранга в разных группах. Однако абсолютное число таксонов, на котором больше всего сказывается субъективность оценки ранга таксона, фигурирует только в последнем из трёх использованных здесь показателей. Остальные оперируют с процентом появившихся (или вымерших) отрядов по отношению к их общему числу. На этих показателях несоответствие масштабов отряда в разных группах должно сказываться слабее.

С другой стороны, измерять скорость эволюции мы можем, если не таксонами, то, видимо, только признаками. Но в этом случае мы сталкиваемся с ещё более серьёзными трудностями.

Разные признаки изменяются в эволюции с разной скоростью, и результат сравнения будет сильно зависеть от того, по каким признакам это сравнение ведётся. Охватить же все известные признаки мы можем только с помощью систематики, но тогда мы опять вернёмся к измерению скорости эволюции таксонами. Далее, слишком мало признаков, непосредственно сравнимых в разных группах. Как, например, сравнивать скорость эволюции дыхательной системы у насекомых и у позвоночных? Но даже и те немногие признаки, которые допускают непосредственное сравнение, например, глаз позвоночных и головоногих моллюсков, ещё не позволяют судить о действительном масштабе эволюционного изменения. Те организмы, которые устроены проще или обладают менее глубокой и всеобъемлющей системой морфогенетических корреляций и связей (менее целостные), могут легче изменить те или иные конкретные признаки. У более целостных форм то же самое изменение потребует перестройки всей морфогенетической системы, так что при одинаковом внешнем выражении масштаб эволюционного преобразования будет здесь гораздо бульшим.

Таким образом, скорость эволюции целого организма, а не отдельных его частей, можно мерить, видимо, только таксонами. А эти измерения, как мы видим, определённо показывают, что распределение скоростей макроэволюции совершенно не соответствует распределению скоростей микроэволюции. Больше того, группы, обладающие малыми темпами размножения и, следовательно, меньшей потенциальной скоростью микроэволюции, на макроэволюционном уровне часто эволюционируют быстрее.

Механизмы микроэволюции нам слишком хорошо известны для того, чтобы искать причину этого противоречия в каких-то не учитываемых микроэволюционных факторах. Высокая микроэволюционная лабильность быстро размножающихся форм

не вызывает сомнения. Микробиология, например, может представить массу свидетельств о чрезвычайно высокой скорости изменения популяций микроорганизмов. У насекомых микроэволюционные процессы идут, хотя и не с такой скоростью, но тоже очень быстро. Естественные популяции мух, например, приобретают устойчивость к ДДТ в течение нескольких поколений, за один-два сезона (Дербенева-Ухова, Морозова, 1950). У коровки *Adalia bipunactata* частота одного из генов, даже в природной популяции, меняется в среднем в полтора раза в каждом последовательном поколении, т. е. дважды в год (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966). В опытах Шапошникова с тлями (Шапошников, 1965) бульшая часть изменений, приведших к созданию нового вида (или полувида), в условиях партеногенеза была проделана всего за пять поколениц, в течение двух месяцев. Напротив, у позвоночных, в частности, у сельскохозяйственных животных, сколько-нибудь существенное изменение генофонда стада требует нескольких, часто многих лет целенаправленной селекционной работы.

Далее, существуют факты, указывающие на то, что фактическая скорость макроэволюции у быстро размножающихся животных обычно действительно гораздо ниже потенциальной, определяемой микроэволюционными факторами. Как известно, микроэволюция слонов протекала чрезвычайно быстро (Симпсон, 1948), и у нас нет никаких оснований быть уверенными в том, что она не могла идти ещё быстрее. Другие животные, с более высокими темпами размножения, казалось бы, должны были эволюционировать значительно быстрее слонов, а они, в большинстве, эволюционировали гораздо медленнее.

Из всего сказанного с необходимостью следует вывод, что факторы, ограничивающие скорость микроэволюции, не играют такой роли в отношении макроэволюции, скорость которой регулируется своими собственными, специфическими факторами и закономерностями. Этого, собственно, и достаточно для того, чтобы говорить о невозможности сведйния макроэволюции к микроэволюционным процессам.

Гораздо сложнее вопрос о том, какие именно факторы являются специфическими для макроэволюции и в чем состоят специфически макроэволюционные закономерности их действия. Отнюдь не претендуя на решение проблемы, можно высказать некоторые предположения о факторах, определяющих скорость макроэволюции.

Поскольку макроэволюция обычно идёт гораздо медленнее, чем допускают микроэволюционные процессы, здесь существенны те факторы, которые тормозят макроэволюцию, а не те, которые её ускоряют. Одним из таких факторов может оказаться малое давление движущей формы естественного отбора на природные популяции. Не исключено, что более или менее устойчивый по направлению движущий отбор в природе представляет собой гораздо более редкое явление, чем мы привыкли считать. Действительно, движущий отбор возникает при направленном движении пиков ландшафта отбора (перепрыгивании с пика на пик через инадаптивные долины, как известно, процесс весьма маловероятный). А такое передвижение пиков может оказаться возможным лишь при сопряжённой эволюции всего сбалансированного ценоза, что, ввиду сложности изменяющейся системы, может оказаться весьма медленным процессом.

Малая скорость макроэволюции может быть связана также с тем, что движущий отбор, даже устойчивый в микроэволюционном масштабе времени, на более длительных отрезках часто меняет направление. При этом изменения популяции будут хаотическими, а траектория точки, представляющей популяцию в пространстве её признаков — броуновской линией. Популяция, непрерывно изменяясь, всё же будет оставаться сходной с предковой популяцией, и интенсивная микроэволюция может долгое время не приводить ни к какому макроэволюционному результату.

"Броуновская" эволюция наиболее характерна для более простых и менее целостных форм: у организмов с более глубокими системами морфогенетической регуляции

каждое изменение будет в большей степени отражаться на всём организме. Это сильно затрудняет возвратную эволюцию, и в том случае, когда изменение направления отбора будет делать популяцию простых организмов более сходной с предковой популяцией, более сложные формы в ответ на такое изменение отбора могут измениться ещё сильнее по сравнению со своими предками. Поскольку более сложные формы обычно размножаются медленнее простых, меньшая обратимость их изменений на микроэволюционном уровне может объяснить более быструю макроэволюцию медленно размножающихся организмов. Следует учитывать также, что среда для более сложных организмов сложнее, чем для простых, и, соответственно, быстрее меняется. Это тоже должно ускорять их эволюцию.

Таким образом, макроэволюция представляется особым явлением, отличным от микроэволюции, со своими закономерностями, не совпадающими с закономерностями последней. Противоречия между микро- и макроэволюцией реально существуют, и в том, что касается скорости эволюции, для их объяснения могут быть предложены некоторые гипотезы.

Литература

Дербенева-Ухова В.П., Морозова В.П. 1950. Случай появления ДДТ–устойчивости у комнатной мухи *Musca domestica* L. // Мед. паразитол. № 5. С.464–467.

Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 358 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 407 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.К. 1966. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики. Вып.16. С.137–146.

Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. Т.44. № 1. С.5–25.

Эрлих П., Холм Р. 1966. Процесс эволюции. Пер. с англ. М.: Мир. 330 с.

1.3. О некоторых механизмах видообразования

Под дивергентным отбором здесь понимаются составляющие естественного отбора, действующие на контактирующие популяции в противоположном направлении и вызывающие их дивергенцию. Отбор на гибридизацию происходит в результате того, что особи, спаривающиеся неизбирательно, увеличивают число своих потенциальных брачных партнеров за счет членов другой популяции. Уровень репродуктивной совместимости популяций влияет на эффективность дивергентного отбора и отбора против гибридизации, изменяя величину обмена генами, который тормозит дивергенцию популяций и мешает возникновению и развитию способности к избирательному спариванию. Кроме того, уровень репродуктивной совместимости популяций непосредственно влияет на интенсивность отбора на гибридизацию или против неё, т. е. на соотношение между преимуществами, которые даёт неизбирательное спаривание, и потерями, вызванными снижением репродуктивного потенциала при гибридизации. В свою очередь дивергентный отбор и отбор против гибридизации уменьшают репродуктивную совместимость популяций, а межпопуляционный обмен генами и отбор на гибридизацию увеличивают её. Таким образом, устанавливается пять сопряжённых циклов обратной связи. На схеме стрелки, расширенные к вершине, соответствуют положительным связям, при которых увеличение одного параметра ведёт к увеличению же второго. Стрелки, расширенные к основанию, обозначают отрицательные связи, дающие противоположный эффект. Число отрицательных связей во всех циклах чётное (0 или 2), поэтому обратные связи везде положительны, т. е. любое изменение одного из факторов приводит к такому изменению всей системы, которое обеспечивает дальнейшее изменение этого фактора в том же направлении. Например, увеличение интенсивности отбора против гибридизации снижает репродуктивную совместимость, т. е. репродуктивный потенциал гибридизирующих особей, а следовательно, усиливает элиминацию генотипов, определяющих склонность к неизбирательной копуляции.

Всякая система с положительной обратной связью имеет положение неустойчивого равновесия и два положения устойчивого равновесия. В данном случае неустойчивое равновесие появляется в системе, в которой различные влияния на репродуктивную совместимость взаимно уравновешиваются. Однако любое нарушение этого баланса вызовет такое изменение совместимости, которое приведёт к ещё большему на-

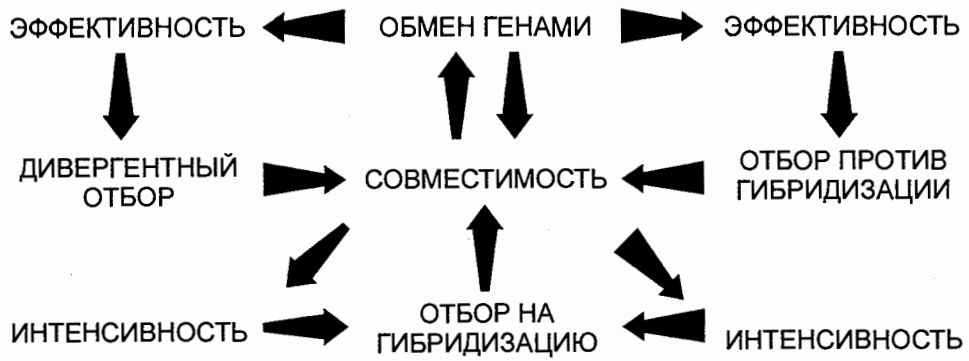


Рис. 1. Факторы видообразования.

Расницын А.П. 1971. О некоторых механизмах видообразования // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоология и ботаника. II полугодие 1968 и 1969 г. М. С.79–81. Автореферат доклада, прочитанного 14 марта 1969 г.

рушению баланса, и в конце концов система займет одно из устойчивых крайних положений — две изолированных популяции (два вида) или единая популяция. В последнем случае может оказаться, что не все преграды на пути обмена генами, существовавшие между исходными популяциями, могут быть уничтожены отбором на гибридизацию и самим обменом (географические барьеры, возможно полиплоидия), тогда происходит максимально достижимое сближение популяций.

Таким образом, между устойчивыми крайними состояниями находится область неустойчивости, где популяции долго пребывать не могут. Именно с этим, на наш взгляд, в первую очередь связана дискретность видов, населяющих любую небольшую территорию (непротяжённый вид по Майру, 1968).

Каждый из рассматривавшихся выше параметров, кроме их связей между собой, испытывает влияние множества других факторов, но сам не оказывает на них достаточно сильного воздействия. Эти факторы на схеме не изображены, но роль их очень велика. Если их состояние в процессе взаимодействия популяций не изменяется, то результаты взаимодействия зависят только от начального положения системы (включающей и эти "внешние" факторы). Это значит, что система не в состоянии самопроизвольно перейти через барьер неустойчивости, т. е. единая популяция — распасться на два вида, а два симпатрических вида — объединиться. Для этого необходимо или распадение системы в условиях географической или экологической изоляции популяций, или, может быть, очень резкое изменение "внешних" факторов, например, появление мощного дивергентного отбора.

Влияние "внешних" факторов хорошо видно на примере узких гибридных зон, где идёт мощный отбор против гибридизации, но избирательное спаривание тем не менее не возникает. Такие факторы Майр (1968) использовал как доказательство того, что отбор против гибридизации не способен обеспечить завершение частичной изоляции. Однако неэффективность отбора в гибридных зонах имеет сугубо конкретный характер и не может быть использована для доказательства неэффективности отбора на изоляцию вообще.

Литература

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир. 598 с.

1.4. К вопросу о виде и видообразовании

Проблема видообразования привлекает всё больше и больше внимания исследователей. Это подтверждается, например, почти одновременным выходом на русском языке двух фундаментальных работ по теории вида и видообразования: "Вид и видообразование" К.М. Завадского (М., "Наука", 1968) и "Зоологический вид и эволюция" Э. Майра (М., "Мир", 1968). Сравнение этих книг показывает, насколько различными остаются взгляды учёных даже по важнейшим аспектам видообразования. Точка зрения автора по большинству проблем близка к мнению Майра, так что её изложение в значительной мере связано с критикой позиции Завадского. Однако цель этой работы состоит именно в изложении собственной точки зрения, а отнюдь не в оценке всех или хотя бы основных достоинств и недостатков книг Завадского и Майра. Тем не менее, содержание тесно связано с ними, а, поскольку обе монографии содержат в совокупности почти исчерпывающую библиографию по видообразованию, ниже в целях экономии места ссылки на первоисточники приводятся главным образом при отсутствии их в библиографии обсуждаемых книг.

Одним из центральных положений книги Завадского служит утверждение: "опыт показывает, что все ныне существующие группы организованы в виды, т. е. что в этом смысле явление вида универсально для живой природы" (с. 161).

Таким образом, Завадский утверждает, что видовой уровень организации обладает одновременно универсальностью и специфичностью. Для доказательства этого следовало бы показать, что существуют специфические признаки вида, отсутствующие у надвидовых и подвидовых группировок, и что они могут быть найдены у всех животных, растений и микроорганизмов.

Завадский приводит десять общих признаков вида, совокупность которых, по его мнению, и придает виду специфичность и универсальность. Однако наличие у вида этих свойств не столько доказывается, сколько постулируется, а специфичность и универсальность каждого из признаков вида в отдельности почти не обсуждается. Такое обсуждение представляется единственным способом доказательства специфичности и универсальности видовой формы организации. Основной способ доказательства универсальности вида у Завадского — апелляция к опыту систематики. Однако систематика многих, в том числе наиболее интересных в этом отношении, групп организмов, разработана далеко недостаточно, чтобы можно было апеллировать к её опыту. Поэтому нам придется проанализировать все предлагаемые им признаки вида с точки зрения всеобщности их распространения в органическом мире и приуроченности именно к видовому уровню организации живого.

"1. *Численность*. Вид включает множество особей, т. е. является надындивидуальным образованием. Уровень численности вида входит в его качественную характеристику" (с. 167, здесь и далее курсив автора).

Объединены сразу два признака. Надындивидуальность характерна для любого таксона, в том числе и для вида, т. е. универсальна, но не специфична. То же самое характерно и для уровня численности вида, который, как и численность представителей подвида, рода, семейства и т. д., определяется уровнем численности отдельных популяций и постоянством ареала.

"2. *Тип организации*. Вид обладает единой наследственной основой... Вид — относительно однородное (изоморфное) образование и как тип организации выступает в качестве самостоятельной единицы" (с. 167).

Расницын А.П. 1975. К вопросу о виде и видообразовании // Н.Н. Воронцов (ред.). Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Т.4. С.221–230.

Повышенная изоморфность вида по сравнению с другими таксонами в основном обусловлена интенсивным обменом генами и, следовательно, специфична для вида и подвидовых таксонов, но не универсальна для них (отсутствует у облигатно агамных форм). Другие механизмы поддержания однородности (унаследованное от общего предка сходство организации и наследственности, морфогенетический гомеостаз, конкуренция, не позволяющая виду выйти за пределы занимаемой им экологической ниши, и т. д.) не специфичны и затрагивают таксоны разного ранга. Эффектный пример этого — однородность видов, входящих в группы двойников.

"3. *Воспроизведение*. Вид — самостоятельно воспроизводящееся образование, способное в процессе размножения сохранять свою качественную определённость" (с. 167).

Самостоятельно воспроизводятся в природе все надындивидуальные группировки, представленные популяциями или совокупностями популяций, а также клоны и их совокупности. Не вполне понятно, чту Завадский понимает под сохранением качественной определённости — константность признаков вида или поддержание отличий на видовом уровне, то есть невозможность объединения видов. Константность специфична для вида лишь постольку, поскольку она обусловлена обменом генами, который, как показал Майр, сильно тормозит эволюцию. Поскольку интенсивный обмен генами характерен только для отдельных изолятов амфимиктических видов, этот признак не универсален для вида. Неспособность настоящих видов к слиянию, т. е. их эволюционная дискретность, рассматривается ниже.

"4. *Дискретность*. Вид — биологическая отдельность, существующая и эволюционирующая как более или менее обособленное образование" (с. 167).

Этот признак лучше рассматривать как два связанных между собой признака — более или менее резкие различия между близкими видами (наличие гиатуса, т. е. морфофункциональная дискретность) и независимая эволюция разных видов, при которой каждый вид эволюционирует как целое (эволюционная дискретность). Морфофункциональная дискретность — правило для симпатрических амфимиктических видов. Это убедительно доказано Майром, здесь можно остановиться подробнее только на одной детали. Тот факт, что амфимиктический вид, не разделённый на изоляты, обычно эволюционирует как целое, ныне представляется твердо доказанным. При дизъюнктивном ареале изоляты кажутся эволюционирующими независимо, однако барьеры на пути генных потоков, расположенные между изолятами, весьма лабильны. Границы климатических и растительных зон могут быстро перемещаться, а горы, реки и моря могут оказываться неэффективными факторами изоляции при особо сильных колебаниях численности. Поэтому даже сильная дизъюнкция ареала не доказывает, что дальнейшая эволюция изолятов будет вполне независимой; о достижении полной и окончательной независимости (необратимой изоляции) можно говорить лишь при условии, что изоляция обусловлена самой организацией, т. е. если изоляты не только различны, но и репродуктивно несовместимы. Другими словами, в амфимиктических группах морфофункциональная дискретность характерна для симпатрических и многих аллопатрических видов, а эволюционная дискретность характерна для настоящих видов. Следовательно, эволюционная дискретность — универсальный и специфический признак амфимиктического вида.

Совершенно иная ситуация с дискретностью у облигатных агамов. Здесь эволюционно дискретны даже не клоны, а потомки каждой особи. Морфофункциональная дискретность, соответствующая дискретности амфимиктических форм, у агамов тривиальна и не может быть признаком вида. Тем не менее, существуют указания возможности выделения у агамов дискретных группировок, аналогичных амфимиктическим видам.

Облигатная агамия — явление, видимо, довольно редкое и всегда вторичное, так что дискретность может быть вызвана хотя и факультативным, но все же регулярным

скрещиванием, или представлять собой рудимент предшествовавшего амфимиктического периода.

В качестве источника дискретности видов, совершенно не связанного с амфимиксисом, часто называют экологическую дискретность организмов. Помимо тривиального и неспецифического явлений вымирания промежуточных форм, возможны, видимо, два механизма такой дискретности — конкуренция и дискретность экологической среды. Если экологическая среда непрерывна, то экологически близкие конкурирующие группы могут в конце концов размежеваться вдоль какого-то порогового значения внешних факторов (Киселева и др., 1969) и распределиться по дискретным нишам. Однако если группа, занимающая такую нишу, не обладает эволюционной целостностью и разделена на эволюционно дискретные единицы, то нет основания считать, что процесс размежевания не будет идти между такими единицами. Поскольку у агамов каждая особь эволюционно дискретна, это означает невозможность экогенного образования у них дискретных, но единых внутри себя групп клонов в непрерывной экологической среде. Поле деятельности этого механизма ограниченно, следовательно, амфимиктическими группами, и притом симпатрическими, т. е. совпадает с условиями, необходимыми для возникновения морфофункциональной дискретности. Однако результат его деятельности может быть совершенно иным — экогенные границы не обязательно совпадают с границами между видами, и экологически различные популяции окажутся морфофункционально дискретными, но эволюционно едиными и целостными. Наоборот, виды-двойники могут остаться в одной и той же экологической нише, но приобрести эволюционную дискретность.

В тех случаях, когда экологическая среда под действием описанных выше механизмов оказывается дискретной, занимающие её агамы могут также оказаться организованными в дискретные группы. Но все экологические границы в биоценозе, а следовательно, и все экологические ниши не могут стать дискретными хотя бы в силу экологической сукцессии (постепенной смены условий и населения на каждом участке, занимаемом биоценозом). Поэтому экогенный механизм дискретности агамов не может быть признан универсальным.

Таким образом, дискретность вида также не обладает одновременно специфичностью и универсальностью: морфофункциональная дискретность универсальна и специфична (исключая случаи экогенной дискретности) лишь для симпатрических амфимиктических видов, эволюционная — для всех амфимиктических видов. Обе формы дискретности в отношении агамов тривиальны и в качестве критерия вида неприменимы.

Экогенная морфофункциональная дискретность может возникать во всех группах организмов, но не быть универсальной. Она специфична для определённого уровня надорганизменной организации, но этот уровень может и не совпадать с видовым уровнем эволюционной дискретности.

"5. *Экологическая определённость.* Вид приспособлен к условиям существования и конкурентоспособен. Он занимает определённое особое место в экологических системах и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и во взаимосвязях живого с живым" (с. 167).

Едва ли требует доказательства, что не только вид, но и любой другой естественный таксон обладает специфической экологией и, поскольку он существует, приспособлен и конкурентоспособен. Что касается определённого места в биоценозе, то в конкретные биоценозы входят локальные популяции, а не виды как целое. Это — специфическое свойство популяции, а не вида. Следовательно, экологическая определённость, как её понимает Завадский, частично является универсальным, но неспецифическим признаком вида, частично же вообще не применима к виду как к целому.

"6. *Географическая определённость*. Вид распределён в природе на определённой территории. Ареал, как правило, является обязательной чертой, входящей в характеристику вида" (с. 167).

Не менее характерен ареал для рода, семейства, а тем более для подвида. Это совершенно не специфический, хотя и универсальный признак вида.

"7. *Многообразие форм*. Вид дифференцирован и обладает внутренней структурой. Включая много разнородных форм, вид выступает как система, основной единицей которой является местная популяция (система клонов или дем)" (с. 167),

Всё сказанное выше равно приложимо к любым группам популяций. Если же речь идет о системе репродуктивно изолированных клонов, то совершенно не ясно, чем это отличается от системы репродуктивно изолированных видов. Многообразие, следовательно, не специфично для вида. В то же время оно и не универсально — существует значительное число видов, организованных в единственную популяцию (например, островные виды) или крайне мономорфных, особенно в группах видов-двойников.

"8. *Историчность*. Вид — система, способная к историческому развитию. Историчность вида проявляется во времени его существования как особой филогенетической ветви (вид во времени, или фратрия)" (с. 167).

Этот признак совершенно не специфичен — все таксоны, начиная даже с клона, способны к эволюции и в ходе её образуют филогенетические ветви (филумы).

"9. *Устойчивость*. Вид не имеет заранее заданного, внутренне определённого периода существования в природе. Способность сохранять качественную определённость в течение известного геологического времени — специфическая черта вида" (с. 167).

Под названием "устойчивость" Завадский снова объединил два различных признака. Неопределённость времени существования характерна для любого таксона. Способность не изменяться в течение длительного времени — менее распространённое явление, но известные механизмы такой стабильности не позволяют считать её не только универсальным, но даже и специфическим признаком вида. Морфофункциональная устойчивость может быть обусловлена, с одной стороны, интенсивным обменом генами в пределах широко распространённого амфимиктического вида. Части такого вида не способны эволюционировать самостоятельно, а эволюционировать как целое вид будет вынужден только под влиянием направленных изменений условий на значительной части обширного ареала. Повышенная устойчивость также может быть связана с совершенным морфогенетическим гомеостазом, когда даже в изменяющихся условиях любые изменения организма оказываются менее адаптивными. Майр, подробно исследовавший это явление, указывает, что оно отнюдь не специфично для вида — существуют целые группы видов, очень сходных морфологически и экологически, причём этот эволюционный консерватизм может быть объяснен, видимо, только сохраняющимся совершенным гомеостазом.

Таким образом, устойчивость не есть специфический, а в некоторых отношениях и универсальный, признак вида.

"10. *Целостность*. Вид является племенной общностью, объединённой внутренними связями, и не представляет собой суммы особей. Вид — неаддитивное образование, и связями, консолидирующими его в целостную систему, являются видовые адаптации, полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. Целостность вида наиболее полно выражается в отдельных популяциях. Вид представляет собой надындивидуальную форму организации живой материи" (с. 168).

Целостность вида — очень важное, но недостаточное изученное явление. Она создается под влиянием различных процессов, действующих на одну и ту же совокупность особей, принадлежащих к одному виду. Поэтому чтобы судить о специфичности и универсальности этого признака вида, нужно разобраться в основных формах целостности.

В живой природе существуют, по-видимому, три основные формы целостности — целостность организма, целостность амфимиктического вида и целостность биоценоза. Целостность организма обеспечивается постоянным обменом веществ и энергии (обозначим его как энергетическое взаимодействие) и обменом сигналами (информационное взаимодействие) между всеми частями организма в процессе его развития и функционирования. Для поддержания целостности биоценоза наиболее важны, вероятно, энергетические взаимодействия, хотя не исключено, что будущими исследованиями обнаружится большая роль и информационных взаимосвязей. Взаимоотношения особей одного вида также могут выражаться как в энергетических, так и в информационных взаимодействиях. Однако едва ли не все энергетические и значительную часть информационных внутривидовых взаимодействий логично рассматривать как продолжение внутриорганизменных или биоценотических отношений. Так, отношения между родителями и детьми, особенно в случае живорождения, а тем более отношения между зооидами в колониях принципиально мало отличаются от отношений между частями организма. Различия здесь в основном количественные (меньшая интенсивность взаимодействий). Гнёзда общественных насекомых также обладают многими признаками суперорганизма. Сложнее вопрос с такими своеобразными формами внутривидовых отношений, как "социальная иерархия" и другие способы прямой регуляции плотности популяции. Казалось бы, это специфически видовая форма целостности, однако многие черты указывают на её сходство с целостностью организма. Во-первых, она объединяет локальную популяцию, а отнюдь не весь вид, во-вторых, при этом часто происходит разделение функций между особями, в том числе функции размножения. В результате локальная популяция может приобрести некоторые черты суперорганизма (выделяются "органы размножения", функционирующие и резервные). Социальную иерархию и другие видовые адаптации, направленные на прямую регуляцию плотности популяции, можно рассматривать и как форму целостности биоценоза — стабильная численность популяций, образующих биоценоз, должна очень сильно облегчать поддержание стабильной структуры самого биоценоза. Многие видовые адаптации являются в сущности ценотическими адаптациями, а механизмы, обеспечивающие целостность популяции, одновременно нередко выступают в роли механизмов целостности ценоза.

Наиболее важная особенность всех форм целостности вида, обладающих сходством с целостностью организма или ценоза — ограниченность сферы их действия локальной популяцией и неспособность обеспечить собственно видовую целостность. Популяции вида объединяются в одно целое, видимо, только регулярным обменом генами между ними. Точнее, амфимиктические виды, разделенные на изоляты, обладают только потенциальной целостностью, проявляющейся в процессе эволюции, а актуальная целостность характерна лишь для каждого изолята. Другими словами, даже потенциальная (эволюционная) целостность может рассматриваться в качестве универсального и специфичного признака только амфимиктического вида, а актуальная целостность ещё менее универсальна. Типы целостности, сближавшиеся выше с организменной и ценотической, специфичны не для вида, а для популяции, но и для нее не универсальны.

Итак, анализ десяти предложенных Завадским общих признаков вида показал, что ни каждый из признаков в отдельности, ни все они вместе не позволяют выделить во всех группах организмов определённый, качественно своеобразный видовой уровень надындивидуальной организации.

Завадский, видимо, вполне отдаёт себе отчет в том, что его основной постулат о виде как об универсальной и специфической (качественно определённой) форме организации живой материи недостаточно обоснован, а само понимание вида ближе к популяции, а не к тому, что принято считать видом, например, в зоологии. В одном месте

он прямо говорит, что "Настоящая местная популяция — это образование, достигшее нижней границы видовой формы организации живого" (с. 236). В конце концов, Завадский отказывается от понятия "вид", заменяя его расплывчатой "популяционно-видовой формой организации". Однако и такую форму организации едва ли можно считать универсальной. Конечно, объём понятия "популяция" ещё не вполне устоялся, и не ясно, следует ли категорически возражать против обозначения этим термином локальной группы клонов. Но дело ведь не в этом — группа клонов не станет более целостной и дискретной, если её назвать популяцией. Дело в том, что доказательство существования у агамов видов, соответствующих видам амфимиктических групп, невозможно без демонстрации специфического механизма, ответственного за целостность и дискретность агамных видов. Поскольку, несмотря на большой интерес к ним, такие механизмы до сих пор не обнаружены, говорить об универсальности качественно специфичного популяционно-видового уровня организации преждевременно.

Признаки вида, предложенные Завадским, как мы видели, не позволяют выделять виды, качественно отличающиеся от иных надындивидуальных группировок, у всех организмов. Другие способы достижения этого результата также не известны. Отказываться из-за этого от использования понятия вид нерационально, поскольку у большинства организмов виды, несомненно, реальны, а проведенный анализ показал существование некоторых эффективных критериев вида. Прежде всего, это эволюционная дискретность и потенциальная целостность всех амфимиктических видов. Конечно, этот признак не может быть использован в качестве практического критерия для разделения видов, однако возможность строгого, хотя и чисто теоретического, определения вида представляется методологически очень важной. Такое определение может выглядеть следующим образом: под видом понимается устойчивая в естественных условиях группа особей, эволюционирующая как целое и притом независимо от других таких групп, т. е. эволюционно целостная и необратимо дискретная.

Как уже указывалось, это определение вида не может быть использовано непосредственно — эволюционную целостность и необратимость дискретности можно оценить только косвенно, по степени репродуктивной несовместимости (внутренне обусловленной изоляции) рассматриваемой группы по отношению к другим, и по интенсивности обмена генами между частями самой этой группы. В результате непосредственным критерием вида оказывается существование эффективных изолирующих механизмов между видами и малая их эффективность внутри вида. Поэтому строгое выделение видов практически оказывается возможным лишь для симпатрических видов, да и здесь доказательством служит обычно не их нескрещиваемость, а наличие морфофункциональной дискретности (гиатуса). Сам факт скрещивания ни о чем не говорит, так как важна не возможность гибридизации, а интенсивность обмена генами, пороговые значения которой, кстати, остаются неизвестными. В частности, возможность свободной гибридизации в эксперименте отнюдь не свидетельствует об эволюционной совместимости генотипов и о конспецифичности скрещиваемых форм — широко известны примеры видов, свободно скрещивающихся в неволе и эффективно изолированных в природе. Поэтому ранг аллопатрических групп не может быть установлен иначе как по аналогии с близкими симпатрическими формами, т. е. не строго, если только эксперимент не установил их полной нескрещиваемости.

Изложенные выше взгляды не оригинальны. Фактически это только некоторое уточнение концепции биологического вида, широко использующейся в отечественной и зарубежной биологии. Однако последовательное применение этой концепции требует решения или хотя бы постановки некоторых теоретических вопросов, которые пока ещё недостаточно учитываются. К важнейшим из них, по нашему мнению, относятся пределы применимости концепции биологического вида, причины расхождений меж-

ду практической систематикой и систематикой, использующей биологический вид, и критический уровень изоляции, необходимый и достаточный для обособления видов.

Применимость концепции биологического вида определяется интенсивностью обмена генами. По отношению к формам с облигатным амфимиксисом в пределах локальной фауны биологические виды могут быть выделены, видимо, всегда (по терминологии Майра, случай непротяженного, или, по опубликованному переводу, одномерного вида). Исключением здесь могут быть экологические изоляты, которые, поскольку они существуют (яровые и озимые стада рыб, расы по хозяину у насекомых и т. д.), с точки зрения биологического вида принципиально не отличаются от изолятов географических. Оба типа изолятов объединяются в целостный и дискретный биологический вид в том случае, когда они репродуктивно контактируют достаточно часто, чтобы в промежутках между контактами адаптивная дивергенция не успевала приводить к репродуктивной несовместимости. При этом контакты должны быть достаточно интенсивными, чтобы отбор в этот период мог успеть существенно понизить частоту несовместимых генотипов. В противном случае, когда контакты не приводят к обмену генами или обмен слишком слаб для того, чтобы генофонды изолятов успели приспособиться друг к другу, целостности и дискретности возникнуть не может.

Концепция биологического вида здесь уже неприменима, хотя спорадические скрещивания или их попытки наблюдаются. Конечно, с их помощью можно и здесь определять, достигнута ли репродуктивная несовместимость или ещё нет, но если при более интенсивном обмене репродуктивная совместимость свидетельствовала о таких важных свойствах совокупности обладающих ею организмов, как целостность и дискретность, то в этом случае репродуктивная совместимость ни о чем не говорит. Она превратилась в обычный признак организма, и устанавливать границы видов на основании совместимости в этих условиях уже нет оснований.

Таким образом, надёжное выделение биологических видов в системе изолятов по их репродуктивной совместимости возможно лишь в том случае, когда оно подтверждается, в частности, морфофункциональной дискретностью выделяемых видов, т. е. если последние разделены гиатусами. Принцип гиатуса подчеркивается здесь по той причине, что это, как правило, наиболее простой и доступный способ доказательства дискретности и, следовательно, целостности, который можно использовать независимо от того, разделен предполагаемый вид на изоляты или нет.

Клоны агамных организмов с точки зрения биологической концепции вида мало отличаются от изолятов амфимиктических форм. У облигатных агамов система клонов аналогична системе никогда не соприкасающихся изолятов — механизмы, поддерживающие целостность и дискретность, в обоих случаях отсутствуют, так что биологические виды выделить невозможно. При факультативной агамии биологическая концепция вида может быть применена при условиях, аналогичных описанным выше. В частности, скрещивания должны в среднем быть настолько частыми, чтобы адаптивная дивергенция клонов в промежутках между ними не успевала приводить к репродуктивной несовместимости. Кроме того, скрещивание должно играть в жизни этих организмов достаточно большую роль, чтобы смертность, вызванная несовместимостью, могла оказать заметное воздействие на распределение генов в генофонде. Этого можно ожидать при сравнительно большой частоте скрещивания, при сильно повышенной жизненности потомства от скрещивания по сравнению с агамным потомством, или в том случае, когда половой процесс, факультативный для особи, облигатен для клона и входит в его нормальный жизненный цикл (чередование поколений).

При анализе факультативных агамов с точки зрения биологической концепции вида могут быть опасны слишком глубокие аналогии с хорошо изученными высшими амфимиктическими формами. В частности, если у высших позвоночных к несовместимости

часто приводят уже небольшие морфофункциональные изменения, а экологически и морфологически сильно отличающиеся популяции в пределах целостного вида сравнительно редки, то у более примитивных, слабо интегрированных организмов даже сильные морфофункциональные изменения могут не приводить к несовместимости (сравните морфоэкологическую изменчивость высших позвоночных и растений, а особенно микроорганизмов). Поэтому частота скрещивания, очень низкая по абсолютным значениям и по отношению к скорости морфофункциональных изменений, у низших форм (в том числе у бактерий) может быть ещё достаточно большой по сравнению со скоростью возникновения репродуктивной несовместимости. Поэтому при нынешнем состоянии наших знаний априорные утверждения о неприменимости биологической концепции вида к той или иной группе организмов представляются довольно опасными.

Итак, биологическая концепция применима в тех случаях, когда репродуктивные контакты между изолятами (географическими, экологическими или клонами) часты по сравнению со средней для изолята скоростью установления несовместимости, а дифференциальная смертность потомства от таких контактов оказывает заметное влияние на генофонд изолятов. В иных случаях биологический вид как качественно отличная, дискретная и целостная форма надындивидуальной организации отсутствует. Однако ограничивать из-за этого область применения самого понятия "вид" едва ли разумно. Вид и исторически, и фактически прежде всего — таксономическая, классификационная категория и только затем — особая форма надындивидуальной интеграции. Схема классификации, система таксонов выполняет функцию основного, "интернационального" языка для разных разделов биологии, объединяет их и позволяет биологам разных специальностей понимать друг друга хотя бы в отношении объекта исследований. Этот язык должен быть универсальным, и недопустимо, чтобы даже в пределах одной группы основная таксономическая категория в одних случаях называлась видом, в других — как-то иначе, Это приведет к вавилонскому столпотворению в биологии, что опасней, чем несовпадение в ряде случаев таксономического и биологического вида.

Несовпадение биологического и таксономического вида может быть вызвано не только необходимостью выделять таксономические виды там, где биологический вид отсутствует. Дело в том, что таксономический вид как основная единица классификации должен соответствовать основной рабочей единице в практике исследования и хозяйства. Для этого вид, с точки зрения практики, должен быть единым, так чтобы его подразделения можно было считать несущественными для практики. Кроме того, морфофункциональная дискретность таксономических видов с этой точки зрения также очень важна. У высших, сильно интегрированных организмов сравнительно небольшие морфофункциональные различия часто приводят к репродуктивной несовместимости, и репродуктивное единство обычно означает и морфофункциональное единство (подвиды млекопитающих и птиц сравнительно редко обладают хозяйственно важными экологическими различиями). В таких условиях биологический вид с успехом выполняет функции основной рабочей единицы. Иное положение в группах менее интегрированных организмов, где популяции одного биологического вида нередко приобретают глубокие экологические и морфологические различия. Правда, вследствие обмена генами эти различия, как правило, не будут резкими, но останутся практически важными. Эффектные примеры такой ситуации приводит Завадский. Так, в одном случае попытка очертить границы биологического вида обнаружила необходимость слить в один вид многие общепризнанные в ботанике роды. Другой пример. Сорт пшеницы Зандури оказался состоящим из представителей трёх видов, отличающихся плоидностью. Это, несомненно, целостное образование, репродуктивное единство которого поддерживается, вероятно, обычной в таких случаях продукцией незначительного количества диплоидной, а может быть и полугаплоидной пыльцы.

Таксономические виды, не совпадающие с биологическими, могут быть и дискретными (например, за счёт дискретности экологической среды). Но бульшая их часть, особенно в ботанической систематике, этим свойством не обладает. Следовательно, их преимущества перед биологическими видами, с точки зрения практики, довольно спорны. Однако вопрос о том, рационально ли сохранять таксономические виды, отличные от биологических, там, где последние существуют, должен решаться конкретно в каждой группе и только после выделения в ней биологических видов и сравнения с таксономическими, При этом следует ещё раз напомнить, что методика выявления биологических видов комплексная и что критерий скрещиваемости, взятый изолированно, даёт в этом отношении очень мало. Особенно показателен пример пшениц Зандури — изоляция, вызванная полиплоидией, обычно очень эффективна, но здесь и она не нарушает, видимо, репродуктивной целостности популяции.

Таким образом, время для категорических утверждений о том, должен ли таксономический вид совпадать с биологическим или нет, ещё не наступило. При современном уровне знаний наиболее правдоподобно предположение, что биологический вид не универсален, но обладает некоторыми практически очень важными особенностями — дискретностью и целостностью. Тем не менее, объём его у менее интегрированных организмов может оказаться слишком большим для основной таксономической единицы (рабочей единицы биологов разных специальностей). Таксономический вид должен быть универсальным, по возможности сравнимым в разных группах и пригодным для практического использования (в смысле отражения реальных сходств и различий по максимальному числу признаков). Отношения между биологическим и таксономическим видами во многом остаются ещё неясными[1].

Обратимся теперь к уровню репродуктивной несовместимости, достаточному для того, чтобы две группы организмов можно было рассматривать в качестве разных биологических видов. Эта проблема в первую очередь имеет отношение к механизмам видообразования, а не к методам различения видов. Группы, не контактирующие в процессе размножения, эволюционируют независимо, их несовместимость усиливается постепенно, без закономерных скачков, так что прямое использование её для выделения видов невозможно. Предсказать, как будут вести себя такие группы, если они войдут в контакт, пока можно только в случае полной их несовместимости в эксперименте. При иных условиях направления их сопряженной эволюции будут зависеть от множества трудно учитываемых факторов (см. ниже), так что рассчитывать на возможность предсказания здесь, по-видимому, преждевременно. Если же группы не изолированы географически и экологически, то в их отношении этот подход также обычно неприменим, так как промежуточные уровни совместимости здесь, как увидим, существуют очень недолго и в природе наблюдаются редко.

Фактически стоящая перед нами задача может быть сформулирована следующим образом — как определённая степень репродуктивной несовместимости влияет на эволюцию контактирующих групп организмов? Количественное решение задачи сейчас едва ли возможно из-за того, что некоторые важные факторы пока не поддаются количественной оценке, особенно учитывая их изменчивость во времени. Поэтому попытаемся проанализировать ситуацию качественно.

Представим две популяции, репродуктивно контактирующие, но не полностью совместимые — гибриды образуются, но репродуктивный потенциал особей, участвующих в скрещивании, снижается. Это может быть связано с повышенной смертностью или пониженной плодовитостью гибридов и их потомства, или со снижением плодови-

[1] Не следует смешивать таксономический вид в принятой здесь его трактовке с практическим видом систематика, т. е. с объёмом вида в современных системах разных групп. Эти виды очень часто весьма несовершенны и с точки зрения биологического вида, и в практическом отношении.

тости самих скрещивающихся особей из-за растраты половых продуктов или потери времени при неудачных попытках спаривания организмов, отличающихся строением полового аппарата или особенностями брачного поведения. Снижение репродуктивного потенциала при гибридизации приводит к ограничению межпопуляционного обмена генами по сравнений с внутрипопуляционным.

При этом, поскольку популяции различны, направления их адаптивной эволюции также будут несколько различными. Можно сказать, что действующий на них естественный отбор в какой-то своей части направлен в противоположные стороны. Эта составляющая отбора вызывает дивергенцию популяций и может быть названа дивергентным отбором. Побочный результат дивергенции — увеличение несовместимости, поэтому влияние дивергентного отбора на совместимость противоположно эффекту обмена генами, который сближает генофонды популяций и, разрушая изолирующие механизмы, увеличивает совместимость. Направление изменения репродуктивной совместимости зависит от того, какой из этих факторов сильнее: если дивергентный отбор усиливает изоляцию быстрее, чем обмен генами её разрушает, совместимость будет уменьшаться, если же отбор успевает разрушать барьеры на пути свободного обмена генами по мере того, как дивергентный отбор их создаёт, совместимость будет расти.

Снижение репродуктивного потенциала гибридизирующих особей, помимо ограничения обмена генами, приводит к элиминации генотипов, обусловливающих склонность к неизбирательному скрещиванию. Такой отбор против гибридизации будет направленно создавать изолирующие механизмы и вместе с дивергентным отбором уменьшать совместимость. Правда, некоторые авторы, в том числе и Майр, считают отбор против гибридизации неэффективным, неспособным создавать изолирующие механизмы. Майр при этом ссылается на факт стабильности узких гибридных зон, в которых особи свободно скрещиваются, но отбор против гибридов настолько интенсивен, что обмена генами практическине происходит. Отбор против гибридизации здесь действительно очень велик и совершенно неэффективен, однако делать отсюда вывод о неэффективности такого отбора в любых условиях несправедливо. Это справедливо лишь в том случае, когда встречаются две популяции, успевшие приобрести эффективную посткопуляционную изоляцию, но совершенно лишённые прекопуляционных изолирующих механизмов. Они размножаются приблизительно в одно и то же время и в одних и тех же условиях, различия в брачном поведении и в половом аппарате отсутствуют или не препятствуют скрещиванию, но гибридные генотипы нежизнеспособные (в первом или последующих поколениях). При этом невозможно расширение гибридной зоны — иммигранты, попадая в область другой популяции, скрещиваются с её представителями и не оставляют потомства.

Поэтому гибридная зона остается узкой, а её население ничтожным по сравнению с населением основной части каждой популяции. Неудивительно, что в таких условиях даже интенсивный отбор против гибридизации не способен преодолеть влияние интенсивного обмена генами между населением гибридной полосы и остальной популяцией. Если же хотя бы одна из популяций мала и лежит целиком или почти целиком в пределах гибридной зоны, то отбор против гибридизации будет вполне эффективным, как это описывает сам Майр для мелких периферических популяций. То же самое произойдет, если популяции в период их независимой (аллопатрической) эволюции приобрели хотя бы неполную прекопуляционную изоляцию. В этом случае иммигранты даже при их меньшинстве будут достаточно часто скрещиваться между собой и увеличивать свою численность. В результате гибридная зона расширится, сфера действия отбора против гибридизации увеличится, и отбор станет эффективным. Необычайно частая видоспецифичность приспособлений, так или иначе связанных с размножением, подтверждает широкое распространение описанных выше ситуаций. Маловe-

роятно, чтобы все эти различия были побочным результатом приспособления к разным условиям; по крайней мере, часть из них должна быть обусловлена прямым отбором против гибридизации.

Итак, репродуктивная совместимость рассматриваемых популяций, помимо обмена генами и дивергентного отбора, зависит от отбора против гибридизации. Существует также фактор, действие которого противоположно действию отбора против гибридизации. В некоторых ситуациях неизбирательное скрещивание, несмотря на понижение выживаемости и плодовитости гибридов, оказывается выгоднее избирательного. При малой плотности популяций по сравнению с радиусом половой активности особей, когда вероятность встречи партнера для размножения значительно ниже единицы, неизбирательное скрещивание может сильно повышать эту вероятность за счёт членов другой популяции. Если увеличение вероятности встречи партнеров перекрывает эффект снижения репродуктивного потенциала при гибридизации, отбор будет поддерживать неизбирательное скрещивание и действовать как отбор на гибридизацию.

Таким образом, совместимость не полностью изолированных репродуктивно контактирующих популяций находится под влиянием двух пар факторов — обмена генами и дивергентного отбора, с одной стороны, и отбора на гибридизацию и против неё — с другой. В свою очередь, все эти факторы зависят от совместимости: увеличение репродуктивной совместимости усиливает обмен генами, что ослабляет эффект дивергентного отбора и уменьшает снижение репродуктивного потенциала гибридизирующих особей. Это усиливает отбор на гибридизацию и ослабляет отбор против гибридизации. Уменьшение совместимости приводит к противоположному эффекту.

Следовательно, перечисленные факторы образуют систему двусторонних, или обратных, связей. Чтобы проанализировать действие этой системы, нужно исключить влияние внешних по отношению к ней факторов, т. е. таких, которые влияют на систему, но сами не зависят или почти не зависят от неё. Для этого нужно, прежде всего, расчленить понятие отбора. Эффект отбора зависит от двух групп факторов. Одни из них определяют интенсивность отбора, т. е. вероятность элиминации одних генотипов по отношению к другим (коэффициент селекции). От других факторов зависит, с какой скоростью будет изменяться генофонд популяции под действием отбора определённой интенсивности, т. е. какова эффективность отбора. К этой группе факторов относятся запас мутаций, частота появления нужных мутаций, т. е. ответственных за появление отбираемых признаков, совместимость этих мутаций с генофондом, лабильность генофонда и т. д. Если отбору подвергается лишь часть популяции, большое значение имеют, как мы уже убедились, относительная величина этой части и интенсивность обмена генами между ней и остальной популяцией.

Интенсивность дивергентного отбора и эффективность отбора на гибридизацию мало зависят от совместимости, отбора против гибридизации и обмена генами. Наоборот, эффективность дивергентного отбора и отбора против гибридизации в значительной мере определяется интенсивностью межпопуляционного обмена генами. Интенсивность отбора на гибридизацию и против неё определяется относительной адаптивностью неизбирательного скрещивания, т. е. зависит от репродуктивной совместимости популяций. Таким образом, непосредственно в систему обратных связей входят, помимо совместимости и обмена генами, эффективность дивергентного отбора, интенсивность отбора на гибридизацию и интенсивность и эффективность отбора против гибридизации.

Диаграмма непосредственных воздействий рассматриваемых факторов изображена на рисунке (см. рис. на стр. 6). На этой схеме стрелки, расширенные к вершине, означают положительные связи, при которых усиление действующего фактора приводит к усилению реагирующего, а ослабление — к ослаблению реагирующего. Отрица-

тельные связи, вызывающие ослабление реагирующего фактора при усилении действующего, изображены стрелками, расширенными к основанию. Как и во всякой системе с обратными связями, стрелки образуют циклы, причем в каждом цикле число отрицательных связей чётное (0 или 2). Поэтому все обратные связи положительные, так что изменение любого фактора в каком-то направлении вызывает такие изменения остальных факторов, которые приводят к дальнейшим изменениям первого в том же самом направлении. Действительно, увеличение совместимости уменьшает интенсивность отбора против гибридизации и усиливает обмен генами, который уменьшает эффективность обоих видов отбора. В результате дивергентный отбор и отбор против гибридизации ослабевают, что позволяет усилившемуся обмену генами ещё более увеличивать репродуктивную совместимость популяций и тем самым ослаблять дивергентный отбор и отбор против гибридизации, и т. д. Такое направленное изменение с лавинообразным нарастанием скорости очень характерно для систем с положительными обратными связями, причём направление изменений в отсутствие внешних воздействий определяется исключительно начальным состоянием факторов, образующих систему. В нашей системе число факторов, а следовательно, и число начальных состояний довольно велико, однако изменение одного из факторов может компенсироваться соответствующим изменением другого. Поэтому исходные положения системы можно объединить в две группы в зависимости от того, вызывает ли результирующий эффект всех факторов в начальный момент уменьшение или увеличение совместимости.

В первом случае разрушение изолирующих механизмов в результате совместного действия обмена генами и отбора на гибридизацию (если он существует) происходит медленнее, чем они возникают под влиянием дивергентного отбора и отбора против гибридизации (опять-таки если последний действует). При этом общий уровень изоляции увеличивается, а обмен генами и совместимость уменьшаются. Это ещё более повышает эффективность дивергентного отбора и интенсивность и эффективность отбора против гибридизации, что приводит к дальнейшему уменьшению совместимости и обмена генами, и т. д. до тех пор, пока обмен генами не прекратится и популяции не станут вполне несовместимыми. Таким образом, если в начальный момент суммарный эффект всех факторов вызывает уменьшение совместимости, популяции быстро изолируются и превращаются в настоящие виды.

В противоположном случае суммарный эффект факторов, разрушающих изолирующие механизмы (обмен генами и отбор на гибридизацию) сильнее эффекта дивергентного отбора и отбора против гибридизации, которые усиливают изоляцию. В таких условиях барьеры на пути обмена генами уменьшаются, и репродуктивная совместимость увеличивается. Это ещё более ослабляет влияние дивергентного отбора и отбора против гибридизации и увеличивает обмен генами и отбор на гибридизацию. В конце концов, межпопуляционный обмен генами становится столь же свободным, как и внутрипопуляционный, и популяции объединяются.

Возможен, конечно, и третий вариант, когда разрушение и возникновение изолирующих механизмов в начальный момент происходят с одной скоростью и взаимно уравновешиваются. Уровень изоляции и совместимость оказываются при этом неизменными, и система застывает в положении неустойчивого равновесия. Однако достаточно небольшого изменения внешних условий, которое даст хотя бы малейший перевес одной из двух тенденций, и система начнет быстро удаляться от положения неустойчивого равновесия.

Таким образом, система положительных обратных связей имеет всего два устойчивых положения — единая популяция или репродуктивно несовместимые популяции, т. е. разные виды. Это, очевидно, и приводит к дискретности популяций, контактирующих в период размножения (дискретность непротяжённого вида по терминологии Май-

ра). Действие системы, направленное на видообразование, вызывает репродуктивную, внутренне обусловленную несовместимость, так что дивергенция оказывается необратимой. Поэтому система положительных обратных связей действует как механизм не только морфофункциональной (актуальной), но и эволюционной (потенциальной) дискретности видов.

Поле сил рассматриваемой системы организовано таким образом, что движение системы от одного устойчивого положения в другое, например, строго симпатрическое видообразование, встречает интенсивное сопротивление. Поэтому видообразование за счёт дизруптивного отбора (отбора крайних вариантов в пределах одной популяции) может осуществляться лишь при соблюдении ряда условий:

1. Интенсивность элиминации промежуточных генотипов должна быть настолько большой, чтобы ограничить обмен генами между крайними генотипами до значений, при которых дивергентный отбор и отбор против гибридизации эффективны (создают изоляцию быстрее, чем обмен генами её разрушает).
2. Действие дизруптивного отбора должно быть достаточно длительным, чтобы к моменту его исчезновения или ослабления индуцированные им изолирующие механизмы развились настолько, что могли бы самостоятельно удерживать обмен генами на допустимом уровне. Однако и в таких условиях видообразование — далеко не единственный возможный результат.

Полное устранение промежуточных фенотипов, элиминируемых при дизруптивном отборе, может быть достигнуто не только в случае видообразования. Оно возникает при канализации онтогенеза по немногим направлениям, ведущим к крайним фенотипам без всякого уничтожения промежуточных генотипов (фенотипический модификационный полиморфизм), и в случае генотипического полиморфизма (блокирование кроссинговера и образование комплексов генов, рекомбинирующих как целое). Последние два варианта не связаны с уменьшением размеров популяции и со снижением репродуктивного потенциала при гибридизации. С точки зрения естественного отбора они более выгодны, чем разделение популяции, поэтому видообразование под влиянием дизруптивного отбора представляется сравнительно маловероятным, редким явлением в эволюции.

Видообразование за счёт мутаций нескрещиваемости не встречает препятствий со стороны системы положительных обратных связей, так как мутант сразу "перескакивает" через неустойчивую область. Однако устойчивая популяция мутантов может возникнуть в таких условиях лишь в исключительных случаях. Способность к поиску строго определённых потенциальных партнеров и к избирательному скрещиванию с ними, как правило, является результатом длительного отбора, а не единичной мутации. Если же мутанты такой способностью не обладают, то, существуя среди гораздо более многочисленных нормальных особей, они будут скрещиваться преимущественно с ними. В результате средний репродуктивный потенциал мутантов будет крайне низким, а мутация нескрещиваемости фактически оказывается мутацией стерильности. Отбор будет удерживать её частоту на том же уровне, что и летали, а эти частоты слишком малы для создания устойчивой популяции мутантов, способной выдержать конкуренцию со стороны материнской популяции. Поэтому строго симпатрическое видообразование за счет мутаций нескрещиваемости представляется крайне редким и маловероятным процессом. То же самое можно сказать о нескрещивающихся с нормой комбинациях генов.

Нормальный ход видообразования требует, вероятно, следующей последовательности событий: 1) изоляция частей популяции внешними факторами (географические или экологические барьеры, в том числе сезонные различия и т. д.); 2) дивергенция, сопровождающаяся постепенным усилением несовместимости; 3) разрушение внешних

барьеров и завершение видообразования с помощью описанного выше механизма. Последний этап не обязателен, однако в его отсутствие завершение видообразования может потребовать чрезвычайно большого промежутка времени, а установить, что перед нами — виды или нет, можно только по аналогии.

Литература

Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. М.: Наука. 404 с.

Киселёва К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. 1969. Границы растительных сообществ и динамика растительности // Журн. общ. биол. Т.30. № 2. С.123–131.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир. 598 с.

1.5. Инадаптация и эвадаптация

Значение работ В. О. Ковалевского для развития дарвинизма хорошо известно. Однако одно из введённых им понятий, инадаптация, хотя и отнюдь не забыто (см., например, Шмальгаузен, 1969), но, на мой взгляд, недостаточно оценено. Но прежде чем говорить об этом, нужно уточнить само понятие инадаптации, поскольку и у Ковалевского, и у последующих авторов его трактовка была несколько противоречивой.

Ковалевский (1960) называл инадаптацией простое изменение, при котором отношения между изменяющимися и связанными с ними структурами не менялись, и изменение не было подкреплено и поддержано соответствующими изменениями общей организации животного, т. е. было односторонним.

Ковалевский довольно резко противопоставлял инадаптацию тому, что он называл сложным, т. е. более глубоким, гармоничным изменением, считая инадаптивные изменения неадаптивными (откуда и название). Это мнение об инадаптации поддерживалось и позже (Давиташвили, 1940: 44–45 и др.), однако согласится с ним трудно, по крайней мере, в рамках современной терминологии, так как во всех примерах инадаптивные изменения — это несомненные приспособления, только односторонние ("ошибочно направленные" по Abel, 1929). Инадаптация, следовательно, не антитеза адаптации, а только её форма. Трудно согласиться и с резким разграничением инадаптации и её антитезы, которую я буду называть эвадаптацией[1]. Действительно, в случае, разобранном Ковалевским, инадаптивные группы копытных испытали бурный расцвет в палеогене, а в неогене были вытеснены эвадаптивными группами, которые в палеогеновой фауне занимали подчиненное положение. Но если бы Ковалевский знал только палеогеновых копытных, он едва ли смог бы опознать их инадаптивность. Очевидно, явления инадаптации и эвадаптации опознаются только в прямом сравнении (подобно размеру предмета — большой он или маленький), и эволюционное изменение, инадаптивное в сравнении с каким-то другим, по отношению к третьему может оказаться эвадаптивным. Не исключено также, что знания одной морфологии, даже детального, недостаточно, чтобы различать инадаптацию и эвадаптацию, что инадаптивность или эвадаптивность организации должна быть ещё подтверждена её эволюционной судьбой, как у копытных, изученных Ковалевским.

Теперь вернёмся к роли инадаптации в эволюции. Мне эта роль кажется столь важной, что я рискнул бы даже объяснить её недооценкой существование некоторых трудностей современного селекционизма, в частности то, что из общепринятых теорий отнюдь не следуют едва ли не самые очевидные особенности эволюции — её неравномерность и весьма органиченная предсказуемость. Не случайно антиселекционисты (см., например, Любищев, 1982) так упорно напоминают нам, что между характером адаптации и условиями, в которых она протекала, нет надёжной корреляции. В умеренно сходных условиях нередко возникают весьма сходные приспособления (уроподы девонских раков были недавно описаны как крылья насекомых, см. Родендорф, 1972), а в более сходных условиях могут возникать адаптации, различающиеся по глубине или по направлению. Известно, сколь совершенны приспособления орхидей к перекрёстному опылению насекомыми, тогда как другие растения довольствуются гораздо более поверхностными адаптациями и процветают не хуже, а порой лучше их. Другой пример. Мы знаем много вторичноводных позвоночных. Одни из них сильно изменились и

Расницын А.П. 1986. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. № 1. С.3–7.

[1] Отказавшись впоследствии от понимания инадаптации как антитезы адаптации, Л.Ш. Давиташвили (1972, с. 203) ввёл для неё новое название "анольбоморфоз". Этот термин не прижился, вероятно по причине громоздкости, почему я и вынужден, сохраняя название инадаптация, предложить соответствующий новый термин для её антитезы.

приобрели совершенную рыбообразную форму тела (киты и ихтиозавры), другие изменились в том же направлении, но гораздо менее глубоко (например, крокодилы), третьи же эволюционировали в другом направлении, развивая парные конечности как главные движители (плиозавры). Наверное, для каждого такого случая можно подыскать своё объяснение, но это будет объяснение *ad hoc*, то есть приспособленное к данному конкретному случаю и потому имеющее лишь ограниченное познавательное значение.

Чтобы понять, почему эволюция столь мало предсказуема, обратим внимание на ещё одну трудную группу фактов. Хорошо известно, что теория микроэволюции, фундамент современного селекционизма, предсказывает более высокую скорость эволюции для тех групп, где быстрее идёт смена поколений, больше плодовитость и больше размер популяции, и медленную эволюцию групп, где ситуация противоположна. Палеонтология же свидетельствует, что быстрее всего эволюционируют млекопитающие, одноклеточные же, для которых микроэволюционные закономерности предсказывают наиболее быструю эволюцию, обычно эволюционируют очень медленно. А, скажем, среди моллюсков быстрее всего эволюционировала едва ли не самая сложно организованная группа, мезозойские аммониты, а отнюдь не гастроподы и двустворки с их часто колоссальной плодовитостью. При этом едва ли есть смысл обсуждать предположение, что давление отбора на млекопитающих в общем больше, чем на одноклеточных. Элиминация в целом более или менее пропорциональна скорости размножения ("закон Бекетова", цит. по Шапошникову, 1966), и если она не вызывает эволюционных изменений, значит нечего отбирать, нет перспективных изменений. Конечно, можно сказать, что здесь нет отбора, но не менее содержательно — что отбор не эффективен, в чем, как мы увидим, и заключается суть дела.

Палеонтологические данные в целом достаточно надёжны, но и микроэволюционные закономерности установлены надёжно и не дают оснований сомневаться в реальности тех ограничений скорости эволюции, о которых было сказано. Объяснить возникшее противоречие можно, по-видимому, только предположив, что реально эволюция каким-то образом заторможена, и скорости, на которых проявляются микроэволюционные ограничения, обычно просто не достигаются. Но предположение, что эволюция заторможена, противоречит всей идеологии современного селекционизма. Зато она согласуется с утверждением одного из вождей селекционизма, Э. Майра, однажды написавшего, что "эпигенотип вида, его система корреляций и обратных связей, часто столь хорошо интегрирована, что с поразительным упорством противостоит изменениям" (Майр, 1974: 353). А упорство это таково, что некоторые виды могут оставаться морфологически стабильными в течение десятков или даже сотен миллионов лет. Сейчас известно полтора десятка видов насекомых и клещей в эоценовом балтийском янтаре, морфологически неотличимых от современных (наши данные), и один вид триасового щитня, не отличимый от *Triops cancriformis* (Schäffer) (Tasch, 1969). Дело, по-видимому, в том, что сложная организация живого существа представляет собой тонко сбалансированный компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных структур и функций. Понятно, что млекопитающее не может одновременно бегать как газель и плавать как дельфин — либо то, либо другое, либо немного бегать и немного плавать, как выдра. И так по всем многочисленным адаптивным функциям. Не удивительно, что в сложной, пронизанной корреляциями и взаимодействиями системе трудно улучшить какой-нибудь параметр, не задев другие и не повредив общей жизнеспособности. Это примерно то же самое, что в автомашине на ходу сменить свечу, а то и двигатель. Селекционерам и экспериментаторам хорошо известно, что отбор по любому признаку начинает быстро сказываться на общей жизнеспособности.

Но как же тогда происходят изменения? Обратимся к нескольким наиболее понятным случаям быстрой эволюции. Такова, например, эволюция в островных услови-

ях, когда иммигрант с материка, попав в тепличные условия недонасыщенных ценозов и ослабленной конкуренции, быстро изменяется и порой приобретает весьма экстравагантные признаки, но при этом теряет свою конкурентоспособность по сравнению с материковыми формами (Шварц, 1980).

Противоположный пример — изменения в жёстких условиях, как в классических опытах Шапошникова (1965, 1966), где для тли, пересаженной на малопригодное кормовое растение, все жизненные потребности отошли на задний план перед одной — любым способом, ценой каких угодно потерь научиться питаться этим растением.

При всем различии этих двух ситуаций мы видим нечто общее — в обоих случаях приспособление оказывается односторонним, то есть неглубоким, инадаптивным. Создается впечатление, что сбалансированный адаптивный компромисс можно преодолеть и изменить только самым лёгким, самым простым инадаптивным способом. Но инадаптация мало перспективна. При усилении конкуренции и восстановлении всестороннего селективного контроля инадаптивные группы обречены на вымирание, если только не сумеют дополнительно измениться в эвадаптивном направлении, то есть развить дополнительные адаптации, делающие первоначальное изменение гармоничным. Вероятность этого, конечно, очень невелика, но природа ставит эксперименты такого рода в больших повторностях. Если единовременно существует, как ныне, не менее миллиона видов и каждый из них представлен многими популяциями, едва ли будет очень большим преувеличением сказать, что ежегодно миллионы популяций оказываются на краю гибели и действительно вымирают. Если хотя бы единицы из них сумеют измениться должным образом, то мы будем иметь заметное число устойчивых новых видов в год, а за сотни миллионов лет эволюции — миллиарды таксонов разного ранга. Цифры, конечно, не надо принимать всерьез, они мало обоснованы, но нужно учитывать, что этот процесс саморегулирующийся: если какое-то время он будет неэффективен, много видов вымрет и мало появится, арена жизни несколько освободится, конкуренция ослабнет, и более широкий круг изменений окажется устойчивым. Поэтому предполагаемый механизм эволюции, включающий первоначальное устойчивое состояние (стазис), затем изменение в две фазы — инадаптивную и эвадаптивную, и новый стазис, обеспечивает надёжность эволюционного процесса в целом. Однако в каждом отдельном случае, для каждой филетической линии необходимость преодолеть труднопреодолимые барьеры между стазисом и инадаптацией и между последней и эвадаптацией делает переход от одного стазиса к другому маловероятным, почти непредсказуемым. Тем более трудно предсказуемыми оказываются те конкретные адаптации, которые делают возможными конкретные удачные переходы.

Итак, мы получили, наконец, ответ на поставленный вопрос: эволюция действительно должна быть плохо предсказуемым процессом. Но параллельно мы получили ответы и на ряд других вопросов. Прежде всего, из сказанного ясно, что постулированный механизм обеспечивает неравномерность эволюции. Неравномерность, дискретность эволюционного процесса, в свою очередь, ведёт к дискретности органического многообразия, к существованию разрывов, гиатусов между таксонами, причём не только между гетерогамными видами, но и между агамными видами, и между старшими таксонами. Эта дискретность хорошо известна систематикам, и хотя есть исключения, есть немало трудных случаев, но на то есть свои причины, обсуждение которых заняло бы слишком много времени, а распространённость этих исключений преувеличена в связи с их значением и вызванными ими практическими трудностями. Альтернативные же объяснения дискретности таксонов и, прежде всего, объяснение конкуренцией либо неубедительно, либо не альтернативно. Если рассуждать прямолинейно — почему такая преуспевающая группа, как жуки, с их сотнями семейств и более чем 300 000 только современных видов ни разу не вышли за рамки организации типичного жука, либо

его личинки или куколки? Помимо веерокрылых, добившихся ограниченного успеха в нише паразитических мух, исключение составляют лишь стафилиниды, реализовавшие жизненную форму уховертки, но это исключение подтверждает правило, потому что уховертки тоже произошли от "жуков", только на другой основе (Родендорф, Расницын, 1980). Неужели все места так прочно заняты? Но тогда не могли бы возникнуть ни стафилины, ни жукообразные клопы, мухи и т. п. Если же рассуждать более тонко, предполагая, что жук, вышедший за пределы "жучьей" организации, будет не просто вытеснен каким-то очень похожим, уже существующим конкурентом, а не сможет надёжно противостоять всему комплексу условий, то это окажется только иной формулировкой принципа адаптивного компромисса.

Ещё одно следствие. Если мы примем резонное утверждение, что каждый таксон — это своя экологическая ниша (Шварц, 1980), то возникновение нового таксона, особенно более высокого ранга, будет до некоторой степени аналогичного проникновению на мало заселённые острова. Тогда следовало бы ожидать, во-первых, бурной дивергентной эволюции на ранних этапах существования таксона. Это — тривиальный факт для любого палеонтолога. Во-вторых, большинство ранних ветвей должны быть инадаптивными и, следовательно, короткоживущими. Это тоже тривиально для палеонтолога. В-третьих, инадаптивность ранних членов таксона должна вести к тому, что они даже на низших таксономических уровнях будут резко различаться между собой, порой по признакам, которые позже будут характеризовать таксоны гораздо более высокого ранга. Но это — формулировка известного закона архаического многообразия (Мамкаев, 1968).

Ещё один вывод следует непосредственно из природы инадаптации и эвадаптации. Если один и тот же признак, достигнутый в ходе ин- и эвадаптации, означает совершенно различное по объему и глубине эволюционное изменение, то ясно, что мерить скорость эволюции признаками бесполезно. Её можно мерить только таксонами, поскольку систематика учитывает этот факт, хотя и очень несовершенно и субъективно. Недаром ещё Линней писал, что не признак определяет род, а род определяет признак, и поныне никто не придаёт островным и прочим монстрам эволюции высокого таксономического ранга.

Подводя итоги, я хотел бы подчеркнуть, что в рамках селекционизма возможно преодоление многих, а я верю, что всех трудностей в объяснении эволюции. Однако для этого необходимо расширить наше поле зрения за те горизонты, которые очерчивает микроэволюционная теория с её однозначным соответствием между отбором и реакцией популяции, теория, оперирующая интенсивностью отбора, но не его эффективностью. Расширяя поле зрения селекционизма, нужно охватить им, вероятно, в числе других недоучитываемых факторов, и концепцию адаптивного компромисса со следующим из неё эволюционным механизмом, который, в свою очередь, опирается на тандем инадаптация–эвадаптация.

Литература

Давиташвили Л.Ш. 1940. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.-Л.: изд-во АН СССР. 263 с.

Давиташвили Л.Ш. 1972. Учение об эволюционном прогрессе (теория ароморфоза). Тбилиси: Мецниереба. 324 с.

Ковалевский В.О. 1960. Собрание научных трудов. Т.3. М.: изд-во АН СССР. 350 с.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 280 с.

Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир. 460 с.

Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. Т.29. № 1. С.48–56.

Родендорф Б.Б. 1972. Девонские эоптериды — не насекомые, а ракообразные Eumalacostraca //

Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). 1980. Историческое развитие класса насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. 269 с.

Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. Т.44. № 1. С.3–25.

Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обозр. Т.45. № 1. С.3–35.

Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.

Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.

Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena. 423 S.

Tash P. 1969. Branchiopoda // Treatise on invertebrate paleontology. Pt R, Arthopoda 4. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. Vol.1. P.128–191.

1.6. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса)

Познавательное значение исследований скорости эволюционного процесса хорошо известно. Изучение темпов эволюции является, в частности, важным инструментом познания её закономерностей и механизмов. Установленный палеонтологией факт неравномерности эволюционного процесса во времени породил большое число эволюционных концепций и гипотез, из которых я хотел бы здесь упомянуть прежде всего концепцию когерентной эволюции, выдвинутую В.А. Красиловым (1969). Эта концепция предполагает, что длительные периоды когерентной, т. е. согласованной и сравнительно медленной эволюции членов биоценозов, время от времени прерываются этапами некогерентной эволюции, связанной с глубокими нарушениями ценотической структуры. Эти нарушения снимают значительную часть ограничений на свободу эволюционных изменений и открывают возможность быстрых несогласованных изменений членов ценоза (см. также: Жерихин, Расницын, 1980).

Хорошо известны исследования Дж.Г. Симпсона (1948), показавшего существование трех различных типов эволюции, сильно отличающихся своими темпами: тахи-, горо- и брадителии.

Ещё две формы эволюции, стандартную и нестандартную, описал Л. Ван Вален (Van Valen, 1974). К первой он отнёс замену аминокислот в белках и эволюцию количественных и меристических признаков, скорость которых статистически одинакова в разных группах, ко второй — появление и вымирание таксонов, структурные инновации и усложнение, изменение числа хромосом, динамику репродуктивной несовместимости; здесь скорость изменения сильно зависит от таксономической принадлежности.

Весьма богаты эволюционным содержанием построения Л. Ван Валена (Van Valen, 1973, 1976), основанные на обнаруженной им независимости темпов вымирания групп от длительности их существования, откуда выведен закон сохранения суммарной абсолютной реализованной приспособленности и закон максимизации регулярной энергии. Можно упомянуть и тот факт, что необычно высокая скорость дивергенции на изолированных островах, в частности существование более 300 эндемичных видов дрозофилы на сравнительно молодом Гавайском архипелаге, стимулировала целый поток гипотез о механизмах такой эволюции (Templeton, 1979).

Наблюдения над неравномерностью эволюционного процесса легли в основу также широко обсуждаемой сейчас гипотезы прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977) и близкой к ней концепции Стэнли (Stanley, 1975), согласно которым периоды быстрого (геологически мгновенного) изменения, сопровождающие видообразование, чередуются с периодами стазиса — эволюционного застоя. Эта точка зрения противостоит широко распространенной концепции филетического градуализма, предполагающей плавное и равномерное изменение в ходе филетической эволюции и соответственно условность границ видов во времени.

Однако значение темпов эволюции для развития эволюционной теории все ещё недостаточно осознано эволюционистами, особенно теми из них, которые идут к теории эволюции от изучения современных организмов. Если взять руководства по теории эволюции, вышедшие у нас за последние годы, то ни в одном из них мы не найдем не только анализа, но и просто указания, что изучение темпов эволюции является инструментом теоретико-эволюционного исследования. В некоторых из руководств темпы эволюции вообще не обсуждаются (А.С. Северцов, 1981), в других (Эрих, Холм, 1966;

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Берман и др., 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977; Шмальгаузен, 1969; Яблоков, Юсуфов, 1976, 1981; Грант, 1980) рассматриваются только как феномен, подлежащий объяснению. При этом объяснение основывается на фактах и механизмах, установленных вне связи с изучением скорости эволюции.

Поэтому я хотел бы привлечь внимание к скорости эволюции как инструменту познания эволюции. Темпы эволюции используются здесь только как отправная точка, как начало довольно длинной и ветвящейся цепи вопросов и рождённых ими гипотез, касающихся различных аспектов эволюционной теории.

В качестве исходного материала здесь взяты в основном оценки скорости вымирания, используемые как показатели скорости эволюции, точнее, скорости эволюционного изменения таксономической структуры анализируемых групп. Основанием этому служит целый ряд наблюдений, как палеонтологических, так и неонтологических, свидетельствующих о существовании причинной связи между вымиранием и возникновением таксонов. В частности, существуют многочисленные палеонтологические данные о совпадении или близком соседстве моментов интенсивного вымирания и диверсификации экологически сходных групп, указывающие на то, что новые группы обычно либо вытесняют прежние, либо занимают недавно освобожденные ими ниши. О том же говорят данные о высокой заполненности современных биоценозов, в том числе некоторые весьма показательные наблюдения над островными биоценозами. Известно, что на островах таксоны низкого ранга нередко играют ту же экологическую роль и обнаруживают такое же экологическое разнообразие, какое на материке свойственно лишь группам высокого таксономического ранга (дарвиновы вьюрки на Галапагосах, нектарницы, улитки Achatinellidae, мухи рода *Drosophila*, долгоносики рода *Proterhinus* и многие другие на Гавайях). Естественно было бы предположить, что заполненность таких ценозов невелика и возможности дальнейшей диверсификации без вымирания значительны, тем более что интенсивность диверсификации здесь в прошлом была явно очень высокой. Однако это не совсем так. По данным Дж.Л. Грессита (Gressit, 1978), почти всю нишу жуков-усачей (Cerambycidae) на Гавайях занимает единственный эндемичный род *Plagithmysus*, представленный 136 видами (другие нативные усачи представлены двумя видами). При этом фауна *Plagithmysus* даже на самом молодом острове Гавайи, возраст которого всего 0,5 млн. лет (Rotondo et al., 1981), богата (описано 46 видов) и целиком эндемична. Человеком на архипелаг завезены 17 видов усачей и множество растений, однако за редчайшими исключениями нативные усачи развиваются только на нативных, а интродуцированные — на интродуцированных растениях. Это показывает, что легкодоступные ниши (такие, в которые пришельцы могли бы внедриться, не изменяясь) даже в неблагоприятных условиях изолированных островных систем практически заполнены.

Быстрое заполнение ниш, ограничивающее возможности дальнейшей диверсификации без вымирания, предполагает очень высокую скорость первичной диверсификации, что подтверждается исследованиями многих групп организмов, в том числе и на Гавайях. Таковы прежде всего результаты изучения эволюции гавайских дрозофил, проведенные Карсоном (цит. по: Dobzhansky, 1972). Не менее показательны материалы упоминавшейся работы Грессита (1978), свидетельствующие о возникновении 46 видов *Plagithmysus* на острове Гавайи в результате всего 17 вселений с других островов. Это означает, что только за полмиллиона лет существования острова вслед за каждым из17 вселений в среднем произошло минимум три акта видообразования.

На высокую скорость первичной диверсификации на Гавайях указывает и тот факт, что разнообразие островной фауны таких различных животных, как птицы, жуки-усачи и (в несколько меньшей степени) дрозофилы, коррелирует не с возрастом соответствующих островов, а с их площадью (Hardy, 1965; Gressit, 1978; Juvik, Austring, 1979).

Приведённые соображения указывают на правомерность по крайней мере грубой оценки скорости эволюции по скорости вымирания. Рассмотрим теперь, что могут дать такие оценки для развития эволюционной теории. Проанализируем прежде всего соответствие этих данных доминирующему ныне генетическому подходу к эволюции, согласно которому эволюционный процесс управляется в основном теми же факторами и механизмами, что и микроэволюция, т. е. теми, которыми оперирует генетика популяций. Именно потому нет недостатка в утверждениях, что макроэволюция — это просто продолжение микроэволюции и вполне сводима к ней (Эрлих, Холм, 1966: 296; Тимофеев-Ресовский и др., 1969: 272; Яблоков, Юсуфов, 1976: 300–301, Макро и микроэволюция ..., 1980: 12, 14, 55–56, 63, 206, 217–218). Но если подобные утверждения справедливы, скорость макроэволюции должна подчиняться тем же закономерностям, что и скорость изменения частот генов в генетике популяций, т. е. определяться мощностью потока генетических вариаций, протекающих через эволюционирующую совокупность. Следовательно, скорость должна быть тем выше, чем выше частота мутаций и скорость смены поколений, чем больше размер популяций и мобилизационный резерв изменчивости. Палеонтологический материал не позволяет прямо оценить большинство этих параметров, но некоторые из них, коррелирующие с другими признаками (размеры, таксономическая принадлежность), могут быть косвенно оценены у ископаемых. В частности, если генетический подход к макроэволюции справедлив, то её скорость у млекопитающих, обладающих сравнительно медленной сменой поколений и небольшими популяциями (в связи с относительно крупными размерами особи), должна быть минимальной, особенно у наиболее крупных из них, у одноклеточных — максимальной, а у беспозвоночных — в среднем промежуточной. В действительности же отношения обратные (табл. 1, 2). Это, конечно, не единственный, а просто очень наглядный пример несостоятельности чисто генетического подхода к эволюции. В определенной степени сформулированное выше положение самоочевидно (тавтологично): если поток вариаций вызывает появление в популяции особей, различающихся по сте-

Таблица 1.

Возраст полусовременной фауны, млн. лет

Группа	Отряд	Род	Вид
Mammalia	40[1]	4[3]	
Insectivora+Chiroptera+Rodentia			0,5[3]
Proboscifera+Artiodactyla+Perissodactyla			0,2[3]
Aves	100[1]	10[4]	0,7[4]
Reptilia	70[1]	20[1]	
Amphibia	170[1]	10[1]	
Pisces	150[1]	30–50[5]	0,7[5]
Insecta	300[2]	40[6]	3–7[6]
Chelicerata	300[1]		
Araneae		30[1]	
Acari		50[1]	
Mollusca	400[1]	60[7]	3,5[9]–5[10]
Foraminifera	500[1]	230[8]	
Diatomeae			15[8]

Примечание. Полусовременная фауна — фауна, в которой половина таксонов соответствующего ранга вымерла, половина дожила доныне. Таблица составлена по материалам разной степени надёжности, поэтому результаты следует воспринимать как ориентировочные. Исходные данные: 1 — Основы палеонтологии (1959–1964), для моллюсков с учётом изменений системы по Невесской и др. (1971), 2 — Историческое развитие ... (1980), 3 — Kurten (1968), 4 — материалы Е.Н. Курочкина, 5 — материалы П.Г. Данильченко и Е.К. Сычевской, 6 — материалы В.В. Жерихина, 7 — Treatise of invertebrate paleontology (1969), 8 — Божич (1971), 9 — Stanley (1978), 10 — Гладенков (1978).

Таблица 2.

Время полувымирания, млн. лет

Группа	Семейства	Роды	Виды
Mammalia	17	3,3	0,54[1]
Chiroptera			1,6[1]
Insectivora			0,49[1]
Primates		2,3	0,23[1]
Rodentia		3,1	0,49[1]
Carnivora		4,2	0,61[1]
Proboscidea		8,3	0,18[1]
Notoungulata + Litopterna		2,9	
Perissodactyla		4,2	0,26[1]
Artiodactyla		4,2	0,49[1]
Cetacea		2,5	
Reptilia	17		
Osteichthyes	30	17	
Teleostei	25	14	3,5[2]
Holostei + Chondrostei	40	20	
Sarcopterygii		17	
Acanthodii		17	
Graptolithina (S)		17	1,3[3]
Echinodermata			4,2[3]
Echinoidea	50	20	
Ostracoda	50	20	
Malacostraca	40	17	
Trilobita			
Ранние	2.5	6,3	
Поздние	50	14	
Ammonoidea Pz	25	14	
Ammonoidea Mz	6,7	3,3	
Nautiloidea	30	17	
Pelecypoda	60	25	7[4]
Rudistae		10	
Gastropoda	130	25	
Archaeogastropoda + Monoplacophora		25	
Brachiopoda	30		
Articulata		11	
Inarticulata		20	
Bryozoa	70		
Zoantharia	50		
Foraminifera	50		
Бентосные		25	18–24[5]
Планктонные		17	5
Гигантские		10	
Dinoflagellata		25	9
Coccolithophyceae		20	
Diatomeae		10	5,5

Примечание. Время полувымирания — время вымирания половины таксонов определённого ранга из состава данной фауны. Если не оговорено особо, цифры получены пересчётом данных по скорости вымирания, приведенных Ван Валеном (Van Valen, 1973). Другие источники: 1 — Kurten (1968), антропоген Европы, 2 — Stanley (1978), пресноводные рыбы позднего кайнозоя, 3 — Raup (1978), 4 — то же, для кайнозоя, 5 — Stanley (1978), поздний кайнозой.

пени приспособленности, это автоматически обусловливает их отбор. В той мере, в какой эти различия наследуемы, разное участие особей в воспроизводстве популяции столь же автоматически приведет к изменению наследственной структуры популяции во времени, т. е. к эволюции. Следовательно, предсказываемое генетическими теориями распределение скоростей эволюции обязательно должно иметь место в природе в той мере, в какой мощность общего потока генетических вариаций в долговременном аспекте коррелирована с мощностью потока отбираемых (повышенно адаптивных) изменений, фиксация которых и составляет процесс эволюции. Более точно и с учетом того, что скорость эволюции оценивается по скорости смены таксонов, а предсказываемое распределение скоростей выводится из предположительно постоянной мощности потока вариаций в расчёте на особь и на генерацию, можно сказать, что генетическая теория эволюции исходит из предположения, что для разных групп вероятность появления повышенно адаптивных инноваций в расчёте особь на поколение в долговременном аспекте приближенно одинакова, если эти инновации нормированы по наследуемости, по степени повышения жизнеспособности и по фенотипическому эффекту соответственно принятому в каждой группе таксономическому стандарту. Палеонтологические данные, сведённые в табл. 1 и 2, показывают, что это наблюдениями не подтверждается. Следовательно, какие-то его элементы неверны.

Наша формулировка основного постулата генетической теории эволюции включает фактически только два элемента, могущих иметь отношение к делу, — неявное допущение о сравнимости одноименных таксономических категорий и центральное утверждение о равной вероятности появления сравнимых повышенно адаптивных инноваций. Таксономические ранги в разных группах заведомо не вполне сравнимы, но этим одним обнаруженное противоречие можно объяснить, лишь предположив, что виды медленно эволюционирующих групп в действительности не виды, а семейства, если не отряды или классы, с чем мало кто согласится. Очевидно, основная причина противоречия состоит в том, что повышенно адаптивные инновации (новые адаптации) не только не составляют сколько-нибудь постоянной доли суммарного потока вариаций, но, видимо, антикоррелируют с его мощностью (вероятность их появления может быть ниже там, где суммарный поток вариаций более высок).

В общем виде неполнота корреляции между общей изменчивостью и частотой повышенно адаптивных инноваций не вызывает сомнений. Как известно, все виды изменчивы, в том числе и медленно эволюционирующие, и если некоторые из них сохраняют свою идентичность на видовом уровне десятки или даже сотни миллионов лет (см. ниже), то это означает только, что за все это время во всех их популяциях не возникло сколько-нибудь серьёзных повышенно адаптивных инноваций (иначе они были бы зафиксированы и вид стал бы иным; для простоты мы здесь игнорируем роль случайной элиминации повышенно адаптивных особей и популяций, но и с учетом этого частота возникновения новых адаптации в этих примерах не могла превышать весьма низкого уровня). Нас, однако, интересует не этот, в общем, известный факт отсутствия корреляции в большем или меньшем числе конкретных случаев, а закономерности, формирующие наблюдаемую зависимость — отсутствие снижения скорости адаптациогенеза на видовом и более высоких таксономических уровнях и, по-видимому, даже её увеличение с уменьшением мощности потока генетических вариаций через эволюционирующую совокупность.

Чтобы как-то продвинуться в этом направлении, нужно учесть некоторые важные в данном аспекте характеристики эволюционного процесса, прежде всего — потребность в какой-то адаптации и возможность (вероятность, скорость) удовлетворения этой потребности. Здесь я намеренно привожу нестрогие, но интуитивно понятные формулировки, чтобы в дальнейшем их по возможности заменить более строгими термина-

ми. В частности, потребность в адаптации к какому-то конкретному фактору среды теоретически можно оценить по смертности особей в популяции от этого фактора (поскольку фактически важна не смертность, а пресечение воспроизводства, здесь и далее имеется в виду условная смертность, пересчитанная из реальной в предположении, что смерть наступает до реализации среднего для вида репродуктивного потенциала). Назовём эту величину интенсивностью элиминации по данному фактору. Скорость снижения этой смертности в результате развития соответствующих адаптаций можно назвать эволюционной эффективностью (компетентностью) элиминации.

Очевидно, что возможности прямого использования введенных параметров и анализа с их помощью развития конкретных адаптаций пока не слишком велики. Поэтому попытаемся рассмотреть эволюцию суммарно, по всем признакам эволюционирующего вида (точнее, по всем источникам элиминации). Тогда суммарную эффективность элиминации логичнее всего будет оценивать по масштабу наблюдаемых эволюционных изменений, а суммарную интенсивность элиминации — через суммарную смертность в популяции, которая, как известно, практически равна плодовитости ("закон Бекетова"). Действительно, в долговременном аспекте (игнорируя кратковременные флюктуации) численность популяций меняется неуловимо медленно по сравнению с мальтусовой геометрической прогрессией размножения. Это означает, что плодовитость и смертность уравновешивают друг друга, так что из всего потомства одной пары независимо от плодовитости в среднем успешно размножается тоже одна пара (а из потомства бесполой или партеногенетической особи — одна особь), а все остальные, т. е. число рождённых минус соответственно две или одна особь, гибнут до размножения. Строго говоря, оценка суммарной интенсивности элиминации совсем не так проста, поскольку смертность, зависимая от плотности, сама есть адаптация, и при оценке потребности в адаптации её не следовало бы учитывать. Однако характерные для разных групп значения смертности, независимой от плотности, на нынешнем этапе получить, видимо, невозможно, и этот важный источник неопределенности, к сожалению, приходится игнорировать.

Описанные методы оценки скорости эволюции и интенсивности элиминации в принципе могут позволить нам получить количественную оценку эволюционной эффективности элиминации в виде коэффициента, связывающего значения двух других параметров. Но сейчас нам это не нужно, для наших целей достаточно сравнить динамику плодовитости и скорости таксономической эволюции, поскольку хорошее совпадение тенденций по этим параметрам должно означать приблизительное постоянство эффективности элиминации, а при их несовпадении характер различий будет указывать на характер изменений эффективности элиминации.

Фактически такое сравнение уже проведено. Анализируя табл. 1 и 2, мы нашли, что скорость эволюции в общем растёт от низших форм жизни к высшим, несмотря на то что низшие формы в среднем более плодовиты, чем высшие (это естественно, поскольку высота организации в живой природе тесно сопряжена с индивидуальной устойчивостью, если не определяется ею, а плодовитость и индивидуальная устойчивость связаны между собой как обратные величины; Расницын, 1969: 167–175, 1971б). Таким образом, с уменьшением плодовитости и ослаблением общей элиминации скорость эволюции не уменьшается, как можно было ожидать, а растёт. Следовательно, интенсивность элиминации, как суммарной, так и, вероятно, парциальной (по отдельным элиминирующим факторам), не оказывает ощутимого влияния на темпы эволюции. Очевидно, это влияние полностью перекрывается изменениями эволюционной эффективности элиминации, что возможно лишь, если последняя растёт с повышением уровня организации, несмотря на одновременное снижение потока генетических вариаций. Поскольку максимальный поток вариаций, характерный для популяций сло-

нов и китов, достаточен для их аномально быстрой эволюции, это означает, что суммарный поток не имеет значения (т. е. всегда избыточен), а эволюционная эффективность элиминации, основное (или единственное), что управляет темпами эволюции, определяется какими-то иными факторами. Определение этих факторов и будет нашей следующей задачей.

Эта задача имеет теоретико-эволюционное значение, потому что она связана с более широкой проблемой детерминированности эволюции — является ли живой мир глиной под пальцами отбора, имеет ли место тесная корреляция между характером отбора и характером рожденной им адаптации. Традиционно это один из важнейших пунктов спора между селекционистами и их оппонентами, так как первые, подчеркивая могущество отбора, склонны считать организацию живых существ пластичной, как глина, т. е. надёжно определяемой (детерминированной) условиями и потому предсказуемой. Напротив, антиселекционистская литература переполнена примерами несоответствий между условиями и характером адаптации, когда приспособления к одному и тому же фактору среды оказываются поразительно различными как по направлению, так и по глубине, совершенству (Любищев, 1982), так что даже близкородственные формы в сходных, казалось бы, условиях, могут вести себя совершенно по-разному (самый парадоксальный пример — крайне экстравагантная в репродуктивной сфере пятнистая гиена и вполне ординарная в этом отношении, близкая к ней полосатая гиена).

Приходится признать, что селекционизм ещё не готов ответить на этот вызов. Конечно, для многих примеров такого рода найдены селекционистские объяснения, можно объяснить даже случай пятнистой гиены [например, как результат глубокой стабилизации признаков самца; сходным образом Шмальгаузен (1982: 290–291) объясняет развитие рогов у самки северного оленя; см. также: Gould, 1983]. Но это — объяснение *ad hoc*, т. е. гипотеза специально для данной ситуации и не более. Как известно, с помощью гипотез *ad hoc* в принципе можно объяснить всё что угодно, т. е. слишком многое (слишком много частностей, но слишком мало общих закономерностей), чтобы таким объяснениям можно было серьезно доверять (Поппер, 1983). Действительно, стабилизацией половых признаков можно объяснить особенности пятнистой гиены, но нельзя понять, почему у полосатой гиены и у всех других млекопитающих тот же фактор не вызвал сопоставимых изменений.

Причина этих трудностей лежит, по моему мнению, в том, что идеология современного селекционизма, базирующаяся на генетике популяций и потому исходящая из почти идеальной эволюционной пластичности популяций и видов, является эктогенетической системой взглядов, формально признающей значение внутренних факторов, но не учитывающей их в своих теоретических построениях. В результате эти построения ведут к заключению о детерминированности эволюции внешними условиями, что противоречит фактам.

Селекционистская парадигма (*изначальной целесообразности не существует, адаптация есть продукт взаимодействия отбора с наличной организацией, т. е. продуктом отбора прежних поколений*), по моему мнению, не имеет приемлемой альтернативы. Поэтому желательно найти совместимое с этой парадигмой и притом достаточно общее (допускающее обобщение и прогноз) объяснение обнаруженного противоречия. Отнюдь не претендуя на решение поставленной задачи, попытаемся отыскать какие-то подходы к ней, анализируя механизмы, ограничивающие эволюционную эффективность элиминации и тем самым тормозящие эволюционный процесс.

Тривиальный механизм такого рода — циклический отбор (как в примере с коровкой *Adalia bipunctata*) и отбор, который быстро и хаотически меняет направление, обусловливая "броуновский" характер эволюции. В обоих случаях последовательные изменения гасят друг друга, и их суммарный эффект оказывается ничтожным.

Сходная ситуация возникает в условиях, когда воздействие, исходно не циклическое и не броуновское, оказывается таковым в результате специальных адаптации. Этот механизм, вероятно, широко распространен, но до сих пор не привлекал особого внимания. Наиболее яркий из известных мне примеров описан Кайдановым (1966) для домашних кур. Им было показано, что существуют два типа петухов — сильный и слабый и что сильный петух (доминант) оставляет очень много потомства. Но если сильных петухов в стаде много, постоянные драки значительно снижают их участие в воспроизводстве, особенно у побеждённых особей. Петухи слабого типа независимо от побед и поражений по участию в воспроизводстве уступают сильным петухам-победителям, но опережают побеждённых. Поэтому в популяции, где сильных петухов мало, их среднее участие в воспроизводстве велико, и половой отбор действует в их пользу, но обусловленное этим увеличение числа сильных петухов в последующих поколениях снижает их средний вклад в генофонд дальнейших генераций. В результате сильный половой отбор ведёт не к изменению популяции, а к стабилизации её состава по уже существующим генетическим вариантам. Одновременно это обусловливает постоянное присутствие в популяции запасных самцов, участие которых в размножении временно подавлено, но восстанавливается при понижении плотности либо самцов, либо популяции в целом.

Весьма вероятно, что какие-то подобные механизмы блокируют не только эффективность полового отбора, но и эволюционную результативность некоторых или многих других случаев интенсивной внутривидовой конкуренции, например, у растений, дающих густые всходы на подходящих участках (адаптация, предотвращающая внедрение видов-конкурентов ценой массовой гибели сеянцев по мере их роста). Не исключено, что и внутрипопуляционная разнокачественность, лежащая в основе системы доминирования (иерархической организованности популяций животных) представляет собой аналогичную адаптацию, направленную на более надежное заполнение экологической ниши вида.

Таким образом, заметная часть общей элиминации (возможно, вся зависимая от плотности элиминации) результатами предыдущей эволюции оказывается выведенной из сферы эволюционно компетентного отбора, т. е. эволюционно неэффективной. Это, конечно, оказывает тормозящее влияние на темпы эволюции, но имеющиеся данные совершенно недостаточны для оценки масштабов такого влияния. Тем не менее, представляется, что этот фактор не является единственным или решающим. Иначе пришлось бы допустить, что независимая от плотности элиминация медленнее эволюционирующих низших организмов даже в абсолютном измерении меньше, чем у высших, что кажется маловероятным. Кроме того, существуют и другие факторы, способные сильно влиять на темпы эволюции. Прежде всего, речь идет о такой важной черте живого, как его дискретность.

Дискретность прямо следует из гомеостатической природы жизни, поскольку, как показал Эшби (1962), гомеостат работает только в условиях ступенчатых, т. е. дискретных изменений существенных переменных. Дискретность жизни проявляется на разных уровнях, эти проявления по-разному влияют на ход эволюции. Как показал С.М. Разумовский (1981), жизнь дискретна также в ценотическом и биогеографическом плане, хотя здесь дискретность внешне малозаметна и выявляется лишь в специальных исследованиях. Эта дискретность также имеет гомеостатическую природу, но основана на ином механизме. Биоценозы кондиционируют и выравнивают свою среду, причём способность оптимизации среды всегда ограничена, и в соответствии с этими ограничениями происходит демаркация ценотических границ.

Ценотико-географическая дискретность играет важную роль в снижении эффективности элиминации и торможении эволюции, поскольку именно она обусловливает

когерентный (по Красилову) характер эволюции, делая возможным совершенное разделение экологического пространства и его эффективное заполнение. Выше уже было показано, сколь быстро идет такое заполнение экологических ниш. Но если все места заняты и эволюционировать уже некуда, неэффективность элиминации и торможение эволюции неизбежны.

Таким образом, ценотико-географическая дискретность выступает как фактор внешнего для эволюционирующей группы торможения эволюции. Внутренним фактором служит таксономическая дискретность, под которой здесь понимается наличие разрывов (гиатусов) в спектре различий между группами. На этом явлении и вообще на внутреннем торможении эволюции нам придется остановиться подробнее.

Таксономическая дискретность распространена, по-видимому, значительно шире, чем мы привыкли думать, сосредоточив своё внимание на исключениях и трудных случаях и считая нормой не столько обычное, сколько понятное (дискретность двуполого вида за счёт репродуктивной изоляции). Распространенность таксономической дискретности в принципе нетрудно проанализировать относительно объективными (Расницын, 1972) методами таксонометрии. Впрочем, опыт систематики и без этого свидетельствует, что надвидовые таксоны любого ранга обычно дискретны.

Среди различных форм таксономической дискретности общепризнанна, как уже упоминалось, только дискретность обоеполого вида и только потому, что для неё существует объяснение, совместимое с теорией популяционной генетики. Это объяснение (биологическая концепция вида) гласит, что виды едины внутри себя благодаря нивелирующему влиянию обмена генами между его популяциями и дискретны между собой вследствие репродуктивной изоляции, блокирующей этот обмен. Но отсюда следует, что между степенью (полнотой и древностью) изоляции и степенью дивергенции должна существовать хорошая корреляция, которой в действительности нет. Сравнение близких обоеполых и партеногенетических видов у коловраток (Майр, 1974) и жуков-долгоносиков (Иванова, 1978; Жерихин, личн. сообщ.), обоеполых и бесполых видов у низших водорослей (Полянский, 1956) и протистов (Полянский, 1957; Poljansky, 1977) показало, что однополые и бесполые виды столь же дискретны, как и обоеполые.

Тормозящее (нивелирующее различия) влияние обмена генами на скорость дивергенции также не подтвердилось. К такому выводу пришел С.С. Шварц (1980), сравнивая виды млекопитающих с разной склонностью образовывать изоляты, о том же свидетельствуют популяции, изолированные с глубокой древности и тем не менее не достигшие видового уровня дивергенции. Так, популяции четырёх или пяти из тридцати австралийских видов бессяжковых (Protura) на видовом уровне неотличимы от популяций с далеких материков и островов — Калимантан, Япония, Южная Африка, Европа (Tuxen, 1967). Бессяжковые нестойки к высыханию и не покидают почву, поэтому трансконтинентальные миграции для них практически исключены, и, объясняя их распространение, нам, очевидно, не избежать ссылок на дрейф континентов (тем более что для бессяжковых известен и классический "дрейфовый" ареал вида, охватывающий оба побережья Атлантического океана, у *Delamarentulus tristani* Silv., распространённого на Коста-Рике и в Западной Африке: Tuxen, 1963). Но из этого автоматически следует возраст вида у бессяжковых, оцениваемый многими десятками, если не сотнями миллионов лет.

Известны и прямые указания на большую древность некоторых видов. Так, в фауне эоценового балтийского янтаря (возраст не менее 40 млн. лет) сейчас известно 15 видов насекомых и клещей, на видовом уровне неотличимых от современных, а щитень *Triops cancriformis* (Schäffer) практически не изменился с раннего триаса (около 230 млн. лет), и даже вопрос о видовой самостоятельности пермских популяций остается нерешённым (Tasch, 1969).

Таким образом, биологическая концепция вида неверна и обмен генами не может нести ответственность за дискретность видов. Более правдоподобный механизм таксономической дискретности предложен Э. Майром, утверждавшим, что "эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям" (1974: 353)[1]. Действительно, трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа означает существование труднопреодолимых барьеров на пути эволюционного изменения, откуда прямо следует неравномерность эволюции и дискретность эволюционирующих совокупностей. В пользу этого вывода свидетельствуют не только приведенные выше данные о таксономической дискретности, но и многочисленные более или менее прямые подтверждения неравномерности эволюции, собранные палеонтологией. Из них упомяну только об интересных данных, собранных в связи с дискуссией о гипотезе прерывистого равновесия. Хотя до сих пор не получено надёжных доказательств геологически мгновенного характера эволюционных изменений, по крайней мере стало ясно, что эволюционный стазис (период, характеризующийся лишь броуновскими внутривидовыми изменениями) отнюдь не является экзотическим явлением (Татаринов, 1983).

Что же касается довольно многочисленных случаев отсутствия видимой таксономической дискретности, то считать их опровержением идеи Майра нельзя, по крайней мере, при нынешнем уровне наших знаний. Самая сложная организация, самый напряжённый компромисс не исключают ни внутривидовой, ни межвидовой изменчивости, и пределы этой изменчивости вполне могут в какой-то мере перекрываться даже при полной дискретности внутренней, невидимой для нас организации эпигенотипа разных видов или таксонов иного ранга.

Идея Майра, как она ни широка и продуктивна сама по себе, допускает дальнейшее расширение и обобщение. Устойчивость сбалансированного эпигенотипа можно рассматривать как одно из следствий теории систем, в частности, того её утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Оптимизация реальных систем возможна лишь как нахождение компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров (Расницын, 1986). Для живых существ с глубоко пронизывающими всю их организацию корреляциями и взаимозависимостями компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных адаптивных функций должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип (надежная для определенного круга условий система обеспечения индивидуального развития) должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

Отношение к живому существу как к адаптивному компромиссу не является в сущности чем-то совершенно новым. В последнее время к такой точке зрения, кроме Э. Майра, близко подошёл, например, Н.Н. Воронцов (1961, 1963), показавший, что обеспечение адаптивной функции может совершенствоваться разными способами (за счёт разных подсистем), но при этом максимально эффективные варианты различных подсистем почему-то лишь ограниченно совместимы и не встречаются все вместе в одном организме (очевидно, найти компромисс между всеми ими пока не удалось). Значительно раньше близкие идеи борьбы (конкуренции) частей в организме высказывали В. Ру и А. Вейсман (Вейсман, 1905), до них в виде принципа компенсации или уравновешивания — И.В. Гете и Э. Жоффруа Сент Илер (см.: Дарвин, 1939: 377–378), а ещё раньше как принцип экономии — Аристотель (1937).

[1] Судя по описанию, Майр представлял механизм устойчивости эпигенотипа в сущности идентичным механизму устойчивости нормального развития по М.А. Шишкину (1984, 1987).

Принцип адаптивного компромисса важен тем, что из него можно вывести широкий круг сравнительно легко проверяемых следствий. Наиболее общее — трудность изменения хорошо сбалансированной организации. Конечно, эта трудность не абсолютна, и в той мере, в какой изменения осуществимы, утрата адаптивного значения какой-либо функции будет вести к редукции обеспечивающих её систем не только и не столько из-за бесконтрольного накопления мутаций, сколько из-за того, что редукция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность. Это, кстати, должно касаться не только морфологической редукции, но и фиксации модификаций как процесса редукции морфогенетических механизмов, ответственных за выбор и осуществление альтернативных путей развития.

Для нас всё же более существенна сама трудность перестройки однажды сформированного компромисса, существование лишь с трудом преодолимых барьеров на пути изменения сложившейся организации. По-видимому, эволюционный ландшафт не следует представлять так, как его обычно изображают: в виде адаптивных пиков, разделённых долинами пониженной приспособленности и соединённых хребтами, по которой эволюционирующая группа может постепенно двигаться по направлению от исчезнувшего пика к сохранившемуся. Более правдоподобной выглядит модель Ф. Р. Шрама (Schram, 1983) — система лунок, разделённых барьерами адаптивной неустойчивости.

Трудность преодоления устойчивости однажды достигнутого удачного компромисса определяет многие важные свойства эволюционного процесса: малую эволюционную эффективность элиминации, неравномерность и заторможенность эволюции, дискретность живых существ. Этим определяется тот факт, что организация живых существ — хрупкий и весьма капризный материал.

Для всех этих следствий выше уже были приведены подтверждающие их данные; это позволяет сделать предварительный вывод о том, что концепция адаптивного компромисса, по-видимому, представляет продуктивный подход к пониманию природы жизни и характера её эволюции. Конечно, это не все следствия, которые могут быть выведены из сделанного выше заключения. Некоторые из них будут обсуждаться ниже, другие, вероятно, ещё ждут открытия и проверки.

Поскольку, несмотря на все барьеры, эволюция всё же идет, хотя и ценой вымирания множества групп, не сумевших эти барьеры успешно преодолеть, попытаемся теперь понять, в каких условиях и каким образом один сбалансированный эпигенотип может быть превращён в другой. Для этого проанализируем реальные условия, в которых такая перестройка идёт, причём идёт относительно быстро, в надежде обнаружить факторы, облегчающие искомые изменения.

Хотя репродуктивная изоляция, как мы видим, не является необходимой для эволюции и даже не стимулирует её (Гриценко и др., 1983, гл. 7), хорошо известно, что в условиях изолированных островов, водоёмов и т. д. эволюция идет особенно быстро и часто приводит к образованию сильно изменённых, даже гротескных форм. С.С. Шварц (1980), специально анализировавший этот парадокс, пришёл к выводу (вполне совместимому с концепцией когерентной эволюции), что причина состоит в пониженной напряженности конкурентных отношений в бедных, незаполненных (в эволюционном масштабе времени) островных биоценозах. Конкретно эволюционная роль незаполненности ценозов состоит, по Шварцу, в том, что ослабленная конкуренция делает возможной быструю одностороннюю специализацию. Этот вывод находится в полном согласии с концепцией адаптивного компромисса: предковый вид, попадая с материка в обеднённый островной биоценоз, оказывается в условиях, смягченных по многим параметрам и допускающих дополнительную оптимизацию функций, оставшихся под жёстким контролем среды, за счёт других, не контролируемых столь же строго отбором.

Изложенная модель эволюции на островах интересна тем, что она одновременно соответствует концепции инадаптивной эволюции по Ковалевскому (Расницын, 1986 — см. предыдущую статью сборника. *Ред.*). Но ещё более важно, что она демонстрирует достаточно реальный механизм, способный преодолеть, сломать устойчивость хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, тормозящего эволюцию. Естественно возникает вопрос, не может ли этот механизм действовать не только при заселении островов, но и в каких-то других ситуациях.

Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим некоторые другие случаи перехода группы в относительно мягкие условия — не будут ли и там наблюдаться ускорение эволюции и сходство её с инадаптацией (увеличение размаха изменений при их односторонности, несбалансированности). Одним из таких случаев может быть переход в новую, ещё не освоенную экологическую нишу. Поскольку каждый таксон — это, вероятно, своя экологическая ниша (Шварц, 1980), можно допустить, что некоторое временное смягчение условий характерно для ранних (сразу за завоеванием новой ниши) этапов эволюции таксона. Тогда, если наше предположение верно, на ранних этапах эволюции таксона следует ждать, во-первых, ускорения эволюции (как частоты, так и масштаба изменения), во-вторых, интенсивного отмирания вновь образующихся инадаптивных групп по мере заполнения ниши.

Хорошо известный палеонтологам факт массового вымирания и диверсификации, часто происходящих почти одновременно, причём периоды диверсификации следуют за периодами вымираний (Грант, 1980: рис. 32, *3*), подтверждает, что освобождение экологического пространства вымершими группами стимулирует эволюцию сохранившихся. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона более конкретно демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980); это показывает, что значительная часть дивергенций происходит на самых ранних этапах эволюции возникшего таксона. Закон архаического многообразия (Мамкаев, 1968) о том, что ранние этапы эволюции таксона отличаются резко повышенной изменчивостью организации, отчего виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды[2], указывает на распространение инадаптивных изменений в это время. Ещё более определенно об этом свидетельствует малая эволюционная устойчивость ранних членов таксона, отражающаяся в обилии коротких базальных ветвей едва ли не на любой филогенетической схеме, построенной с использованием богатого палеонтологического материала.

Всё это позволяет сделать вывод, что переход группы в более мягкие условия обедненного биоценоза и незаполненной экологической ниши (т. е. условия, благоприятные для некогерентной эволюции, по Красилову) действительно провоцирует эволюцию, причём эволюцию существенно инадаптивную. В таком случае становление эвадаптивных групп, гармоничных, приспособленных к заполненным биоценозам и напряжённым конкурентным отношениям, должно быть связано с последующим ужесточением условий (переходом к когерентной эволюции) и сопровождаться интенсивным вымиранием большинства вновь возникших групп, именно тех, которые неспособны достаточно быстро превратиться из инадаптивных в эвадаптивные (Расницын, 1986).

Заметим, что мягкие и жёсткие условия в этом контексте имеют иной смысл, чем понятия мягкого и жёсткого отбора Уоллеса, по крайней мере, в интерпретации Мэйнарда Смита (1981).

Следующий вопрос, естественно возникающий из сделанного выше вывода — можно ли предполагать, что только смягчение условий способно провоцировать эволюцию.

[2] Эти данные, равно как и другие примеры инадаптивной эволюции, показывают бесперспективность попыток измерять скорость эволюции по изменениям отдельных признаков. По-видимому, скорость эволюции можно измерять только таксонами.

В этой связи проанализируем знаменитые опыты Г.Х. Шапошникова (1961, 1965, 1966, 1978), в которых пересадка тлей *Dysaphis anthrisci maicopica* Shap. с пригодного кормового растения *Anthriscus nemorosa* MB. сначала на малопригодное (*Chaerophyllum bulbosum* L.), а затем на ранее совсем непригодное (*Ch. maculatum* Wild.) за считанное число поколений привела не только к значительным морфологическим изменениям, но и к утрате репродуктивной совместимости со своим видом и появлению неполной совместимости с *D. chaerophyllina* Shap., исконным потребителем *Ch. maculatum*.

Условия этого опыта трудно назвать мягкими. Тем не менее, здесь обнаруживается важное сходство с эволюцией, спровоцированной смягчением условий — тот же односторонний, несбалансированный (инадаптирующий) характер эволюционно компетентного отбора. Действительно, в опыте способность питаться на новом растении-хозяине на какое-то время оказалась единственным жизненно важным комплексом адаптаций, а все остальные отошли на задний план. Конечно, опыт не был завершён, но если бы он был продолжен и перенесён в природу, то мы, вероятно, смогли бы наблюдать и следующий этап эволюции: испытание зарождающейся группы всесторонним, эвадаптирующим отбором, для которого важны все аспекты адаптации — питание, размножение, индивидуальная устойчивость разных стадий онтогенеза в условиях различной плотности популяции, конкурентоспособность и т. д. Немного шансов, что конкретная популяция выдержит это испытание, но они есть.

Результаты опытов Шапошникова интересны и важны, но поставленный вопрос все ещё не получил ответа. Условия опыта в действительности были жёсткими лишь для лаборатории, но не для природы: смертность личинок колебалась на разных его этапах от 15–22 до 53–75%, что при указанном для опыта (правда, лишь для его конечного этапа) значении плодовитости (36,6 личинок от одной партеногенетической самки) означает выживание как минимум около 10 (25%) личинок в потомстве каждой самки и, следовательно, почти десятикратный прирост популяций в каждом поколении. Другими словами, смертность была весьма умеренной (очевидно, из-за устранения врагов тлей и других неблагоприятных воздействий), и не удивительно, что линии в эксперименте оказались весьма устойчивыми и смогли быть поддержаны в течение 50 поколений — срок, который кажется не очень вероятным для отдельных линий в природных условиях. Что же до самого факта пересадки на малопригодное и совсем непригодное растение, то он также не является чем-то необычным. В природе тли должны часто оказываться в подобном положении (то крылатую самку занесло ветром в неподходящий биотоп, то дождь или ветер сбили бескрылую тлю на другое растение), только это трудно заметить, потому что в природе в отличие от лаборатории насекомое не на своём месте обычно гибнет. Мы редко задумываемся, говоря о жёстких, катастрофических и тому подобных условиях. Если даже в нормальных условиях в потомстве каждой самки из всех её дочерей в среднем только одной удаётся оставить свое потомство, если вымирание целых популяций — обычное явление даже в экологическом масштабе времени, если шансы на оставление потомства для каждой особи ничтожны в норме, то неясно, какие же условия могут быть катастрофическими?

Похоже, что ужесточения условий на таком уровне вообще не бывает, а эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия, в которых исчезает адаптивное преимущество онтогенетической нормы перед аберрациями развития и становится возможным инадаптивное преобразование существующей организации. Понятие ужесточения условий осмысленно, по-видимому, только в приложении к надвидовым группам, как изменение условий, ведущее к вымиранию значительной части видов. Впрочем, и здесь ужесточение условий означает лишь тривиальное (в эволюционном масштабе времени) вымирание видов, а его влияние на эволюцию ощущается лишь через освобождение экологического пространства, т. е. опять-таки как смягчение условий.

Понятие смягчения условий также требует дополнительного анализа. Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции, который за считанное число поколений должен привести к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний её плотности ("волн жизни"), как известно, происходит, но проявляется лишь в изменениях концентрации аллелей в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление и, тем не менее, случаев порождённого им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, и служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции.

По-видимому, эволюцию провоцирует только одностороннее смягчение средового контроля организации, при котором лишь некоторые из адаптивных функций остаются под жестким контролем. Следует подчеркнуть, что вывод о необходимости смягчении условий (в указанном смысле) для преодоления устойчивости сбалансированного компромисса в какой-то мере прямо следует из того, что этот процесс должен включать этап разбалансировки, дестабилизации сложившейся организации (понятие дестабилизации в этом контексте предложено В.В. Жерихиным в докладе в Московском обществе испытателей природы в 1966 г.; см.: Деятельность..., 1967; это понятие использовано М.А. Шишкиным, 1984, 1987; отбор по отдельному признаку, вызывающий общую дестабилизацию организации, был независимо обозначен Д.К. Беляевым, 1974, как дестабилизирующий отбор). Поскольку при дестабилизации адаптивность системы неизбежно снижается, перестройка едва ли может происходить без смягчения условий (если только популяция не обладает достаточно большим "запасом прочности" в виде резервной плотности). Из этого следует, между прочим, что нарождающаяся группа вряд ли может внедриться в уже оккупированную нишу и вытеснить её владельца. Более правдоподобно, что она, как мы и предположили, либо займет нишу, освободившуюся при вымирании её прежнего обитателя, либо сумеет создать (открыть) совершенно новую нишу. Свидетельства тому, что такое происходит часто, достаточно многочисленны, но ещё не показано, что данный путь является, по крайней мере, доминирующим. Проверка этого предсказания была бы важна для оценки всей концепции адаптивного компромисса. Однако выполнить её трудно, поскольку условия существования популяции, как мы видели, едва ли могут быть серьезно ухудшены по сравнению с нормальными, а анализируя условия, близкие к нормальным, всегда очень сложно показать, что мы не упустили их смягчения по какому-либо фактору.

Независимо от того, является ли смягчение условий необходимым для эволюционного изменения, или оно лишь облегчает перестройку эпигенотипа, приведенные выше данные позволяют высказать в качестве рабочей гипотезы предположение, что эволюция на видовом и в особенности на более высоких таксономических уровнях возможна лишь в результате такого изменения условий, при котором действующий на популяцию отбор становится существенно односторонним, инадаптирующим. Только такой отбор представляется способным преодолеть устойчивость прежнего хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, однако вновь возникшая инадаптивная группа должна пройти жесткий контроль эвадаптирующего отбора и под его действием восстановить свою сбалансированность и тем самым свою устойчивость. Другими словами, эволюционное изменение должно происходить в два этапа — сначала как инадаптация, затем как эвадаптация, в условиях, благоприятствующих проявлению черт сначала некогерентной, а затем когерентной эволюции биоценоза.

Одна из важных особенностей нашей модели эволюции — относительно малая предсказуемость результатов её действия (весьма неполное соответствие между усло-

виями протекания эволюции и её результатами). Это, конечно, огорчительное свойство модели, но одновременно и важное её достоинство по сравнению с обычными представлениями, явно или неявно считающими эволюционирующую популяцию мягкой глиной под пальцами отбора. Картина действительно заманчивая, но прямо следующее из неё однозначное соответствие между воздействием и эволюционным ответом предполагает высокую степень равномерности и предсказуемости эволюции, что и реализуется в теории эволюции популяций, но, как мы видели, в действительности не имеет места. В противоположность этим взглядам концепция адаптивного компромисса приводит в соответствие с селекционистской парадигмой широкий круг фактов, ранее казавшихся ей противоречащими.

Мы уже видели, что подход к адаптации как к компромиссу позволяет привести в соответствие с той же парадигмой и другую не менее важную наблюдаемую закономерность, которую до сих пор не удавалось прямо вывести из селекционистских предпосылок, — неравномерность эволюционного процесса. Неравномерность эволюции может быть представлена в виде трёхчленного цикла: инадаптация — эвадаптация — стазис с очень быстро протекающими первыми, эволюционными этапами и долго, иногда неопределённо долго длящимся периодом эволюционной стабильности.

Сходство этой модели с моделями, предложенными палеонтологами (Симпсон, 1948; Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1975; Gould, Eldredge, 1977) и генетиками (Carson, 1975), несомненно, но его всё же не следует переоценивать. Все модели преследуют одну и ту же цель — ввести неравномерность эволюционного процесса в рамки селекционистской парадигмы. Однако предполагаемые механизмы этой неравномерности в разных моделях различны, и сравнение моделей требует детального анализа обоснованности соответствующих механизмов. Не проводя такого анализа во всех подробностях, выскажу всё же предположение, что развиваемая здесь концепция основана на более универсальном и пока не встретившем серьезных трудностей механизме. Поэтому нашу первую задачу — объяснение заторможенности, неравномерности и ограниченной предсказуемости эволюции можно считать в первом приближении выполненной.

Этого нельзя сказать о второй задаче — объяснении причин наблюдаемой корреляции между типами эволюции и систематическим положением группы. Очень многое здесь остается неясным, но ограничиться подобной констатацией, мне кажется, нельзя. Дело не только в том, что проблема важна сама по себе, но и в том, что имеющиеся данные на первый взгляд противоречат самой концепции адаптивного компромисса. Действительно, если основным фактором, тормозящим эволюцию, мы считаем компромиссную природу адаптации, и в частности трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа, то следует ожидать усиления торможении с усложнением и повышением уровня организации эволюционирующей системы. На самом же деле, ситуация обратная.

Постараемся сконструировать гипотезу для объяснения обнаруженного противоречия между предсказаниями концепции адаптивного компромисса и наблюдаемым распределением скоростей эволюции. Заранее должен сказать, что эта попытка не будет вполне успешной, что речь идёт не о решении поставленной задачи, а лишь о поисках каких-то подходов к такому решению. Прежде всего отметим, что повышенная трудность изменения высших организмов, предсказываемая концепцией адаптивного компромисса, означает меньшую частоту возникновения у них адаптивных изменений, но ничего не говорит о других параметрах, определяющих скорость эволюции (величина единичного изменения, направленность изменений, влияющая на суммарный эффект ряда единичных изменений, и т. д.). Увеличение масштаба единичного изменения с повышением организации действительно весьма вероятно, поскольку, чем более сложна и целостна система, тем менее вероятно для неё поверхностное, частичное измене-

ние, тем скорее изменение будет глубоким, затрагивающим многие стороны её организации. Одно это может компенсировать снижение частоты изменений и даже привести к увеличению скорости эволюции. А ведь это не единственный механизм, который может избирательно увеличивать скорость эволюции высших групп организмов. Другим таким фактором является, по-видимому, направленность изменений, своего рода ортогенетический эффект, повышающий кумулятивный эффект ряда последовательных изменений. Действительно, при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к существовавшему ранее, будет воспринят как таковой лишь организмами, которые за время, разделяющее эти сходные условия, изменились поверхностно, неглубоко. При более глубоком, целостном преобразовании организации изменённая система субъективно воспримет возврат к объективно прежней ситуации как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, т. е. новых, адаптации. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент по сравнению с низшими, что должно увеличивать эффект суммы последовательных изменений за длительное время.

Существенно также, что напряженность компромисса, затрудняющая его перестройку, определяется не только внутренними факторами (степенью взаимовлияния систем обеспечения различных функций), о чём шла речь выше. Не менее важны жёсткость и особенно всесторонность внешнего (средового и преимущественно ценотического) контроля над адаптивностью системы, определяющие возможность изменения одних её подсистем ценой снижения адаптивности других. Правда, наше неумение сравнивать уровень внешнего контроля у разных групп исключает на современном этапе возможность прямо оценить его влияние на распределение темпов эволюции. Поэтому нам остаются только обходные пути, например, сравнение общей устойчивости разных организмов и их групп к изменениям условий, так как эволюционирующая система воспринимает эти изменения именно как изменения контроля над адаптивностью отдельных функций. Однако этот путь также не слишком продуктивен.

Мы можем, например, попытаться сравнить характер индивидуальной и популяционной устойчивости в группах разного эволюционного уровня. Индивидуальная устойчивость тесно связана с автономизацией организма от среды и поэтому растёт с повышением уровня организации. Казалось бы, это должно вести к повышению и эволюционной устойчивости, т. е. к замедлению эволюции высших форм, но дело в том, что автономизация весьма энергоёмка, поскольку требует более тонкой и быстрой оценки состояния среды, без которой невозможны упреждающие реакции на неблагоприятные изменения. Это ведет к повышению зависимости от источников пищи: как пишет С.А. Северцов, "крокодилы в зоологическом саду довольствовались 36 г мяса в день. Близким по весу пантерам и леопардам дают 3,5–4 кг мяса в день" (1941: 288). Механизмы автономизации рассчитаны на нормальные, привычные для вида изменения условий, они оппортунистичны, как все адаптации, и их совершенство, достигаемое ценой повышенной потребности в энергии, отнюдь не гарантирует более высокой эволюционной устойчивости к новым для вида условиям.

Популяционная устойчивость определяется избыточной (резервной) плотностью популяции, вызывающей повышение смертности и (или) снижение плодовитости по зависимым от плотности факторам, влияющим на численность популяции (Van Valen, 1976). Популяционная устойчивость универсальна, поскольку снижение избыточной плотности одинаково компенсирует снижение средней выживаемости независимо от того, чем вызвано это снижение. Однако она ограничена и способна противостоять только такому снижению выживаемости, которое может быть компенсировано "срабатыванием" избыточной плотности, т. е. снижением смертности и ростом плодовитости по

зависимым от плотности факторам в ответ на снижение плотности популяции. Поэтому для нашей проблемы наиболее важно, имеется ли корреляция между этой величиной и уровнем организации. Прямое численное сравнение избыточной плотности, скажем, у бактерий и млекопитающих кажется рискованным, и мы снова изберём обходной путь анализа факторов, влияющих на эту плотность и одновременно зависящих от эволюционного уровня. Объём избыточной плотности в целом определяется положением порогов устойчивой плотности, нижнего, за которым популяция вымирает из-за слабости необходимого для выживания взаимодействия особей, и верхнего, превышение которого невозможно из-за ограниченности ресурсов. Нижний порог возникает (или повышается), например, с появлением полового процесса, точнее, связан с необходимостью встречи двух особей, причём не любых двух, для успешного размножения. Сходный эффект дают и адаптации кондиционирования среды (её изменения в благоприятном направлении деятельностью группы особей).

Первый фактор явственно (хотя и не жёстко) связан с высотой организации (партеногенез и бесполое размножение наблюдаются и в довольно продвинутых группах организмов), для второго такая связь не очевидна, но допустима, поскольку высокая организация благоприятствует развитию более эффективных форм взаимодействия. В целом можно предположить, что повышение организации сопряжено с определённым повышением нижнего порога устойчивой плотности популяции и, следовательно, некоторым снижением устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

Верхний порог устойчивой плотности в конечном счёте определяется величиной перехватываемого популяцией потока энергии и зависит от энергетических потребностей особи (поскольку обсуждавшиеся выше факторы, влияющие на нижний порог устойчивой плотности, зависят от плотности особей, а не биомассы, то и здесь приходится оперировать тем же показателем). Энергетические же потребности особи явно растут с повышением организации, во-первых, за счёт дополнительных затрат на автономизацию, во-вторых, из-за более крупных в среднем размеров высших организмов. Рост энергозатрат особи с повышением уровня её организации и соответствующее снижение верхнего порога устойчивой плотности должны быть относительно быстрыми, вероятно, более быстрыми, чем повышение нижнего порога, поэтому эволюционное значение этого фактора (снижение устойчивости высших форм к внешним изменениям) должно быть особенно большим.

Существует также механизм связи между уровнем организации и устойчивостью к изменениям условий, который трудно интерпретировать как частный случай влияния индивидуальной или популяционной устойчивости.

Устойчивость в изменяющихся условиях в немалой степени зависит от того, насколько организмы способны найти в новой среде мало изменившиеся островки, убежища, и удержаться в них. Отчасти это определяется расселительными способностями организмов, связь которых с высотой организации, если и существует, вряд ли очень велика, отчасти их размерами (там, где мелкие формы могут найти себе мало изменившиеся микробиотопы, крупные часто оказываются вынужденными измениться или вымереть). Поскольку размеры определённо, хотя и не строго, связаны с высотой организации (малые размеры ограничивают возможность усложнения, а крупные требуют какой-то минимальной сложности хотя бы для жизнеобеспечения и координации действий удалённых частей организма), этот фактор также должен снижать эволюционную устойчивость высших форм жизни.

Перечисленными выше факторами вряд ли исчерпывается все разнообразие связей между высотой организации и устойчивостью, определяющей темпы эволюции. Однако другие механизмы не столь очевидны. В итоге нам удалось обнаружить один фактор, который, если концепция адаптивного компромисса верна, должен снижать

темпы эволюции высших форм жизни (трудность изменения сложной сбалансированной системы), и несколько факторов, действующих в противоположном направлении. Это увеличение масштаба разового изменения и сильнее выраженная направленность эволюции более высших форм жизни, и снижение их эволюционной устойчивости, обусловленное сближением порогов устойчивой плотности (из-за полового размножения и дополнительных энергозатрат на автономизацию и рост размеров особи) и связью между размерами особи и доступностью убежищ при изменении обстановки. Теперь хотелось бы получить из независимых источников данные о фактической эффективности этих факторов, чтобы оценить их относительное значение и интегральный эффект. Только тогда мы получим возможность судить о том, насколько правдоподобно наше объяснение парадокса скоростей эволюции: действительно ли совокупность этих факторов обеспечивает ускорение эволюции эволюционно продвинутых групп организмов. Эти же данные позволили бы нам проверить предсказания гипотезы адаптивного компромисса о существовании факторов, выше охарактеризованных как внутренние (первые два из перечисленных в этом абзаце).

К сожалению, реальные возможности такой проверки невелики. Многочисленные и одновременно заслуживающие доверия данные об эволюционной устойчивости дают нам, по-видимому, только палеонтологические наблюдения, именно сравнение темпов вымирания и изменения систематического состава групп с разными характеристиками. Проведенное выше сравнение таких темпов у высших и низших организмов в этом плане бесполезно, так как его результаты как раз и требуют объяснения. Напряжённость компромисса, которую мы связываем со сложностью и высотой организации, должна оказывать на эволюционный процесс столь сложное и разностороннее влияние, что вычленить его компоненты таким методом невозможно, а прямые подходы к разделению эффектов трудности изменения организации, масштаба и направленности единичных изменений пока не ясны. Поэтому возможность ответа на актуальный вопрос о том, верны ли упомянутые предсказания выдвинутой гипотезы, представляется весьма проблематичной.

Больше оптимизма внушает перспектива анализа тех факторов, которые связаны со сложностью организации и одновременно предполагаются влияющими на темпы эволюции, в частности половое размножение и размеры особи. Мы можем сравнить, например, темпы эволюции у близких по уровню организации (лучше всего просто таксономически близких) обоеполых и бесполых либо партеногенетических групп, равно как и групп, различающихся средними размерами, но и здесь остаются определённые трудности. Сравнивая группы по типу размножения, мы вынуждены сопоставлять обоеполые формы с вторично утратившими это свойство партеногенетиками и бесполыми организмами, поскольку группы, первично лишённые нормального двуполого размножения (в основном это прокариоты), слишком сильно отличаются от двуполых по уровню организации. Нам же наиболее важно оценить эффект приобретения двуполости, а не его утраты, поскольку между первично и вторично однополыми группами могут оказаться какие-то различия в интересующем нас аспекте.

В случае сравнения групп, различающихся размерами особей, сложным оказывается разделить влияние размеров на эволюционную устойчивость через снижение верхнего порога устойчивой плотности популяции и через снижение доступности рефугиев (не изменившихся биотопов) при изменениях внешней среды. Здесь возможны обходные пути — сравнение темпов эволюции групп, различающихся либо миграционными способностями, облегчающими поиск рефугиев, либо порогами устойчивой плотности, а в остальном сходными между собой.

Фактические данные, необходимые для решения поставленных вопросов, собраны лишь в ограниченной степени. Данные табл. 1 и 2 позволяют увидеть, что средние

темпы вымирания и обновления систематического состава у крупных млекопитающих заметно выше, чем у мелких. Существенно также, что в течение плейстоценовых перестроек биоты средних и высоких широт северного полушария состав млекопитающих, как известно, менялся резко и неоднократно, тогда как из 2000 видов насекомых, известных для тех же условий, вымершими считаются лишь около 30, а может быть и меньше (Назаров, 1984).

Влияние расселительных способностей на эволюционную устойчивость также подтверждают данные таблиц, свидетельствующие, что среди теплокровных аномально низкими темпами эволюции обладали рукокрылые и летающие птицы. Все это позволяет сделать вывод о том, что увеличение размеров особи действительно снижает эволюционную устойчивость и что уменьшение доступности рефугиев для крупных организмов должно играть в этом заметную роль. Другие необходимые группы данных ещё предстоит собрать, поэтому предположения об эволюционной роли факторов, сближающих пороги устойчивой плотности популяций, включая влияние полового размножения и размеров особи на эти пороги, приходится оставить пока без прямого подтверждения.

В итоге анализ возможных причин аномально быстрой эволюции высших организмов показал, что некоторые из выдвинутых предположений хорошо согласуются с фактами. Некоторые другие предположения могут быть проверены в дальнейшем, способы прямой проверки третьих пока вообще не ясны, но в целом, хотя поставленная задача ещё далека от разрешения, все же намечены реальные пути продвижения к цели. При этом весьма существенно, что нам пока не удалось вывести из концепции адаптивного компромисса таких следствий и предсказаний, которые входили бы в противоречие с фактическим материалом, насколько этот материал известен автору.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность моим коллегам (В.В. Жерихину, А.Г. Пономаренко, А.С. Раутиану, М.А. Шишкину, Палеонтологический институт АН СССР; А.Г. Креславскому, А.В. Михееву, кафедра дарвинизма МГУ; С.П. Расницыну, Институт медицинской паразитологии и тропической медицины), чьи советы и критика сделали возможным написание этой работы. П.Г. Данильченко, В.В. Жерихину, Е.Н. Курочкину и Е.К. Сычевской (Палеонтологический институт АН СССР) я обязан предоставлением материалов для расчётов.

Литература

Аристотель. 1937. Биомедгиз. 220 с.

Беляев Д.К. 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука. Вып.2. С.76–84.

Берман З.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л., Парамонов А.А., Полянский Ю.И. 1967. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука. 490 с.

Божич С.П. 1971. О вымирании видов (попытка математического анализа) // Журн. общ. биологии. Т.32. С.45–55.

Вейсман А. 1905. Лекции по эволюционной теории. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых. Т.1. 505 с.

Воронцов Н.Н. 1961. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // Докл. АН СССР. Т.136. № 6. С.1494–1497.

Воронцов Н.Н. 1963. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. Т.48. Вып.9. С.1289–1305.

Гладенков Ю.Б. 1978. Морской верхний кайнозой северных районов // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Т.313. М.: Наука. 194 с.

Грант В. 1980. Эволюция организмов. Пер. с англ. М.: Мир. 480 с.

Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: изд-во МГУ. 194 с.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора // Ч. Дарвин. Сочинения. М.: изд-во АН СССР. Т.3. С.270–678.

Деятельность межсекционного семинара по проблемам эволюции с октября 1965 г. по апрель 1966 г. 1967. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.72. вып.4. С.136–138.

Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // К.Л. Паавер (ред.). Микро- и макроэволюция. Тарту. С.77–81.

Иванова Л.С. 1978. Сравнительное изучение партеногенетичских долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Сибири: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. 18 с.

Историческое развитие класса насекомых. 1980. / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. М.: Наука. 270 с.

Кайданов Л.З. 1966. Анализ действия полового отбора в популяциях кур // Журн. общ. биол. Т.27. № 1. С.71–79.

Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Мат-лы симпоз. Владивосток. С.12–30.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 280 с.

Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир. 460 с.

Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. Т.29. № 1. С.48–56.

Макро- и микроэволюция. 1980. / К.Л. Паавер (ред.). Тарту. 236 с.

Мэйнард Смит Дж. 1981. Эволюция полового размножения. Пер. с англ. М.: Мир. 272 с.

Назаров В.И. 1983. Реконструкция ландшафтов северо-востока Белоруссии в антропогене по палеоэнтомологическим данным // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.205. М.: Наука. 96 с.

Невесская Л.А., Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Эберзин А.Г. 1971. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. № 2. С.3–20.

Основы палеонтологии. 1959-1964. М.: Госгеолтехиздат.

Полянский В.И. 1956. О виде низших водорослей // Комаровские чтения. М.-Л.: изд-во АН СССР. 73 с.

Полянский Ю.И. 1957. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших // Вестн. ЛГУ. № 21. С.45–64.

Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 606 с.

Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 232 с.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с..

Расницын А.П. 1972. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах // Журн. общ. биологии. Т.23. № 1. С.60–76.

Расницын А.П. 1986. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–7.

Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции. М.: изд-во МГУ. 318 с.

Северцов С.А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: изд-во АН СССР. 316 с.

Симпсон Дж. 1948. Темпы и формы эволюции. Пер. с англ. М.: изд-во иностр. лит. 358 с.

Татаринов Л.П. 1983. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. № 12. С.40–49.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 2-е изд. 302 с.

Шапошников Г.Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптации к новым хозяевам у тлей (Homoplera, Aphidodea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтомол. обозр. Т.40. № 4. С.739–762.

Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. Т.44. № 1. С.3–25.

Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обозр. Т.45. № 1. С.3–35.

Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Т.39. № 1. С.15–33.

Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.

Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т.15. № 2. С.115–136.
Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Л.П. Татаринов, А.П.-Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.76–124.
Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 494 с.
Шмальгаузен И.И. 1982. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 384 .с.
Эрлих П., Холм Р. 1966. Процесс эволюции. Пер. с англ. М.: Мир. 330 с.
Эшби У.Р. 1962. Конструкция мозга. Пер. с англ. М.: изд-во иностр. лит. 398 с.
Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. 1976. Эволюционное учение. М.: Высш. шк. 336 с.
Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. 1981. Эволюционное учение. М.: Высш. шк. 2-е изд. 344 с.
Carson H.L.T. 1975. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Natur. Vol.109. P.83–92.
Dobzhansky Th. 1972. Species of *Drosophila* // Science. Vol.177. P.664–669.
Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism // T.J.M. Schopf (ed.). Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman. P.82–115.
Gould S.J. 1983. Hen's teeth and horse's toes. N. Y.; L.: Norton. 413 p.
Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. Vol.3. P.115–151.
Gressit J.L. 1978. Evolution of endemic Hawaiian cerambycid beetles // Pacific Insects. Vol.18. P.137–167.
Hardy D.E. 1965. Diptera: Cyclorrhapha II. Ser. Schizophora. Sect. Acalyptrata 1. Family Drosophilidae // E.C. Zimmermann (ed.). Insects of Hawaii. Honolulu: Univ. Hawaii Press. Vol.12. 814 p.
Juvik J.O., Austring A.N. 1979. The Hawaiian avifauna: biogeographic theory in evolutionary time // J. Biogeogr. Vol.6. P.205–224.
Kurten B. 1968. Pleistocene Mammals of Europe. Chicago: Aldine. 317 p.
Poljansky G.I. 1977. Some aspects of the species in asexually reproducing Protozoa // Protozoology. Vol.3. P.17–23.
Raup D.M. 1978. Cohors analysis of generic survivorship // Paleobiology. Vol.4. P.1–15.
Rotondo G.M., Springer V.G., Scolt G.A.J., Schlanger S.O. 1981. Plate movement and island integration — a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands // Syst. Zool. Vol.30. P.12–21.
Schram F.R. 1983. Method and madness in phylogeny // F.R. Schram (ed.). Crustacean Phylogeny. Rotterdam: Balkema. P.331–350.
Stanley S.M. 1975. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. US. Vol.72. P.646–650.
Stanley S.M. 1978. Chronospecies longevities, the origin of genera, and the punctation model of evolution // Paleobiology. Vol.4. P.26–40.
Tash P. 1969. Branchiopoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda 4. Vol.1. Pt.R. P.128–191.
Templeton A.R. 1979. Once again, why 300 species of Hawaiian *Drosophila* // Evolution. Vol.33. No.1. Pt.2. P.513–517.
Treatise of Invertebrate Paleontology. 1969. Bivalvia // Geol. Amer. Inc. and Univ. Kans. Vol. 1–2. Pt.N. 952 p.
Tuxen S.L. 1963. Art- und Gattungsmerkmal bei den Proturen // Entomol. medd. Bd.32. S.84–98.
Tuxen S.L. 1967. Australian Protura, their phylogeny and zoogeography // Ztschr. zool. Syst. und Evolutioforsch. Bd.5. H.1/2. S.1–53.
Van Valen L. 1973. A new evolutionary law // Evol. Theory. Vol.1. P.1–30.
Van Valen L. 1974. Two modes of evolution // Nature. Vol. 259. No.5481. P.298–300.
Van Valen L. 1976. Energy and evolution // Evol. Theory. Vol.1. No.7. P.179–229.

1.7. О Чёрной Королеве, поступательности размножения и групповом отборе

Хорошо известно, что темпы эволюции весьма неравномерны и значительно меняются как от группы к группе, так и на разных этапах эволюции одной и той же группы.

В одной из своих работ Л. Ван Вален (Van Valen, 1974) показывает, что разные аспекты эволюционного процесса в этом отношении неоднородны, что позволяет выделить два типа эволюции — стандартную и эпистандартную. Стандартная эволюция сравнительно равномерна, её скорость статистически одинакова в разных группах организмов. Так эволюционирует нуклеотидный состав белков, из-за чего ему нередко приписывают свойство молекулярных часов эволюции. К стандартному типу относится и эволюция количественных и меристических морфологических признаков. Напротив, эпистандартный тип эволюции со скоростью, резко меняющейся во времени и от группы к группе, выражается в изменении таксономического состава эволюционирующих совокупностей, процессах усложнения организации, возникновении структурных инноваций, изменении числа хромосом, динамике репродуктивной изоляции популяций.

В другой работе Л. Ван Вален (Van Valen, 1973), анализируя распределение эволюционных скоростей у разных групп организмов, обнаружил, что вероятность вымирания, сильно меняясь с геологическим временем и от группы к группе, не зависит от возраста группы. Это наблюдение позволило Ван Валену сформулировать новый эволюционный закон: действующие условия существования (effective environment) членов любой гомогенной группы (таксона) организмов ухудшаются со стохастически постоянной скоростью. В этой же связи формулируется "гипотеза Чёрной Королевы" (Red Queen Hypothesis; имеется в виду шахматная королева из "Алисы в Зазеркалье" Л. Кэррола и, в частности, её слова, что здесь, чтобы оставаться на месте, нужно всё время бежать). Гипотеза сформулирована как закон сохранения реализованной абсолютной приспособленности: то, что выигрывает один вид, проигрывают, причём суммарно в том же объёме, другие виды (входящие в тот же или другие биоценозы). Гипотеза справедлива при постоянстве объёма ресурсов, чему Ван Вален приводит некоторые свидетельства (Van Valen, 1976). Ущерб, нанесённый преуспевающим видом другим членам ценоза и распределённый между ними, должен быть восполнен ответными приспособлениями, иначе потерпевшие виды могут вымереть. Эти ответы вызывают новую порцию потерь, распределяемую в биоценозе, новые ответы и т. д., т. е. тот самый бег на месте, о котором говорила Черная Королева и который ведёт к постоянному ухудшению условий в адаптивной зане. Отсюда естественно выводятся и независимость вероятности вымирания от возраста группы, и, по моему мнению, постоянство скорости стандартной, в смысле Ван Вилена, формы эволюции. Эту постоянную нагрузку на членов ценоза Ван Вален называет environmental load, что я предпочитаю переводить как "ценотический груз".

На этом построения, однако, не кончаются. Л. Ван Вален (Van Valen, 1976) разрабатывает подход к эволюции с точки зрения пространства ресурсов. Он говорит уже об энергетическом подходе, поскольку конечная цель и конечный регулирующий фактор — это трофическая энергия, в общем случае для животных — восстановленный углерод. Другие ресурсы и объекты конкуренции, именуемые суррогатными ресурсами (микроэлементы, пространство для прикрепления, для гнездования, пространство, свободное от хищников, и т. д.), важны лишь постольку, поскольку они позволяют увеличить объём контролируемой трофической энергии. Анализируя понятие трофической энергии, Ван

Расницын А.П. 1988. О Чёрной Королеве, поступательности размножения и половом отборе // В.А. Красилов (ред.). Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток. С.47–53

Вален выделяет как наиболее важную её часть экспансивную энергию, идущую на рост и размножение. Это понятие имеет много общего с биологическим прогрессом по А.Н. Северцову, хотя различия между ними также существенны. В качестве третьего закона естественного отбора Ван Вален выдвигает утверждение, что естественный отбор на всех уровнях и всех временных шкалах максимизирует ожидаемое количество экспансивной энергии (под первыми двумя законами Ван Вален понимает фундаментальную теорему Фишера и закон Райта, согласно которым естественный отбор максимизирует соответственно приспособленность популяции и ожидаемое число потомков). Затем Ван Вален уточняет третий закон, утверждая, что отбор максимизирует регуляторную энергию, используемую на действие зависимых от плотности механизмов регуляции численности. Это последнее утверждение может восприниматься как неожиданное, хотя мне оно кажется почти очевидным. Действительно, регуляция численности факторами, зависимыми от плотности, именно увеличивающими смертность или уменьшающими размножение с ростом плотности, является единственным гарантом устойчивости популяций и видов в экологическом масштабе времени. Представим популяцию в равновесном состоянии, так что рождаемость уравновешивает смертность, но оба эти параметра не зависят от плотности. Малейшее ухудшение условий приведёт такую популяцию к вымиранию, так как вызванное им увеличение смертности не будет компенсировано, и численность популяции будет пусть медленно, но неудержимо падать. В случае взаимозависимости смертности и плотности при ухудшении условий увеличившаяся смертность уменьшит плотность, что вызовет уменьшение смертности, и популяция вновь стабилизируется на новом, более низком уровне плотности.

Представление о механизмах активной регуляции плотности популяций как о важнейшем параметре, максимизируемом отбором, ассоциируется с концепцией группового отбора, к которой в последнее время распространилось резко отрицательное отношение (Шапошников, 1974; Уиттекер, 1980; и др.). По этому поводу отметим прежде всего, что широкое распространение механизмов, которые в неблагоприятных условиях, а при повышенной плотности популяции и в благоприятных активно замедляют размножение, усиливают эмиграцию с последующей гибелью большинства мигрантов, вызывают стресс и т. д., представляет собой твёрдо установленный факт (Лэк, 1957; Winn-Edwards, 1962; Шапошников, 1974; и др.). Обсуждению подлежат лишь условия возникновения этих механизмов, в частности альтернатива группового и индивидуального отбора.

Проблему группового отбора приходится анализировать в двух аспектах: существует ли избирательная элиминация естественных групп особей (популяций, видов, надвидовых таксонов) и каковы её масштабы и существует ли какая-либо специфика эволюционных эффектов группового отбора.

Вымирание популяций, особенно расположенных на краю видового ареала, с последующим их замещением при восстановлении благоприятных условий представляет заурядное явление даже при краткосрочных (по эволюционным меркам) наблюдениях над современными сообществами. Палеонтологический данные показывают масштабы вымирания групп более высокого ранга: таксоны от вида по крайней мере до семейства в норме обладают геологически короткой продолжительностью существования, для видов измеряемой обычно сотнями тысяч и первыми миллионами лет (Расницын, 1987, табл. 1, 2 — см. предыдущую статью настоящего сборника. *Ред.*). Если предположить, что с начала мезозоя на Земле одновременно существовал в среднем 1 млн. видов животных и растений (по-видимому это существенно меньше, чем сейчас) и что среднее время полувымирания вида (half-life — время вымирания половины наличного числа видов) близко к 5 млн. лет (что тоже, скорее всего, занижает скорость эволюции), то грубый подсчёт даёт вымирания минимум 1 млн. видов за 10 млн. лет, так что с начала мезозоя должны

были вымереть многие десятки, если не сотни миллионов видов. Это, конечно, совсем немного по сравнению с масштабами элиминации особей, но и эффекты, приписываемые групповому отбору, не предполагаются столь же широко распространёнными, как результаты индивидуального отбора. Элиминация клонов и семей, которые тоже представляют более или менее естественные группы, ещё более широко распространена.

Элиминация, конечно, ещё не отбор, но у нас нет оснований допускать, что эта элиминация всегда будет неизбирательной, поскольку популяции, как и особи, разнокачественны. Нужно отметить ещё, что отбор на групповом (особенно видовом и выше) уровне должен быть и более эволюционно эффективен, чем на индивидуальном, поскольку ему не препятствует тормозящее влияние скрещивания. В результате можно сказать, что групповой отбор имеет место в природе и должен оказывать определённое влияние на ход эволюции, хотя это влияние, скорее всего, будет существенно более слабым, чем у индивидуального отбора.

Второй аспект проблемы, состоящий в опознании результатов группового отбора и оценке их роли в эволюции, также весьма сложен. Можно предположить существование двух основных областей проявления специфических эффектов группового отбора, которые доступны анализу.

Одна область — своеобразие палеонтологически фиксируемого эволюционного процесса, не поддающееся пока иному объяснению. Сюда относится концепция отбора видов (species selection) как альтернативы отбора особей (Stanley, 1975; Gould, Eldedge, 1977). Эволюция, как известно, часто обнаруживает определённую направленность, отражённую в формулировке различных "законов эволюции". В цитированных исследованиях показано, что индивидуальные виды изменяются в самых различных направлениях, а генеральное направление формируется, по-видимому, в результате преимущественной элиминации видов, изменившихся в направлениях, альтернативных генеральному.

Другая область охватывает более обширный круг явлений, интерпретируемых как следы деятельности группового отбора, и представляет адаптации, выгодные для особи в долгосрочном плане, но противоречащие её ближайшим выгодам. Их часто противопоставляют как приспособления, выгодные соответственно для группы и для особи, но это не точно. Особи более всего выгодна максимизация участия её наследственности в формировании наследственности всех грядущих поколений, и то, что невыгодно её группе (т. е. увеличивает риск гибели группы вместе со всем потомством данной особи), не может быть выгодно для неё самой. Но поскольку отбор оппортунистичен, близорук, он элиминирует все, что проявляет пониженную приспособленность в ближайший момент времени, и сохраняет то, что выгодно сегодня, пусть даже оно впоследствии окажется гибельным.

Наиболее очевидным, почти шаржированным в своей откровенности проявлением близорукости отбора представляется явление, описанное Ю.Т. Артемьевым (1981а, б) под названием поступательности размножения, и остается поражаться, как это распространённейшее свойство живого до сих пор не было осмыслено эволюционной теорией. Поступательность размножения, по Ю.Т. Артемьеву, состоит в том, что изменчивость популяции по признаку плодовитости в условиях обычных колебаний плотности популяции ("волн жизни") в фазе подъёма обеспечивает значительные преимущества более плодовитым особям и ведёт к существенному изменению состава популяции. Но наиболее плодовитые особи обычно отнюдь не наиболее жизнеспособные, поэтому популяция на подъёме численности снижает жизнеспособность, что предвещает последующий популяционный спад, прекрасно демонстрируемый на моделях микробиологических культур (Артемьев, 1981в). В эволюционном аспекте это явление должно играть особо важную роль при колонизации незанятых территорий, как в случае восстановления неустойчивых периферических популяций по окончании периода

неблагоприятных условий, так и при заселении совершенно новых территорий в результате более или менее дальних миграций. В обоих случаях длительность неограниченного роста популяции и сопряженные с этим негативные эффекты особенно велики, и не исключено, что неблагоприятный эффект отбора на плодовитость весьма заметно снижает темпы расширения ареалов.

Следует отметить, что, подчеркивая значение поступательности размножения, Ю. Т. Артемьев отказывает ей в праве называться отбором, хотя это несомненный отбор, только предельно близорукий, негативные последствия которого вполне раскрываются спустя всего несколько поколений.

Несмотря на близорукость отбора, в эволюции порой фиксируются адаптации долгосрочного плана, противоречащие ближайшим потребностям особи, и понять их возникновение и сохранение, не обращаясь к концепции группового отбора, не удаётся.

Широкое распространение поступательности размножения предполагает широкое распространение подобных адаптаций, блокирующих эффективность отбора на плодовитость ради устойчивости популяции на более длительных отрезках времени. Эта область исследования ещё недостаточно разработана, поэтому могу сослаться только на данные того же автора (Артемьев, 1981а) о повышенной преимплантационной смертности эмбрионов у грызунов в оптимальных условиях, что соблазнительно истолковывать как адаптивную реакцию популяции на повышение её плотности (регуляторная энергия, по Ван Валену). Так ли это, могут показать лишь будущие исследования, а пока можно констатировать, что наиболее яркие из известных примеров адаптации дальнего прицела вопреки ближайшей выгоде связаны с половым размножением.

Первый пример имеет лишь частное значение, но он весьма нагляден. Речь идёт об оленях-"убийцах", т. е. о мутации, превращающей оленьи рога из турнирного оружия в орудия лёгкого уничтожения конкурента за самку (Северцов, 1951). Под действием индивидуального отбора эта мутация должна быстро распространиться в популяции, практически исключив из размножения нормальных самцов и одновременно снизив численность популяции настолько, чтобы встречи самцов-"убийц" (с летальным исходом) были достаточно редкими и компенсировались воспроизводством самцов. Аналогичные изменения, морфологические или поведенческие (типа убийства соперника, принявшего позу подчинения), легко представить себе и в других случаях конкуренции за самку, территорию или пищу у хорошо вооруженных животных. Поэтому, даже несмотря на повышенную вероятность вымирания таких малочисленных популяций, мы должны были бы часто наблюдать их в природе. В действительности же они, если и встречаются, то редко. Олени-"убийцы" редки, и никаких объяснений этому подобрать не удаётся, кроме предположения о существовании какого-то внутреннего запрета на их размножение в популяции, вроде тесного сцепления выгодного, казалось бы, признака строения рогов с какими-то субвитальными факторами. Аналогичные механизмы, препятствующие распространению "нарушителей конвенции" должны, по-видимому, действовать и в других подобных случаях, однако трудно представить себе процесс их возникновения под действием индивидуального отбора. Это едва ли удастся показать даже с помощью весьма изощрённой концепции эволюционно стабильной стратегии (Maynard Smith, Price, 1973; Dawkins, 1978). Поэтому редкость подобных нарушителей в реальных популяциях приходится объяснять действием группового отбора.

Теперь обратимся к явлению партеногенеза. Установлено (Fisher, 1930; Мэйнард Смит, 1974), что при облигатно двуполом размножении и при арренотокии (форма партеногенеза, при котором самки развиваются, как при двуполом размножении, а самцы — партеногенетически, из неоплодотворённых яиц) индивидуальный отбор в отсутствие дополнительных ограничений диктует равное производство самцов и самок (точнее, равенство затрат на их производство). Для телитокии, т. е. партеногенетического раз-

вития самок из неоплодотворенных яиц, допускающего полный отказ от производства самцов, характерно двукратное увеличение темпа размножения. Здесь индивидуальный отбор будет диктовать вытеснение обоеполо размножающихся особей партеногенетическими — как в пределах факультативно партеногенетических популяций, так и в таксономических группах, включающих телитокичные и обоеполые виды. Однако хорошо известно, что у арренотокичных перепончатокрылых насекомых соотношение полов очень часто смещено в сторону самок (Clausen, 1962) и что обоеполое размножение устойчиво сосуществует с телитокией как у разных видов одного рода, так и у особей одной популяции (Мэйнард Смит, 1974). Оба эти факта, противоречащие предсказаниям с позиции индивидуального отбора, легко объяснимы с помощью группового отбора, так как и избыток самок, и двуполое размножение имеют несомненные медленно реализуемые преимущества, подхватываемые групповым отбором (в противоположность быстро реализуемым преимуществам паритета полов и телитокии, определяющим направление индивидуального отбора). Действительно, один самец обычно способен оплодотворить много самок, поэтому репродуктивный потенциал популяции должен расти при уменьшении в ней (до определённого предела) доли самцов. Хромосомное определение пола, слишком жёсткое для легкого изменения соотношения полов, не способствует реализации этой стратегии, но при арренотокии, где самка произвольно определяет пол потомства, регулируя доступ спермиев к откладываемому яйцу, часто имеет место избыток самок. Общеизвестно медленно реализующееся преимущество двуполого размножения — комбинативная изменчивость, значительно повышающая эволюционные потенции популяций и видов.

Дж. Мэйнард Смит (1974), детально проанализировавший проблему двуполого размножения и телитокии, не нашёл, однако, убедительного доказательства большой роли группового отбора в сохранении двуполости. Основным аргументом ему служит сам факт устойчивого сосуществования двух форм размножения в популяциях с факультативной телитокией, однозначно доказывающий, что в этих случаях телитокия лишена быстро реализуемого преимущества перед двуполым размножением. Правда, остается совершенно неясным, в чем именно может состоять такое преимущество, уравновешивающее очевидный выигрыш телитокии в репродуктивном потенциале. Это важное обстоятельство позволяет усомниться в том, что двуполое размножение само по себе обладает быстро реализуемым преимуществом. Проблеме адаптивности полового размножения издавна уделяется столько внимания, что такое кардинальное его свойство едва ли могло остаться не обнаруженным. Кажется более вероятным, что устойчивое сосуществование двух форм размножения имеет место лишь в тех случаях, когда групповой отбор сумел навязать телитокии, как в случаях с оленями-"убийцами", какие-то субвитальные особенности, блокирующие её преимущества (вероятно, эти особенности в разных случаях различны, что и затрудняет их обнаружение). Конечно, гипотеза навязанной субвитальности пока не подтверждена фактами, но она кажется не менее правдоподобной, чем гипотеза Дж. Мэйнарда Смита.

Устойчивость негативного отношения исследователей к объяснению эволюции с помощью группового отбора субъективно понятна, поскольку тактика следования дальним целям и игнорирования ближних выгод, сопряжённых с отдалёнными, но более серьезными потерями, всегда считалась прерогативой разумного поведения. Однако существует круг явлений, естественное возникновение которых также казалось невозможным и которые, тем не менее, быстро получили широкое признание после того, как им было найдено объяснение с помощью альтернативы ближней и дальней выгоды. Счастливым обстоятельством здесь оказалось то, что дальняя выгода в данном случае, как и при поступательности размножения, была лишь немного отдалена и её влияние могло быть наглядно продемонстрировано и оценено математически. Речь идет о явле-

нии "альтруизма", осмысленном в первую очередь на примере рабочих особей общественных насекомых, которые, оставаясь стерильными, "приносят собственные интересы в жертву нуждам семьи". Оказалось, что никакого альтруизма в узком смысле здесь нет, что рабочая особь, своей деятельностью в семье обеспечившая появление определённого дополнительного числа близкородственных ей размножающихся особей, тем самым обеспечивает себе такой же вклад в наследственность последующих поколений, как если бы вместо этого она выращивала своё собственное потомство (Hamilton, 1964; Dawkins, 1978; Расницын, 1980; Wilson, 1980). Другими словами, репродуктивный успех семьи (а в более широком плане — успех всех близкородственных особей) оказывается для данной особи не менее выгодным, чем её собственный успех, причём это обстоятельство проявляет себя в период жизни ближайших поколений и сравнительно легко используется отбором. Но различие между предпочтением лишь слегка отдалённой выгоды в случае "альтруистичного" поведения и более отдалённой выгоды в других случаях, включая обсуждавшиеся выше, чисто количественное: чем более отдалённые преимущества противопоставляются ближайшей пользе, тем более крупные группы зависят в своём существовании от решения этой альтернативы и тем меньшее число таких групп конкурируют за победу в борьбе за существование (тем меньше круг объектов отбора и соответственно меньше шансов на успешный отбор и успешное закрепление его результатов). С учётом этой оговорки групповой отбор приходится считать реальным и немаловажным фактором эволюции.

Подводя итоги, можно сказать, что изучение темпов эволюции действительно весьма существенно для развития эволюционной теории, что результаты, полученные в этом направлении Ван Валеном, выглядят правдоподобными, во всяком случае оказывают значительное стимулирующее действие на эволюционное мышление (равно как и результаты исследований Ю.Т. Артемьева), и что если эволюционные механизмы предполагают в своем действии участие группового отбора, это само по себе не следует рассматривать как свидетельство против реальности таких механизмов.

Литература

Артемьев Ю.Т. 1981а. Метод зародышевых леталей при микроэволюционном изучении природных популяций млекопитающих // Ю.Т.Артемьев (ред.). Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР, Вып.1. С.5–30.

Артемьев Ю.Т. 1981б. Направляющие факторы эволюционного процесса // Ю.Т.Артемьев (ред.). Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР. Вып.1. С.31–40.

Артемьев Ю.Т. 1981в. Теория популяционных циклов // Ю.Т.Артемьев (ред.). Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР. Вып.1. С.41–63.

Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 404 с.

Мэйнард Смит Дж. 1974. Эволюция полового размножения. Пер. с англ. М.: Мир. 400 с.

Расницын А.П. 1987.Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Северцов С.А. 1951. Эволюция рогов некоторых парнокопытных как турнирного оружия в боях за самку (к вопросу о соотношении полового и естественного отбора) // С.А. Северцов. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. М.: изд-во АН СССР. Т.1. С.58–69.

Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Пер. с англ. М.: Прогресс. 328 с.

Шапошников Г.Х. 1974. Взаимозависимость живых систем и естественный отбор // Журн. общ. биологии. Т.35. С.196–208.

Clausen C.P. 1962. Entomophagous insects. Hafner Publ. Co. 688 p.

Dawkins R. 1978. The selfish gene. London; Toronto; Sydney; New York: Paladin. 224 p.*

* См. тж. Докинз Р. Эгоистичный ген. Пер. с англ. — *Прим. ред.*

Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press. 272 p.
Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. Vol.3. P.115–151.
Hamilton W.D. 1964. The genetical theory of social behavior // J. Theor. Biol. Vol.7. P.1–52.
Maynard Smith J., Price G.R. 1973. The logic of animal conflicts // Nature. Vol.246. P.15–18.
Stanley S.M. 1975. A theory of evolution above species level // Proc. Nat. Acad. Sci. Vol.72. P.646–650.
Van Valen L. 1973. A new evolutionary law // Evol. Theory. Vol.1. P.1–30.
Van Valen L. 1974. Two modes of evolution // Nature. Vol.259. No.5481. P.298–300.
Van Valen L. 1976. Energy and evolution // Evol. Theory. Vol.1. No.7. P.179–229.
Wilson E.O. 1980. Sociobiology. The abridged edition. Cambridge, Mass. and London: Belknap Press. 366 p.
Winn-Edwards V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh; London: Oliver and Boyd. 653 p.

1.8. "Кошмар Холдейна" — фикция. Реплика Б.М. Медникову

Б.М. Медников (1987) вновь поднимает вопрос о субституционном грузе, рассматривая его, вслед за рядом авторов, начиная с Холдейна (Haldane, 1957), как реальную и серьёзную проблему для селекционизма. Эта проблема, уже склонившая некоторых исследователей к попытке ревизии селекционизма (Кимура, 1985), выглядит столь серьёзной, что впору переименовать её, пользуясь хорошо известной аналогией, из дилеммы Холдейна, как её называет Медников, в "кошмар Холдейна". Однако в действительности эта проблема — фикция; это даже не ошибочное заключение, как "кошмар Дженкина", а просто артефакт, одно из следствий неудачной системы обозначений.

Субституционный груз[1] — это снижение средней приспособленности популяции в период замещения менее приспособленных генотипов более приспособленными под действием отбора. Снижение возникает, когда приспособленность лучшего генотипа из числа конкурирующих в популяции принимается всегда равной единице, а приспособленность других генотипов — меньшей единицы. Соответственно, средняя приспособленность популяции в таких моделях также в норме меньше единицы и лишь в идеальных случаях достигает её. Поэтому появление в популяции нового, более приспособленного генотипа автоматически заставляет переопределить приспособленность всех других генотипов в сторону уменьшения, и тем в большей степени, чем более новый генотип превосходит старые по приспособленности. В результате происходит снижение средней приспособленности популяции, что и именуется субституционным грузом. Но если фиксация даже единственной мутации под действием отбора сопряжена с заметными потерями в приспособленности, то параллельно идущие процессы фиксации нескольких аллелей должны быть непосильным бременем для популяции. Противоречие между этим выводом и наблюдаемыми темпами изменений послужило причиной разработки нейтралистской гипотезы (Кимура, 1985), однако противоречие это мнимое, поскольку само понятие субституционного груза противоестественно. Действительно, оно предполагает, что даже в неизменных условиях, в результате самого по себе появления более приспособленного нового генотипа приспособленность популяции будет снижена, причем это снижение возникнет уже в самом начале процесса, когда новый генотип ещё слишком редок, чтобы оказать какое-либо влияние на среднюю приспособленность популяции. Таким образом, в рассматриваемой модели появление лучшего генотипа приводит к снижению приспособленности популяции, что противоречит здравому смыслу. Этот нонсенс — следствие требуемого моделью произвольного переопределения приспособленности одного генотипа в зависимости от одного только присутствия некоторого другого генотипа в популяции, даже если не предполагается какого-либо влияния последнего на приспособленность первого. Это и позволяет считать субституционный груз артефактом. Избавиться от него нетрудно, отказавшись от требования всегда приравнивать к единице приспособленность лучшего генотипа в популяции.

Автор признателен А.Г. Креславскому за критику первоначального текста.

Литература

Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Пер. с англ. М.: Мир. 396 с.

Левонтин Р. 1978. Генетические основы эволюции. Пер. с англ. М.: Мир. 352 с.

Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. Т.48. № 1. С.15–26.

Мэйнард Смит Дж. 1981. Эволюция полового размножения. Пер. с англ. М.: Мир. 272 с.

Haldane J.B.C. 1957. The cost of natural selection // J. Genet. Vol.55. P.511.

Расницын А.П. 1989. "Кошмар Холдейна" — фикция. Реплика Б.М. Медникову // Журн. общей биол. Т.50. № 1. С.136–137.

[1] Проблемы, связанные с другими формами генетического груза, подробно рассмотрены Р. Левонтиным (1978) и Мэйнардом Смитом (1981) и здесь не затрагиваются.

1.9. Реплика на реплику, или ещё раз о переходном грузе

Я благодарен Б.М. Медникову (Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 3. С. 423) за точную и остроумную характеристику того, что произошло, на мой взгляд, с концепцией переходного груза: "популяционные генетики повели себя как дети, испугавшиеся страшной сказки, которую сами же выдумали". В остальном я не могу с ним согласиться. Дело вовсе не в том, что эволюционирующая популяция содержит лучше и хуже адаптированные особи и что последние обречены на элиминацию. Это тривиально, и более того, в каждой популяции почти все особи обречены на элиминацию: в потомстве каждой пары успешно размножается в среднем только одна пара, а остальные элиминируются. Дело совсем не в этом, а в том, что "дилемма Холдейна" (по-моему всё-таки "кошмар Холдейна") предполагает, что **всякое** замещение аллелей в генофонде связано со снижением приспособленности популяции и что эта обязательность переходного груза и есть та самая страшная сказка, испугавшись которой, генетики придумали теорию нейтрализма. А сказочная её природа состоит в том, что переходный груз есть результат произвольного переопределения коэффициентов селекции при введении в модель нового более приспособленного генотипа (подробнее см. мою первую реплику: Журн. общ. биологии. 1989. Т.50. № 1. С.136–137).

Расницын А.П. 1989. Реплика на реплику, или ещё раз о переходном грузе // Журн. общей биол. Т.50. № 5. С.719.

1.10. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста

В своей, как всегда, интереснейшей, но, увы, уже одной из последних статей С.В. Мейен (1987) показал, что наиболее важные события филогенеза высших растений, именно возникновения таксонов высокого ранга (от семейства и выше), происходили почти исключительно на территории экваториальной зоны, понимаемой как область распространения безморозного климата. При потеплениях эти новые группы выселялись на север и на юг и здесь частью натурализовались с минимальными изменениями, частью же вымирали при последующих похолоданиях. В результате происходило постепенное "растекание" экваториальной флоры — фитоспрединг, названный так по аналогии со спредингом, — растеканием океанического дна в стороны от срединно-океанического хребта.

Несмотря на наличие некоторых спорных моментов (в отношении покрытосеменных С.В. Мейен, очевидно, опирается на аптскую датировку их древнейших находок в Забайкалье, предложенную В.А. Вахрамеевым и И.З. Котовой (1977), вопреки типично неокомскому облику остальных ископаемых)[1], фитоспрединг и происхождение основной массы групп высших растений (а вероятно, и не только их) в пределах безморозной зоны весьма правдоподобны. В этом дополнительно убеждает совместимость модели фитоспрединга с другими моделями. С.В. Мейен протягивает свою экваториальную зону далеко в субтропики и нередко обнаруживает повышенную эволюционную активность именно на её периферии, что согласуется с представлениями С.М. Разумовского (1971) и В.В. Жерихина (1978) о возникновении в субтропиках (в понимании Разумовского) большинства таксонов высокого ранга у покрытосеменных растений и насекомых.

Важный сам по себе вывод о том, где "куются" таксоны высокого ранга у высших растений, С.В. Мейен использует как отправную точку для анализа более общих проблем эволюционизма, поскольку причины размещения эволюционной "кузницы" в границах безморозной зоны действительно не очевидны. Он логично отвергает ряд предлагавшихся объяснений (за счёт сложности биотической среды, напряженности конкуренции и т. п.) как циркулярные, использующие для объяснения то, что как раз следует доказать, и останавливается на единственном факторе, прямо зависимом от климата — на абиотической составляющей естественного отбора. Предполагается, в частности, что ослабление абиотической составляющей снижает общее давление отбора, который в результате порой попустительствует адаптивно сомнительным инновациям, отмечающим первые шаги становления эволюционно перспективных групп. Собственно пафос обсуждаемой статьи и направлен против "тотального адаптационизма", приписывающего любому таксономическому признаку прямой адаптивный смысл, а любому таксону — свойство самостоятельного адаптивного типа. Однако предлагаемая С.В. Мейеном альтернатива тоже не безупречна.

Дело прежде всего в том, что понятие давления отбора чаще всего используется некорректно (Расницын, 1987). Отбор (если это именно отбор, а не просто элиминация) действует только тогда и постольку, когда и поскольку существуют адаптивно неравноценные наследуемые варианты организации. В этом случае вытеснение менее адаптивного варианта более адаптивным предопределено самим их наличием (с естественными ограничениями, накладываемыми стохастикой генетики популяций) и происходит со скоростью, соответствующей разнице в адаптивности. Этим и определяется понятие "давление отбора". Таким образом, отбор и его количественное выражение

Расницын А.П. 1989. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста // Журн. общей биол. Т.50. № 5. С.581–583.

[1] Неоком и апт — первые две из трёх крупных частей раннемеловой эпохи.

(давление) определяются только наличием и характером селективно значимой наследуемой инновации (с чем, видимо, и связано обвинение селекционизма в тавтологичности: "сохраняется то, что сохраняется"). Объяснять с его помощью возникновение инноваций — то же petitio principi (циркулярность доводов), против чего предупреждает С.В. Мейен.

Говоря в обсуждаемом контексте об отборе, С.В. Мейен, очевидно, имел в виду не столько сам отбор, сколько потребность в той или иной адаптации. Однако это понятие не поддается легко формализации и не может быть просто сведено, например, к интенсивности элиминации. Действительно, в эволюционном масштабе времени, да и на больших экологических интервалах, охватывающих десятки поколений, плодовитость вполне уравновешивается смертностью, так что в потомстве каждой самки (или особи при унипарентальном размножении) успешно размножается в среднем только одна самка (особь), а остальные элиминируются ("закон Бекетова"). Изменения условий вызывают отклонения от равновесия, но сами эти отклонения включены в систему отрицательной обратной связи, автоматически обеспечивающую возврат к равновесному состоянию. Улучшение условий снижает смертность (правильнее говорить не о смертности, а о пресечении воспроизводства, ибо все особи смертны, но здесь не место менять устоявшуюся терминологию), это повышает плотность популяции и увеличивает зависимую от неё смертность, пока суммарная смертность не достигает прежнего уровня, равновесного с плодовитостью. Равным образом ухудшение условий повышает смертность, плотность популяции падает и снижает зависимую от неё смертность, пока суммарная смертность снова не вернётся к равновесному уровню (если только резервная плотность популяции достаточна для такого маневра, в противном же случае неизбежно вымирание популяции; см. Расницын, 1987, 1988). В результате интенсивность элиминации в эволюционном масштабе времени оказывается независимой от внешних воздействий и подобно отбору (в принятом здесь его понимании) не помогает понять причины фитоспрединга.

Более перспективным кажется подход с использованием принципа адаптивного компромисса (Расницын, 1987), признающего глубокую взаимозависимость признаков как в онтогенезе, так и в процессе функционирования и тем почти лишающего смысла представление о собственной, независимой от фона адаптивной ценности индивидуального признака. Эта концепция предполагает существование барьеров несбалансированности на пути преобразования одного сбалансированного типа организации (адаптивного компромисса) в другой. Эволюционный процесс оказывается сопряжённым с необходимостью преодоления этих барьеров пониженной приспособленности, для чего как раз и необходимо "попустительство отбора", т. е. ослабление селективного контроля организации. Такому попустительству может способствовать довольно широкий круг обстоятельств и факторов, один из которых — всё та же избыточная плотность вместе с зависимой от неё смертностью — находит особо благоприятные условия в безморозной зоне.

Действительно, резервная плотность — единственный неспецифический механизм популяционной стабильности, единственный мобилизационный резерв и наиболее надежный гарант её (Van Valen, 1976; Расницын, 1988). Поскольку эволюция как формообразование сопряжена с временным снижением адаптивности, мобилизационный резерв, срабатывание которого позволяет в той или иной мере скомпенсировать это снижение, жизненно важен для эволюции. Но в умеренном климате не только сезонные (предсказуемые), но и нерегулярные (непредсказуемые) колебания условий гораздо интенсивнее, чем в безморозном, и их надёжная компенсация требует содержания соответствующего неприкосновенного запаса резервной плотности. А поскольку обитатели умеренного климата вряд ли обладают закономерно увеличенным общим запасом плотности (хотя бы потому, что многие из них имеют достаточно близких ро-

дичей в безморозной зоне и в целом не обнаруживают какой-либо специфики в организации), увеличение неприкосновенного и соответствующее уменьшение свободного резерва плотности снижают эволюционные потенции населения умеренной зоны.

Таким образом, и здесь объяснение достаточно нетривиальной закономерности оказалось вполне совместимым с селекционистской парадигмой, если только не трактовать её слишком прямолинейно (в духе тотального адаптационизма), а придерживаться более мягкой формулировки, например такой: *эволюция определяется взаимодействием отбора с наличной организацией, т.е. с продуктом отбора предыдущих поколений.*

Литература

Вахрамеев В.А., Котова И.З. 1977. Древнейшие покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. № 4. С.101–109.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. М.: Наука. 198 с.

Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. Т.48. № 3. С.291–309.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюл. ГБС АН СССР. Вып.82. С.43–51.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Расницын А.П. 1988. О Чёрной Королеве, поступательности размножения и групповом отборе // В.А. Красилов (ред.). Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР. С.47–53.

Van Valen L. 1976. Energy and evolution // Evol. Theory. Vol.1. No.7. P.179–229.

2. Методология филогенетики, систематики и номенклатуры

2.1. О фенетической и филогенетической системах

Построение системы организмов преследует цель объединить громадное разнообразие органических форм в группы, которые при принятом масштабе рассмотрения можно было бы считать однородными с самых различных точек зрения. Выделение этих групп совершенно необходимо как для самой биологии, так и для практической деятельности человека. Разбив органический мир на подобные группы, мы получаем возможность краткой записи огромной информации. Представим себе, что при описании каждого нового вида вместо указания принадлежности к определённому роду, однозначно определяющего его положение в системе, мы должны описывать все его свойства от морфологии и экологии до ультраструктуры клеток, не делая при этом различия между индивидуальной изменчивостью и признаками типа и царства. Ни один вид, даже ни одна особь в этом случае, вероятно, не была бы описана. Напротив, указав положение вида в системе, мы тем самым сообщаем такое число его свойств, по сравнению с которым собственно видовые признаки составляют ничтожное меньшинство. В этом отношении биологическая классификация не отличается от любой другой, однако в биологии значение классификации далеко не исчерпывается этим.

Всесторонними биологическими исследованиями охвачена и будет охвачена в обозримом будущем лишь ничтожная часть реального многообразия органического мира. Только классификация позволяет распространить результаты исследования конкретных особей и видов на других членов тех же таксономических групп и тем самым делает проблему описания свойств органического мира разрешимой. Методы классификации различны, различны и результаты экстраполяции данных конкретных исследований на органическое многообразие. Если экстраполяция успешна, и новые исследования подтверждают прежние предположения о распределении тех или иных признаков и свойств, мы говорим о хорошей классификации. Если же прогнозы не оправдываются, если каждое новое открытие заставляет пересматривать систему, классификация явно была неудачной. Таким образом, успешность экстраполяции признаков изученных видов на неизученные и точность прогноза вероятного распределения ещё не открытых сходств и различий оказывается основой для оценки системы (Mayr, 1965).

Существуют два основных принципа биологической классификации — фенетический и филетический. Фенетическая (сходственная) классификация объединяет виды в таксоны высших рангов в прямом соответствии с известным для них, неизбежно неполным, набором сходств и различий, т. е. по совокупности признаков, независимо от истории последних и от филогенеза самих видов. Филетическая (родственная, филогенетическая) классификация учитывает историческое развитие организмов и их признаков. Она считает сходство, унаследованное от общего предка, более важным, нежели появившееся независимо. Родственные отношения здесь используются в качестве основного критерия для таксономического сближения организмов.

К сожалению, у нас нет иного способа установить родственные отношения организмов иначе как на основании их сходства (подробнее см. Расницын, 1969). Даже в редких случаях полной палеонтологической летописи отношения предок–потомок до-

---

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

казываются исключительно сходством организмов в последовательных отложениях. Этот очевидный факт не означает, однако, что использование родства в роли критерия таксономической близости, а следовательно, и критерия общего сходства представляет собой логический порочный круг. Родство, установленное при изучении определённого набора признаков, используется как показатель распределения сходств и различий в гораздо более обширной совокупности свойств, включающей ещё не известные нам особенности формы и функций организмов. Оба типа классификации в конечном счёте основываются на одном и том же материале — определённом наборе признаков, однако способы анализа этих свойств при разных подходах совершенно различны. Соответственно и результаты, т. е. системы организмов, отражающие предполагаемое распределение их сходств и различий по полному набору признаков, также оказываются неодинаковыми.

С точки зрения основной задачи классификации оценка важности признака по его истории, предпочтение сходства, унаследованного от общего предка, кажется неоправданным. Действительно, для огромного большинства биологических дисциплин и для практики важна совокупность признаков сама по себе, а не история этих признаков. Это возражение против филетической систематики неоднократно выдвигалось генетиками. Какое нам дело, спрашивают они, до того, что таксон А более родственен В, чем С, если А и С сходны почти по всем признакам? Как иллюстрация приводится весьма наглядная схема (см., например, Сокэл, 1967). Далее, однако, никогда не следовало подтверждение этой схемы конкретными примерами. Видимо, подобная ситуация, если и встречается в природе, то весьма редко. Действительно, даже фенетические системы, декларативно игнорирующие филогенез, в основных чертах всегда отражают историю группы, её эволюцию, и это никого не удивляет. Спор идет лишь о том, филетическому или фенетическому подходу следует отдать предпочтение в тех случаях, когда между ними возникает противоречие

Филетическая таксономия основывается на том, что сходство, унаследованное от общего предка, имеет более длительную историю, чем конвергентное сходство. Всякое происходящее изменение, в определённой степени предопределяет и направляет дальнейший ход эволюции, облегчая одни из возможных последующих изменений и затрудняя другие. Единство ранних этапов эволюции делает более вероятным сходство и в дальнейшем. С другой стороны, каждая структура, каждый процесс, возникнув, начинает все более глубоко включаться в систему коррелятивных связей и взаимодействий в организме. С древними признаками должно быть скоррелировано большее число других свойств, так что группы, унаследовавшие общие черты от далекого предка, должны быть в общем более сходными, чем группы, объединяемые конвергентным, более молодым сходством. Если же мы этого не видим, поверхностность наших знаний об органическом мире позволяет нам по крайней мере предположить, что значительную долю сходств родственных форм мы просто ещё не выявили. Это тем более вероятно, что конвергенции обычно охватывают явственно адаптивные структуры и функции, легко заметные и ранее других регистрируемые систематиками. Глубинные, часто более важные свойства, обнаруживаются с бульшим трудом, следовательно, позднее. Свидетельство этому — сама история систематики многих групп организмов. Обращаясь к ней, мы наблюдаем поучительную картину. Изучение той или иной группы, считавшейся единой и по происхождению и по признакам, в какой-то момент обнаруживает её полифилию. Группу предлагается разделить на монофилетичные части. Против этого возражают, указывая на явное сходство её членов. Однако сам факт полифилии привлекает внимание, и группа подвергается более подробному исследованию, отчасти, может быть, с целью доказать её действительное единство. Фактически же, если только полифилия не опровергается, результаты исследования обычно обнаруживают поверхностность

сходства. Группа оказывается искусственной не только филетически, но и фенетически. Со временем к этому привыкают, и прежнее понимание группы становится достоянием истории. Так было с червями, насекомыми с неполным превращением, ложносетчатокрылыми насекомыми, бескилевыми птицами, неполнозубыми млекопитающими и т.д. На наших глазах это происходит с грызунами и первичнобескрылыми насекомыми, в ближайшем будущем та же судьба может постигнуть пресмыкающихся и млекопитающих, китообразных и, вероятно, многих других.

Признание высокой прогностической ценности родства, однако, отнюдь не отрицает разработанных фенетиками методов оценки степени сходства, и в частности таксометрии — математического аппарата количественной таксономии. Познание родства, в свою очередь, невозможно без изучения сходств и различий. Более того, исчерпывающее знание последних позволило бы адекватно восстанавливать филогенез одними таксометрическими методами. Однако и сейчас поле применения фенетических методов в филетической систематике достаточно велико. В частности, это единственный способ точно оценить масштаб различий, достигнутый группами в их эволюции.

Ультрамонофилисты, например, Геннинг (W. Hennig, 1953, 1955), предлагают вообще игнорировать филетическую эволюцию и учитывать только последовательность дивергенции. При этом каждая последующая дивергенция должна приводить к обособлению таксонов всё более низкого ранга. Следовательно, таксон никогда не может быть предком таксона более высокого или даже равного ему ранга, и все потомки первого представителя таксона остаются членами этого таксона, сколь сильно бы они не различались. Практически это означает, например, что если все наземные позвоночные происходят от кистепёрых рыб семейства Rhizodontidae, как считает И И. Шмальгаузен (1964), то они не могут быть более чем ещё одним подсемейством в этим семействе. Таким образом, ультрамонофилия не может быть использована для решения основной задачи классификации, и не случайно Геннинг в своей недавней работе (Hennig, 1969) вообще отказывается от указания ранга таксонов. В результате его "система" превращается в простое описание филогенеза.

В мало изученных группах организмов, когда филогенетические отношения между членами анализируемой совокупности неизвестны, фенетические методы оказываются не дополняющими филетические, а единственными доступными методами построения системы.

Филетические и фенетические методы классификации, как мы видели, равно необходимы для построения наиболее практичной системы организмов. Однако во избежание произвола при их использовании и подмены одного метода другим следует чётко разграничить сферы их применения. В качестве приближения к такому оптимальному разделению функций можно предложить следующее требование. Таксоны должны быть монофилетичными, а их члены — более сходными друг с другом, чем с членами других таксонов.

Обе части этого положения требуют расшифровки и более точного определения. В частности, существует несколько определений монофилии — ультрамонофилии Геннига, узкая и широкая монофилия. Неприемлемость ультрамонофилии очевидна. Узкая монофилия обычно определяется просто как происхождение группы от одного предка или же от одного предкового вида. Это определение тоже неудовлетворительно — биохимическое единство живого позволяет предположить, что любая, даже самая разнородная совокупность форм где-то в глубине веков берёт начало от единственного общего для всех её членов предкового вида. Здесь дело, однако, не в несостоятельности самого понятия, а лишь в несовершенстве его определения. Идея сама по себе достаточно ясна и разумна: речь идёт о том, что монофилетичный таксон отделяется от предкового таксона единым стволом, а полифилетичный — многими корнями. Исходя из

этого, можно дать более строгое определение узкой монофилии: ближайший общий предок всех членов монофилетичного таксона по своим признакам является членом того же таксона (Пономаренко, Расницын, 1966).

Приведённое выше определение узкой монофилии весьма практично: таксономический ранг общего предка в нем не фиксирован ссылкой на происхождение от единственного предкового вида, что позволяет устанавливать монофилетичность при самом различном уровне изученности филогенеза. Действительно, даже при изучении родственных отношений близких родов лишь изредка удаётся обнаружить предковые виды. Прямые предки, особенно в случае высших таксонов, на материале обычно не известны. Их приходится реконструировать, т. е. совмещать в одном организме плезиоморфные (примитивные) черты, из которых можно вывести всё разнообразие признаков, характерное для членов анализируемого таксона (подробнее см. Расницын, 1969). Чем лучше изучен таксон и его история, тем точнее может быть реконструирован предок. Но для установления монофилии нужно лишь доказать принадлежность предка к данному таксону, т. е. реконструировать те его свойства, которые входят в диагноз соответствующего таксона. Например, если речь идет о монофилии отряда, важны только отрядовые признаки предка. Такая детальность реконструкции и, следовательно, установление монофилии, видимо, далеко не всегда требует особенно глубокого знания филогенеза. Конечно, надёжность доказательства в этом случае будет меньше, а вероятность ошибки — больше, чем для группы с подробно исследованной историей. Однако отказ от анализа монофилетичности плохо изученной группы, если более тщательное её исследование в данный момент почему-либо невозможно, грозит ещё более серьезными ошибками. Это частный случаи научного максимализма, когда исследователь, действуя по принципу "всё или ничего", отказывается от использования информации на том основании, что она не абсолютно достоверна. В результате он лишь изредка получает "всё", но почти всегда — ничего.

Широкая монофилия допускает отделение нового таксона от старого несколькими стволами при условии, что таксон, охватывающий основания всех этих стволов, имеет более низкий или, по другим определениям, не более высокий ранг, чем ранг таксона потомка. Широкое понимание монофилии допускает тем самым, чтобы ближайший общий предок всех членов таксона не входил в состав последнего, а относился к другому таксону. Легко заметить, что широкая монофилия отличается от полифилии только количественно, и достаточно изменить ранг одного из таксонов, чтобы монофилетичный таксон превратился в полифилетичный, и притом без всякого изменения наших знаний о свойствах этого таксона и о процессе его возникновения. Ещё более важно, что согласно этой концепции монофилия, и, следовательно, само право на существование таксона определяется не только его свойствами, но и свойствами (рангом) другого таксона, его предка.

Спрашивается, для чего в этом случае вообще нужно понятие монофилии? Ведь более близкими родственниками некоторых членов широко монофилетичного таксона оказываются представители иной группы. Если такой таксон по своим признакам тем не менее образует единое целое (что ещё нужно доказать!), от филетических принципов систематики в этом случае следует просто отказаться.

Таким образом, широкая монофилия оказывается по существу просто стыдливой полифилией, ширмой, прикрывающей чисто фенетический подход к систематике.

Попытаемся теперь уточнить уровень сходства форм, объединяемых в одном таксоне. Е.С. Смирнов (1969) указывает два таких уровня — конгрегация и континуум. Под конгрегацией понимается группа объектов, каждый из которых по совокупности признаков более сходен со всеми членами конгрегации, чем с членами любой другой группы. Степень сходства предполагается оценивать таксометрически. Это, несомнен-

но, желательно, но, по нашему мнению, ещё не означает, что хорошая система не может быть построена с помощью классической, интуитивной оценки степени сходства. Как показал опыт, таксометрический анализ не приводит обычно к революционному преобразованию установленных ранее систем (Сокэл, 1967).

Таксоны, обладающие свойством конгрегации, представляют собой идеальные единицы хорошей системы. Однако количество таких таксонов, видимо, невелико. По крайней мере конкретные данные Е.С. Смирнова и его последователей (Смирнов, 1969), равно как и неопубликованные данные А.П. Расницына показывают, что конгрегации обычно образует лишь небольшая часть анализируемой совокупности. Остальные объединяются в континуумы. Континуум представляет собой группу, члены которой образуют непрерывную последовательность, причём сходство между любыми соседними формами в этой последовательности больше, чем между членами этого и других континуумов. Если соединить линиями формы, сходство между которыми выше определенного уровня (метод изображения таксономической структуры группы — Смирнов, 1969), то все члены континуума окажутся связанными друг с другом, но изолированными от других континуумов (рис. 1). Е.С. Смирнов (I969) говорит преимущественно о выделении континуума положительных связей, т.е., таких отношений, при которых сходство превышает различие. Континуум положительных связей, как видно из примеров, собранных в книге Е.С. Смирнова (1969), и из результатов анализа системы низших перепончатокрылых (см. рис. 5 в следующей работе, стр. 81 — *Ред.*), чаще всего охватывает всех или почти всех членов естественной группы. Выделение континуумов внутри группы с его помощью оказывается невозможным, и приходится использовать континуум связей более высокого уровня. При этом в разных случаях нижний значащий уровень сходств оказывается различным, так как иначе система оказывается непрактичной и нестабильной. Действительно, в разных группах оптимальный объём континуумов достигается при совершенно различных нижних уровнях сходства. Например, в случае таксономического анализа системы жуков рода *Dermestes* этот уровень лежит в пределах –0,1 — +0,18 (Жантиев, 1967), клещей семейства Parholaspidae — между +0,06 и +0,19 (Петрова, 1967), перепончатокрылых подотряда Symphyta — +0,31 и +0,32 и т. д.

Ещё более существенно, что абсолютные значения коэффициентов сходства гораздо менее стабильны при изменении объёма группы и набора учитываемых признаков, чем соотношения этих значений. Это ясно демонстрирует, например, таксономический эксперимент Е.С. Смирнова (1969) с видами рода *Chlorops*, где при исключении из анализа одного из видов взаимоотношения между остальными видами по существу не изменились, хотя все значения сходства уменьшились весьма существенно (приблизительно на 0,15–0,20). В таких условиях фиксация нижнего значащего уровня связей, единого для всех случаев, хотя и обеспечит соответствие таксонов одного ранга в разных группах, но заставит пересматривать систему группы при каждом изменении её объёма и набора диагностических признаков. Даже если новые признаки только подтверждают старую систему, а новые виды легко находят в ней свое место, классификацию при этом придется почти каждый раз изменять. Поэтому кажется разумным от этого отказаться и пожертвовать сравнимостью таксонов в пользу устойчивости и практичности системы.

Описанный принцип выделения континуумов, по-видимому, позволяет организовать в иерархическую систему соподчиненных таксонов практически любую совокупность органических форм. Во всяком случае, континуум лучше приспособлен к таксономическим функциям, чем другие строгие алгоритмы разбивания совокупности на однородные, сходные внутри себя группы, в частности, чем конгрегация, и тем более, чем феноны (см. Вайнштейн, 1968). Поэтому понятие континуума можно ввести в определение таксона филетической системы, например, следующим образом: группа форм

может быть объединена в одном таксоне, если все её члены, включая их ближайшего общего предка, образуют и исчерпывают континуум с определенным нижним уровнем сходства.

Принцип континуума есть просто иначе сформулированный принцип гиатуса. Поскольку эволюция непрерывна, возможность выявления гиатусов и разделения по ним континуумов целиком обусловлена неполнотой геологической летописи. Это, конечно, не способствует стабильности таксонов-континуумов. Однако в действительности изучение палеонтологической истории заставляет нас пересматривать объём установленных ранее таксонов далеко не так часто, как это можно было бы ожидать.

Например, изучение мезозойской истории низших перепончатокрылых увеличило число семейств в этом подотряде почти вдвое. Однако распределение современных

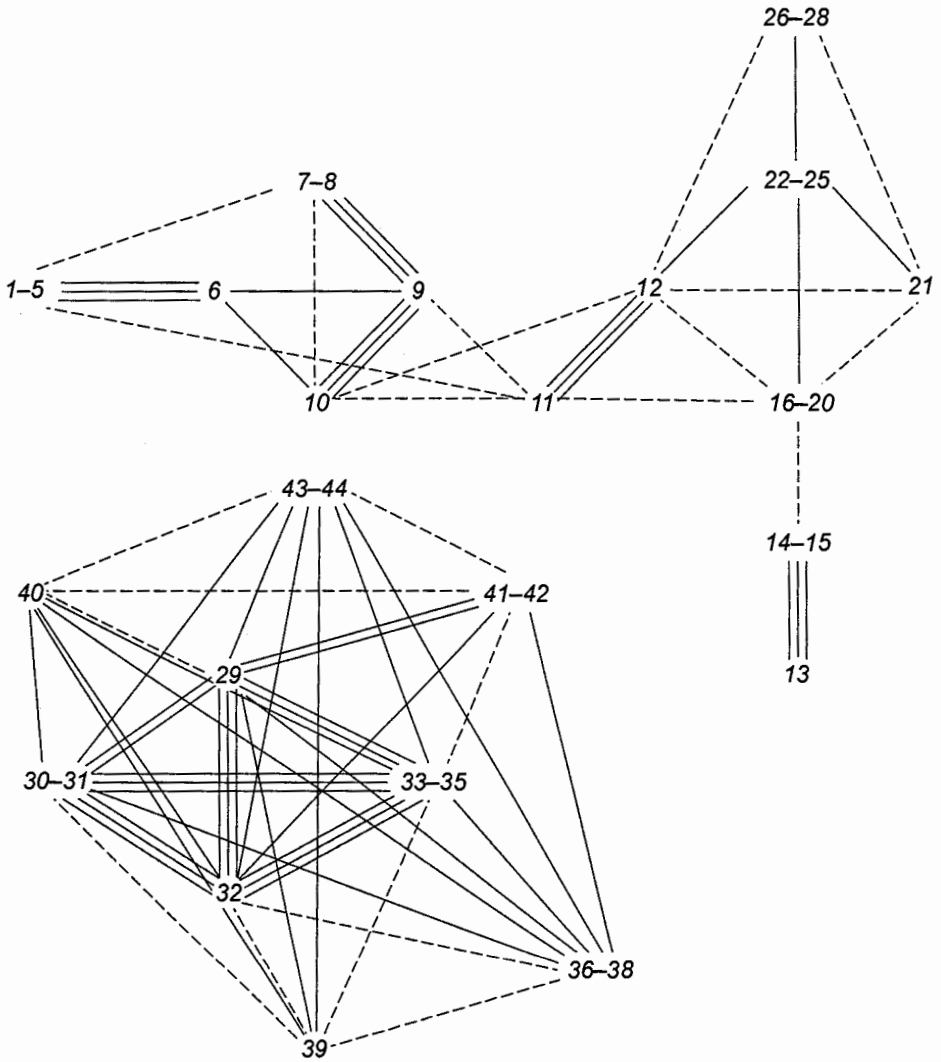


Рис. 1. Таксономическая структура *Dermestes* L. Цифрами обозначены виды рода *Dermestes* (по Жантиеву, 1967).

представителей по семействам и надсемействам при этом абсолютно не было затронуто (Расницын, 1969). Дело, видимо, в том, что значительное число разрывов в палеонтологической летописи и в особенности те, которые приходятся на период возникновения новых крупных групп, носят принципиальный характер и заполняются крайне редко (Симпсон, 1948).

Итак, мы выяснили, что существуют достаточно чёткие и строгие методы организации многообразия живых форм в иерархическую систему более или менее единых внутри себя и дискретных монофилетических таксонов. Рассмотрим теперь взаимодействие обеих частей нашего определения таксона в процессе построения системы. Эти два требования — континуума и монофилетичности (принадлежности общего предка группы к тому же континууму, что и она сама) — следует считать равноправными, признавая только те таксоны, которые удовлетворяют обоим критериям. Однако по порядку их применения эти критерии не равноправны. Общий предок всех членов континуума может быть установлен только после определения границ последнего. Поэтому вначале следует разбить группу на континуумы, а затем реконструировать предка каждого из них. При этом может оказаться, что свойствами предка обладает какая-либо из реально известных групп, как это произошло с общим предком Symphyta: им оказалось архаичное семейство Xyelidae (Расницын, 1969). Чаще же реальный предок остаётся неизвестным, и приходится иметь дело только с его реконструкцией (например, общий предок упомянутого семейства Xyelidae). В первом случае таксономическое положение предка обычно оказывается выясненным уже на первом этапе, во время выделения континуумов. Поэтому, обнаруживая реального предка, мы сразу же получаем ответ о монофилетичности или полифилетичности соответствующего таксона. Если же предок гипотетический, определить его место в системе только предстоит. Для этого, кстати, обычно нет необходимости повторять всю громоздкую таксономическую процедуру. Дело в том, что одну из важнейших задач систематики составляет облегчение работы по определению организмов, и в частности, составление диагнозов. Обычные таксометрические методики к этому не приспособлены, и формулировка диагнозов таксонов оказывается самостоятельным этапом работы над системой. После того, как диагнозы групп будут сформулированы, может выясниться, что гипотетический предок хорошо соответствует диагнозу одного из континуумов — того, который объединяет его потомков, или другого. В таком случае вопрос о монофилетичности или полифилетичности континуума, по-видимому, может считаться решённым. И лишь если гипотетический предок не укладывается ни в один диагноз и оказывается промежуточным между двумя или несколькими континуумами, приходится вновь применять таксометрию. Правда, и здесь нет нужды снова просчитывать все связи, достаточно получить коэффициенты сходства предка с теми формами, к которым он, судя по диагнозу, явно более близок.

Итак, в результате анализа тот или иной континуум может оказаться полифилетичным. Система должна быть изменена, но только таким образом, чтобы в новом варианте соблюдались оба требования к таксону. Простым делением континуума на монофилетичные части этого далеко не всегда можно добиться, монофилия здесь чаще достигается за счет утраты свойства континуума. Иногда нужный результат можно получить, повысив нижний значащий уровень сходства в континууме (таксоне) высшего ранга, включающем полифилетичный континуум. Однако часто результат будет неудовлетворительным, и совокупность разобьётся на мелкие изолированные группки. Нетрудно представить себе, например, что произошло бы, если бы в случае, изображенном на рис. 1, континуум, охватывающий виды *1–10*, оказался полифилетичным, с двумя монофилетичными группами *1–6* и *7–10*. Повышение нижнего уровня связи сразу на две ступени, необходимое для разделения этих групп, приведёт к распадению рода на 13 мелких континуумов, часто одновидовых.

По-видимому, в большинстве случаев неизбежной окажется более серьезная переработка системы, требующая расширения круга учитываемых признаков сходства, а также поисков более пригодных коэффициентов сходства (сводку последних см. Sokal, Sneath, 1968; из отечественных работ — Вайнштейн, 1968; Шаталкин, 1968). Насколько велико влияние этих факторов на форму системы, видно на рис. 5 (стр. 81 настоящего сборника). На нём изображена таксономическая структура подотряда низших перепончатокрылых, построенная с помощью двух различных коэффициентов сходства. В этом подотряде представлены современные и вымершие семейства, причем лучше изученные современные семейства (подчёркнуты) сравнивались по значительно большему числу признаков, чем вымершие. Сплошными линиями изображены связи между современными семействами, пунктиром и стрелками — связи вымерших семейств. Овалами выделены надсемейства, установленные классическими методами систематики и филогении. Надежность этой классической системы подтверждается данными по палеонтологии и эволюции Symphyta (Расницын, 1969).

Таксономические структуры на рис. 5 (стр. 81 настоящего сборника) заметно отличаются друг от друга, причем для вымерших, хуже изученных форм эти различия гораздо больше, чем для современных. Кроме того, из схемы видно, что континуумы, образованные из современных семейств, вполне укладываются в границы надсемейств и, следовательно, оказываются монофилетичными. О вымерших надсемействах этого сказать нельзя, и некоторые из них образуют явно полифилетичные континуумы. Очевидно, количество используемых признаков и применяемый коэффициент сходства оказывают большое влияние на результаты таксометрического анализа. Изменяя эти факторы, мы можем перестраивать систему, добиваясь все лучших и лучших результатов.

Таким образом, принцип общего предка выполняет функцию контроля результатов, полученных с помощью метода континуума. Здесь особенно важно, что детальность наших знаний филогенеза не накладывает никаких ограничений на эту функцию. Любые, даже самые отрывочные данные, если они достаточно обоснованы, могут и должны быть использованы для уточнения и корректирования результатов фенетического, в частности, таксометрического исследования. Это позволит получить дополнительную информацию о вероятном распределении сходств и различий по тем свойствам анализируемых форм, которые в момент исследования ещё не открыты или не учтены.

Поскольку таксометрия есть совокупность математических методов оценки сходства, она выглядит сугубо объективной. Корректировка её результатов при учёте признаков реконструируемого предка, на первый взгляд, кажется незаконной и противоестественной, ибо реконструкция неизбежно включает субъективный элемент. Но субъективность правильно проведенной реконструкции не так уж велика. При реконструкции в предполагаемом предке объединяются плезиоморфные (примитивные) особенности, из которых можно вывести всё разнообразие отличительных признаков, свойственное данной группе. Следовательно, гипотетический предок субъективен лишь настолько, насколько субъективны наши представления о путях эволюционных преобразований конкретных свойств организмов. Одни из этих представлений более обоснованы, другие менее, но, отбирая признаки, плезиоморфия которых доказана в достаточной степени, можно сделать нашу реконструкцию хотя и не очень детальной, зато весьма объективной.

С другой стороны, и таксометрия не столь уже объективна, как это кажется. Субъективен выбор коэффициента сходства, сильно влияющий на результаты расчетов (Вайнштейн, 1968; Шаталкин, 1968), не менее субъективен и выбор признаков. Потенциальное число различий между любыми двумя видами почти бесконечно, мы их просто не знаем, а те, что нам удалось обнаружить, могут отражать реальный баланс сходств и

различий с очень сильными искажениями. Наконец, весьма субъективен выбор нижнего значащего уровня сходства, изменение которого может очень сильно повлиять на форму системы. Таким образом, таксометрические данные включают изрядную долю субъективного, так что корректирование их вполне допустимо. Тем более, что те способы коррекции, которые описаны выше, эту дозу не увеличивают и не затрагивают действительно объективных элементов таксометрии.

В качестве вывода из всего сказанного выше можно сформулировать следующие два положения.

1. Фенетическая классификация обладает меньшими прогностическими (предсказательными) способностями, и можно ожидать, что при одном и том же уровне знаний филетическая система будет лучше отражать истинное распределение сходств и различий классифицируемых объектов в полной совокупности их признаков. Тем самым филетическая таксономия лучше отвечает основной задаче классификации — объединению организмов в группы, максимально однородные со всех точек зрения.
2. Филетическая таксономия отнюдь не исключает фенетических методов и, в частности, таксометрии, напротив, она допускает синтез фенетических и филетических методов. Такой синтез может быть достигнут при соблюдении принципа монофилетического континуума. В таксоне, обладающем этими свойствами, все его члены, включая их ближайшего общего предка, могут быть расположены в непрерывную последовательность, любые соседние элементы которой по совокупности признаков ближе друг к другу, чем к членам любого другого таксона.

Литература

Вайнштейн Б.А. 1967. О числовой таксономии // Журн. общ. биол. Т.29. № 2. С.153–167.

Жантиев Р.Д. 1967. Опыт таксономического анализа рода *Dermestes* L. (Col., Dermestidae) // Зоол. журн. Т.46. № 9. С.1350–1356.

Петрова А.Д. 1967. О таксономической структуре семейства Parholaspldae Krantz, 1960 (Parasitiformes, Gamasoidea) // Научн. докл. высш. школы. Биол. н. Вып.5. С.15–26.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1966. Филогенетический н структурно-морфологический критерии сходства и различия в практике систематика // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. № 3. С.146.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. Пер. с англ. М.: изд-во иностр. лит. 358 с.

Смирнов Е.С. 1969. Таксономический анализ. М.: изд-во МГУ. 187 с.

Сокэл Р. 1967. Современные представления о теории систематики // Журн. общ. биол. Т.28. № 6. С.658–674.

Шаталкин А.И. 1968. Коэффициенты сходства в таксономии // Научн. докл. высш. школы. Биол. н. Вып.7. С.124–133.

Шмальгаузен И.И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 272 с.

Hennig W. 1953. Kritische Bemerkumgen zum phylogenetischen System der Insekten // Beitr. Entomol. Bd.3 (Sonderheft). S.1–85.

Hennig W. 1955. Phylogenetic systematics // Annu. Rev. Entomol. Vol.10. P.97–116.

Hennig W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankturt am Main. 436 S.

Mayr E. 1965. Numerical phenetics and taxonomic theory // Syst. Zool. Vol.14. No.2. P.73–97.

Sokal R.R., Sneath P.H. 1963. The Principles of Numerical Taxonomy. San FranciscoFreeman & Co. 359 pp.

2.2. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах

Среди многочисленных направлений количественной оценки сходства и различия таксонов выделяется таксономический анализ Е.С. Смирнова (1969). В отличие от большинства других таксометристов Е.С. Смирнов и его последователи отказываются от адансоновского принципа равноценности признаков, считая, что сходство в редком признаке имеет большее значение, чем сходство в банальном, поскольку "чем реже встречается признак, тем лучше он характеризует вид, выделяя его среди сородичей... К тому же выводу мы приходим с точки зрения теории информации: чем реже встречается признак, тем больше информации даёт он нам о виде, обладающем этим признаком" (с. 12).

Здесь речь идет об информации, позволяющей выделить, отличить один вид от другого и других. Для построения системы важнее иное — информация о совокупных свойствах вида (или другого таксона) С этой точки зрения наиболее существенны признаки, лучше всего отражающие распределение сходств и различий между видами, т. е. признаки, с которыми скоррелировано наибольшее число других признаков (Смирнов, 1969). Обладают ли редкие признаки этим свойством, неизвестно. Это, конечно, не исключено, и может оказаться, например, что сходство по банальному признаку гораздо чаще бывает конвергентным, чем сходство по редкому признаку, но доказательств особой ценности редких признаков для построения системы пока ещё не представлено.

По-видимому, вопрос о том, какой из двух основных подходов к таксометрии лучше отвечает задаче построения системы организмов, связан прежде всего с тем, какой математический аппарат оценки сходства лучше приспособлен к тому типу распределения сходств и различий, который наблюдается в природе. Однако именно последняя, биологическая сторона дела изучена крайне недостаточно, поэтому анализ собственно математических свойств той или иной таксометрической методики, по нашему мнению, может быть использован для доказательства её адекватности или неадекватности лишь в некоторых, наиболее простых случаях. В частности, пока не установлено наличие или отсутствие связи между частотой признака и тем, насколько хорошо его распределение отражает распределение сходств и различий в полной совокупности признаков сравниваемых таксонов, единственным критерием адекватности таксономического анализа, по сравнению с другими методиками, остается таксономический эксперимент.

Е.С. Смирнов (1969), вводя термин "таксономический эксперимент", относил его к анализу сходств и различий между произвольно конструируемыми объектами. В этом смысле, помимо исследований самого Е.С. Смирнова, таксономическими экспериментами оказываются и некоторые другие работы (Сокэл, 1968). Но таксономическим экспериментом можно считать и анализ системы какой-либо реальной группы, проводимый разными методами для сравнения эффективности последних. Такие эксперименты ставились многими авторами (С. Расницын, 1965; Rohlf, Sokal, 1965; Kaesler, 1966; Вайнштейн, 1967, 1968; Шаталкин, 1968; Смирнов, 1969; Lange et al., 1969 и др.). Ниже излагаются результаты аналогичных экспериментов, позволяющие в какой-то мере сравнивать пригодность таксономического анализа и других таксометрических методик для построения системы организмов.

В качестве объекта анализа были взяты группировки, система которых представлялась достаточно хорошо разработанной. Это позволило контролировать результаты сравнения. Основной альтернативой таксономическому анализу был избран метод простого сравнения (Simple Matching: Zubin, 1937, цит. по: Rohlf, Sokal, 1965). Сопостав-

Расницын А.П. 1972. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах // Журн. общей биол. Т.33. № 1. С.60–76.

ление этих методов позволяет довольно чётко обнаружить специфику таксономического анализа. К тому же методика простого сравнения действительно проста и, как будет видно из дальнейшего, довольно эффективна. Кроме того, этот коэффициент одновременно оказался мерой таксономической дистанции: разность между единицей и им равна среднему квадрату таксономического расстояния между сравниваемыми объектами.

Среди других часто используемых методов коэффициент Жаккара (Jaccard, 1912, цит. по: Kaesler, 1966; Беклемишев, 1970) и другие, сходные с ним, для систематики неприемлемы, так как игнорируют сходство по отсутствию признака. В экологических исследованиях эта особенность может быть даже полезной (когда уровень изученности системы невысок), но в таксономии отрицательное значение приписывается признакам совершенно условно. Поэтому результаты анализа по методу Жаккара приводятся только по отношению к экологическим объектам в тех случаях, когда такой анализ материала уже был кем-либо проведён. Популярный за рубежом коэффициент корреляции также специально не рассчитывался, поскольку Б.А. Вайнштейном (1968) была показана сильная зависимость результатов, полученных с его помощью, от способа кодирования признаков.

Методы анализа количественных признаков (канонический, дискриминантный анализы, критерий Махаланобиса, соответствующие варианты коэффициента корреляции, и т. д.) не использовались прежде всего из-за их трудоёмкости, необходимости применения вычислительной техники, и из-за того, что практически все анализируемые ниже группы различаются по качественным, а не по количественным признакам. Кроме того, стандартизация количественных признаков в неявном виде включает их взвешивание по частоте, как в таксономическом анализе (Вайнштейн, 1968). Поэтому результаты анализа стандартизованных признаков, видимо, будут не столь сильно отличаться от результатов таксономического анализа, как, например, в случае простого сравнения.

Итак, основными сравниваемыми методами были выбраны таксономический анализ и простое сравнение. Уравнение таксономического анализа,

$$t_{xy} = \frac{s}{n} \cdot \sum \left(\frac{1}{\beta_i}\right) - 1 = \frac{1}{n} \cdot \sum \left(\frac{s}{\beta_i}\right) - 1$$

где t_{xy} — таксономическое отношение видов x и y, s — число видов в группе, n — число признаков, β_i — число видов, совпадающих по признаку i (β_i/s — частота совпадающего признака i). Следует отметить, что таксономический анализ предполагает перевод всех полимодальных признаков в бимодальные. Например, если существует три варианта окраски (красная, белая и чёрная), то окраска кодируется тремя признаками — красная или не красная (обозначим этот признак соответственно как *А* и *а*), белая или не белая (*Б* и *б)* и чёрная или не чёрная (*В* и *в*). При этом красная окраска описывается как *Абв*, белая — *аБв,* черная — *абВ*. Вайнштейн (1968) предлагает сокращать число бимодальных признаков, обозначая, например, красную окраску *Аб*, белую *аБ*, чёрную — *аб*. Но такое упрощение неправомочно, так как оно ведёт к искажению реальных отношений: *аб* ближе к *Аб* и *аБ,* чем *Аб* к *аБ,* хотя на самом деле чёрная окраска, вероятно, не более сходна с красной, чем белая.

Впрочем, если мы имеем дело не с независимыми вариантами, а с последовательным рядом, включающим промежуточные значения признаков, например, классы размера, интенсивности окраски, последовательные этапы усложнения формы и т.д., предложение Б.А. Вайнштейна оказывается приемлемым и даже полезным. Правда, в таком случае оно очень близко к идее С.П. Расницына (1965), которую сам Б.А. Вайнштейн почему-то не принимает. С.П. Расницын предложил кодировать накопление количественного признака: если существует несколько классов величины, то первый из них кодируется как *А б в г....*, второй — *А Б в г.....*, третий — *А Б В г ....* и т. д. При этом первый класс оказывается несходным с вторым и третьим только по одному признаку, а после-

дние между собой — уже по двум. Близость методов кодирования очевидна, хотя метод С.П. Расницына разработан значительно глубже.

Коэффициент простого сравнения определяется по формуле:

$k_{sm} = (a+d)/n$,

где $a+d$ — число совпадающих признаков, $n = a+в+c+d$ — общее число используемых признаков; коэффициент Жаккара

$k_g = a/(a+в+c)$,

где a — число совпадений по присутствию признака (в экологических исследованиях — число общих видов в сравниваемых местообитаниях), $a+b+c$ — общее число положительных признаков (все виды, отмеченные в двух местообитаниях). Коэффициент корреляции для качественных признаков

$$r = \frac{a \cdot d - b \cdot c}{\sqrt{(a+b)\cdot(c+d)\cdot(a+c)\cdot(b+d)}}$$

где a — число совпадений в положительных признаках; d — то же в отрицательных, b и c — число несовпадений, причем b — число несовпадений в признаках, которые у первого из сравниваемых видов имеют положительное значение, c — отрицательное.

Первый эксперимент в большей своей части был проведён Е.С. Смирновым (1969) на материалах по стациальному распределению пауков, собранных В.Е. Пичкой. Е.С. Смирнов рассчитал таксономические отношения и корреляции между стациями, простое сравнение сделано автором статьи. Стации здесь выступают в роли таксонов, а признаками служат обитающие в них семейства пауков. Таким образом, сходство стаций анализируется "с точки зрения пауков", т. е. по лёгкости их перехода из одной стации в другую в ходе экологической эволюции. Привлекательность этой модели в том, что взаимоотношения стаций в данном аспекте в какой-то мере ясны и для неспециалиста. Результаты анализа (рис. 1) приводятся в виде схем таксономической структуры (Смирнов, 1969). Этот метод представляется наиболее наглядным и в то же время строгим по сравнению с теми способами, которые используют зарубежные таксометристы (Сокэл, 1968).

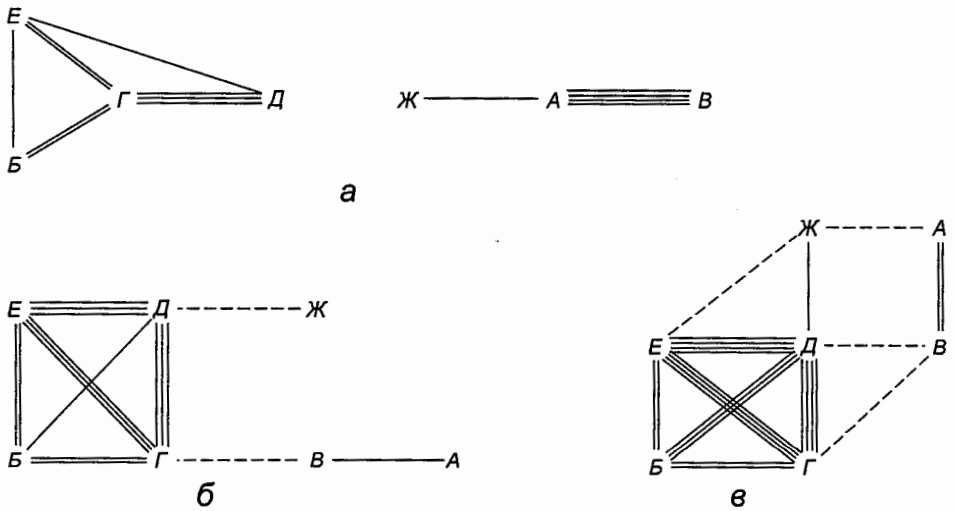


Рис. 1. Таксономическая структура стаций пауков, полученная методами: *а* — таксономического анализа, *б* — корреляции, *в* — простого сравнения. *А* — водоёмы, *Б* — травостой, *В* — подстилка, *Г* — кустарник, *Д* — стволы деревьев, *Е* — кроны деревьев, *Ж* — постройки (*а*, *б* — по Е.С. Смирнову, 1969, *а* — с небольшими изменениями).

Сравниваемые таксоны изображаются буквами, уровни сходства — линиями. Пунктир соответствует самому слабому из изображаемых сходств.

Как видно из рис. 1, сравниваемые методы на этом материале дают в общем сходные результаты. Во всех трёх случаях выделяются две конгрегации[1]: *БГДЕ* (соответственно травостой, кустарник, стволы и кроны деревьев) и *АВ* (водоёмы и подстилка). Различия касаются прежде всего фауны построек (*Ж*), которую таксономический анализ сближает с водоёмами (*А*), а два других метода — со стволами деревьев. Поскольку в постройках и водоёмах не обитает ни одно общее семейство пауков, а экологический режим построек, вероятно, много ближе к режиму стволов деревьев, чем к режиму водоёмов, результаты простого сравнения и корреляции кажутся предпочтительными.

Высокое значение таксономического отношения фаун построек и водоёмов Е.С. Смирнов (1969) объясняет крайней бедностью и своеобразием этих фаун: "обе стации наименее пригодны для обитания пауков" (с. 124, разрядка автора). Таким образом, таксономический анализ учитывает, наряду с обычным сходством, сходство в оригинальности, тот случай, когда "крайности сходятся". По мнению С.П. Расницына (устное сообщение), таксономический анализ оценивает сходство и различия с точки зрения групповой нормы (в данном случае — среднегруппового оптимума).

Другое различие результатов, полученных тремя методами, касается фауны подстилки (*В*). Таксономические отношения её с фауной водоёмов чрезвычайно тесные, гораздо более близкие, чем в пределах конгрегации *БГДЕ*. Кроме того, как уже упоминалось, таксономический анализ сближает постилку с водоёмами, в то время как с другими стациями, связанными с растительностью, никакого сходства не обнаруживается. Простое сравнение и корреляция дают обратный результат: связи в первой конгрегации слабее, чем все или почти все связи во второй, а фауна подстилки значительно ближе к фауне кустарников и (в случае простого сравнения) стволов деревьев, чем к фауне водоёмов. Поскольку из шести семейств, найденных в подстилке, четыре — общие с фауной кустарников, и ни одного — с фауной водоёмов, результаты простого сравнения и метода корреляций также кажутся предпочтительными.

Итак, таксономический анализ, помимо сходства в конкретных признаках, учитывает также сходство в своеобразии сравниваемых таксонов, причём влияние такого сходства может быть очень велико. Это свойство, вероятно, будет полезно в некоторых типах частных систем, может быть, в определённых (но вряд ли во всех) экологических системах. Однако для общей системы, в частности, для системы организмов, сближение крайних типов, по нашему мнению, нежелательно. Таким образом, первый таксономический эксперимент указывает на некоторые особенности таксономического анализа, нежелательные для метода построения естественной системы организмов.

Второй эксперимент был поставлен С.П. Расницыным по данным распределения личинок мошек в ручьях с разным температурным режимом. Как и в предыдущем случае, в роли таксонов здесь выступают типы местообитаний, в роли признаков — населяющие их виды мошек. Поскольку основной фактор, определяющий население рассматриваемых местообитаний — температура воды, результаты анализа легко контролируются. Автор сравнивает стации по фауне (видовому составу) мошек и по населению, т. е. с учётом различий в обилии видов в разных типах ручьёв. Данные по населению мошек были использованы для таксономического эксперимента Б.А. Вайнштейном (1967). Правда, его альтернативные методики, сходство по Шорыгину и "биоценологическое сходство", предложенное им самим, в систематике неприемлемы, так как игнорируют сходство по отсутствию признака. Критерий Шорыгина (1939) — сумма

[1] Конгрегацией Е.С. Смирнов (1969) называет группу таксонов, каждый из которых ближе к любому другому члену этой группы, чем к таксонам, не входящим в неё.

минимальных значений удельного обилия по каждому из видов, представленных в обоих сравниваемых местообитаниях. Если в одном вид *А* составляет 40% населения, а в другом — 10, вид *Б* — соответственно 25 и 30, а вид *В* — 35 и 60, то общность (в %), по Шорыгину, будет равна 10+25+35=70. Критерий Вайнштейна представляет собой объединение коэффициентов Жаккара и Шорыгина. Это объединение сделано, на наш взгляд, не совсем логично — вместо среднего геометрического (квадратного корня из произведения) берётся просто произведение, деленное на 100. В результате такого объединения конкретные значения коэффициента оказываются не промежуточными между исходными значениями, а меньше любого из них.

Б.А. Вайнштейн утверждает, что таксономический анализ населения личинок мошек даёт значительно худшие результаты, чем методики Шорыгина и Вайнштейна. С.П. Расницын, использовавший наряду с таксономическим анализом метод Шорыгина ("индекс общности населения"), утверждает обратное. Ближе к истине, видимо, мнение Б.А. Вайнштейна (рис. 2), хотя различия не так уж велики. Так, и по методу Шорыгина, и по методу Смирнова население ручьёв с температурой 6° ближе к ручьям с 3°, чем к ручьям с 4–5°. Все три коэффициента для ручьёв с 11 и 12° меньше, чем, например, с 11 и 16°. Таксономическое отношение между ручьями с 7 и 8° значительно меньше, чем для 7 и 10 и для 8 и 4°, но в то же время метод Шорыгина явно заставляет объединять ручьи с 11° с тепловодными ручьями, а с 12° — с холодноводными и мезотермными. Наиболее удачной кажется схема, построенная Б.А. Вайнштейном с помо-

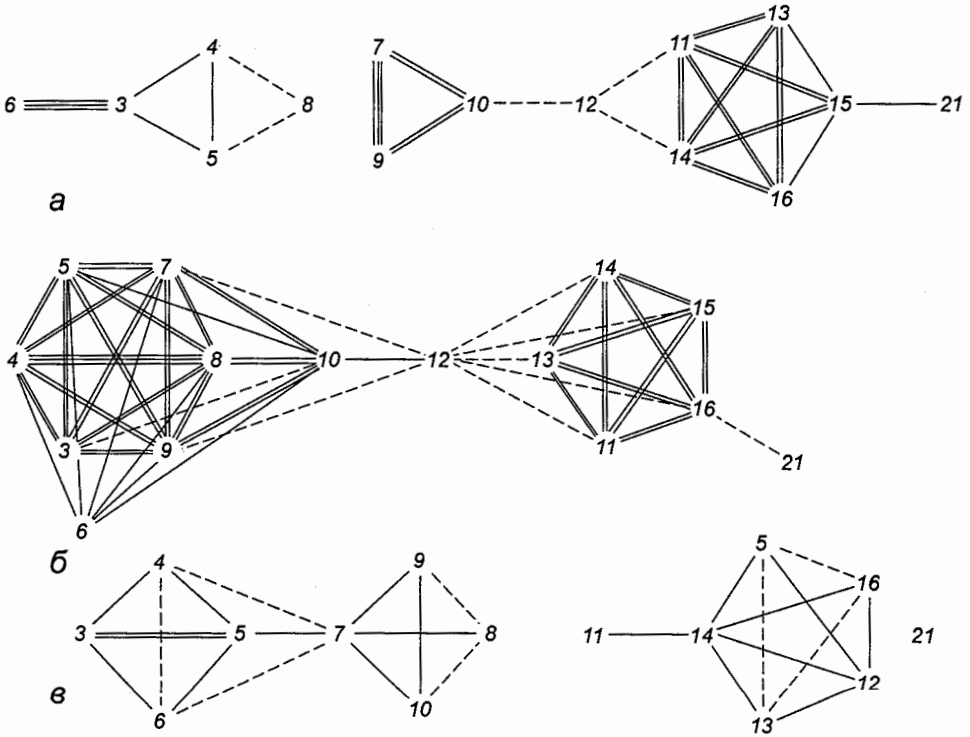


Рис. 2. Таксономическая структура ручьёв с разным температурным режимом по признакам населения личинок мошек (Simuliidae): *а* — по таксономическим отношениям, *б* — по коэффициенту Шорыгина, *в* — по коэффициенту Вайнштейна. Типы ручьёв обозначены цифрами, соответствующими максимальной за лето температуре их воды.

щью его коэффициента, хотя и она не лишена существенных недостатков. Тем не менее многие упрёки Б.А. Вайнштейна в адрес методики Е.С. Смирнова и её применения в экологии сами заслуживают критики. Ответы на некоторые из этих упрёков содержатся в книге Е.С. Смирнова (1969), в частности относительно сходства стация с самой собой, и даже в более старой книге А.А. Любищева (1958) — о том, что перевод количественных данных в классы логарифмической шкалы не усложняет работу, как считает Б.А. Вайнштейн, а упрощает её. На других замечаниях следует остановиться.

Таксономический анализ показывает конечные и притом различные значения сходства между стациями, не имеющими ни одного общего вида. Как мы видели, такое сходство может быть даже преувеличенным, однако сама регистрация сходства по отсутствию тех или иных видов — не недостаток, а преимущество метода, если, конечно, фауна изучена достаточно подробно для того, чтобы можно было с какой-то долей уверенности говорить об отсутствии вида в том или ином местообитании.

Б.А. Вайнштейн считает недостатком метода тот факт, что таксономические отношения стаций мошек по фауне и по населению оказываются различными. "Остаётся неясным, как же всё-таки группировать биоценозы, если половина всех биоценозов меняет свое место в группах в зависимости от того, ведётся ли сравнение по фауне или по населению" (стр. 982). Но классификация биоценозов по фауне и населению одной группы — дело вообще безнадёжное, и С.П. Расницын вовсе не ставил перед собой этой задачи.

Обратимся теперь к распределению ручьёв по признакам видового состава населяющих их мошек. Для этого случая (табл. 1) С.П. Расницын рассчитал таксономические отношения и коэффициенты Жаккара, нами добавлено простое сравнение (рис. 3). По мнению С.П. Расницына, таксономический анализ и здесь эффективнее метода Жаккара, но, по нашему мнению, ни один из трех методов не обнаруживает сколько-нибудь определённой закономерности изменения фауны с изменением температуры воды, хотя исходные данные (табл. 1) явно указывают на существование такой закономерности. Действительно, во всех трёх случаях тепловодные ручьи (с температурой 11, 13–16°) по своей фауне оказываются более сходными с холодноводными ручьями (3–6°), чем с мезотермными (7–10°). Дело здесь не в сходстве в оригинальности (крите-

Таблица 1.

Распределение личинок мошек по ручьям с различной температурой воды (по С.П. Расницыну, 1965).

Виды	Максимальная за лето температура воды в ручье, °С														
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	21
1	+	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–
3	–	–	–	+	+	+	+	+	–	+	–	–	–	–	–
4	–	–	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
5	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
8	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–
9	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–
10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
14	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+

рий Жаккара никоим образом не может её учитывать), а просто в неполноте данных. Большинство температурных классов представлено всего одним–двумя ручьями, так что особенности местообитаний, не связанные с температурой воды и не учитывавшиеся в данном исследовании, и просто случайные пропуски видов сильно затемняют зависимость фауны от температуры.

Весьма характерно, что сходство по населению, где особое значение имеют надёжнее регистрируемые доминантные виды, обнаруживает гораздо более чёткую зависимость от температурного режима ручьёв (рис. 2). Таким образом, анализ фауны мошек указывает на то, что исходные данные недостаточны для выяснения связи фауны с температурой. Лучше всего этот недостаток данных отражают простое сравнение и критерий Жаккара, которые просто не позволяют разбить совокупность на какие-то группы. Напротив, таксономический анализ выделяет несколько чётких групп, которые, однако, весьма странным образом связаны друг с другом. По нашему мнению, преимущество последнего метода кажущееся: он создаёт видимость решения пробле-

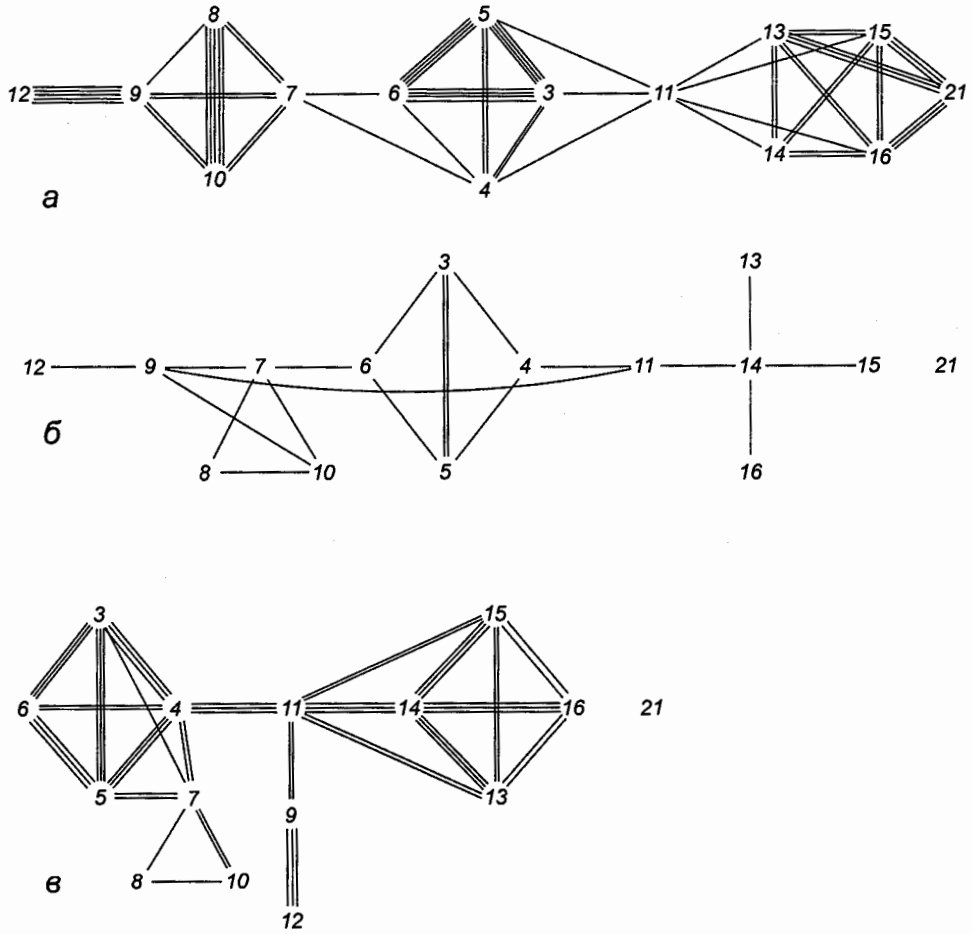


Рис. 3. Таксономическая структура ручьёв с разным температурным режимом по признакам фауны личинок мошек (Simuliidae): *а* — таксономические отношения, *б* — коэффициент Жаккара, *в* — простое сравнение. Типы ручьёв обозначены как на рис. 2.

мы, но решает её по существу неверно, так как сближает холодноводные и тепловодные ручьи, в фауне которых лишь два общих вида. В такой ситуации лучше вообще не давать никакого ясного ответа, как это и получается при использовании коэффициента простого сравнения и критерия Жаккара.

Выше было отмечено, что хотя математические методы неспособны обнаружить определённой закономерности в изменениях фауны мошек с изменением температуры воды, исходные данные явно указывают на существование такой закономерности. Дело здесь, видимо, в особенностях человеческого восприятия, совершенно непроизвольно обобщающего предлагаемые ему факты. В данном случае обобщение состоит в том что, поскольку речь идет о зависимости фауны от температуры и только от неё, отсутствие того или иного вида в ручье, промежуточном по температуре между теми, в которых он обнаружен, воспринимается как случайное и не учитывается. Мы воспринимаем экологическую амплитуду видов, а не конкретные точки распределения. Если это так, можно попытаться ввести в математический аппарат данные, соответствующим образом обобщённые (интерполированные). Такой приём кажется допустимым, поскольку речь идёт только о зависимости фауны от температуры и поскольку исходные данные не отражают реального распределения мошек, а представляют лишь несовершенную модель этого распределения. Замена же одной модели другой едва ли может встретить принципиальные возражения.

Итак, интерполируя исходные данные, мы заполняем пропуски в распространении видов № 1, 3, 4, 7, 8, 11, 12. Некоторые типы ручьёв исследованы значительно лучше других (в частности, ручьи с температурой 8 и 12°). Виды, найденные только в них и притом по одному разу и в малом количестве каждый (№ 5, 6, 10), при большей равномерности сборов вряд ли были бы вообще найдены. Поэтому, создавая модель более равномерного исследования распределения мошек, мы должны исключить эти виды из рассмотрения. В результате процедура анализа несколько упрощается, а результаты изменяются мало: поскольку исключённые виды встречены каждый только в ручьях одного типа, они почти не влияют на коэффициенты сходства разных типов ручьёв. Сильнее изменяются показатели оригинальности, но они в данном случае не учитываются.

Преобразованные исходные данные сведены в табл. 2. Расчёт по ним дает иные, лучшие результаты и притом весьма сходные для разных методов (рис. 4). Крайние местообитания везде ближе к средним, чем друг к другу, и везде выделяются по нескольку групп местообитаний. Наибольшие различия касаются самых теплых ручьёв (21°), которые по таксономическому анализу очень близки к ручьям с температурой 16°, а по простому сравнению и, в меньшей степени, критерию Жаккара, занимают обособленное положение. Степень сходства внутри разных групп наиболее постоянна для простого сравнения, наиболее изменчива для таксономического анализа. Самое практичное разделение совокупности на группы и минимум промежуточных состояний достигается, по нашему мнению, коэффициентом Жаккара. Перечисленные различия могут трактоваться по-разному, но во всяком случае чётких преимуществ таксономического анализа здесь, как и в предыдущих экспериментах, обнаружить не удается.

Последний, наиболее важный эксперимент, поставлен уже на вполне таксономическом материале. Для сравнения взяты семейства подотряда низших перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera, Symphyta). Выбор группы связан прежде всего с тем, что и система её и филогенез могут считаться в достаточной мере выясненными. Современная система группы, созданная Бенсоном (Benson, 1938, 1951), прекрасно выдержала испытание временем. Даже изучение мезозойской фауны Symphyta, почти вдвое увеличившее число семейств подотряда, не потребовало пересмотра системы; все вымершие формы, за исключением одной, известной только по неполному отпечатку крыла, легко нашли свое место в бенсоновских надсемействах, а частично и в семействах. Эволюция группы

Таблица 2.

Распределение личинок мошек по ручьям с различной температурой воды (по С.П. Расницыну, 1965, с изменениями).

Виды	Максимальная за лето температура воды в ручье, °С														
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	21
1	+	(+)	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–
3	–	–	–	+	+	+	+	+	(+)	+	–	–	–	–	–
4	–	–	–	–	+	+	(+)	+	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	+	(+)	+	–	–	–	–	–	–	–
8	–	–	–	–	–	–	+	(+)	(+)	+	–	–	–	–	–
9	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–
11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	(+)	(+)	(+)	+
12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	(+)	+
13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
14	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+

Примечание. (+) — предполагаемое присутствие вида (см. текст).

также была недавно подвергнута довольно подробному анализу, ещё раз подтвердившему правильность системы Бенсона (Расницын, 1969). Кроме того, проведённая автором работа позволила набрать около сотни признаков, что, по мнению многих таксометристов, необходимо для количественного анализа системы (Сокэл, 1968).

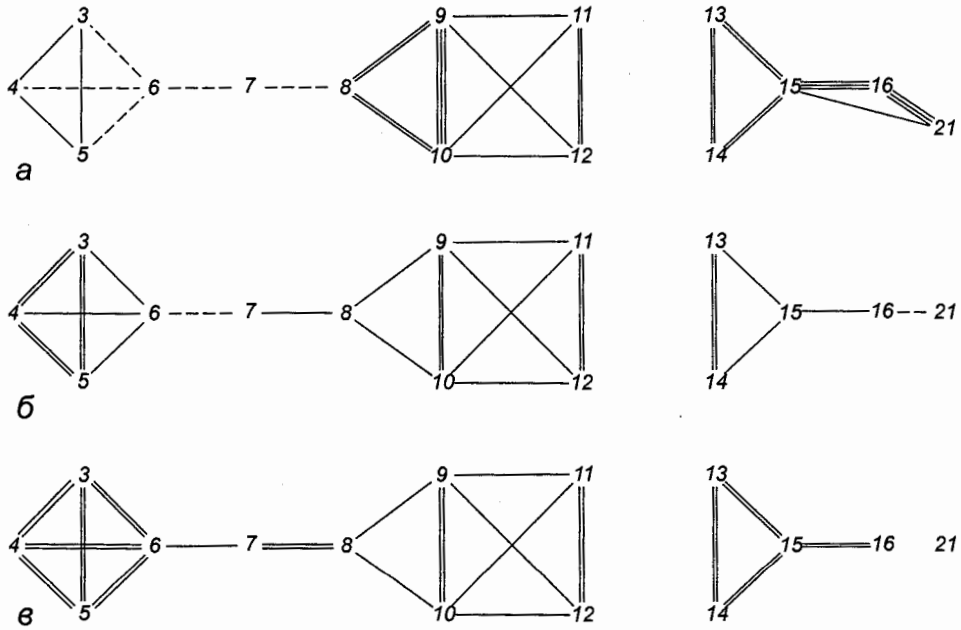


Рис. 4. Таксономическая структура ручьёв с разным температурным режимом по признакам реконструированной фауны мошек: *а* — таксономические отношения, *б* — коэффициент Жаккара, *в* — простое сравнение. Типы ручьёв обозначены как на рис. 2.

Помимо указанной основной цели, эксперимент преследовал ещё две. Существование вымерших семейств, изученных гораздо слабее, чем современные, позволило проверить возможность одновременного анализа групп с разным набором признаков и выявить влияние числа признаков на правильность результата. Вымершие формы сравниваются по 10–31 признаку, современные — по 75–92. Различия наборов признаков у современных семейств связаны не только с неполнотой данных (недостаточно изучен единственный современный представитель мезозойского семейства Anaxyelidae, *Syntexis libocedrii* Rohw.), но и с редукцией у некоторых групп структур, варианты строения которых служат признаками других семейств. Для таксономического анализа признаки были переведены в бимодальные, в результате чего общее число признаков увеличилось до 15–48 для вымерших форм и 97–125 для современных.

Третьей целью эксперимента было уточнение систематического положения некоторых вымерших групп, но эта задача оставалась невыполненной.

Систему Symphyta анализировали только с помощью таксономического анализа и простого сравнения. Различия в наборах признаков разных групп на методике расчета коэффициента простого сравнения не отразились, но для таксономического отношения пришлось перейти от числа видов, сходных по данному признаку, к частоте этого признака, т. е. от β_i к β_i/s (см. вторую часть уравнения на стр. 70). Сильнее усложнилась при этом оценка результатов анализа (табл. 3–5, рис. 5). Действительно, надёжность коэффициентов, полученных при анализе 10–30 признаков, гораздо ниже, чем для 75–90 признаков. Поэтому коэффициенты первой группы, характеризующие сходство вы-

Таблица 3.

Таксономическое отношение семейств Symphyta.

	Xl	*Xt*	Bl	Ag	Pg	Dp	Cb	Tt	Pl	*Xd*	*Pp*	Md	Cph	*Gs*	Ax	*Sc*	*Mm*	Sr	Xy	*Kt*	*Po*	Or	*Px*
Xl	*168*	*28*	2	–	–	–	–	–	–	*0*	*1*	–	–	*39*	–	–	–	–	–	–	–	–	*83*
Xt	28	*102*	*42*	*43*	*22*	*39*	*35*	*48*	–	*5*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Bl	2	*42*	80	32	16	17	18	19	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ag	–	*43*	32	85	43	33	34	34	–	–	*5*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pg	–	*22*	16	43	72	44	52	40	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dp	–	*39*	17	33	44	60	50	44	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cb	–	*35*	18	34	52	50	78	46	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Tt	–	*48*	19	34	40	44	46	65	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pl	–	–	–	–	–	–	–	–	152	*32*	*24*	70	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*7*
Xd	*0*	*5*	–	–	–	–	–	–	*32*	*64*	*21*	*24*	–	*15*	*10*	–	–	–	–	–	–	–	*13*
Pp	*1*	–	–	*5*	–	–	–	–	*24*	*21*	*74*	*16*	–	*7*	–	*5*	*6*	–	–	–	–	–	*89*
Md	–	–	–	–	–	–	–	–	70	*24*	*16*	135	0	–	–	–	–	–	–	*8*	–	–	*17*
Cph	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	0	99	–	9	*6*	–	16	27	*66*	*0*	28	–
Gs	*39*	–	–	–	–	–	–	–	–	*15*	*7*	–	–	*75*	*25*	*37*	*18*	*10*	*13*	*15*	*11*	*0*	–
Ax	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*10*	–	–	9	*25*	64	*43*	*22*	34	36	*36*	*21*	1	–
Sc	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*5*	–	*6*	*37*	*43*	*43*	*33*	*16*	*43*	*32*	*38*	*24*	–
Mm	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*6*	–	–	*18*	*22*	*33*	*65*	*36*	*36*	*26*	*55*	*44*	*1*
Sr	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16	*10*	34	*16*	*32*	108	51	*16*	*23*	30	*11*
Xy	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	27	*13*	*36*	*43*	*32*	51	70	*30*	*37*	27	–
Kt	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*8*	*66*	*15*	*36*	*32*	*24*	*16*	*30*	*123*	*19*	*15*	–
Po	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*0*	*11*	*21*	*38*	*55*	*23*	*37*	*19*	*74*	*58*	–
Or	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	28	*0*	1	*24*	*44*	30	27	*15*	*58*	237	–
Px	*83*	–	–	–	–	–	–	–	*7*	*13*	*89*	*17*	–	–	–	–	–	*11*	–	–	–	–	*203*

Примечание. Курсивом выделены таксономические отношения между современными и вымершими или между двумя вымершими семействами. Положительные значения помножены на 100, отрицательные — заменены прочерками.

мерших семейств друг с другом и с современными семействами, в табл. 3–5 выделены курсивом, а соответствующие связи на рис. 5 — пунктиром.

Коэффициенты простого сравнения, полученные по сильно различающимся наборам признаков, вообще прямо не сравнимы друг с другом. Дело в том, что в таксономическом анализе, например, нулевое значение коэффициента занимает центральное положение в ряду коэффициентов не только потому, что сходство и различие в этом случае уравновешивают друг друга, но и потому, что средняя величина коэффициента как в каждой строке и столбце, так и во всей таблице коэффициентов сходства равна нулю (Смирнов, 1969). Для простого сравнения положение гораздо сложнее. Правда, баланс сходства и различия соответствует фиксированному значению коэффициента, равному 50 (конкретные значения коэффициентов для удобства приводятся умноженными на 100, как это рекомендует Е.С. Смирнов, 1969). Однако средние значения коэффициентов весьма различны, и нетрудно придумать пример, когда все конкретные значения будут выше или ниже 50 (табл. 6). Очевидно, существенно именно среднее значение коэффициента, а не баланс между сходством и различием. Из среднего, видимо, и следует исходить, сравнивая коэффициенты сходства, полученные на разном материале. Другими словами, среднее значение коэффициента фактически играет ту же роль, что ноль в таксономическом анализе. Поэтому его следует приравнять нулю, вычитая это среднее значение из всех конкретных коэффициентов[2].

Таблица 4.

Коэффициенты простого сравнения семейств Symphyta (по полимодальным признакам).

	Xl	*Xt*	Bl	Ag	Pg	Dp	Cb	Tt	Pl	*Xd*	*Pp*	Md	Cph	*Gs*	Ax	*Sc*	*Mm*	Sr	Xy	*Kt*	*Po*	Or	*Px*
Xl	–	*87*	72	63	65	68	65	67	70	*86*	*86*	63	60	*89*	71	*87*	*83*	64	63	*70*	*69*	47	*90*
Xt	*87*	–	*87*	*90*	*90*	*84*	*84*	*90*	*67*	*82*	*71*	*63*	*63*	*67*	*67*	*60*	*55*	*67*	*63*	*44*	*58*	*43*	*40*
Bl	72	*87*	–	89	86	83	83	86	58	*77*	*76*	57	57	*57*	68	*81*	*65*	62	61	*56*	*69*	51	*30*
Ag	63	*90*	89	–	95	89	89	93	52	*77*	*86*	54	55	*70*	63	*81*	*65*	57	57	*56*	*69*	51	*50*
Pg	65	*90*	86	95	–	95	96	97	58	*80*	*81*	59	62	*73*	67	*81*	*78*	61	61	*67*	*78*	55	*50*
Dp	68	*84*	83	89	95	–	96	98	59	*80*	*76*	63	59	*68*	64	*75*	*70*	60	60	*59*	*72*	52	*40*
Cb	65	*84*	83	89	96	96	–	98	58	*71*	*71*	59	59	*68*	61	*81*	*70*	58	58	*63*	*72*	49	*30*
Tt	67	*90*	86	93	97	98	98	–	57	*80*	*76*	60	58	*68*	65	*81*	*74*	61	61	*63*	*75*	54	*40*
Pl	70	*67*	58	52	58	59	58	57	–	*89*	*81*	85	66	*70*	61	*75*	*70*	60	60	*59*	*59*	57	*80*
Xd	*86*	*82*	*77*	*77*	*80*	*80*	*71*	*80*	*89*	–	*90*	*89*	*80*	*87*	*85*	*87*	*87*	*80*	*80*	*65*	*75*	*55*	*80*
Pp	*86*	*71*	*76*	*86*	*81*	*76*	*71*	*76*	*81*	*90*	–	*86*	*76*	*81*	*85*	*87*	*81*	*76*	*81*	*58*	*72*	*62*	*80*
Md	63	*63*	57	54	59	63	59	60	85	*89*	*86*	–	64	*70*	64	*81*	*78*	60	64	*74*	*72*	49	*70*
Cph	60	*63*	57	55	62	59	59	58	66	*80*	*76*	64	–	*78*	87	*81*	*83*	79	82	*74*	*78*	73	*50*
Gs	*89*	*67*	*57*	*70*	*73*	*68*	*68*	*68*	*70*	*87*	*81*	*70*	*78*	–	*92*	*94*	*87*	*84*	*84*	*74*	*78*	*62*	*70*
Ax	71	*67*	68	63	67	64	61	65	61	*85*	*85*	64	87	*92*	–	*100*	*91*	89	92	*81*	*87*	*77*	*60*
Sc	*87*	*60*	*81*	*81*	*81*	*75*	*81*	*81*	*75*	*87*	*87*	*81*	*87*	*94*	*100*	–	*94*	*94*	*100*	*81*	*87*	*81*	*60*
Mm	*83*	*55*	*65*	*65*	*78*	*70*	*70*	*74*	*70*	*87*	*81*	*78*	*83*	*87*	*91*	*94*	–	*91*	*96*	*83*	*96*	*87*	*60*
Sr	64	*67*	62	57	61	60	58	61	60	*80*	*76*	60	79	*84*	89	*94*	*91*	–	94	*78*	*91*	75	*80*
Xy	63	*63*	61	57	61	60	58	61	60	*80*	*81*	64	82	*84*	92	*100*	*96*	94	–	*85*	*94*	78	*60*
Kt	*70*	*44*	*56*	*56*	*67*	*58*	*63*	*63*	*59*	*65*	*58*	*74*	*74*	*74*	*81*	*81*	*83*	*78*	*85*	–	*76*	*74*	*60*
Po	*69*	*58*	*69*	*69*	*78*	*72*	*72*	*75*	*59*	*75*	*72*	*72*	*78*	*78*	*87*	*87*	*96*	*91*	*94*	*76*	–	*84*	*40*
Or	47	*43*	51	51	55	52	49	54	57	*55*	*62*	49	73	*62*	77	*81*	*87*	75	78	*74*	*84*	–	*40*
Px	*90*	*40*	*30*	*50*	*50*	*40*	*30*	*40*	*80*	*80*	*80*	*70*	*50*	*70*	*60*	*60*	*60*	*80*	*60*	*60*	*40*	*40*	–

Примечание. Курсивом выделены коэффициенты сходства между современными и вымершими или между двумя вымершими семействами. Все значения умножены на 100.

[2] По аналогии с таксономическим анализом средний коэффициент простого сравнения нужно рассчитывать, включая все значения, в том числе и сходство таксона с самим собой, которое при простом сравнении всегда равно 100.

Преобразованные коэффициенты простого сравнения сведены в табл. 5. При этом преобразование коэффициентов, рассчитанных по большому и малому числу признаков, проводилось раздельно, так как их средние оказались весьма различными (соответственно 70 и 83). Конечно, эта процедура рискованна, поскольку хуже изученные вымершие группы Symphyta могли действительно быть в среднем несколько ближе друг к другу и к современным семействам, чем последние между собой. Однако в данном случае риск кажется небольшим, поскольку число и современных, и вымерших семейств довольно велико, а распределение их по надсемействам примерно одинаково. Если же мы откажемся от раздельного преобразования коэффициентов сходства вымерших семейств друг с другом и с современными, с одной стороны, и между современными — с другой, мы потеряем возможность их сравнивать.

После этих предварительных замечаний можно перейти к сравнению результатов, полученных таксономическим анализом (табл. 3 и рис. 5, *а)* и простым сравнением (табл. 5 и рис. 5, *б*). Если сравнивать таблицы (Pararchexyelidae, как семейство неясного систематического положения, при этом не учитывалось) и считать ошибкой каждый положительный коэффициент сходства между надсемействами и отрицательный или нулевой — внутри надсемейства, то таксономический анализ и простое сравнение дадут одинаковое количество ошибок (соответственно 32 и 33). Если изменить объём некоторых подсемейств, например, объединить Siricoidea, Cephoidea и Orussoidea, или объединить Siricoidea и Orussoidea, а Karatavitidae выделять в особое надсемейство, баланс ошибок изменится — в первом случае в пользу таксономического анализа (17 : 30), во втором — в пользу простого сравнения (24 : 26). Перевес простого сравнения в этом

Таблица 5.

Простое сравнение семейств Symphyta (преобразованные данные).

	Xl	*Xt*	Bl	Ag	Pg	Dp	Cb	Tt	Pl	*Xd*	*Pp*	Md	Cph	*Gs*	Ax	*Sc*	*Mm*	Sr	Xy	*Kt*	*Po*	Or	*Px*
Xl	X	*4*	2	–	–	–	–	–	0	*3*	*3*	–	–	*6*	1	*4*	*0*	–	–	–	–	–	*7*
Xt	*4*	X	4	*7*	*7*	*1*	*1*	*7*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Bl	2	*4*	X	19	16	13	13	16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ag	–	*7*	19	X	25	19	19	23	–	–	*3*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pg	–	*7*	16	25	X	25	26	27	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dp	–	*1*	13	19	25	X	26	28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cb	–	*1*	13	19	26	26	X	28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Tt	–	*7*	16	23	28	28	28	X	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pl	0	–	–	–	–	–	–	–	X	*6*	–	15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xd	*3*	–	–	–	–	–	–	–	*6*	X	*7*	*6*	–	*4*	*3*	*4*	*4*	–	–	–	–	–	–
Pp	*3*	–	–	*3*	–	–	–	–	–	*7*	X	*3*	–	–	*2*	*4*	–	–	–	–	–	–	–
Md	–	–	–	–	–	–	–	–	15	*6*	*3*	X	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cph	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	X	–	17	–	*0*	9	12	–	–	3	–
Gs	*6*	–	–	–	–	–	–	–	–	*4*	–	–	–	X	*9*	*11*	*4*	*1*	*1*	–	–	–	–
Ax	1	–	–	–	–	–	–	–	–	*3*	*2*	–	17	*9*	X	*17*	*8*	19	22	–	*4*	7	–
Sc	*4*	–	–	–	–	–	–	–	–	*4*	*4*	–	–	*11*	*17*	X	*11*	*11*	*17*	–	*4*	–	–
Mm	*0*	–	–	–	–	–	–	–	–	*4*	–	–	*0*	*4*	*8*	*11*	X	*8*	*13*	*0*	*13*	*4*	–
Sr	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	*1*	19	*11*	*8*	X	24	–	*8*	5	–
Xy	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12	*1*	22	*17*	*13*	24	X	*2*	*11*	8	–
Kt	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*0*	–	*2*	X	–	–	–
Po	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*4*	*4*	*13*	*8*	*11*	–	X	*1*	–
Or	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	7	–	*4*	5	8	–	*1*	X	–
Px	*7*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	X

Примечание. Курсивом выделены коэффициенты сходства между современными и вымершими или между двумя вымершими семействами. Положительные значения умножены на 100, отрицательные — заменены прочерками.

нение показывает резкую изоляцию Karatavitidae. Они сильнее обособлены от остальных Symphyta, чем, например, надсемейства Cephoidea и Orussoidea от Siricoidea. Karatavitidae — действительно своеобразная группа, вероятно, близкая к предкам высших перепончатокрылых (Apocrita), но отличия её от остальных сирикоидов всё же никак не больше, чем, например, у Cephidae или Orussoidea.

Таким образом, и таксономический анализ, и простое сравнение интерпретируют систему Symphyta в общих чертах так же, как и классические методы филогенетической систематики. В деталях обнаруживается ряд расхождений, причём в большинстве случаев таксометрическая оценка сходства кажется явно неправильной по сравнению с обычной, "классической". Число таких ошибок таксономического анализа несколько большее, чем для простого сравнения. Предыдущие эксперименты также не обнаружили каких-либо существенных преимуществ таксономического анализа. Напротив, некоторые его особенности, в частности, сближение сильно отличающихся и весьма своеобразных по своим признакам таксонов (сходство по оригинальности), а также объединение групп, конвергентно сходных хотя бы по отдельным, но редким признакам, для целей систематики нежелательны. Кроме того, таксономический анализ несравненно более сложен и трудоёмок, чем, например, простое сравнение. Поэтому его использование в таксономических исследованиях кажется неоправданным, если, конечно, не будут представлены новые доказательства его адекватности задачам систематики.

Литература

Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 504 с.

Вайнштейн Б.А. 1967. О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоол. журн. Т.46. № 7. С.981–986.

Вайнштейн Б.А. 1968. О числовой таксономии // Журн. общ. биол. Т.29. № 2. С.153–167.

Любищев А.А. 1958. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе. 167 с.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Расницын С.П. 1965. Применение таксономического анализа для сравнения биотопов по их фауне и населению // Журн. общ. биол. Т.26. № 3. С.335–340.

Смирнов Е.С. 1969. Таксономический анализ. М.: изд-во МГУ. 187 с.

Сокэл Р. 1968. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общ. биол. Т.29. № 3. С.297–315.

Шаталкин А.И. 1968. Коэффициенты сходства в таксономии // Научн. докл. высш. школы. Биол. н. № 7. С.124–133.

Шорыгин А.А. 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря // Зоол. журн. Т.18. № 1. С.27–51.

Benson R.B. 1938. On the classification of the sawflies (Hymenoptera, Symphita) // Trans. Roy. Soc. London. Vol.87. No.15. P.353–384.

Benson R.B. 1951. Handbook for the identification of British insects. Vol.6. 2a. London.

Kaesler R.L. 1966. Quantitative re-evaluation of ecology and distribution of recent Foraminifera and Ostracoda of Todos Santos Bay, Baja California, Mexico // Univ.of Kansas Palaeontol. Contr. No.10. P.1–50.

Lange R.T., Stenhouse N.S., Offler Ch.E. 1966. Experimental appraisal of certain procedures for the classification of data // Austral. J. Biol. Sci. Vol.18. No.6. P.1189–1205.

Rohlf E.J., Sokal R.R. 1965. Coefficients of correlation and distance in numerical taxonomy // Univ. Kansas Sci. Bull. No.45. P.3–27.

2.3. Филогения и систематика

Вопрос о том, в какой мере система организмов должна отражать и учитывать их филогенез, не относится к числу решённых. Существуют различные точки зрения на этот счет, в том числе и полярные. Согласно одной из них, именуемой фенетической систематикой, система должна основываться только на сходстве и различиях. Другая крайняя концепция, кладизм или филогенетическая систематика, требует, чтобы система точно отражала родственные отношения независимо от уровня сходства.

Чтобы разобраться в проблеме, нужно прежде всего понять цели и функции системы организмов. Попробуем это сделать.

Поскольку число одних только описанных видов, вероятно, превзошло миллион, а человек может одновременно оперировать лишь небольшим числом объектов (чаще всего называют цифру 7), очевидной целью систематики является организация необозримого многообразия жизни в обозримые группировки, с которыми можно было бы работать.

Поскольку разнообразие признаков и свойств организмов тоже необозримо велико, в функции систематики входит организация и этого многообразия. Это достигается выделением групп (таксонов) таким образом, чтобы их члены были максимально сходны друг с другом и максимально отличны от других таксонов по всем возможным признакам.

Такой принцип построения системы обеспечивает выполнение системой некоторых дополнительных, но не менее важных функций. Во-первых, это свёртка информации. Указывая, что данный вид относится, скажем, к роду лошадей и соответственно, отряду непарнокопытных, классу млекопитающих, типу хордовых и т. д., мы сообщаем о нём такую массу сведений о признаках, характерных для всех этих таксонов, по сравнению с которой подлежащие уточнению признаки данного вида лошадей составляют ничтожное меньшинство.

Во-вторых, это прогноз распределения ещё не изученных признаков ещё не открытых объектов. Мы можем сказать, что какой-нибудь мало изученный грызун, известный только по музейной шкурке и черепу, обладал постоянной температурой тела и безъядерными эритроцитами только потому, что он, бесспорно, относится к млекопитающим, обладающим этими признаками. Особенно наглядна эта прогностическая функция систематики в случае ископаемых, свойства которых мы реконструируем, опираясь, прежде всего, на их систематическую принадлежность и вообще аналогии с современными организмами. Прогностичность является мерилом качества системы. Если изучение каждого нового признака и описание новых таксонов лишь подтверждает и уточняет систему, значит, она хороша. Если же изучение и описание каждого нового вида заставляют перестраивать систему, значит, она никуда не годится.

Ещё одна важнейшая функция системы состоит в том, что она служит междисциплинарным языком, объединяющим все направления изучения и использования живых организмов. Существуют частные, служебные классификации организмов, такие, как деление на водных и сухопутных, почвенных, наземных и летающих, деревья, кустарники и травы, ветро- и насекомоопыляемые, и т. п., полезные в конкретных исследованиях и применениях. Систематика связывает эти частные системы и обеспечивает взаимопонимание исследователей и практиков, и делает это тем лучше, чем более сходны между собой члены каждого таксона по всем своим признакам и чем чётче эти таксоны разграничены.

Итак, цель систематики состоит в выделении групп — таксонов, максимально сходных внутри себя по всей совокупности признаков и максимально чётко разграни-

---

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

ченных по этим признакам. Эта цель предопределяет многие свойства системы, например, её форму, которая могла бы быть не только иерархической, но и комбинативной либо параметрической.

Комбинативная система — это многомерная решётка, ячейки которой занимают таксоны, характеризующиеся определённым сочетанием признаков и свойств. Подобные таксоны, казалось бы, должны соответствовать сформулированным здесь требованиям, тем не менее, комбинативная система на практике последовательно не применима. Её использование оправдано лишь в том случае, когда признаки слабо скоррелированы и встречаются в самых различных сочетаниях, так что значительная часть ячеек многомерной решётки оказывается заполненной. Мы знаем, что это не так, что, например, шёрстный покров исключает присутствие хлорофилла, цветка, коньюгации, наружного скелета, более чем двух пар ног, и т. д. и т. п. Поэтому, комбинативная система будет крайне избыточной и потому непрактичной. Кроме того, для определения места таксона в этой системе необходимо перечислять многие тысячи его существенных признаков. Наконец, даже свёртывание информации, не говоря уже о прогнозе, здесь весьма затруднительно.

Параметрическая система строится таким образом, что все свойства её объектов определяются значением одного или немногих ведущих параметров. Хороший пример параметрической системы — таблица Менделеева. Она построена в виде решетки и кажется комбинативной, но это не так, поскольку все свойства элементов определяются единственным параметром — зарядом ядра.

Параметрическая система такого рода очень экономична и прогностична, применение её в систематике весьма заманчиво, но обычно утверждают, что подходы к её реализации здесь совершенно не ясны. В действительности ситуация гораздо интереснее. Существующая система в немалой степени уже согласована с определённым параметром, именно со степенью родства, и вопрос состоит как раз в том, следует ли увеличивать это соответствие, и если следует, то каким образом.

Соответствие системы филогенезу, как показывает история систематики, возникает непроизвольно, в результате одного только изучения сходств и различий. Система любой группы первоначально строится фенетически, на основе сходств и различий её членов, и лишь затем, часто после большого перерыва, следует изучение её эволюции. Однако выяснение филогенеза обычно ведёт лишь к уточнению системы и редко заставляет её глубоко перестраивать. Причина этого состоит, видимо, в том, что в такой сложной системе, как организм, предшествующее состояние в сильной степени предопределяет возможные направления дальнейших изменений, так что свойства организмов очень во многом определяются их историей. Частично это связано с тем, что признаки предков часто глубоко включены в системы онтогенетических корреляций, что в большой степени затрудняет их утрату и изменение по сравнению с более молодыми признаками. Это дополнительно усиливает историчность системы. На фенетическом уровне это проявляется в виде запретов на сочетание определённых признаков, в существовании тех многочисленных пустот в комбинативной системе, о которой я говорил.

Сказанное относится преимущественно к высшим организмам. С низшими и, прежде всего, с прокариотами положение может оказаться иным. Во всяком случае, хороший их знаток Г.А. Заварзин утверждает, что любая осмысленная система, например, будет очень далека от схемы филогенеза, восстанавливаемого по последовательности оснований ДНК. Ему виднее, и то, что будет сказана дальше, не претендует на универсальность.

Итак, система должна описывать и предсказывать распределение сходств и различий. В то же время, по крайней мере у высших организмов, система в определённой степени изоморфна филогенезу. Следует ли увеличивать эту степень? Как уже упоми-

налось, существуют разные точки зрения на этот счёт. Фенетики утверждают, что не следует. Если два вида конвергировали настолько, что стали сходны почти по всем признакам, что нам с того, что они происходят от разных родов? От этого они не становятся более разными. Рассуждение логичное, но его посылки, насколько известно, ни разу не были подтверждены фактами. Фактов конвергенции по отдельным признакам сколько угодно, но такие примеры, чтобы две группы по всей совокупности признаков стали более сходными, чем их предки, по-видимому, среди высших организмов не известны.

С другой стороны, мы знаем лишь малую долю сходств и различий организмов, и описаны далеко не все виды даже из числа ныне существующих. Поэтому задача системы состоит не только и даже не столько в описании распределения признаков, сколько в его предсказании. А с этой точки зрения *a priori* не известно, что обладает большей прогностической ценностью — родственные связи или известный на сегодняшний день набор признаков. История систематики свидетельствует скорее против фенетиков и в пользу большей прогностичности филогенеза. Действительно, существует немало примеров, когда группа, считавшаяся единой, оказалась полифилетичной. Это привлекало к ней внимание, и дополнительные исследования часто обнаруживали, что и сходство её членов было поверхностным, что её следует разделить не только из-за полифилии, но и из-за существования важных различий в признаках. Так из грызунов были выделены зайцеобразные, из парнокопытных — мозоленогие, из неполнозубых — ящеры и трубкозубы, так были расчленены первичнобескрылые насекомые, клещи и так далее. В ближайшем будущем та же судьба может постигнуть китов, тюленей, млекопитающих и рептилий в целом, бескилевых птиц и, вероятно, многих других. Так что родство при построении системы учитывать следует, вопрос лишь в том, как именно это делать.

Крайнюю позицию здесь занимают кладисты, последователи немецкого энтомолога Геннига (Willi Hennig, 1913–1976), выдвинувшего концепцию так называемой филогенетической систематики. Правильнее было бы говорить о генеалогической, а не филогенетической систематике, поскольку в филогенезе меняется не только степень родства, но и масштаб различий, но с предложенным названием уже ничего не поделаешь. В кладизме, как в генеалогии, учитывается только степень родства. Генеалогические отношения двоюродных братьев не зависят от того, похожи они или нет, и определяются только тем, что пара их общих предков существовала за два поколения до них. То же и в кладистической системе, только в качестве аналога рождению и смене поколения здесь принимается момент дивергенции предковой группы.

Кладизм пользуется, особенно за рубежом, большой, и, на мой взгляд, совершенно необъяснимой популярностью, поскольку последовательное его применение невозможно. Рассмотрим схему (рис. 1). Согласно Геннингу, в одном таксоне могут быть объединены группы 2+4+6+7; 4+6+7 и 6+7; но не 2+4 и 6+7; 4+6, 2 и 7 (их предки,обозначенные цифрами 1, 3 и 5, пока не учитываются). Это значит, что один таксон не может быть предком другого таксона того же или более высокого ранга. Данная схема изображает в первом приближении филогенез рептилий и птиц, где 2+4+6 — рептилии, 4+6 — архозавры, 6 — динозавры,

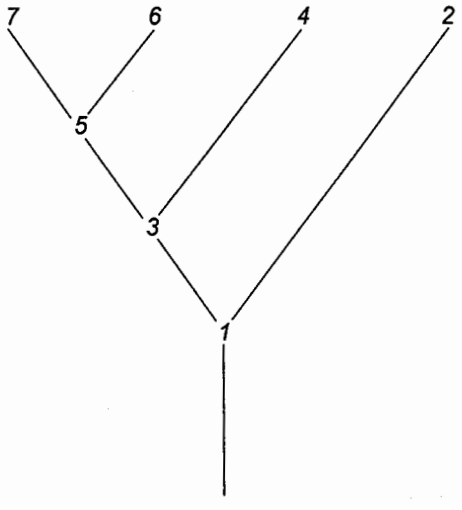


Рис. 1. Произвольная генеалогическая схема (пояснения в тексте).

7 — птицы. Тогда по Геннингу птицы не могут быть не только самостоятельным классом, но и чем-то бульшим, чем ещё один отряд динозавров. Аналогично, если многоклеточные произошли от жгутиковых, они будут только подчинённым таксоном этого класса. Но ведь предком всех или многих многоклеточных были не все жгутиковые, а какой-то определённый вид жгутиковых. Он, конечно, не известен, но какие-то из известных видов генеалогически наверняка ближе к многоклеточным, чем к другим жгутиковым. Соответственно, кладист объединит их с многоклеточными и отделит их от других жгутиконосцев, но вряд ли такая система будет успешно выполнять свои функции. В общем, кладизм совершенно несовместим с предположением, что какой-либо таксон, кроме вида, может быть чьим-нибудь предком.

Есть ещё один неприятный аспект кладизма. Если в генеалогии на той же схеме 6 и 7 — виды одного рода, и если мы последовательны, 4 — не третий вид, а другой род, причем не монотипический, а просто род без видов. Соответственно 2 — это семейство без родов и видов. Нельзя сказать, что никому из кладистов это не приходило в голову. Во всяком случае сам Геннинг в конце концов просто отказался от указания рангов таксонов. Очень удобно: 2 — насекомые в узком смысле, 2.2.2 — крылатые, 2.2.2.2.4 — насекомые с полным превращением, 2.2.2.2.4.6 — мекоптероиды, 2.2.2.2.4.6.1.2 — бабочки, и т. д. (взято из Hennig, 1969). Причём нумерация меняется с изменением схемы филогенеза в любом месте.

Так что оставим кладизм кладистам и попытаемся всё-таки учесть в системе и родство, и сходство, что уже давно делают систематики с большим или меньшим успехом.

Учёт родства и сходства при построении системы практически осуществляется соблюдением требований монофилетичности таксона и сходства его членов. Оба эти критерия трактуются по-разному и нуждаются в уточнении и чёткой формулировке.

Существует три различных интерпретации понятия монофилии. Одна из них принадлежит кладистам, которые считают монофилетичным таксон, включающий всех потомков своего первого представителя, и только их. Из этого определения следуют многие из упоминавшихся недостатков системы (отказ от учёта сходства, невозможность существования предковых таксонов), так что использовать его на практике невозможно.

Остаются широкая и узкая монофилия. Узкая монофилия (Геннинг её называет парафилией) часто определяется как происхождение всех членов таксона от общего предка, но это неверно, поскольку общей предок был когда-то, по-видимому, у любых двух видов, например, у яблони и человека. Фактически имеется в виду происхождение таксона от ближайшего предка единым стволом, но более точно монофилию можно определить несколько иначе: монофилетическим будет таксон, ближайший общий предок всех членов которого по своим признакам также является членом этого таксона (на рис. 1 таксон 2+4 монофилитичен, если его предки 1 и 3 включаются в его состав).

Широкая монофилия допускает существование нескольких стволов, соединяющих таксон с его предковой группой, и отличается от полифилии только тем, что требует, чтобы ранг предкового таксона был ниже или, по другим определениям, не выше, чем ранг данного таксона. В противном случае таксон считается полифилетическим. И при широкой монофилии, и при полифилии ближайший общий предок таксона принадлежит другому таксону.

Таким образом, широкая монофилия ближе к полифилии, чем к узкой монофилии. При этом статус широко монофилетичного таксона зависит от того, какой ранг приписывается предковому таксону, и повышение его ранга превращает таксон-потомок из широко монофилетичного в полифилетичный. Поскольку ранг таксонов определяется менее надёжно, чем их объём, это создаёт значительные неудобства при применении концепции широкой монофилии. Вообще же широкая монофилия — это просто стыдливая полифилия, и использовать её едва ли имеет смысл.

Итак, мы остановились на узкой монофилии (далее будем говорить просто о монофилии) и получили строгое её определение (ближайший общий предок есть член того же таксона). Попытаемся теперь оценить уровень сходства, необходимый для объединения группы видов в таксон.

Очевидно, что члены хорошего таксона должны быть более сходны друг с другом, чем с членами других таксонов, но что это означает более точно? Прежде всего, нужно остановиться на способе оценки сходства. Обычно его оценивают интуитивно, и этот способ неплохо себя зарекомендовал. Разные систематики, работая с одной и той же группой, часто приходят к близким результатам, различающимся лишь в деталях. В то же время фенетики разработали разнообразные количественные методы оценки сходства, объединяемые под названиями "нумерическая" или "числовая" таксономия или "таксометрия". Эти методы не столь уж хороши, как утверждают их энтузиасты, поскольку результаты таксометрии обнаруживают примерно такой же или даже больший разброс, чем традиционные методы. Объективность таксометрии также немногим выше, чем традиционная систематика, так как отбор признаков и выбор метода расчёта и здесь остаются субъективными. Однако для наших целей удобно исходить из того, что сходство может быть оценено количественно, и полезно воспользоваться некоторыми достижениями таксометрии.

Предположим, что нам нужно построить систему какой-либо группы и что мы рассчитали значения сходства между всеми её членами. Тогда мы можем изобразить таксономическую структуру группы графически (рис. 2). Пример вымышленный, но достаточно реалистичный. Число линий между парами видов соответствует определённым уровням сходства (чем больше линий, тем выше сходство). Как разделить эту группу на подчинённые таксоны, какой выбрать критерий? Напрашивается ответ, что любые два члена таксона должны быть более сходны друг с другом, чем члены любых других таксонов. Такой таксон будет отвечать определению конгрегации по Смирнову (1969). Однако это очень жёсткое требование, и в нашем примере, как и в очень многих реальных случаях, конгрегации выделить не удаётся (точнее здесь можно выделить конгрегацию 8+9, но это не облегчает разделение группы на таксоны). Более мягкие требования выдвигает определение таксона-континуума: члены такого таксона могут быть расположены в простую или разветвлённую цепь таким образом, чтобы сходство между любыми двумя соседними членами цепи было больше, чем между любыми членами этого и других таксонов. Таксоны-континуумы можно выделить, по-видимому, во всех случаях. Для этого нужно просто разорвать слабые связи на схеме таксономических отношений. В нашем примере, опустив одинарные связи, мы получаем континуумы 1–4, 5–7, 8–9 и монотипический таксон 10. Понятие континуума оказывается, таким образом, достаточно практичным и в то же время чётким, чтобы рекомендовать его к использованию. В сочетании с определением монофилии оно даёт определение таксона как монофилетического континуума, т. е. таксона, образующего и исчерпывающего континуум с определённым нижним уровнем сходства и включающего в свой состав общего предка всех своих членов. При этом не важно, реконструирован ли этот предок или реально известен,

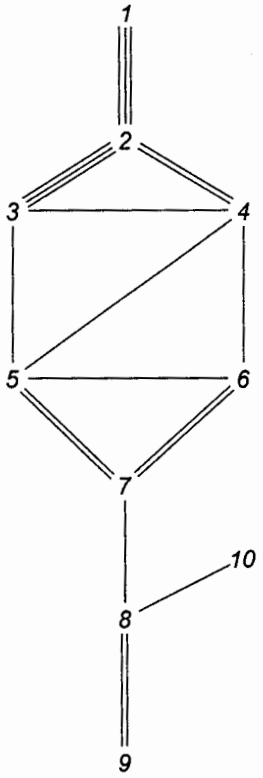


Рис. 2. Таксономическая структура произвольного таксона

и насколько хорошо известны его признаки. Таксон характеризуется не только степенью сходства между его членами, но и их общими признаками, диагнозом. Достаточно, если включение общего предка не вызовет столь существенного расширения диагноза, чтобы таксон перестал отличаться от других таксонов. Детальная разработка филогенетической схемы таксона также не необходима для установления монофилии таксона.

Определение таксона как монофилетического континуума может служить основой для построения системы, лишённой недостатков фенетического и кладистического подходов. Такую систему можно было бы назвать филогенетической, если бы это название не было уже использовано кладистами. Поэтому приходится использовать другие, менее удачные названия — такие как эволюционная либо филетическая.

Понятия континуума есть иначе сформулированный принцип гиатуса, согласно которому таксоны должны разделяться по разрывам (гиатусам) в спектре изменчивости анализируемой группы (на рис. 2 гиатусам соответствуют одинарные связи, не дублируемые косвенно двойными и тройными). В этой связи необходимо обсудить ещё одну трудность, имеющую отношение к проблеме филогении и систематики. Система дискретна, а эволюция непрерывна, следовательно, гиатусы обязаны своим существованием неполноте геологической летописи и исчезают по мере заполнения её пробелов. Это часто повторяемое утверждение в принципе справедливо, но сильно преувеличивает реальные трудности. Эволюция хотя и непрерывна, но весьма неравномерна, и этапы её ускорения вызывают закономерные пробелы в летописи, со временем сужающиеся, но редко обнаруживающие тенденцию к заполнению. На собственном опыте могут сказать, что изучение богатейшей, но ранее почти не известной мезозойской фауны перепончатокрылых насекомых, продолжавшееся двадцать лет, показало существенно большее разнообразие этих насекомых, чем было известно. Было описано более двух десятков вымерших семейств, что почти на треть увеличило общее их число. При этом гиатусы между многими семействами, надсемействами и даже подотрядами весьма заметно сузились, но лишь в редких случаях они исчезли. По-видимому, нет оснований опасаться, что успехи палеонтологии будут постоянно сводить на нет результаты таксономических исследований.

Таким образом, анализ проблемы даёт нам основания надеяться, что систематика, опирающаяся на концепцию таксона как монофилетического континуума, будет успешно справляться со стоящими перед ней задачами.

2.4. Паратаксон и параноменклатура

Афоризм Карла Линнея, согласно которому не признак определяет род, а род определяет признак (Станков, 1958: 65), поныне остается едва ли не лучшей из кратких характеристик хорошего таксона. Действительно, млекопитающие не перестали быть млекопитающими после того, как возникли серьёзные сомнения в диагностичности тех признаков, которые ранее считались для них самыми характерными (млечные железы, шерстный покров и др.). Правда, на вопрос, чем же, если не признаком, определяется род, Линней отвечал иначе, чем делаем мы. Ссылаясь на "природу растения", он, вероятно, имел в виду план творения или идею рода (в духе Платона), т. е. в современной интерпретации что-то вроде архетипа. Мы более осторожны. Я, например, полагаю, что естественный таксон определяется отношениями его членов, превращающими таксон в некоторое единство (например, в сгущение точек, изображающих членов таксона, в полном пространстве признаков и свойств; подробнее см. Расницын, 1983), причём каждый конкретный таксон через своё название привязан к номенклатурному типу. Поэтому с точки зрения таксономической номенклатуры таксон понимается как совокупность особей (групп особей), объём и границы которой в последнем счёте определяются отношением особей и их групп к произвольно (в соответствии с правилами, сведёнными в кодексах номенклатуры) выбранному номенклатурному типу этого таксона — носителю его названия (International..., 1985, ст. 35c, 42c, 45c). Практически, конечно, при отнесении особи к тому или иному таксону исследователь опирается на признаки таксона, а не его типа, но эти признаки согласно кодексам должны выбираться так, чтобы диагноз таксона во всех случаях не противоречил признакам номенклатурного типа.

С учётом иерархичности системы организмов очевидными свойствами таксона помимо типифицированности, во-первых, оказывается фиксированность его места на каждом из вышестоящих таксономических уровней: вид должен принадлежать определённому роду, род — семейству и т. д. Во-вторых, положение таксона в системе должно быть уникальным, исключающим множественное подчинение таксона, при котором виды одного рода могли бы принадлежать разным семействам, а особи, в действительности конспецифичные, но относящиеся к разным полам, стадиям развития, формам изменчивости и т. п., равно как и разные изолированные части особей одного вида, могли бы классифицироваться как принадлежащие разным видам, родам и т. д. Уникальность положения таксона в системе исключает также существование равноправных параллельных систем, например для самцов и самок, личинок и взрослых животных, семян и пыльцы растений и т. д. (речь не идет о конкурирующих, альтернативных системах, пусть даже построенных с акцентом на признаки разных полов или разных частей тела, но претендующих каждая на большее, чем другая, приближение к естественной системе данной группы организмов).

Помимо такого рода таксонов на практике существуют таксоны особого статуса, не удовлетворяющие каким-либо из трёх основных требований таксономической номенклатуры (типифицированности, полной представленности в иерархии и уникальности таксономического положения). Проблеме таких таксонов посвящен целый ряд работ [см., например (Родендорф, 1959; Мейен, 1983), серию статей и заметок в Bulletin of Zoological Nomenclature за 1979–1981 гг.] и многие публикации в журнале "Taxon", но здесь нет особой нужды входить в историю проблемы.

Международные кодексы номенклатуры признают некоторые формы таксонов особого статуса [(International..., 1985, ст. 3 (2); 16; 42b (I)], но не решают проблему в

Расницын А.П. 1986. Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. № 3. С.11–21.

целом, а содержащиеся в кодексах регламентации во многом противоречивы. Действительно, в упомянутом пункте зоологического кодекса [ст. 42b (I)] утверждается, что "сборные группы и ихнотаксоны (таксоны, предложенные для следов деятельности организмов — *A. P.*) в ранге группы рода не нуждаются в типовых видах" (перевод кодекса здесь и далее мой — *A. P.*), а в следующем, уже процитированным нами пункте [ст. 42c] сказано, что применение названия определяется ссылкой на его номенклатурный тип, что равносильно запрету сборных групп и ихнотаксонов. Противоречия, содержащиеся в ботаническом кодексе, обсуждаются ниже.

Неудовлетворительность ситуации с таксонами особого статуса трудно считать неожиданной по крайней мере в зоологии, где такие таксоны традиционно считаются чем-то редким и крайне нежелательным. В целом (как в зоологии, так и в ботанике) они действительно не слишком многочисленны, но в некоторых специфических областях (палеонтология, паразитология, микология) отказ от их использования грозит большой потерей информации об объектах, имеющих важное стратиграфическое, медицинское или агро-, лесохозяйственное значение. Использование таких таксонов неизбежно, но при неполной регламентации кодексами это ведёт к номенклатурному разнобою и самодеятельности. В палеонтологии, например, в принципе однотипные группировки в одних случаях обозначают как специальные таксономические категории (ихнотаксоны в ихнологии, в частности "индузироды" и "индузиподроды" в систематике ископаемых домиков, построенных личинками насекомых–ручейников (Вялов, Сукачева, 1976), турмы, антетурмы и т. п. в палинологии, формальные роды и недавно отменённые орган-роды в систематике макроостатков растений, и т. д.). В других случаях берут в кавычки название таксона (Белокрыс, 1984) либо таксономической категории (Пономаренко, 1985), в третьих — просто оговаривают статус таксона при описании в преамбуле. Порой дело доходит до разработки специальных кодексов номенклатуры (Sarjeant, Kennedy, 1973).

Этот разнобой неудобен, хотя и не опасен. Более того, он даже полезен как способ поиска оптимальных форм работы с "неполноценными" таксонами. Опасно порождённое негативным отношением к таким таксонам желание представить их нормальными, полноценными. Удивительно, например, стремление многих специалистов по конодонтам [изолированным микроскопическим элементам скелета каких-то древних, в основном палеозойских животных, возможно, щетинкочелюстных (Briggs et al., 1983)] показать полноценными таксоны этой загадочной группы (Melville, 1981a,b; более здравый подход см. у Барскова, 1984). Ещё более демонстративна ситуация с современным родом *Laberius* Kieffer (перепончатокрылые насекомые семейства Dryinidae). Этот род был описан (под названием *Labeo* Hal., nomen praeoccupatum) как обычный таксон, но затем был использован как сборная группа для самцов триб Dryinini и Gonatopodini (Kieffer, 1914). Эти трибы характеризуются сильным половым диморфизмом, причём их система построена по признакам самок, а самцов, если они не ассоциированы с самками экспериментально, до последнего времени не удавалось определить даже до трибы. Однако в последней ревизии семейства (Olmi, 1984) её автор отказался от такой интерпретации рода *Laberius* и свёл его в синонимы рода *Dicondylus* Haliday. При этом один из вымерших видов, описанный в составе *Laberius*, понимаемого как сборная группа (Н. Пономаренко, 1981), был переведён в род *Dryinus* Latreille с указанием, что единственный экземпляр этого вида сохранился "настолько плохо, что не позволяет отнести его к какому-либо роду семейства Dryinidae" (Olmi, 1984: 751). Тем самым *Dryinus* (типовой род семейства) был превращён фактически в сборную группу (в смысле International..., 1985), хотя цель автора была явно обратной — избавиться от неполноценного таксона.

Таким образом, проблема таксонов, не удовлетворяющих тем или иным правилам номенклатуры, представляется весьма актуальной. Поэтому попытаемся более детально проанализировать природу и формы таких таксонов.

Особый статус таксона в номенклатуре обусловлен неполнотой его характеристики — отсутствием данных, необходимых для уточнения его положения в системе, что в свою очередь связано обычно с фрагментарностью или плохой сохранностью материала (нет данных о частях тела, стадиях развития или формах внутрипопуляционного полиморфизма, несущих таксономически важные признаки). В наиболее благоприятном варианте характеристика таксона хотя и не позволяет определить его принадлежность к ближайшим по рангу старшим таксонам, но достаточна для того, чтобы отличить его, пусть по второстепенным признакам, от всех других членов того старшего таксона, принадлежность к которому для данного таксона ясна. Например, вымерший род *Baissobius* A. Rasn., описанный среди перепончатокрылых насекомых подотряда Apocrita, "обладает своеобразным типом редуцированного жилкования, не встречающимся, насколько известно, у других Hymenoptera" (Расницын, 1975: 128), причём его жилкование достаточно своеобразно, чтобы затруднить определение систематического положения насекомого (другие важные признаки на ископаемом не видны), но оно недостаточно своеобразно, чтобы оправдать выделение особого семейства. Таким образом, это типичный случай таксона неясного положения (taxon *incertae sedis*). Такой таксон внешне подходит под определение формального рода, принятое ботаниками (Международный..., 1980, ст. 3), хотя реальное содержание этого понятия в палеоботанике существенно иное (см. ниже). Таксоны неясного положения лишь минимально дефектны, поскольку удовлетворяют требованию типифицированности и уникальности таксономического положения.

Существенно более дефектны таксоны, лишённые хотя бы одного из двух указанных свойств. Практически речь идёт в первую очередь об уникальности таксономического положения, которая представляет собой, по-видимому, самое важное свойство нормального таксона. Не случайно, все пять признаков своеобразия ископаемого материала, сформулированные С.В. Мейеном (1983; Meyen, Traverse, 1979), сводятся в действительности к нарушению этого требования. По той же причине трудно представить себе ситуацию, в которой возникла бы нужда отступить от другого требования (типифицированности таксона), если сохраняется уникальность таксономического положения. Строго говоря, такие аномальные таксоны (с уникальным положением в системе, но не типифицированные) существуют и достаточно многочисленны — это старшие таксоны (в основном группы отряда и выше). Однако их не типифицированность обусловлена лишь достойной сожаления традицией (Родендорф, 1977; Расницын, 1982; Старобогатов, 1984), и их существование несомненно представляет собой временное явление.

Таксон, положение которого в системе не предполагается уникальным, будем называть паратаксоном (parataxon). Правда, опубликованное определение (Melville, 1979: 11–14) трактует паратаксон только как таксон в частных системах для изолированных органов и частей тела животных. Однако это ограничение представляется искусственным: как будет видно далее, такой паратаксон не отличается принципиально от ихнотаксона или таксона в частной системе для особей определённого пола или стадии развития.

Можно выделить три основных типа паратаксонов, фактически используемых в практике систематиков. В наиболее благоприятных случаях мы можем оперировать этими таксонами как обычными: типифицировать их и считать обладающими уникальным таксономическим положением, но только в определённых рамках, в пределах некоторой частной системы, вне которой эта уникальность не предполагается всегда соблюдающейся. Например, род, установленный для листьев ископаемых растений, вряд ли содержит виды, входящие одновременно в какие-либо другие подобные роды (хотя при значительной изменчивости листьев и это не исключено), но весьма вероятно, что многие его виды фигурируют (под другим названием, конечно) также в родах, установленных для ископаемых семян, пыльцы и древесины. Такие роды палеоботаники до

случае невелик, но следует учитывать, что средняя величина ошибочных значений таксономического отношения всегда много выше, чем для коэффициентов простого сравнения. Поэтому можно сделать вывод, что на данном материале оба метода выделяют конгрегации положительных связей примерно с равным успехом.

Обратимся теперь к рис. 5, который отражает не только конгрегации, но и континуумы (цепи форм, в которых сходство любых соседних членов выше сходства членов разных континуумов), и притом не для какого-то одного, в данном случае нулевого уровня, а для разных уровней связей. Рисунок показывает, что отношения современных семейств оба метода отражают почти одинаково хорошо. Различие касается по существу только надсемейств Cephoidea и Orussoidea, которые с точки зрения таксономического анализа столь же сходны друг с другом, как и с Siricoidea. Простое сравнение, напротив, указывает на их большую близость к Siricoidea, чем друг к другу. В действительности Cephoidea и Orussoidea во многих отношениях оказываются крайними членами морфологического ряда. Такое их сближение, которое показывает таксоно-

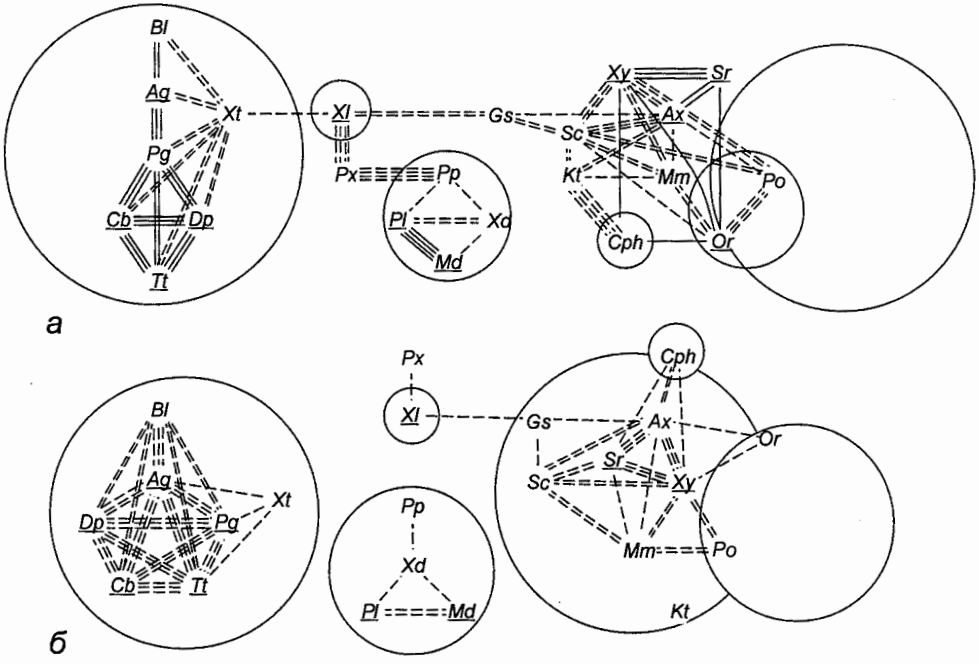


Рис. 5. Таксономическая структура подотряда низших перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera, Symphyta): *а* — таксономические отношения, *б* — простое сравнение. Связи между современными семействами изображены сплошными линиями, связи вымерших семейств — прерывистыми линиями. Надсемейства выделены окружностями. Современные семейства подчеркнуты. Состав надсемейств: Xyeloidea — Xyelidae (*Xl*); Tenthredinoidea — Blasticotomidae (*Bl*), Argidae (*Ag*), Cimbicidae (*Cb*), Diprionidae (*Dp*), Pergidae (*Pg*), Tenthredinidae (*Tt*), *Xyelotomidae (*Xt*); Megalodontoidea — Megalodontidae (*Md*), Pamphiliidae (*Pl*), *Parapamphiliidae (*Pp*), *Xyelydidae (*Xd*); Cephoidea — Cephidae (*Cph*); Siricoidea — Anaxyelidae (*Ax*), *Gigasiricidae (*Gs*), *Karatavitidae (*Kt*), *Myrmiciidae (*Mm*), *Sepulcidae (*Sc*), Siricidae (*Sr*), Xiphydriidae (*Xy*); Orussoidea — Orussidae (*Or*), *Paroryssidae (*Po*); Superfamilia incertae sedis — *Pararchexyelidae (*Px*). Звёздочками отмечены вымершие семейства.

Таблица 6.
Пример распределения признаков пяти видов, при котором все коэффициенты простого сравнения равны 60.

Виды	Признаки				
	А	Б	*В*	*Г*	*Д*
1	–	+	+	+	+
2	+	–	+	+	+
3	+	+	–	+	+
4	+	+	+	–	+
5	+	+	+	+	–

мический анализ, возможно лишь в результате упоминавшегося ранее эффекта сближения крайних вариантов (сходство в оригинальности).

Таксономический анализ указывает также на преимущественное сходство Orussidae с Siricidae, с которыми их объединяет гораздо меньше признаков, чем, например, с Xiphydriidae. Здесь, видимо, снова сказывается сходство в оригинальности.

Взаимоотношения хуже изученных вымерших семейств Symphyta оба метода отражают значительно менее точно. Это подтверждает справедливость высоких требований к числу признаков, необходимому для таксометрических исследований. К сожалению, многие отечественные таксометристы, в особенности последователи Е.С. Смирнова, недостаточно учитывают эти требования.

Основные расхождения между таксометрическими данными и результатами филогенетического анализа системы Symphyta касаются границ надсемейств Megalodontoidea, Cephoidea, Siricoidea и Orussoidea. Таксономический анализ даёт четыре таких несовпадения.

1. Parapamphiliidae оказываются много ближе к Parachexyelidae (семейство неясного положения), чем к другим Megalodontoidea. Фактически эти формы имеют мало общего, кроме нескольких независимо унаследованных от общего предка примитивных признаков. Оба семейства, особенно второе, известны по очень малому числу признаков, что и позволило, видимо, упомянутым чертам сходства оказать неожиданно сильное влияние на результат. Впрочем, такой вывод о положении Parapamphiliidae делает только таксономический анализ, а простое сравнение на том же материале сближает это семейство с другими Megalodontoidea.
2. Таксономические отношения Gigasiricidae одинаково близки с Xyeloidea и Siricoidea. Это семейство действительно занимает промежуточное положение между ними, но если с Xyelidae их объединяют примитивные особенности, то с сирикоидами — общие специализации. Поэтому классические методы таксономии легко позволяют отнести Gigasiricidae к сирикоидам, а таксономический анализ, равно как и простое сравнение, не дают определённого решения.
3. Karatavitidae ближе к Cephoidea, а 4) Myrmiciidae — к Orussoidea, чем к остальным сирикоидам. В обоих случаях объединение их вызвано довольно редкими в пределах Symphyta конвергенциями, касающимися редукции некоторых структур (механизма фиксации крыльев в покое — в первом случае, и дистального жилкования крыльев — во втором). Конвергенция в этих случаях захватывает немногие структуры, что и позволяет при обычном подходе сделать вывод о вторичности сходства Karatavitidae — Cephidae и Myrmiciidae — Orussoidea по упомянутым признакам.

Результаты простого сравнения расходятся с филогенетической системой Symphyta в трех случаях: 1) Gigasiricidae, по коэффициентам простого сравнения, как и в таксономическом анализе, одинаково близки к Xyeloidea и Siricoidea; 2) Paroryssidae ближе к некоторым сирикоидам, в частности к Xiphydriidae и Myrmiciidae, чем к Orussidae. Фактически это промежуточная форма между примитивными сирикоидами типа Xiphydriidae и Orussidae, но опять-таки с первыми их объединяют примитивные признаки, а со вторыми — общее направление специализации, что и позволяет отнести Paroryssidae к Orussoidea. Сходство Paroryssidae и Myrmiciidae, как и в случае таксономического анализа, в основном проявляется в конвергентной редукции жилкования; 3) простое срав-

недавнего времени называли орган-родами, а после отмены этой категории их нередко именуют формальными родами, хотя, согласно букве кодекса (Международный..., 1980, ст. 3), это совсем другое понятие. По определению, формальный род (forma-genus) — это просто таксон неясного положения, именно род ископаемых растений, не отнесённый к определённому семейству (определение, само по себе неудачное: если такой род относится к какому-либо, пусть столь же формальному семейству, то внешне он становится обычным таксоном).

Формальные таксоны на практике понимаются значительно шире этого определения. Принятый в русском издании кодекса перевод forma-genus (формальный род) не вполне удачен, ему ближе отвечает термин "форм-род". Представляется целесообразным разделить понятие forma-genus и формальный род (genus formalis), применяя первое из них в точном соответствии с формулировкой ботанического кодекса, а второе использовать для обсуждаемой категории паратаксонов (taxon formalis). Зоологический кодекс признает только одну категорию формального таксона — ихнотаксон [International..., 1985, ст. 42 (I)], но в отличие от ботанического кодекса требует отказа от типификации ихнотаксонов (но почему-то не других аналогичных категорий; о сборных группах, по кодексу также не типифицируемых, речь пойдет ниже). Это решение мне кажется недоразумением: типификация здесь, как и везде, только полезна, нужно лишь быть последовательным в понимании того, что система паратаксонов — это совершенно самостоятельная система, параллельная обычной и номенклатурно связанная с ней только законом гомонимии, но не законом приоритета. Поэтому даже обнаружение и идентификация (определение места в системе) животного, оставившего след, выбранный в качестве голотипа типового вида данного ихнотаксона, не должно влиять на валидность ни ихнотаксона, ни таксона, к которому отнесено соответствующее животное, так же как в случае родов, предложенных для разных частей вымерших растений.

Следующая форма паратаксона — не типифицируемый таксон, в отличие от Линневого рода определяемый только признаками его диагноза ["Род (*Flichea* Handlirsch. — *A. P.*) понимается как формальное объединение изолированных надкрылий жуков без отчётливых борозд на верхней стороне и с заметной вырезкой посредине наружного края" (Пономаренко, 1985: 76)]. Не типифицированный таксон — это, по существу, тот же формальный таксон, но искусственно детипифицированный и тем самым выведенный из-под юрисдикции кодекса номенклатуры (поскольку кодекс регламентирует применение названия с ссылкой на тип, см. выше). В действительности ничто не мешает выделению номенклатурного типа в таком таксоне, а так как преимущества метода типа доказаны всей историей таксономии как бесспорные, не типифицированный таксон можно считать излишней категорией, полагая необходимым выделение типов во всех ещё не типифицированных таксонов, включая ихнотаксоны.

Сказанное целиком относится и к не типифицированным названиям старших таксонов (рангом выше группы семейства, а в ботанике и к некоторым семействам), несмотря на то, что их не типифицированность обусловлена не неполнотой характеристики, а традицией. В последнее время вслед за многими ботаниками уже и некоторые зоологи приходят к мнению, что эта традиция представляет анахронизм и требует скорейшего преодоления (Родендорф, 1977; Расницын, 1982; Старобогатов, 1984) и что на этом пути существует только одна реальная трудность — необходимость замены многих привычных названий.

Наконец, к последнему типу паратаксонов относятся наименее "интересные", слабее всего охарактеризованные группы, вся характеристика которых состоит в указании принадлежности определенному старшему таксону ["Формальный род (*Carabilarva* Ponom. — *A. P.*) предложен для мезозойских карабоидных личинок, семейственная принадлежность которых не установлена" — Пономаренко, 1985: 58)]. Из упоминавшихся

выше случаев сюда же относятся *Laberius* (в интерпретации Kieffer, 1914; Н. Пономаренко, 1981) и *Dryinis* (в интерпретации Olmi, 1984). Судя по приведённым примерам (таксоны, объединяющие паразитических червей на стадиях развития, для которых при современном состоянии систематики невозможно определение точнее чем до семейства, отряда и т. д.), именно такую форму неполноценных таксонов зоологический кодекс называет сборной группой [International..., 1985, ст.42b (I)]. Этой терминологии мы и будем следовать.

Проблема сборной группы (taxon collectivum) в зоологическом кодексе разработана недостаточно глубоко. Прежде всего, определение там по существу заменено примерами, и в результате сфера применения понятия воспринимается как ограниченная систематикой ранних стадий развития паразитических червей, что не соответствует действительности. На самом же деле практическое отличие сборной группы (сборного таксона) от формального таксона сводится к следующему. В обоих случаях стоит задача классификации таксонов определённого достаточно низкого ранга (обычно видов), принадлежащих какому-то старшему таксону (скажем, в ранге семейства), но из-за специфики материала не допускающих более точной идентификации (например, с точностью до рода). Поэтому выделяемые для них таксоны промежуточного ранга (родового в нашем примере) оказываются прямо не сопоставимыми с нормальными родами того же семейства. Если такой род потенциально объединяет все виды, основанные на однородном таксономически дефектном материале и принадлежащие данному семейству (подобно тому, как род *Carabilarva* теоретически включает в себя все виды, которые могут быть установлены для далее не определимых личинок мезозойских жуков надсемейства Caraboidea), то этот род должен именоваться сборным. Если же на подобном материале выделяется несколько родов, различающихся по тем или иным диагностическим признакам (как в случае ихнотаксонов или, например, многочисленных родов, используемых для классификации изолированных надкрылий мезозойских жуков, см. Пономаренко, 1985), то эти роды следует считать формальными.

Другая серьёзная неточность действующего кодекса по отношению к сборным группам состоит в утверждении не типифицированности [International..., 1985, ст. 42b (I)]. В действительности они типифицированы, но лишены собственного номенклатурного типа. Если название *Cercaria* O.F. Müller определяется как "название сборной группы личинок трематод, которые не могут быть помещены с уверенностью в известные роды" (там же, с. 129), то применение этого названия автоматически определяется, согласно уже цитированным статьям 35c, 42c и 45c, ссылкой на номенклатурный тип трематод, который и выступает в роли типового вида *Cercaria* (отсутствие установленного типа класса трематод в данном случае не принципиально, так как оно отражает и подчеркивает лишь недоработанность принципов номенклатуры и со временем несомненно будет устранено). Точно так же типом рода *Laberius*, если его понимать как сборную группу, будет не *Labeo vitripennis* Haliday, 1833 (тип *Laberius*, понимаемый как обычный таксон), а *Dryinus formicarius* Latreille, 1804 — номенклатурный тип подсемейства Dryininae, включающего среди прочих трибы Dryinini и Gonatopodini. Соответственно типом *Carabilarva* будет *Carabus granulatus* L. — номенклатурный тип надсемейства Caraboidea, о котором шла речь в приведённой выше цитате. Это означает, между прочим, существование ещё одной формы множественного подчинения в номенклатуре, когда один вид оказывается типовым для множества сборных групп. Действительно, род *Carabus* одновременно является типовым для семейства Carabidae (всем известные жуки-жужелицы), подсемейства Carabinae, трибы Carabini и т. д., а для далее неопределимых членов каждого из этих таксонов теоретически могут понадобиться свои сборные группы, да ещё разные для личинок и различных изолированных частей тела взрослого жука. Легко представить себе, сколько сборных родов в результате могут оказаться име-

ющими один и тот же номенклатурный тип. Более того, тип сборного рода может оказаться для него чужим не только в смысле "заимствованный для другого рода", но и в прямом смысле, когда типовой вид просто не является членом данного рода. Поскольку род *Carabilarva* предложен для мезозойских карабоидных личинок, современный вид *Carabus granulatus* не будет его членом просто потому, что практически невероятно существование этого вида в мезозое (столь долго живущие виды насекомых не известны). Концепция "чужого типа" до сих пор, по-видимому, не осознавалась и кажется противоестественной, но к ней придётся привыкать, поскольку единственная альтернатива — отказ от использования сборных групп — не реалистична.

Учитывая всё сказанное, можно предположить следующую дихотомию понятия таксона особого статуса. Оно распадается на подчинённые понятия: таксон неясного положения (incertae sedis) и паратаксон (таксон множественного подчинения); паратаксон в свою очередь — не типифицируемый таксон (определённый лишь признаками — излишняя категория) и типифицируемый. Наконец, таксоны, определяемые номенклатурным типом, далее расчленяются на определяемые собственным и чужим типом — соответственно формальные и сборные таксоны.

Теперь попытаемся найти практический выход из обрисованной ситуации. Не вызывает сомнения, что различные категории таксонов особого статуса (за исключением не типифицируемых таксонов) полезны и заслуживают использования во всех случаях, где они могут облегчить изучение органического многообразия. Однако для этого должна быть разработана номенклатурная регламентация использования таких таксонов, и в частности дан ответ на следующие вопросы: 1) нужен ли этим таксонам особый статус в номенклатуре; 2) если да, то одинаковый или разный для различных типов таких таксонов; 3) какой именно для конкретных категорий. Наконец, 4) необходимы чёткие определения типов таксонов, имеющих разный статус в номенклатуре.

Прежде чем заняться поиском ответов на поставленные вопросы, хочу обратить внимание на обстоятельство, заранее ставящее предел детальности и точности искомых ответов. Дело в том, что таксоны особого статуса и обычные соединены полным рядом переходов, и формальное разделение их всегда будет более или менее искусственным. Действительно, таксоны неясного положения ничем существенно не отличаются от внешне нормальных таксонов, отнесённых к соответствующим старшим таксонам условно, т. е. на основании косвенных и потому заведомо недостаточно надежных признаков (впрочем, С.В. Мейен, 1983, показал, что в действительности огромное большинство таксонов включено в систему организмов на основании косвенных, самостоятельных, по его терминологии, признаков). Равным образом формальные таксоны образуют плавный переход к тем из "полноценных" таксонов, система которых построена на ограниченном наборе признаков (огромное большинство ископаемых, система которых построена только на признаках скелета, и множество современных таксонов; особенно показательны здесь некоторые группы современных насекомых, система которых построена почти исключительно на признаках совокупительного аппарата взрослого самца). Наконец, некоторые (или многие) плохо изученные, но внешне полноценные таксоны отличаются от сборных таксонов только тем, что для сборных таксонов существует параллельная им лучше разработанная и более дробная система, считающаяся естественной в отличие от искусственной системы сборных таксонов (например, система взрослых паразитических червей). Здесь же такая "эталонная" система ещё не разработана, и сборная по существу группа выступает из-за этого в роли полноценного таксона. Ввиду всего этого дальнейшее обсуждение относится только к типичным для каждой категории случаям, а интерпретация промежуточных ситуаций, как всегда в науке (пока это наука, т. е. творчество, а не ремесло), остается делом интуиции и квалификации исследователя.

Итак, вернёмся к четырём сформулированным выше вопросам. Поиск ответа на них логичнее начать с того, что по их поводу уже содержится в действующих кодексах номенклатуры.

В зоологическом кодексе для ихнотаксонов и сборных групп предусмотрена их правоспособность относительно закона гомонимии, но не закона приоритета, и отвергается типифицируемость этих таксонов. Первое требование, направленное на исключение гомонимов, универсально для всех номенклатурных кодексов и дополнительного обсуждения не требует. Второе требование — неподчинение закону приоритета — важно как необходимое условие для использования групп множественного подчинения. Действительно, закон приоритета направлен именно на обеспечение уникальности таксономического положения всех таксонов: если два таксона признаются синонимами, то лишь по той причине, что хотя бы один из них претендует на включение, среди прочих, типовых видов обоих таксонов. Но сборная группа — это всегда синоним, причём объективный, поскольку она основана на чужом типе (в приведённом примере *Carabilarva* — объективный младший синоним рода *Carabus*).

Формальный таксон, как правило, также синоним, хотя и субъективный, опирающийся на собственный тип, так как его диагноз обычно достаточно широк, чтобы соответствовать признакам номенклатурных типов одного или нескольких нормальных таксонов равного ранга. Например, к *Terrindusia* Vialov, 1973, одному из формальных родов системы ископаемых домиков ручейников, с лёгкостью могут быть отнесены домики личинок множества видов современных ручейников, в том числе типовых видов родов, установленных значительно раньше, чем *Terrindusia*. Закон приоритета в данном случае требует считать *Terrindusia* младшим субъективным синонимом старейшего из этих родов. Поэтому только отказ от применения закона приоритета, т. е. признание, что в данном случае синонимия не влияет на употребление ни одного из затронутых названий, делает возможным использование групп множественного подчинения.

Что касается третьего требования кодекса (не типифицируемость сборной группы и ихнотаксона), то оно, как уже отмечалось, неразумно либо ошибочно.

Ботанический кодекс идеологически близок к зоологическому. В частности, он также регламентирует применение названия через его номенклатурный тип (Международный..., 1980[1], принцип I) и также отказывает в приоритетной правоспособности названиям некоторых категорий таксонов по отношению к названиям некоторых других категорий (там же, ст. 58.1, 59.1), тем самым допуская в определённых случаях существование таксонов множественного подчинения и соответственно параллельных таксономических систем. Но есть в этом кодексе и своя специфика. В частности, к приоритетно неправоспособным таксонам отнесены помимо несовершенных грибов все таксоны ископаемых растений по отношению к таксонам современных растений (там же, ст. 58.1). Сборные и не типифицируемые группы, а также таксоны неясного положения среди современных растений кодексом не предусмотрены. Эти специфические требования могут быть приемлемы в ботанической систематике, но в зоологии, о которой я могу судить лучше, применение таких ограничений означало бы слишком сильное вмешательство номенклатуры в проблемы таксономии, вмешательство, существенно затрудняющее исследование органического многообразия и потому отвергаемое зоологическим кодексом (International..., 1985, ст. 3). Поэтому переносить эти ограничения в зоологический кодекс нет резона. В целом анализ ботанического кодекса (а тем более бактериологического и вирусологического кодексов) не добавляет ничего существенно нового к тому, что зоологический кодекс даёт в ответ на поставленные вопросы. Но это не так важно, поскольку известного нам достаточно для их удовлетворительного решения.

[1] Последующее издание Международного кодекса ботанической номенклатуры осталось мне недоступным, но, по сообщению С.В. Мейена, внесённые там изменения не касаются интересующих нас вопросов.

Как зоологическая, так и ботаническая номенклатура покоятся на четырёх основаниях: законе гомонимии, не имеющем прямого отношения к нашей проблеме; законе приоритета; принципе иерархии и методе типа. Метод типа универсален и не имеет обоснованных исключений (использование не типифицированных таксонов, как упоминалось выше, либо дань традиции, либо видимость, либо результат недоразумения) и вряд ли требует дополнительного обсуждения. Закон приоритета охраняет систему от таксонов множественного подчинения и от параллельных классификаций. Он допускает исключения, причём приоритетная неправоспособность таксона сама по себе означает его особый статус в номенклатуре. Принцип иерархии в данном контексте означает фиксированность положения таксона на всех таксономических уровнях, он также допускает исключения, создающие, как и в предыдущем случае, особый статус соответствующих таксонов.

Закон приоритета не применяется только в отношении между теми и всеми теми таксонами равного ранга, для которых исследователь признает право на включение одних и тех же подчинённых таксонов, а именно в любых отношениях между нормальными таксоном и паратаксоном: между формальным и сборным таксонами разных частных систем (например, систем ископаемых листьев и ископаемых плодов), между сборными таксонами разных частных систем, а также между сборными таксонами разной общности (соотнесёнными с нормальными таксонами разного ранга). При этом формальным называется таксон, характеризуемый: а) принадлежностью к определённой частной системе (классифицирующей объекты, принадлежащие некоторому старшему таксону общей, или основной, системы, но прямо не определимые до его подчиненных таксонов, например следы ползанья животных, дисперсную пыльцу цветковых растений и т. п.) и б) признаками, отличающими таксон от других таксонов данной частной системы, устанавливаемыми с обязательным учётом признаков номенклатурного типа этого таксона. Сборным называется таксон, также характеризующийся принадлежностью определённой частной системе, но при этом исчерпывающий её целиком, т. е. лишённый собственных диагностических признаков и потому типифицированный номенклатурным типом соответствующего старшего таксона основной системы (*Carabilarva* — любая мезозойская личинка жука, принадлежащая надсемейству Caraboidea, но далее непреодолимая). Таким образом, сборный таксон — это крайний вариант паратаксона — формальный таксон, лишённый опознавательных признаков и соответственно собственного типа.

Принцип иерархии (в указанном выше смысле) применяется не в полном объёме только по отношению к таксонам неясного положения (*taxa incertae sedis*); особый статус этих таксонов состоит именно в том, что исследователь, сохраняя таксон в составе основной системы, считает его принадлежность к некоторым из старших таксонов недостаточно ясной и потому не фиксирует его положения на некоторых уровнях таксономической иерархии.

Представляется, что приведённые выше определения и правила использования таксонов особого статуса в первом приближении достаточны в качестве номенклатурной регламентации практической работы с ними. Действительно, поскольку общепринято, что правила номенклатуры не должны становиться правилами таксономии, статус таксона не должен зависеть от таксономической принадлежности (к грибам или червям) или формы сохранности материала (ископаемые остатки, следы жизнедеятельности и т. д.). Из того, что именно в этих областях таксоны особого статуса часты, должно следовать лишь, что здесь должен был накопиться богатый опыт обращения с ними и что этот опыт заслуживает внимания и учёта в других областях. В действующих кодексах принят противоположный подход: разрешить употребление подобных таксонов только в тех группах, где их бесполезно запрещать, где их применение уже закреплено традицией, а во всех остальных случаях запретить. Этот подход покоится на опасении, что использова-

ние паратаксонов в новых для них областях, там, где нет ещё традиций их использования, приведёт к неумелому их применению и в конечном счёте к номенклатурному хаосу (Huddleston, 1980). Эти опасения не беспочвенны, но мне они кажутся сильно преувеличенными. Прежде всего сравнение зоологической и ботанической практики показывает, что широкое использование в зоологии таксонов неясного положения, даже без формальной регламентации, не вызвало сколько-нибудь существенного ухудшения таксономической ситуации. С другой стороны, искусственное сужение области указанного применения паратаксонов тормозит их использование и тем замедляет прогресс систематики (а с ней всей биологии и связанных с ней областей). Если же практика настойчиво требует применения таких таксонов в новых областях систематики, то в отсутствие необходимого опыта и традиций работа с ними будет дополнительно осложнена ориентацией кодекса не на принципиальные проблемы, что препятствует распространению накопленного опыта. В целом боязнь широкого использования паратаксонов — это боязнь некомпетентного исследователя, не обладающего должным профессионализмом. Опыт систематики показывает, что никакие запреты, никакая регламентация не служат в этом отношении надёжной защитой. Реальный, хотя и неполный успех приносит только обеспечение максимальной доступности профессиональной информации, открывающее каждому исследователю возможность понять как основополагающие принципы, так и практические методы работы в его поле деятельности. Именно поэтому я и предлагаю в кодексах заменить запрещения разъяснениями основных принципов номенклатуры и допустимых способов их нарушения там, где такие нарушения возможны и полезны.

Сказанное предполагает в качестве очевидного следующего шага соответствующую новую редакцию кодексов номенклатуры, и в частности зоологического кодекса. Это, конечно, поле для коллективного творчества. Я не готов предложить свой вариант такой редакции, поскольку речь идёт не об изменении отдельных формулировок, а о замене ряда статей и о переработке значительной части преамбулы. Это задача следующего этапа работы. Сейчас можно высказать следующие предварительные соображения. В преамбуле кодекса нужно будет изложить основные принципы номенклатуры с указанием возможности нарушения одних из них и невозможности других. Из основной части кодекса предстоит исключить специальные правила номенклатуры для определённых таксономических групп (как в ботаническом кодексе для сумчатых и базидиальных грибов), специфических форм сохранности материала и т. д. и заменить их определениями разных форм таксонов и изложением соответствующих правил номенклатуры. В основном эти правила и определения приведены выше. Что касается часто встречающихся предложений о специальной маркировке паратаксонов (особые названия, кавычки и т. д.), опыт показывает, что такая маркировка не приживается. Вероятно, будет вполне достаточно, если исследователь, вводя паратаксон или используя в качестве такового ранее установленный таксон, просто скажет об этом в преамбуле к своей статье или где-то в обсуждении данного таксона. Для таксона неясного положения наиболее нагляден заголовок типа “A-idae incertae sedis”, помещённый перед названием таксона, как это широко принято в палеонтологических публикациях.

В заключение хочу выразить надежду, что эта публикация привлечёт внимание исследователей к нерешённым проблемам параноменклатуры. Коллективный анализ этих проблем с различных позиций совершенно необходим для совершенствования методов работы с таксонами особого статуса, для устранения неизбежных ошибок и пробелов в высказанных предложениях, выдвижения новых, более плодотворных идей и в конечном счёте для создания усовершенствованных вариантов кодексов зоологической и ботанической номенклатуры.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность коллегам, участвовавшим в обсуждении этой статьи, доброжелательной критикой вынудивших автора

значительно углубить и расширить анализ проблемы по сравнению с первоначальными вариантами статьи. Это прежде всего М.В. Козлов (Всес. ин-т защиты растений, Ленинград), С.В. Мейен (Геол. ин-т АН СССР, Москва), Г.М. Длусский (МГУ, Москва), И.М. Кержнер, Я.И. Старобогатов (Зоол. ин-т АН СССР, Ленинград), В.Ю. Дмитриев, А.Г. Пономаренко, В.В. Жерихин, В.Г. Ковалев (Палеонтол. ин-т АН СССР, Москва). Никто из них не несёт ответственность за спорные и ошибочные положения, которые могут быть обнаружены в этой статье.

Буду искренне благодарен всем, кто возьмет на себя труд проанализировать содержащиеся в этой работе предложения и сообщить об обнаруженных ошибках, упущенных и неучтённых альтернативах.

Литература

Барсков И.С. 1984. Конодонты (Conodontophorida) // Л.П. Татаринов, В.Н. Шиманский (ред.) Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука. С.107–112.

Белокрыс Л.С. 1984. Спирорбины причерноморского миоцена // Палеонтол. журн. № 2. С.26–39.

Вялов О.С., Сукачева И.Д. 1976. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии / Тр. Сов.-Монг. палеонтол экспед. М. Вып.3. С.169–230.

Международный кодекс ботанический номенклатуры. 1980. Л.: Наука. 284 с.

Мейен С.В. 1983. Сравнение принципов систематики современных и ископаемых организмов // Математика и ЭВМ в палеонтологии. Кишинев: Штиинца. С.10–25.

Пономаренко А.Г. 1985. Жесткокрылые из юры Сибири и Монголии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.211. С.47–87.

Пономаренко Н.Г. 1981. Новые перепончатокрылые насекомые семейства Dryinidae из позднего мела Таймыра и Канады // Палеонтол. журн. № 1. С.139–143.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.147. 134 с.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино: Научн. центр, биол. исслед. АН СССР. С.41–49.

Родендорф Б.Б. 1959. Вопросы палеозоологической систематики // Палеонтол. журн. № 3. С.15–26.

Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. № 2. С.14–22.

Станков С.С. 1958. Жизненный путь и труды Карла Линнея // Карл Линней. Сб. ст. М.: изд-во АН СССР. С.7–77.

Старобогатов Я.И. 1984. О проблемах номенклатуры высших таксономических категорий // Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука. С.174–184.

Briggs D.E.G., Clarcson E.N.K., Aldridge R.J. 1983. The conodont animal // Lethaia. Vol.16. No.1. P.1–14.

Huddleston R.W. 1980. Comments on the proposed amendments to the International code of zoological nomenclature concerning paranomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol.37. Pt 3. P.141–142.

International code of zoological nomenclature. 3rd ed. 1985. Berkeley–Los Angeles: Univ. Calif. Press. 338 p.

Kieffer J.J. 1914. Bethylidae // Das Tierreich. B.II R. Fridlandar u. Sohn. Lief. 41. 595 S.

Melville R.V. 1979. Further proposed amendments to the International code of zoological nomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol.36. Pt 1. P.11–15.

Melville R.V. 1981a. The International code of zoological nomenclature. Results of vote on proposals for substantive amendments (fifth instaltment) // Bull. Zool. Nomencl. Vol.38. Pt 1. P.30–48.

Melville R.V. 1981b. International code of zoological nomenclature. Deferment of proposal to introduce provisions to regulate paranomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol.38. Pt 3. P.166–167.

Meyen S.V., Traverse A. 1979. Proposal on Article 3: remove "form-genus" too // Taxon. Vol.28. No.5/6. P.595–598.

Olmi M. 1984. Revision of Dryinidae // Mem. Amer. Ent. Inst., Ann. Arbor. No.37. Pt 1–2. 1913 p.

Rasnitsyn A.P. 1982. Proposal to regulate the names of taxa above the family group // Bull. Zool. Nomencl. Vol.39. Pt 3. P.200–207.

Sarjeant W.A.S., Kennedy W.J. 1973. Proposal of a Code for the nomenclature of trace-fossil // Canad. J. Earth Sci. Vol.10. No.4. P.460–475.

2.5. Филогенетика

Филогенетика — это совокупность методов реконструкции и интерпретации филогенеза, т.е. основных событий эволюции конкретных групп организмов. Реконструкции и интерпретации подлежат любые события в эволюции изучаемой группы — эволюционные изменения морфологии, физиологии, экологии, биоценотических отношений и т.д. и, в частности, хронология, география, характер, направление, причины, закономерности и значение всех этих изменений. Однако большая часть данных вопросов решается методами соответствующих разделов биологии, геологии, географии и т. д., а собственные методы филогенетики, составляющие её специфику, направлены лишь на реконструкцию родственных отношений между группами организмов.

Проблемы филогенетики в указанном, более узком смысле за последние 20–25 лет стали необычайно популярными, особенно в зарубежной литературе. Объясняется это появлением концепции так называемой филогенетической систематики или кладизма, созданной В. Геннигом (Hennig, 1950, 1953, 1965, 1966, 1969, 1981, 1982). В этой концепции выделяются два аспекта — таксономический и филогенетический. Первый из них, подробно рассмотренный ранее [см. 4.1 — здесь и далее имеются в виду раздел книги "Современная палеонтология". *Прим. ред.*], представляется весьма спорным (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983), но его историческое значение как мощного стимула, привлекшего внимание к принципам таксономии и обеспечившего их новое осмысление и развитие, очень велико. Ещё более значителен вклад В. Геннига в филогенетику, именно в формализацию её процедуры, создание чётких и ясных принципов реконструкции филогенеза.

Как уже отмечалось, литература по филогенетике весьма обширна и число публикаций все время растет. Помимо работ самого В. Геннига, значительный интерес представляет журнал "Systematic zoology", где с начала 1970-х годов постоянно публикуются статьи по филогенетике, рецензии на работы по филогенетике и отчеты о многочисленных конференциях и симпозиумах. Следует упомянуть ещё несколько работ, опубликованных в других изданиях, включая и некоторые из тех, где проблемы филогенетики рассматривались независимо от дискуссий вокруг кладизма (Руженцев, 1960; Татаринов, 1976, 1984; Eldredge, Cracraft, 1980; Felsenstein, 1982; Harper, 1976; Hecht, 1976; Phylogenetic ..., 1979; Wiley, 1979).

В этой главе не будет отражено всё разнообразие подходов, точек зрения и направлений исследований по филогенетике. В частности, почти не затрагивается весьма популярное сейчас направление — кладистика, цель которого разработка математических методов расчета кладограмм (древовидных схем, отражающих степень относительного родства анализируемых групп независимо от их хронологической последовательности).

Предпосылки и предварительные условия филогенетической реконструкции. Реконструкция филогенеза никогда не начинается "с нуля". Очевидно, что даже открыв совершенно новую группу живых существ с ещё неясными родственными связями между её членами и между ней и ранее известными группами (наиболее ярким примером может служить фауна венда–эдиакария), исследователь начинает с предварительного объединения коллекционных экземпляров в иерархически организованные группы, вначале часто не определяя даже их таксономического ранга и давая им совершенно условные названия. Эта предварительная иерархия групп оказывается одновременно первым черновым наброском родственных отношений, рабочей гипотезой филогенеза. Поэтому филогенетика представляет собой в действитель-

---

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

ности процесс не столько создания заново схемы родственных отношении, сколько проверки и улучшения уже имеющихся представлений (так же, как и систематик обычно не столько строит совершенно новую классификацию, сколько улучшает имеющиеся). Эти более ранние представления широко, но часто в неявном виде используются в анализе признаков (см. ниже) и для сопоставления с полученными новыми результатами с целью выявления различий и анализа их возможных причин. Однако для простоты и чёткости изложения формальные схемы филогенетической процедуры описываются здесь именно для случая реконструкции филогенеза без использования ранее существующих гипотез. Излагаемые здесь схемы идеализированы и не претендуют на описание реального пути их использования. Реальные же реконструкции филогенеза слишком сложны для описания, поскольку технические, легко формализуемые элементы исследования там тесно переплетены с творчеством и даже с искусством. Необходимо всё же отметить, что задачи эти в основном решаются итеративно, с многократным повторением однажды пройденного этапа, но с учетом все более и более широкого круга данных. Вначале на основе беглого знакомства с данными создается, причем часто помимо и даже против воли исследователя, первая рабочая гипотеза о характере связей между свойствами изучаемого объекта. Более внимательное изучение объекта (в данном случае — исследуемой совокупности животных или растений) обнаруживает как несоответствие наших представлений объекту в тех или иных деталях, так и особенности объекта, позволяющие выдвинуть новые и углубить прежнюю гипотезу. Гипотеза пересматривается и вновь сравнивается с объектом — и так до тех пор, пока итерации (повторные подходы) не перестают сколько-нибудь существенно уточнять наши представления.

Рассмотрим теперь некоторые более общие проблемы, связанные с реконструкцией филогенеза. Важнейшая из них состоит в том, что в биологии, в отличие от математики, невозможны строгие доказательства. Биологическую гипотезу можно опровергнуть, можно собрать множество фактов, согласующихся с ней, и не обнаружить ей противоречащих, тем самым показав, что гипотеза правдоподобна, но строго доказать её невозможно в принципе. Более подробно эта сложная и далёкая от разрешения проблема обсуждается К. Поппером (Поппер, 1983). Для наших целей достаточен упрощённый подход в виде первоначальной концепции К. Поппера. Действительно, в филогенетике, например, принципиально невозможно строго доказать, что вид А является предком вида В, поскольку о родственных отношениях судят, опираясь, во-первых, на стратиграфические отношения ископаемых, во-вторых, на сходство и различие признаков. Однако палеонтологическая летопись не бывает полной настолько, чтобы мы могли проследить историю видов поколение за поколением, исключив на 100 % возможность миграций, а признаки, как известно, подвержены конвергенциям, обратному развитию и т.п. Конечно, надёжность этих данных в некоторых случаях может быть весьма велика, но все же не абсолютна.

Из сказанного вытекает несколько важных следствий. К. Поппер и его последователи утверждают, что раз гипотезы не могут быть строго доказаны (верифицированы), критерием научности концепций остаётся только их опровержимость (falsifiability). Выдвигаемые концепции, чтобы быть научными, должны указывать пути и способы их проверки, указывать эксперименты (или наблюдения), результаты которых могут оказаться несовместимыми с предложенной гипотезой. Эта точка зрения слишком категорична, поскольку предполагает возможность постановки однозначных экспериментов, все обстоятельства и условия которых строго контролируемы, хотя в биологии эта цель столь же недостижима, сколь и окончательная верификация гипотезы. Все эти обстоятельства необходимо учитывать в филогенетических, равно как и в любых других биологических исследованиях.

Таким образом, все наши построения лишь более или менее вероятны, и мы не можем рассчитывать на построение истинной схемы филогенеза. В частности, сходство двух конкретных групп организмов по конкретному признаку нельзя абсолютно уверенно квалифицировать ни как унаследованное, ни как конвергентное. Мы должны принять то, что кажется более правдоподобным, не забывая о степени правдоподобности нашего решения. Фактически исследователь так и поступает, но полезно сформулировать эту методологию более чётко. Так, принимая решение о характере признака (точнее, о его генезисе и соответственно о генетическом типе — конвергентный он или унаследованный, а в последнем случае — унаследованный от ближайшего или более далёкого предка), мы осознанно или неосознанно опираемся на некоторые априорные гипотезы, наименее рискованные, судя но нашему предыдущему опыту, но в каждом отдельном случае подлежащие проверке (попытке опровержения). Иногда такого рода гипотезы именуются постулатами, но постулаты в общепринятом понимании не подлежат проверке, тем более в каждом отдельном случае. Значительно точнее этому типу гипотез соответствует юридическое понятие презумпции, определяемое как факт, принимаемый юридически достоверным, пока не доказано обратное. В качестве примера презумпции, служащей (обычно неосознанно) опорой в филогенетическом исследовании, сформулируем презумпцию унаследованности: сходство двух групп организмов по какому-то признаку является унаследованным (неконвергентным), если нет надёжных свидетельств противного. Эта презумпция означает фактически, что сходство, по нашему мнению, в общем и целом чаще бывает унаследованным, чем конвергентным (или по иным причинам мы меньше рискуем, считая сходство унаследованным), но что всегда нужно искать способ это проверить. Другие презумпции филогенетики сформулированы ниже.

Возникает вопрос. Неужели здание нашей науки построено столь ненадёжными методами и на столь ненадежном основании? Почему же её выводы и предсказания не рассыпаются ежеминутно в прах при столкновении с действительностью, с практикой? Ответ на этот вопрос следует из достижений той же биологии. Живые организмы также построены, как известно, из весьма ненадёжных элементов и тем не менее они весьма надёжны — прежде всего за счёт многократного дублирования ненадёжных элементов, за счёт параллельных систем контроля и репарации и т.д. Так и биология — каждый её шаг, каждая гипотеза многократно проверяется на совместимость как с фактами, так и в особенности с другими, ранее высказанными и уже выдержавшими ряд проверок гипотезами. Это и обеспечивает значительную, хотя и не абсолютную устойчивость научных представлении (см., например, Кун, 1977).

Формальная процедура филогенетики. Первый необходимый этап реконструкции филогенеза — фиксация границ группы, филогенез которой подлежит восстановлению, и нижнего таксономического уровня анализа, т.е. ранга групп, принимаемых в данном исследовании далее неделимыми, элементарными (мы можем изучать и родственные отношения видов данного рода, и классов данного типа). После этого можно начинать реконструкцию генеалогии, т.е. системы кровного родства, системы связей между предками и потомками. Поскольку предки не всегда известны, важными элементами генеалогических схем являются сестринские группы — группы (пары, тройки и т. д.) наиболее близкородственных форм, независимо произошедших от общего предка.

Основные методы генеалогической реконструкции — анализ распределения групп и анализ признаков. В первом случае сопоставляются группы, по втором — реконструируются их отношения по распределению разных категорий признаков. Учитывая, что один из важнейших методов анализа распределения групп — хронологический (последовательность ископаемых форм во времени), возникает желание считать этот метод прямым, а все прочие — косвенными методами реконструкции. Это ошибочно, поскольку исчерпывающая палеонтологическая последовательность, как уже говорилось, не-

возможна, а случаи существенного приближения к ней весьма редки; в противном случае, например, в неутихающем споре между сторонниками концепции punctuated equilibrium (что переводится как перемежающееся или прерывистое равновесие), его участники не оперировали бы столь удручающе небольшим числом сколько-нибудь надёжных последовательностей (Татаринов, 1983). Ориентироваться на такие исключения опасно, поэтому лучше считать хронологический метод косвенным, опирающимся лишь на презумпцию древности (из двух близких групп более древняя является предком более молодой, если нет надёжных свидетельств противного) и обязательно требующим проверки (попытки опровержения) любыми доступными методами. При этом важно помнить, что применимость хронологического метода зависит от ранга и от характера (в конечном счёте от систематической принадлежности) группы, но это в той или иной мере свойственно всем филогенетическим методам.

Хронологический метод — не единственный вариант метода анализа распределения групп. В частности, наряду с ним иногда может использоваться географический метод (если состав той или иной группы в одном регионе соответствует более раннему этапу эволюции, чем в другой). Успех зависит от того, насколько точно биогеографические различия воспроизводят хронологические. Поскольку точность в данном случае обычно невелика, пользоваться этим методом следует крайне осторожно.

Ещё один широко распространенный метод — паразитологический. Он приложим не только к паразитам и их хозяевам, но и к другим ситуациям, например, когда одна группа организмов экологически тесно ассоциирует с другой (комменсал и его хозяин, специализированный хищник и его постоянная жертва, специализированный фитофаг и его кормовое растение, и т.д.) Эволюция таких пар нередко тесно связана, и неясные моменты генеалогии одной группы можно реконструировать по аналогии с другой. Однако до того, как установлен параллелизм по крайней мере некоторых участков генеалогических схем, пользоваться этим методом не следует потому, что число исключений очень велико.

Процедура анализа признаков — ключевая в филогенетике (Szalay, 1977), и ценнейшим, на наш взгляд, вкладом В. Геннига в филогенетику была именно чёткая формулировка целей этого анализа. Не будем подробно разбирать вопрос о том, что следует считать признаком — это проблема не только филогенетики, но и всей сравнительной биологии. Ограничимся лишь формулировкой нашей позиции, согласно которой в качестве признака может рассматриваться любое свойство, демонстрирующее сходство и отличие двух и более организмов, их частей или их групп, включая как стабильные внутри данного объекта, так и изменчивые свойства, спектр и характер этой изменчивости, в том числе характер и спектр отклонении от нормы (тератология и т.п.).

Часто говорят, что данные организмы (их группы, органы и т. п.) различны (сходны) по таким-то признакам. Во многих случаях этого достаточно, но для наших целей удобно различать признак и его состояние, модальность (character и character state англоязычных авторов). Например, если признак — окраска, то его модальностями будут тёмная и светлая, пёстрая и однотонная окраска и т. д. Если признак — строение передних конечностей позвоночных, то его модальности — плавник, нога, рука, крыло, ласт и т. д.

Анализ признаков состоит в квалификации их модальностей соответственно их генезису; различают три главных категории — апоморфию, плезиоморфию и конвергенцию (гомоплазию). Последняя категория не требует дополнительных пояснений помимо того, что в конвергенцию включают вместе с другими случаями независимо приобретенного сходства также реверсию — обратное развитие признака, ведущее к конвергенции с исходным состоянием.

Апоморфия и плезиоморфия (буквально — далёкое и близкое от исходного строения) различаются лишь в прямом сравнении: из двух модальностей одного признака

апоморфна более молодая, эволюционно вторичная, т. е. возникшая как модификация более древней, плезиоморфной модальности[1]. Естественно, что для признака, включающего более двух модальностей, одна из них может быть апоморфна относительно другой и плезиоморфна по сравнению с третьей (в рассмотренном ранее примере такое место занимает нога по отношению к плавнику и руке соответственно).

Сходство по апоморфии есть синапоморфия и интерпретируется она эже, чем апоморфия, именно как сходство по модальности, возникшей у ближайшего общего предка сравниваемых групп после отщепления предков всех других групп и потому исходно свойственной только сравниваемым группам (и их потомкам). Сходство по плезиоморфии (симплезиоморфия) интерпретируется как сходство по модальности, возникшей у более отдалённого предка, и потому исходно свойственной каким-то другим группам, кроме сравниваемых и их потомков, но вторично утраченной и замещённой апоморфиями у других (не симплезиоморфных) групп. Соответственно аутапоморфией называется отличие по апоморфии — модальности, возникшей у непосредственного предка данной группы после отделения предков других близких групп и потому исходно отсутствовавшей у этих последних. Наоборот, аутплезиоморфия — отличие одной группы от другой (других) по модальности, возникшей до дивергенции их предков и первоначально свойственной всем группам, но вторично утраченной (замещённой апоморфиями) у некоторых из них. Графически все эти понятия[2] изображены на рис. 1.

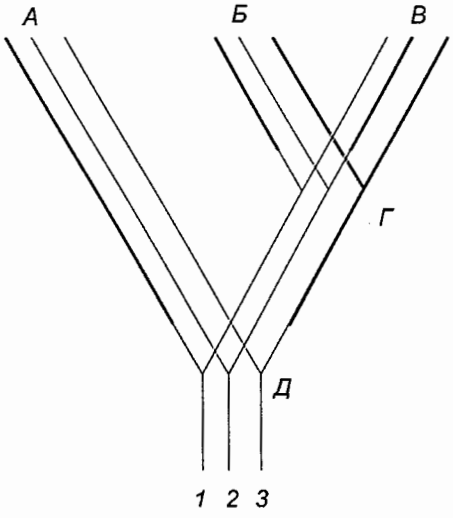


Рис. 1. Схема эволюции видов *А–Д* по признакам *1*, *2*, *3*. *А*, *Б*, *В* — сравниваемые группы; *Г*, *Д* — их предки; *1*, *2*, *3* — признаки, причём их плезиоморфные модальности изображены тонкой, апоморфные — толстой линией: *А* и *Б* конвергентны, а *В* — аутплезиоморфна по признаку 1, *В* — аутапоморфна, *А* и *Б* симплезиоморфны по признаку *2*; *А* — аутплезиоморфна, *Б* и *В* синапоморфны по признаку *3*.

Сопоставим категории признаков с генетическими (в смысле их генезиса) категориями групп (таксонов). Обычно говорят о моно- и полифилетических группах, но в данном случае необходима более дробная классификация с монофилией, подразделенной на пара- и голофилию. Общепринятые, хотя и не строгие определения описывают монофилию как происхождение группы от одного предка, а полифилию — от многих. Приложение этих определений к рис. 1 показывает, что группа *БВ* монофилетична, так как сходна по возникшему у её предка *Г* признаку *3*, тогда как группа *АБ* полифилетична, так как объединяющий и характеризующий её признак *1* возник независимо у разных членов группы и, следовательно, сама

[1] Это определение плезиоморфии использовано некоторыми авторами (Platnick, 1979) как основание для переопределения признака таким образом, что плезиоморфия оказывается случаем отсутствия признака. После этого утверждается, что группы, выделяемые по сходству в плезиоморфных признаках (например, рептилии без птиц и млекопитающих; такие группы именуются парафилетическими), в действительности сходны по отсутствию признака и потому не имеют права на существование. Правомерность такой процедуры вызывает сомнение.

[2] В литературе встречаются и другие; производные понятия, из которых следует отметить криптапоморфию — ложную плезиоморфию, возникшую в результате реверсии апоморфной модальности к исходному состоянию, и диапоморфию — отличие близких групп по разным апоморфиям, т. е. по модальностям, отклонившимся от плезиоморфной в разных направлениях (Colles, 1969).

группа возникла от разных предков (от *Г* и непосредственно от *Д*). Впрочем, если мы будем ориентироваться на признак *2*, группа *АБ* окажется монофилетичной, возникшей одним корнем от одного общего предка *Д*, но впоследствии отщепившей от себя группу *В*.

Обобщая эти нестрогие рассуждения и учитывая выводы В. Геннига и его последователей, с одной стороны, П.Д. Эшлока (Ashlock, 1971; Kellog, 1975), А.Г. Пономаренко и А.П. - Расницына (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983), с другой, можно определить полифилетическую группу как группу, объединённую по конвергентному признаку или признакам (*АБ* по признаку *1* на рис. 1), так что ближайший общий предок всех членов группы по этому признаку (признакам) не является членом этой группы. Монофилетическая группа (в классическом понимании) — это группа, объединённая по синапоморфии или по симплезиоморфии, так что ближайший общий предок по тому же признаку (признакам) является членом этой группы (в понимании В. Геннига и у ранних его последователей это монофилия и парафилия вместе). Более детально парафилетическая группа — это группа, выделенная по симплезиоморфии (*АБГД* по признаку *2*) и, следовательно, включающая не всех потомков ближайшего общего предка её членов, тогда как голофилетическая группа выделена по синапоморфии (*БВГ* по признаку *3*) и включает всех потомков общего предка. Чтобы отразить возражения против определений, опирающихся на понятие ближайшего общего предка (Wiley, 1979a), уточним, что под ближайшим общим предком понимается последний в ряду предков перед дивергенцией, впервые разделившей членов данной группы; о ближайшем общем предке вида в этом контексте говорить вообще не приходится, так как вид не состоит из эволюционно независимых членов.

Из приведенных определений следует, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно знания полного набора голофилетических (охарактеризованных синапоморфиями) её подгрупп. Например, если мы изучаем род с десятью видами *А–К* (рис. 2) и если нам каким-то образом удалось установить, что синапоморфии по разным признакам очерчивают голофилетические группы видов *АБ*, *АБВ*, *ГД*, *АБВГД*, *АБВГДЕ*, *ЖЗ*, *ЖЗИ*, *А…И*, *А...К*, и других голофилетических групп в роде нет, то легко проверить, что генеалогия рода реконструируется однозначно и без затруднений. Таким образом, если выявлен набор голофилетических подгрупп анализируемой группы, то для завершения реконструкции её генеалогии остаётся только установить, происходят ли наиболее близкородственные подгруппы одна от другой или они являются сестринскими, т. е. происходящими независимо от общего предка. Это устанавливается с помощью аутопоморфий: если один из ближайших родичей лишен их (*Г* по отношению к *Б* и *В* на рис. 1), то это и есть предок, если же все они обладают своими аутапоморфиями, т.е. диапоморфны (*Б* и *В* на том же рисунке), то мы имеем дело с сестринской группой.

Отсюда можно было бы сделать вывод, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно иметь по одной синапоморфии на каждый узел дендрограммы, отражающей генеалогию, и по одной аутапоморфии на каждое её окончание. Кладисты иногда почти так и утверждают, говоря, что лучше иметь по одной надёжно обоснованной синапоморфии на каждый узел, чем много, но слабо обоснованных. Этот вывод чересчур оптимистичен, поскольку он предполагает возможность безошибочной идентификации синапоморфий, но он и опасен, так как расхолаживает исследователя в его поисках дополнительных, дублирующих синапоморфий. А такой поиск совершенно необходим, поскольку

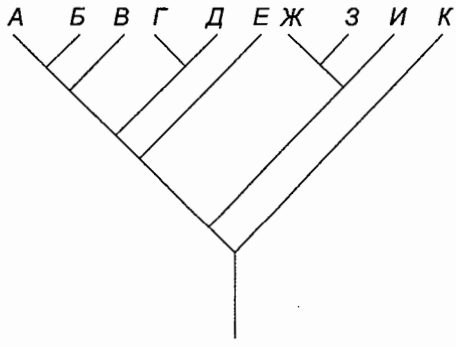


Рис. 2. Филогенетическое древо десяти видов.

идентификация плезиоморфной и апоморфной модальностей и особенно выявление конвергенции часто бывают очень трудными и чреваты ошибками, которые легче всего выявляются именно при использовании многих признаков. В частности, ложные синапоморфии образуют с истинными противоречивое распределение: две группы, очерченные разными синапоморфиями, перекрываются, но не входят целиком одна в другую. Поскольку исходно известны только признаки, а не их история, то, зная только группы *А*, *Б* и *В* (см. рис. 1), мы видим, что *Б* синапоморфна с *А* по признаку *1* и с *В* по признаку *3*, и соответствующие предположительно голофилетические группы *АБ* и *БВ* перекрываются не полностью, имея каждая одного общего члена из двух. Это — принципиально невозможная ситуация, и по крайней мере одна из синапоморфий ложна и является в действительности либо симплезиоморфией, либо конвергенцией. Дополнительные синапоморфии как раз и позволяют установить место ошибки, поскольку обычно они распределяются асимметрично, дублируя одну из двух несовместимых синапоморфий, что и рассматривается как подтверждение этой многократно дублированной и опровержение альтернативной синапоморфии[3]. Естественно, лучше с самого начала оперировать многими признаками, а не подбирать их после обнаружения несовместимых синапоморфий, поскольку при малом числе признаков ошибки могут остаться скрытыми. Например, если бы в нашем случае (см. рис. 1) мы оперировали только признаками *1* и *2*, то несовместимых синапоморфий не было бы, и мы ошибочно объединили бы *А* и *Б* в голофилетическую группу, сочтя их сходство по признаку *1* за синапоморфию.

Что же касается характера ошибки (симплезиоморфия или конвергенция), а также ошибок, при которых аутапоморфию принимают за аутоплезиоморфию и наоборот, или предполагаемая симплезиоморфия в действительности оказывается синапоморфией либо результатом реверсии (конвергенции с истинной плезиоморфией), то если эти ошибки не сопряжены с несовместимыми апоморфиями, для их идентификации необходим дополнительный анализ признаков — анализ полярности морфоклин (см. ниже).

Легко заметить, что, обсуждая проблему, как сделать реконструкцию генеалогии более надёжной (правдоподобной), мы опирались на предположение, что наша идентификация синапоморфии в большинстве случаев (т. е. с вероятностью более 0,5) правильна, так как только в этом случае дублирование предполагаемых синапоморфий может повысить надёжность результата. Это предположение — тоже своего рода презумпция, но тривиальная (если она не верна, то занятие филогенетикой бессмысленно) и, на первый взгляд, чисто гносеологическая, характеризующая процесс познания, а не положение дел в природе. Однако это неверно, по крайней мере в одном отношении: необходимым, хотя и недостаточным условием справедливости этой презумпции является справедливость предположения, что вероятность конвергенции меньше, чем 0,5, и, следовательно, сходство в большинстве случаев унаследовано (презумпция унаследованности, обсуждавшаяся ранее). Доказать справедливость последнего предположения довольно трудно. Ясно только, что конвергенции не являются в целом одновременно массовыми и случайно (статистически равномерно) распределёнными, так как иначе сходные модальности признаков распределялись бы случайно и не только реконструкция филогении, но и построение иерархической классификации было бы невозможным.

[3] В рамках философии К. Поппера эта процедура описывается как применение принципа парсимонии (простоты, экономии), восходящего к "бритве Оккама" (не следует умножать сущности без нужды) и интерпретируется как минимизация допускаемых конвергенций. При этом кладисты часто рекомендуют прямо выбирать из конкурирующих генеалогических схем ту, которая включает наименьшее число конвергенций, и существует большое число работ, посвященных математическим методам решения этой задачи (Felsenstein, 1982). Здесь же опровержение минимально дублированной синапоморфии предлагается считать не окончательным, а требующим проверки, а именно: выяснения всеми доступными способами, какие из конкурирующих синапоморфий в целом более склонны к конвергентному развитию; критерии такой оценки приведены в работе (Hecht, 1976).

По-видимому, трудно исключить только одну возможность массового распространения конвергенции: конвергентное изменение признаков в близкородственных линиях, где сходство организации определяет (через сходство эпигенетического ландшафта, см. 7.4) сходный спектр возможных эволюционных изменений (Hecht, 1976). Не случайно реконструкция генеалогии видов, особенно в больших родах, часто гораздо более трудная задача, чем в случае старших таксонов, из-за комбинаторного характера межвидовой изменчивости (признаки встречаются почти в любых комбинациях, и концентрация предполагаемых синапоморфий часто не наблюдается). И это несмотря на то, что виды дивергировали относительно недавно (по сравнению с родами, семействами и т. д.) и должны сохранять гораздо больше следов событий того времени (Любищев, 1982). Но даже если конвергенции на ранних этапах дивергенции действительно были очень широко распространены, и своеобразие групп лишь постепенно выкристаллизовывалось из архаического многообразия (Мамкаев, 1968), это вряд ли может иметь катастрофические последствия для филогенетики. Конечно, вполне возможно и даже вероятно, что многие, если не большинство, старших таксонов в действительности полифилетичны (происходят от разных видов одного или даже разных родов) и что в основном мы принципиально неспособны это обнаружить из-за невозможности реконструкции видовых признаков столь отдалённых предков (теоретически это возможно лишь для случаев исчерпывающе полной палеонтологической документации ранних этапов филогенеза). Но всё это означает только, что разрешающая способность филогенетических методов не беспредельна и что мы восстанавливаем генеалогию с точностью лишь до определённого таксономического уровня. Однако это — недостаточное основание для пессимизма. Действительно, если указанное обстоятельство имеет место, что весьма вероятно, то оно делает нереалистичными постоянные утверждения кладистов (Wiley, 1979b), что предком может быть только вид, а предок более высокого ранга — не более чем таксономический артефакт. Более правдоподобно, что артефактом окажется большинство случаев идентификации предкового вида для таксона более высокого ранга, чем род или в лучшем случае семейство.

Теперь в описании филогенетической процедуры не хватает лишь одного момента — метода идентификации предков. Поскольку мы исходим из того, что предположительно единая группа анализируется в полном составе, со всеми известными её представителями независимо от того, современные они или ископаемые, детально или только поверхностно они известны, то предков подгрупп разного ранга и объёма нужно искать прежде всего внутри анализируемой совокупности. Для этих целей используются два дополняющих друг друга критерия. Во-первых, предок должен быть лишён аутапоморфий, и их отсутствие у одного из членов сестринской группы служит указанием, что это предок другого (других) члена группы (если, конечно, поиск аутапоморфий проведён достаточно тщательно). Во-вторых, таким указанием является древность одного члена сестринской группы по сравнению с другим (другими), т. е. здесь используется хронологический метод. Опыт показывает, что эти два метода нередко вступают в противоречие, и более древний член сестринской группы обнаруживает аутапоморфии, а лишённый аутапоморфий член группы оказывается одновозрастным или даже более молодым, чем обладающий ими. В такой ситуации проводится дополнительное исследование с целью вскрыть причину противоречия. Причин может быть несколько: палеонтологическая летопись не отражает исторической последовательности групп (предок либо совсем неизвестен, либо время его существования известно лишь частично), неправильная идентификация модальности (апоморфной и плезиоморфной) признака. Не следует исключать и ещё одну возможность, формально вызванную первой из указанных двух причин, но ведущую к несколько иной интерпретации результатов: если более древняя группа аутапоморфна по относительно несущественному признаку, то её можно рассматривать как апоморфного (уклоняющегося) представителя предковой группы более высокого ранга.

Все это относится к поиску предков низших (элементарных) и более крупных подгрупп внутри анализируемой группы, но может применяться и в отношении общего предка всей исследуемой группы. Поиск такого предка необходим для определения монофилетичности этой группы. Если среди известных её членов такого предка опознать не удается, то его приходится реконструировать, придав ему плезиоморфные модальности всех использованных в анализе признаков (гипотетический предок как сумма плезиоморфий фактически незримо присутствует при любом поиске предков, выступая в роли модели, с которой сравниваются претенденты на роль предка). Если при определении монофилетичности группы реконструируемый предок по своим признакам окажется сходен с членами анализируемой группы, то последняя в соответствии с приведённым ранее определением монофилии признается монофилетической. Если же окажется, что этот предок существенно ближе к какой-либо "чужой" группе, то либо реконструкция неверна, либо группа полифилетична. В этом случае неизбежны дополнительный анализ использованных признаков и, по возможности, привлечение новых. Если реконструкция предка и тогда не опровергается, то наиболее правдоподобным остаётся предположение о полифилии анализируемой группы. Практические выводы о судьбе группы относятся уже к области систематики. Многие кладисты отрицают возможность опознания реальных предков или считают их поиски слишком рискованными. Наиболее чёткое обоснование этого подхода состоит, помимо ссылок на принципиальную неполноту палеонтологических данных, в утверждении, что опознание предка по отсутствию апоморфий есть апелляция к незнанию: если мы не обнаружили апоморфий у предполагаемого предка, то это ещё не означает их действительного отсутствия (Platnick, 1977). Но реконструкция филогенеза по синапоморфиям — это тоже апелляция к незнанию, ибо предполагаемая синапоморфия законно используется как таковая лишь постольку, поскольку не обнаружены другие, несовместимые с ней синапоморфии.

В итоге идеализированную схему филогенетической процедуры можно описать следующим образом. После того как выбрана анализируемая группа и выявлено достаточное число признаков сходства и отличия её подгрупп (это этап таксономического, а не филогенетического исследования), проводится анализ признаков и выделение их предположительно апо- и плезиоморфных модальностей (методы такого выделения ещё будут обсуждаться).

Особое внимание обращается на синапоморфии и, в частности, на максимизацию числа как дублирующих, так и не дублирующих друг друга синапоморфий. Далее выявляются случаи неполного перекрывания групп, очерченных синапоморфиями, проводится дополнительный анализ обнаруженных несовместимых синапоморфий и поиск новых, дублирующих синапоморфий с целью разрешения выявленных противоречий (выявления ложных синапоморфий в каждой несовместимой паре). Затем строится генеалогическая схема, начиная с самых мелких голофилетических (очерченных синапоморфиями) групп. После этого, опираясь на распределение аутапоморфий и на палеонтологические данные, во всех голофилетических группах, включая анализируемую совокупность целиком, идентифицируются или реконструируются предки. Наконец, генеалогическая схема накладывается на геохронологическую шкалу (если, конечно, известны ископаемые) и составляется описание филогенетических преобразований морфологии, экологии, географического распространения и любых других событий, представляющих интерес.

В современной литературе представлена иная, менее дробная схема филогенетического исследования (Eldredge, 1979). В ней выделены только три этапа: построение кладограммы, филогенетического древа и составление сценария. Кладограмма определяется как дендрограмма, отражающая последовательность возникновения синапоморфий, древо — как схема родственных отношений, сценарий — как описание событий, сопровождающих филогенез. Приблизительное соответствие двух схем достаточно

очевидно, однако сопоставить их в деталях трудно, так как кладограмма, в которой устранены противоречия, — это одновременно схема родственных отношений, лишь с невыясненными ещё предками, а этап наложения этой схемы на геохронологическую шкалу формально уже не принадлежит к этапу построения древа (хотя обычно включается в него) и в то же время предшествует построению сценария.

Процедура генеалогической реконструкции на схеме выглядит простой и строгой. Это и неудивительно, поскольку все проблемы, решение которых основывается на опыте, интуиции и чувстве меры исследователя, устранены из формализованной схемы и скрываются в тонкостях применения формальных процедур, прежде всего в умении обращаться с презумпциями. К сожалению, об этом не всегда помнят. Сформулированная В. Геннигом чёткая схема филогенетического анализа (здесь она изменена, но не в главном) вызвала неумеренный энтузиазм исследователей, особенно западных, и чтение последующей литературы создаёт впечатление, что в филогенетике не осталось более важных и сложных проблем, чем разработка наиболее экономных и продуктивных методов, особенно математических, для реконструкции генеалогии по готовому набору син- и аутапоморфий. В то же время такой актуальной проблеме, как надёжное опознание апо- и плезиоморфии и конвергенции, уделяется значительно меньше внимания.

Анализ признаков. Признаки анализируются с целью установить, к какой из пяти категорий (сим- и аутплезиоморфия, син- и аутапоморфия и гомоплазия) относится сходство или отличие по той или иной модальности определённого признака, чтобы затем признак можно было бы использовать в филогенетическом анализе и соответствии с описанной нами схемой.

Проще всего различить синапоморфию, симплезиоморфию и конвергенцию, с одной стороны, и аутапоморфию и аутплезиоморфию, с другой; первая группа отражает сходство, вторая — отличие. Нужно только учитывать, что одна и та же модальность даже по отношению к одной группе, но в разном контексте (в зависимости от уровня рассмотрения), может попадать в разные категории.

Обратимся снова к рис. 1. Здесь апоморфная модальность признака *3* одновременно является: а) аутапоморфией группы *БВ*, отличающей её от *А*; б) синапоморфией *Б* и *В*, отражающей их сходство между собой по сравнению с *А*; в) симплезиоморфией подчиненных таксонов внутри *Б* и *В*, если такие имеются, и, наконец, г) аутплезиоморфией для некоторых из последних, если их сестринские группы внутри *БВ* утратили эту модальность и приобрели другую, ещё более апоморфную. Таким образом, категории модальностей (все, кроме гомоплазии) относительны и идентифицируются только одновременно для всех альтернативных модальностей при фиксированном уровне рассмотрения.

Значительно сложнее идентификация апоморфии, плезиоморфии и конвергенции, связанная с реконструкцией истории признаков и, в частности, с определением исторической последовательности модальностей. Эта процедура именуется определением полярности морфоклины (под морфоклиной понимается упорядоченный набор модальностей одного признака). Поскольку реконструкция истории признака проводится для того, чтобы восстановить историю группы, и соответственно до того, как эта история будет выяснена, такая реконструкция всегда основывается на косвенных данных и поэтому лишь более или менее правдоподобна, что ещё раз подчеркивает важность дублирования филогенетических аргументов.

Методы реконструкции истории признаков разнообразны, но их можно, видимо, разделить на три основные группы — оценка конструктивного совершенства, реконструкция по аналогии и то, что называют внегрупповым (outgroup) сравнением (название устоявшееся, но неточное, поскольку аналогии также часто проводятся с выходом за пределы данной группы). Начнем с последнего метода, легче поддающегося формализации.

Система организмов, как принято считать и как подтверждается сравнительно высокой преемственностью систем до- и последарвинского периода, в целом отражает их историю, хотя и в весьма общем виде. Поэтому, учитывая, что определённая модальность признака, возникшая у предка какой-то группы, может сохраниться у разных потомков, разумно сделать вывод, что более древняя модальность должна быть распространена в целом шире, чем более молодая. Конкретно это означает, что если из двух модальностей признака одна характеризует изучаемую группу и только её, а другая встречается также за её пределами, то весьма вероятно, что первая модальность возникла лишь с появлением этой группы, т. е. она апоморфна, а вторая унаследована от более далекого предка и плезиоморфна. Это и есть метод внегруппового сравнения. Он, конечно, не безошибочен, а его справедливость зависит от выполнения трёх условий: 1) группы за пределами исследуемой, обнаруживающие ту же модальность, что и последняя, не являются все потомками исследуемой группы; в противном случае эта модальность, хотя и более распространенная, может быть апоморфной; 2) сходство по предположительно плезиоморфной модальности между членами данной и прочих групп не конвергентно (в противоположном случае модальность может быть и апоморфной); 3) отсутствие предположительно апоморфной модальности за пределами данной группы не является результатом вторичной её утраты (превращения её в какую-то иную модальность) у прочих групп; в противном случае эта модальность в действительности может быть плезиоморфной. Эти условия соблюдаются не всегда.

Так, сходство в строении характерных грызущих резцов у зайцеобразных и у истинных грызунов долгое время воспринималось как унаследованное от общего предка и рассматривалось фактически как синапоморфия, хотя сам этот термин тогда ещё не употреблялся. Позже выяснилась конвергентная природа сходства и соответственно аутапоморфность каждой из двух групп по этому признаку.

Противоположный пример даёт признак положения крыльев в покое у насекомых. После работ А. В. Мартынов (1924 и др.) долгое время считалось, что складывание крыльев в покое на брюшке — это новоприобретение (синапоморфия) так называемых новокрылых насекомых — всех современных крылатых насекомых, кроме стрекоз и подёнок, а распростёртые крылья у последних — это примитивный (плезиоморфный) признак. Позже оказалось, что у некоторых из древних представителей древнекрылых насекомых, куда относятся и стрекозы с подёнками, крылья складывались и что они складывались у самых древних из известных насекомых. Был сделан вывод, что способность складывать крылья первична (плезиоморфна) и что стрекозы, подёнки и другие древнекрылые вторично утратили эту способность[4] (Расницын, 1980; Rasnitsyn, 1981).

Всё это означает, что метод внегруппового сравнения основан не более чем на очередной презумпции, которую можно сформулировать следующим образом: если из двух модальностей признака одна свойственна только данной группе, а другая не только ей, то первая для этой группы апоморфна, а вторая плезиоморфна, в случае отсутствия надежных свидетельств противного.

Перейдем к методу анализа признаков по аналогии. По существу, характеристика этих методов заключена уже в их названии: если данная морфоклина (упорядоченный набор модальностей признака) реализуется определённым образом в одной ситуации,

[4] Недавно было получено важное подтверждение первичности складывания крыльев у насекомых. Изучение фотографий одного из древнейших крылатых насекомых *Helerologopsis ruhrensis* Brauckmann, Koch, 1982 (Brauckmann, Koch, 1982), любезно представленных нам авторами описания, и проведённое ими (авторами) дополнительное изучение ископаемого позволяют сделать вывод, что это насекомое, несомненно, складывавшее крылья в покое, одновременно обладало характерными признаками отряда палеодиктиоптер (колющий хоботок, переднегрудные крылышки определённой формы и т. д.) и, очевидно, относилось к группе, предковой для палеодиктиоптер. Поскольку последние — древнейшая и центральная группа древнекрылых, убедительность нового свидетельства плезиоморфии "новокрылых" по признаку складывания крыльев кажется высокой.

то можно принять по аналогии, что та же последовательность модальностей (полярность морфоклины) имеет место и в другом случае (конечно, если нет надежных свидетельств противного, т. е. в рамках очередных презумпций).

Наиболее распространённые методы анализа признаков по аналогии — онтогенетический и таксономический (метод параллелизмов). Онтогенетический метод основан на предположении, что последовательность признаков в онтогенезе приблизительно соответствует таковой в филогенезе (подробнее см. 7.3), и признак, раньше появляющийся в онтогенезе, должен быть синапоморфным для более широкой группы, а для её подгрупп, характеризующихся позднее появляющимися признаками, этот признак будет симплезиоморфным.

Онтогенетический метод, как и все другие, небезошибочен, так как последовательность стадий развития, как известно, подвержена изменениям. При рационализации развития те или иные стадии могут существенно упрощаться и выпадать, а в процессе эмбриональной и постэмбриональной адаптации (ценогенеза) — модифицироваться (вспомним личинок насекомых). Поэтому онтогенетический метод анализа признаков также опирается только на презумпцию, которую можно назвать презумпцией зародышевого сходства: та из двух модальностей данного признака, которая в онтогенезе данной или (и) близких групп развивается первой, считается плезиоморфной, если нет надежных свидетельств противного.

Метод таксономических аналогий основан на широком распространении параллельной эволюции, при которой многие группы развиваются в сходном направлении и конвергентно приобретают сходные модальности признаков. Наиболее эффектные случаи такого рода уже приобрели терминологическое оформление (процесс маммализации тероморфных рептилий или ангиоспермизации голосеменных растений). Результаты параллельной эволюции давно используются в филогенетике, естественно, в рамках очередной презумпции: если в других близких группах полярность данной морфоклины каким-то образом установлена, то её можно перенести и на анализируемую группу, если нет надежных свидетельств противного. Как и в других случаях, эта презумпция, по-видимому, до сих пор чётко не сформулирована, несмотря на широкое использование.

Параллельная эволюция часто особенно ярко проявляется в результате палеонтологических исследований. Тогда же легче устанавливается полярность морфоклин. Нередко можно заметить, как в стратиграфически последовательных фаунах и флорах происходит смена доминирующих модальностей, порой даже мало зависящая от смены групп (т. е. происходящая параллельно во многих группах). Поэтому использование таксономических аналогий часто особенно продуктивно в палеонтологии, и можно даже говорить об особом методе палеонтологических аналогий. Но тогда столь же самостоятельными, хотя и не столь широко употребимыми из-за меньшей надежности (или разработанности) должны считаться и другие подобные методы — биогеографических, экологических аналогий и т. д. Действительно, если установлено, что в некоторых географических, экологических и тому подобных условиях фауна или флора в целом древнее и здесь наблюдается концентрация многих плезиоморфных модальностей, то характерные для этих условий модальности ранее не поляризованных морфоклин с некоторой долей риска также можно считать плезиоморфными. Чтобы оценить степень этого риска, требуется немалый опыт.

Другой метод определения полярности морфоклин по аналогии состоит в использовании корреляции морфоклин: если распределение двух морфоклин сходно и полярность одной из них известна, то полярность второй можно определить по аналогии с первой. Этот метод можно применять лишь в случае, если обе морфоклины включают более двух модальностей каждая, но и здесь он, как и все прочие методы, небезошибочен и заслуживает доверия лишь при отсутствии противоречащих данных.

Наконец, последняя группа методов анализа признаков основана на оценке степени конструктивного и функционального совершенства органов и структур. Она опирается на общепринятое и, видимо, близкое к истине представление, что ранние формы жизни обладали низким уровнем организации и что сложность и совершенство организмов в целом росло во времени.

В то же время хорошо известно, что в конкретных филогенетических линиях этот процесс не был однонаправленным, что сложность и совершенство отдельных структур и уровень организации организмов нередко уменьшались в филогенезе. Поэтому метод конструктивного совершенства пригоден лишь постольку, поскольку регрессивные изменения предполагаются в целом менее широко распространёнными, чем прогрессивные. Следовательно, этот метод неявно опирается на очередную презумпцию, которую можно назвать презумпцией прогрессивности эволюции: из двух модальностей признака та, что отвечает более высокому конструктивному совершенству соответствующей структуры (более совершенному обеспечению соответствующей функции), считается апоморфной, если нет надежных свидетельств противного.

Более детальный анализ метода конструктивного совершенства и, в частности, обсуждение критериев такого совершенства представляют собой предмет других биологических дисциплин (сравнительная морфология, физиология, биохимия и т. д.) и выходит за рамки настоящей главы. Можно лишь отметить, что наряду с другими подходами весьма продуктивными в этом отношении являются методы функциональной морфологии (Peters, 1978; Szalay, 1981).

Таким образом, филогенетика представляет собой совокупность весьма нестрогих частных методов и критериев, опирающихся на разного рода презумпции и требующих для эффективного применения, во-первых, опыта и интуиции исследователя, во-вторых, многократного дублирования аргументов. Эти нестрогие частные методы объединяются в одно целое строгой и чёткой схемой филогенетической процедуры, завершающей здание филогенетики. В результате возникает своеобразная постройка с гибким, подвижным, даже расплывчатым и ненадёжным для стороннего взгляда фундаментом и почти математически строгим фасадом (Поппер, 1983). Сочетание кажется противоречивым, если не противоестественным, но это впечатление обманчиво. Сочетание естественно по крайней мере в том смысле, что это нормальное, обычное явление. Математика строга и в некотором смысле жестка, но в своих приложениях она оперирует опытными данными, которые в разной степени, но всегда уступают математическому аппарату в строгости, надежности и объективности. Строга и логика, но не таков материал, коим она оперирует, ибо это материал — продукт опыта, разного у разных людей и плохо поддающегося формализации. Очевидно, расплывчатость фундамента — ещё не повод для пессимизма, а красота фасада — для излишнего оптимизма. Гораздо важнее всегда помнить и о недостатках и о преимуществах метода, чтобы не упустить ни одной возможности в преодолении первых и использовании вторых.

Литература

Воробьёва Э.И. 1980. Филогенетические аспекты палеонтологии // Журн. общ. биол. Т.54. № 4. С.507–521.

Кун Т. 1977. Структура научных революций. Пер. с англ. М.: Прогресс. 288 с.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.

Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филетического ствола // Журн. общ. биол. Т.29. № 1. С.48–56.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. Пер. с англ. М.: Прогресс. 605 с.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.83. М.: Наука. 331 с.

Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.

Татаринов Л.П. 1983. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. № 12. С.40–49.

Татаринов Л.П. 1984. Кладистический анализ, морфология и палеонтология в реконструкции палеонтологической истории позвоночных // 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4–14 авг. 1984 г. Доклады. Т.2. Палеонтология. С.41–45.

Ashlock P.D. 1971. Monophyly and associated terms // Syst. Zool. Vol.20. P.63–69.

Brauckmann C., Koch L. 1982. Neue Insecten aus den Vorhalle-Schichten (oberes Namurium) von Hagen-Vorhalle // Dortmunder Beitr. Landesk., Naturwiss. Mitt. Bd.16. S.15–26.

Colles D.H. 1969 The interpretation of Hennig's "phylogenetic systematics" — a reply to Dr. Schelle // Syst. Zool. Vol.12. No.2. P.134–144.

Eldredge N. 1979. Cladism and common sence // J. Cracraft, N. Eldredge (eds.). Phylogenetic analysis and paleontology. New York: Columbia Univ. Press. P.165–198.

Eldredge N., Cracraft J. 1980. Phylogenetic patterns of the evolutionary process: methods and theory in comparative biology. New York: Columbia Univ. Press. 349 p.

Felsenstein J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees // Quart. Rev. Biol. Vol.57. No.4. P.379–404.

Harper Ch.W. 1976. Phylogenetic inference in paleontology // J. Paleontol. Vol.50. No. 1. P.180–193.

Hecht M.K. 1976. Phylogenetic inference and methodology as applied to vertebrate records // Evolutionary Biology. New York: Plenum Press. Vol.9. P.335–363.

Hennig W. 1950. Grundzuge eine Theorie der phylogenetische Systematik. Berlin: Deutsch. Zentralverlag. 370 S.

Hennig W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetische System der Insekten // Beitr. Entomol. Bd.3. Sonderheft. S.1–85.

Hennig W. 1965. Phylogenetic systematics // Ann. Rev. Entomol. Vol.10. P.97–116.

Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press. 263 p.

Hennig W. 1969. Der Stammesgeschichte der Insekten // Senkenberg Naturf. Ges. Frankfurt am Main. Bd.49. 436 S.Hennig W. 1981. Insect phylogeny. New York: John Wiley and sons. 514 p.

Hennig W. 1982. Phylogenetische Systematik. Berlin – Hamburg: Parey Co. Studientexte. Bd.34. 246 S.

Kellog D.E. 1975. The role of phyletic change in the evolution of *Pseudocubus vema* (Radiolaria) // Paleobiology. Vol.1. No.4. P.359–370.

Martynov A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution // Z. Morphol Ökol. Tiere. Bd.4. S.465–501.

Phylogenetic analysis and paleontology / J. Cracraft, N. Eldredge (eds.). New York: Columbia Univ. Press. 1979. 210 p.

Peters D.S. 1978. Phylogeny reconstruction and classificatory insufficiency // Syst. Zool. Vol.27. P.225–227.

Platnick N.I. 1977. Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing // Syst. Zool. Vol.26. P.438–442.

Platnick N.I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool. Vol.28. P.537–546.

Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin // J. Morphol. Vol.168. P.331–338.

Szalay F.S. 1977. Ancestor, descendant, sister groups, and testing of phylogenetic hypoteses // Syst. Zool. Vol.26. P.12–18.

Szalay F.S. 1981. Fuctional analysis and the practice of the phylogenetic method as reflected by some mammalian studies // Amer. Zool. Vol.21. P.37–45.

Whiley E.O. 1979a. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // Syst. Zool.. Vol.28. P.308–337.

Whiley E.O. 1979b. Ancestors, species and cladograms — remarks on the symposium // J. Cracraft, N. Eldredge (eds.). Phylogenetic analysis and paleontology. New York: Columbia Univ. Press. P.211–225.

2.6. Принципы и методы реконструкции филогенезов

С момента выхода "Происхождения видов" Ч. Дарвина филогенетика, под которой мы понимаем раздел теории эволюции, посвященный реконструкции и интерпретации филогенезов, пережила два периода подъёма. Первый из них был связан с созданием Э. Геккелем метода тройного параллелизма и фактически закончился к началу века. В последние 20–25 лет наблюдается новый подъём, стимулом для которого послужили работы В. Геннига, создавшего концепцию так называемой филогенетической систематики, часто именуемой также кладизмом (Hennig, 1950, 1966, 1982). Поскольку имеется обширная литература, посвящённая как изложению взглядов Геннига и его последователей, так и критике этих взглядов (см., например: Phylogenetic..., 1979; Wiley, 1981; Расницын, 1983; Шаталкин, 1986; и цитированные там публикации), мы не хотели бы здесь включаться в дискуссию. Гораздо более важным, на наш взгляд, является изложение принципов и методов, которые могли бы помочь в практической работе по реконструкции филогенезов, учитывающее, естественно, различные точки зрения. Этому вопросу и посвящен настоящий очерк.

При этом мы отчетливо понимаем, что предлагаемая схема филогенетической процедуры лишь идеальный вариант того, как филогенетическая задача могла бы теоретически быть решена самым прямым и экономным путем. Реальные же пути, которыми идет исследователь, гораздо сложнее, и поскольку технические, легко формализуемые элементы исследования там тесно переплетены с творчеством и, скажем прямо, искусством, мы ещё далеки от возможностей описать эти пути. Пока можно лишь с определённостью утверждать, что по большей части филогенетические задачи решаются итеративно, с многократным повторением однажды пройденного этапа, но с учётом всё более и более широкого круга данных. Вначале на основе беглого знакомства с данными создается, часто неосознанно, первая рабочая гипотеза о характере филогенетических связей в изучаемой совокупности организмов. Более детальное изучение этой совокупности обнаруживает как несоответствие наших представлений объекту исследования в тех или иных деталях, так и особенности объекта, позволяющие выдвинуть новые и углубить прежнюю гипотезы. Гипотеза пересматривается и вновь сравнивается с объектом, и так до тех пор, пока итерации (повторные подходы), не перестают сколько-нибудь существенно уточнять наши представления. На практике этот процесс от начала до конца никогда не осуществляется одним исследователем. Впрочем, вряд ли сейчас можно назвать хоть одну группу организмов, для которой его можно считать законченным. Сейчас, когда для подавляющего большинства крупных групп организмов уже созданы по крайней мере провизорные филогенетические системы, исследователь обычно включается в этот процесс тогда, когда у него в руках оказываются факты, которые либо противоречат имеющейся гипотетической схеме, либо позволяют её углубить и дополнить.

Существенной особенностью любых филогенетических построений является то, что они никогда не бывают абсолютными, а лишь более или менее вероятными, причём объективно судить о степени этой вероятности мы не можем. Классическим примером может быть филогения лошадей В.О. Ковалевского. На том уровне знаний она казалась весьма близкой к истине, но последующие исследования показали, что В.О. Ковалевский имел дело с тупиковыми формами, хотя общая тенденция, намеченная им, оказалась верной.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Действительно, в филогенетике невозможно строго доказать, что вид *A* является предком вида *B*, поскольку о родственных отношениях мы судим, опираясь, во-первых, на стратиграфические отношения ископаемых и, во-вторых, на сходство и различие признаков. Однако палеонтологическая летопись не бывает полной настолько, чтобы мы могли проследить историю видов поколение за поколением и на 100% исключить возможность миграций. Признаки же, как известно, подвержены конвергенциям, обратному развитию и т. п.

Несмотря на это, положение не столь безнадёжно, как может показаться на первый взгляд. Во всяком случае, многие из имеющихся филогенетических реконструкций выдерживают проверку практикой и не рассыпаются каждый раз, когда появляются новые данные, хотя, конечно, имеются и другие примеры. Дело в том, что существует ряд приёмов, часто используемых неосознанно, которые позволяют повысить надёжность реконструкций. Прежде всего, надёжность тем выше, чем больше признаков используется для реконструкции. Соответствие филогений одной группы, построенных по разным наборам признаков, служат подтверждением их надёжности (Ruse, 1979). Следует подчеркнуть, что особо важны при этом группы независимо эволюирующих признаков, например признаки личинок и имаго у насекомых с полным превращением.

Другой принцип, сформулированный ещё Э. Геккелем, состоит в том, что надёжность реконструкций повышается, если мы используем параллельно несколько методов. У Геккеля это были палеонтологический (хронологический), сравнительно-эмбриологический (онтогенетический) и сравнительно-морфологический методы. Впоследствии к ним были добавлены и другие. Как было показано одним из авторов (Расницын, 1988), в основе этих методов лежат некоторые априорные гипотезы, наименее рискованные, судя по предыдущему опыту, но в каждом отдельном случае подлежащие проверке (попытке опровержения), которые было предложено назвать презумпциями. Как и в юридической науке, некоторая гипотеза принимается как достоверный факт до тех пор, пока не будет доказано обратное. Формулировка основных презумпций филогенетики будет дана ниже. Однако прежде чем это будет сделано, необходимо остановиться на вопросах формальной процедуры филогенетики.

Первый необходимый этап реконструкции филогенеза состоит в фиксации границ группы, филогенез которой подлежит реконструкции, и нижнего таксономического уровня анализа, т. е. ранга групп, принимаемых в данном исследовании неделимыми, элементарными. Мы ведь можем изучать и родственные отношения видов некоторого рода и классов некоторого типа. После этого можно начинать реконструкцию генеалогии, т. е. системы кровного родства, системы связей между предками и потомками. Поскольку предки не всегда известны, важными элементами генеалогических схем являются также сестринские группы — группы наиболее близкородственных форм, независимо произошедших от общего предка.

Ключевой в филогенетике является процедура анализа признаков, формальная сторона которой подробно рассмотрена ранее (с. 103–109 настоящего сборника — *Ред.*). Содержательная сторона филогенетического анализа опирается на использование презумпций, на которых мы здесь и сосредоточимся.

1. Презумпция унаследованности. Сходство двух групп организмов по некоторому признаку считается унаследованным, если нет надёжных свидетельств противного. Это, собственно, презумпция возможности реконструкции филогенеза. Действительно, если в природе доминируют гомоплазии, если одинаковые признаки с лёгкостью возникают в разных группах (указывая, что направления вероятных эволюционных изменений организации не зависят существенно от её специфики, от того, какими свойствами и признаками она уже характеризуется), то сходства и различия между организмами будут либо комбинироваться случайно, не позволяя выявить ни систему, ни фило-

генез группы, либо будут в своей совокупности прямо отражать специфику среды, делая возможным построение естественной, хотя и полифилетической системы, но не филогенеза.

Как мы знаем из опыта, в большинстве случаев ни того, ни другого не наблюдается по крайней мере в явном виде и построение филогенетических древес оказывается возможным. Однако есть и исключения. По авторитетному мнению Г.А. Заварзина (1987), структура сходств и различий прокариот в значительной части отражает не историю группы, а структуру среды их обитания. С другой стороны, для более продвинутых групп, где реконструкция филогенеза в целом вполне осуществима, известен парадокс особой трудности филогенетических реконструкций на видовом уровне, хотя недавние события этого уровня, казалось бы, должны были оставить больше следов, чем давние процессы расхождения старших таксонов. Тем не менее сходства и различия видов, особенно в больших родах, часто комбинируются случайно, хаотически.

Малая специфика организации, провоцирующая возникновение гомоплазий, в первом случае связана, очевидно, с общей простотой строения прокариот, во втором — с малыми различиями в организации близких видов. Таким образом, наши возможности реконструкции филогенеза оказываются небезграничными, но иного трудно было и ожидать.

2. Презумпция древности. Из двух близких групп более молодая происходит от более древней, если нет надёжных свидетельств противного. Эта презумпция, лежащая в основе хронологического метода, применима лишь в отношении групп с более или менее известной палеонтологической историей. Дополнительных пояснений она, видимо, не требует.

Далее следует группа презумпций, используемых для поляризации морфоклин; под морфоклиной здесь понимается упорядоченный набор модальностей признака, поляризация морфоклины — определение последовательности этих модальностей на конкретном отрезке филогенеза,

3. **Презумпция зародышевого сходства**. Та из двух модальностей данного признака, которая в онтогенезе данной и (или) близких групп развивается первой, считается плезиоморфной, если нет надёжных свидетельств противного. Эта презумпция является базой онтогенетического метода определения полярности морфоклин. По сути дела мы здесь переформулируем так называемый биогенетический закон Геккеля или, если быть более точными, два первых закона Бэра: 1) общее в каждой более крупной группе животных формируется раньше, чем специальное; 2) из наиболее общего в организации образуется менее общее и так далее, пока не появится самое специальное.

Возможности и ограничения применения онтогенетического метода хорошо известны (Шмальгаузен, 1982 и др.).

4. **Презумпция сохранения полярности морфоклины**. Если в других близких группах полярность данной морфоклины каким-то образом установлена, её можно перенести и на анализируемую группу, если нет надёжных свидетельств противного. Эта презумпция составляет основу метода таксономических аналогий и является следствием того, что многие близкие группы развиваются параллельно и приобретают сходные модальности признаков. Наиболее эффектные случаи такого рода уже приобрели терминологическое оформление (процесс маммализации тероморфных рептилий или ангиоспермизации голосеменных растений). Явления параллельной эволюции особенно часто выявляются в результате палеонтологических исследований. В тех же исследованиях легче устанавливается полярность морфоклин. Нередко, в частности, удаётся заметить, как в последовательных фаунах и флорах происходит смена доминирующих модальностей, порой даже мало зависящая от смены групп (т. е. происходящая параллельно во многих группах). Поэтому использование таксономических аналогий часто

особенно продуктивно в палеонтологии и можно даже говорить об особом методе палеонтологических аналогий. Но тогда столь же самостоятельными, хотя и не столь широко употребляемыми из-за меньшей надёжности (или разработанности?) должны считаться и другие подобные методы — биогеографических, экологических, этологических и т. д. аналогий.

Иногда весьма продуктивным может быть так называемый паразитологический метод, также основанный на аналогиях. Он приложим не только к паразитам и их хозяевам, но и к другим ситуациям, когда одна группа организмов экологически тесно связана с другой (комменсал и его хозяин, специализированный хищник и его жертва, опылитель и растение и т. д.). Эволюция таких пар нередко тесно связана, так что неясные моменты генеалогии одной группы можно реконструировать по аналогии с другой. Однако до того, как показан параллелизм по крайней мере некоторых участков генеалогических схем, пользоваться "паразитологическим" методом рискованно, так как в целом число исключений очень велико.

Наконец, ещё один метод определения полярности морфоклин по аналогии состоит в использовании корреляции морфоклин: если распределение двух морфоклин сходно и полярность одной из них известна, то полярность второй можно определить по аналогии с первой. Этот метод работает лишь в случае, если обе морфоклины включают более двух модальностей каждая, но и здесь он, как и все прочие методы, не безошибочен и заслуживает доверия лишь при отсутствии противоречащих данных.

5. **Презумпция консервативности признака.** Если из двух модальностей признака одна свойственна только данной группе, а другая не только ей, то первая для этой группы апоморфна, а вторая — плезиоморфна, если нет надёжных свидетельств противного. На этой презумпции основан метод внегруппового сравнения. Многие признаки обладают определённой консервативностью, поэтому модальность признака, возникшая у предка какой-то группы, имеет шансы сохраниться у разных его потомков. Отсюда следует, что более древняя модальность должна быть распространена в целом шире, чем более молодая. Конкретно это означает, что если из двух модальностей признака одна характеризует изучаемую группу и только её, а другая встречается также за её пределами, то весьма вероятно, что первая модальность возникла лишь с возникновением этой группы, т. е. апоморфна, а вторая унаследована от более далёкого предка и плезиоморфна.

Метод внегруппового сравнения, конечно, не безошибочен и его справедливость зависит от трёх условий:

1) группы за пределами исследуемой, обнаруживающие ту же модальность, что и последняя, не являются все потомками исследуемой группы (в противном случае эта модальность, хотя и более распространённая, может быть апоморфной);
2) сходство по предположительно плезиоморфной модальности в данной и в прочих группах не возникло конвергентно (в противном случае модальность может быть апоморфной);
3) отсутствие предположительно апоморфной модальности за пределами данной группы не является результатом вторичной её утраты (превращения в иную модальность) у прочих групп (в противном случае модальность может быть плезиоморфной). Эти условия, как хорошо известно, соблюдаются далеко не всегда.

Следующие две презумпции — презумпции выбора — регулируют наши действия в отношении взаимонесовместимых синапоморфий, когда нам приходится решать, какие из этих синапоморфий истинные, а такие ложные.

6. **Презумпция парсимонии.** В случае противоречивого распределения истинными синапоморфиями являются те, признание истинности которых вводит в филогенез меньшее число гомоплазий, если нет надёжных свидетельств противного, прежде всего со стороны неравной надёжности конкурирующих синапоморфий. Фактически

это означает, что при прочих равных доверять нужно тем синапоморфиям, которые в большем числе дублируют друг друга (иначе придется их всех объявить гомоплазиями). Соответствие такого подхода философскому принципу парсимонии (простоты, экономии: "не следует умножать сущности [здесь – гомоплазии] без нужды") обеспечило ему необычайную популярность, особенно за рубежом. Правда, обычно говорят о принципе, чуть ли не о законе парсимонии, и при этом игнорируют неравноценность синапоморфий (см. ниже), что может вести к ошибкам.

Частным случаем презумпции парсимонии можно считать "закон" необратимости эволюции. Действительно, эволюционная реверсия, особенно в смысле Долло (восстановление однажды утраченного органа), обычно означает восстановление сложной структуры, т. е. полную конвергенцию с однажды пройденным состоянием по большому набору признаков (или, если угодно, по очень сложному признаку). Поэтому признание обратимости эволюции в каждом случае вводит в реконструкцию то или иное число гомоплазий, нарушая этим презумпцию парсимонии.

7. **Презумпция неравноценности синапоморфий.** В случае противоречивого распределения истинной синапоморфией следует считать ту, многократное возникновение которой по независимым данным следует считать менее вероятным, если нет надёжных свидетельств противного. До сих пор мы исходили из равноценности всех синапоморфий, но на самом деле одни из них весьма склонны к независимому развитию, так что сходство часто возникает как гомоплазия, а не синапоморфия, с другими это происходит редко. Такое различие может быть доступно прямому наблюдению, когда один из признаков представлен сходной апоморфной модальностью во многих группах, не связанных близким родством, и явно возникавшей неоднократно, тогда как распространение другой апоморфии не противоречит гипотезе её однократного возникновения. Естественно, что синапоморфия по второму признаку при прочих равных считается в среднем более надёжной.

В других случаях надёжность синапоморфий мы оцениваем непосредственно по предполагаемой трудности реализации соответствующего изменения. Именно поэтому сходство по редукции какой-либо структуры издавна считается менее надёжным свидетельством родства, чем сходство по новоприобретению. Точно так же небольшое значение обычно придается сходству в окраске, изменения которой часто предполагаются связанными с изменениями немногих биохимических реакций. Напротив, большой вес нередко приписывается сходству в изменениях структур, входящих в целостные "технологические системы" (Уголев, 1985), так как их сходство должно в определенной мере отражать сходное изменение в соответствующей системе в целом (так в сходных модификациях челюсти насекомого мы видим отражение сходного направления эволюции технологической системы добычи и переработки пищи).

С технологическим подходом к эволюции функций связан ещё один способ оценки (взвешивания) конкурирующих синапоморфий: приобретение сходства по ряду признаков, связанных с единой технологической системой, а потому взаимозависимых и в некотором смысле составляющих единый сложный признак, далеко не равноценно сходству по равному числу функционально независимых апоморфии.

Три описанных подхода к взвешиванию несовместимых синапоморфий нетрудно сформулировать как самостоятельные презумпции (соответственно редкости, сложности и функциональной независимости истинных синапоморфий), но мы сейчас делаем лишь первые шаги в выявлении методов взвешивания синапоморфий, и число их, несомненно, будет расти, так что их формализация сейчас может оказаться преждевременной.

Итак, мы постарались в данном разделе сформулировать презумпции филогенетики и коротко охарактеризовать методы анализа, основанные на них. Большинство

сформулированных презумпций в неявной форме использовалось и раньше, но нам кажется, что чёткая формулировка позволяет по-новому взглянуть на методологию филогенетики. Надеемся, что такой подход стимулирует дальнейшее развитие методологии и в будущем этот список будет дополнен и усовершенствован.

В то же время дать рецептуру использования методов мы вряд ли сможем, от опыта и интуиции исследователя зависит, какие презумпции и в какой комбинации использовать в каждом конкретном случае. Несомненно лишь одно: параллельное использование нескольких методов анализа признаков существенно повышает надёжность реконструкции.

Литература

Заварзин Г.А. 1987. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 144–158.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного функционализма. Л.: Наука. 544 с.

Шаталкин А.И. 1986. Концепция монофилии в систематике // Журн. общ. биол. Т.47. С.579–591.

Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.

Ashlock P.D. 1971. Monophyly and associated terms // Syst. Zool. Vol.20. P.63–69.

Hennig W. 1950. Grundzuge eine Theorie der phylogenetische Systematic. Berlin: Deutsch. Zentralverlag. 370 S.

Henning W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press. 263 p.

Hennig W. 1982. Phylogenetische Systematics. Berlin – Hamburg: Parey Co. Studientexte. Bd.34. 246 S.

Phylogenetic analysis and paleontology / J. Cracraft, N. Eldredge (eds.) New York: Columbia Univ. Press. 1979. 210 p.

Ruse M. 1979. Falsifiability, consilience, and systematics // Syst. Zool. Vol.28. P.530–536.

Wiley E.O. 1981. Phylogenetic. New York: John Wiley & Sons. 1981. 439 p.

2.7. Проблема ранга в таксономии

Решение проблемы объективности и сравнимости ранга таксонов определяется прежде всего тем, как мы подходим к самому понятию таксона. Таких подходов можно выделить два — линнеев таксон ("не признак определяет род, а род определяет признак" — см. Станков, 1958: 65) и нелиннеев таксон, ранг и границы которого однозначно определены характеризующими его признаками.

Линнеев подход к системе подразумевает, что классифицируемое нами множество обладает внутренней структурой, подлежащей выявлению и описанию системой, так что объективность, естественность создаваемой системы признаётся более важной, чем простота и надежность диагнозов её таксонов. Реальность проблемы выбора между естественностью и диагностичностью таксонов очевидна, вероятно, для любого практикующего систематика. Ему хорошо знакомы группы, вполне естественные и легко опознаваемые опытным специалистом, но не имеющие чёткого диагноза. Настоящих переходных форм между этим и другими таксонами нет, но много промежуточных по отдельным признакам, так что граница между таксонами ясна (принадлежность вида не вызывает сомнений), но сконструировать хороший диагноз не удаётся, и дело едва ли только в неполноте наших знаний, поскольку их накопление часто лишь усугубляет трудности. Что же касается причин, по которым мы добиваемся естественности системы даже в ущерб соображениям простоты и удобства пользования, то этому вопросу посвящены многие исследования (см., напр.: Расницын, 1983), и мы его касаться не будем.

Напрашивающаяся эволюционная интерпретация линнеева подхода к системе признает принципиальное соответствие между иерархией системы и родословным древом соответствующей группы, но одновременно учитывает широкое распространение параллелизмов (в широком смысле, включая конвергенции, реверсии и т. д.), в основном из-за которых совокупность аутапоморфий и аутплезиоморфий[1] таксона так часто не удаётся использовать в качестве диагноза. Это не означает, однако, что линнеев таксон и есть группа, однозначно определяемая упомянутой совокупностью аутапо- и аутплезиоморфий, т. е. просто монофилетический таксон (в умеренно широком смысле, включая голо- и парафилию, но исключая широкую монофилию Симпсона; подробнее см. Расницын, 1983). Сам творец биологической систематики заведомо не имел этого в виду, и есть основания полагать, что требование обязательной монофилетичности таксона не всегда реалистично и к тому же не является достаточным (поскольку не всякую монофилетическую группу стоит рассматривать как таксон, иначе не хватит ни названий, ни рангов).

Нереальность требования обязательной строгой монофилии таксона следует из широкого распространения параллелизмов, делающих надёжную и одновременно детальную реконструкцию филогенетического древа далеко не всегда осуществимой (см., напр.: Заварзин, 1987; Невесская и др., 1987). Показательна закономерность, знакомая многим систематикам и филогенетикам, особенно работающим с современными организмами: родственные отношения, скажем, семейств и отрядов выясняются легче, чем видов, особенно в больших родах, несмотря на то что соответствующие эволюционные события в последнем случае имели место гораздо позже и должны были оставить значительно больше следов (Любищев, 1982).

Расницын А.П. 1990. Проблема ранга в таксономии // В.В. Меннер (ред.). Систематика и филогения беспозвоночных: критерии выделения высших таксонов. М.: Наука. С.5–10.

[1] Аутапоморфия — признак, возникший у первых представителей данного таксона, аутплезиоморфия — признак, возникший у более или менее отдалённого его предка, но утраченный во всех последующих эволюционных линиях, кроме той, которая ведёт к рассматриваемому таксону. Подробнее терминология филогенетики рассмотрена в других работах (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988).

Межвидовые различия в значительной мере комбинаторны (являются разными комбинациями одного и того же сравнительно небольшого набора признаков), комбинативный характер в немалой степени обнаруживает и архаическое многообразие организмов (Мамкаев, 1968). По-видимому, иерархическая структура многообразия и соответствующие возможности расшифровки филогенеза не только или даже не столько возникают в ходе последовательных дивергенций, сколько выкристаллизовываются из первичной комбинаторики в процессе элиминации многочисленных неудачных комбинаций и сохранения немногих эволюционно наиболее перспективных (по аналогии с гипотезой Дарвина о происхождении хиатусов между таксонами путем элиминации промежуточных форм). Но это означает, что таксоны, к созданию которых мы фактически стремимся (естественные таксоны) — не столько монофилетические группы организмов, сколько сбалансированные, устойчивые адаптивные типы, единые в своей организации, выглядящие монофилетичными, но не обязательно из-за их строгой монофилии, а скорее из-за единства организации, не сохранившей ясных следов исходной неоднородности.

Таким образом, линнеева система стремится отразить не само по себе распределение признаков сходства и различия между организмами и их группами, а ту специфику организации, которая возникает в результате дивергенции, а затем шлифуется и совершенствуется в ходе последующей эволюции и которая определяет вероятный спектр дальнейших эволюционных изменений. Последнее обстоятельство особенно важно, так как именно сходство организации близких видов предопределяет сходный спектр их эволюционной изменчивости и соответственно комбинативный характер их многообразия. Однако каждое новое приобретённое свойство модифицирует этот спектр (как приобретение хорды резко усилило тенденцию к возникновению рыбообразной формы тела у различных первично- и вторичноводных хордовых, а появление двух пар крыльев предопределило тенденцию превращения первой их пары в жёсткие надкрылья у скрытоживущих насекомых). Расхождение же спектров изменчивости постепенно ведёт к дивергенции общей организации групп, отражаясь в той или иной форме и на видимом наборе признаков.

Таким образом, конечная цель линеевой системы — отразить специфику внутренней структуры органического многообразия, используя распределение признаков как косвенное отражение этой структуры и исходя из гипотезы существенно иерархического характера этой структуры.

Ещё одна гипотеза, на которую опирается линнеева система, когда она пытается описать органическое многообразие системой дискретных таксонов, — это гипотеза неравномерности эволюционного процесса, создающей объективные, естественные разрывы (хиатусы) в многообразии, используемые как границы таксонов. Неравномерность эволюции — эмпирический факт, продемонстрированный поколениями систематиков-палеонтологов и неонтологов. Существуют и теоретические обоснования дискретности органического многообразия (Расницын, 1987). Так что гипотетична не сама неравномерность эволюции, а её универсальность для всех таксономических групп и рангов.

После столь затянувшегося введения мы можем вернуться к поставленной задаче, ответ на которую теперь оказывается достаточно очевидным. В рамках линнеевой системы ранги таксонов объективны в том же плане и в той же мере, что и сами таксоны: отражая естественную структуру многообразия, старший и подчинённый ему младший таксон не могут поменяться местами. Однако соответствуют ли эти два таксона роду и виду или, скажем, подсемейству и роду, где проходят границы этих таксонов, соответствуют ли они в каком-то смысле другим таксонам равного ранга и каков набор их диагностических признаков — всё это выясняется лишь в ходе исследования и фиксируется исследователем в соответствии с его опытом, пристрастиями и традициями.

Никаких обоснованных априорных ограничений и предписаний на этот счёт не существует. Конечно, мы рассчитываем на сравнимость одноранговых таксонов в близких группах, а на сравнимость видов — и в весьма отдалённых, и порой наблюдаем, что в изучаемой нами группе некоторые признаки более или менее устойчиво характеризуют таксоны определенного ранга. Однако не менее часто одни и те же признаки даже в близких группах характеризуют таксоны самого различного ранга (например, окраска — обычно один из самых низкоранговых признаков, тем не менее отсутствие зелёного пигмента, а в волосяном покрове и синего, — один из неплохих диагностических признаков всего класса млекопитающих). Нам не известны также механизмы, которые могли бы поддерживать сопоставимость таксонов равного ранга в разных группах. Возможным исключением здесь является механизм, считающийся ответственным за объективность (сравнимость) видового уровня организации — обмен генами в концепции биологического вида, но и в действенности этого механизма существуют весьма серьёзные сомнения (Расницын, 1987). Опираться на подобные гипотезы и предположения нужно с большой осторожностью, они сами скорее предмет исследования, чем его результат.

Обратимся теперь к нелиннеевой системе, полностью определяемой признаками. Наиболее яркий пример такой системы — алфавитный указатель, линейная, т. е. предельно вырожденная иерархическая система, использующая единственную категорию признаков — место букв названия таксона в алфавите. При этом ранг таксона (его положение в указателе) однозначно определяется местом в алфавите последовательных букв его названия.

Второй хороший пример — система ископаемых домиков, построенных обитающими в воде личинками насекомых — ручейников. Поскольку известно, что личинки современных ручейников, принадлежащие к разным видам, родам и даже семействам, порой строят одинаковые домики, а личинки одного вида в разных условиях и на разных стадиях развития — разные, авторы системы О.С. Вялов и И.Д. Сукачёва (1976) заранее решили, что материал, из которого строится домик (минеральный, растительный, раковины остракод, двустворок, гастропод и т. д.) будет признаком рода в этой системе, а форма домика, особенности отбора, обработки, укладки материала — видовыми признаками.

Из этих двух примеров явствует, что нелиннеева система в отличие от линнеевой оперирует априорно выбранными признаками. Кроме того, хорошо видно, что в рассмотренных случаях система предлагалась в условиях, когда естественная, собственная структура классифицируемого множества нам либо не важна, так как у системы иные цели (первый пример), либо мы не рассчитываем на существование такой сколько-нибудь заметной структуры.

Эти наблюдения позволяют расшифровать менее наглядные ситуации, когда разрабатываемая система является скрыто нелиннеевой или сочетает в себе элементы линнеевой или нелиннеевой (строго говоря, такие элементы, видимо, сочетают, но в разных пропорциях, все наши системы, кроме откровенно искусственных). Речь идёт о хуже изученных группах, где недостаток знаний внутренней структуры классифицируемого множества мы пытаемся восполнить, перенося сюда знания о поведении признаков в других, более или менее близких, но лучше изученных группах. Другими словами, здесь так же, как и в первых двух примерах, признаки с их рангами вводятся априорно, только на других основаниях (в данном случае — по аналогии). Хороший пример — вендская биота, которую первоначально пытались классифицировать с помощью признаков привычных нам высших таксонов, находя там "медуз", "членистоногих", "иглокожих" и т. п., и лишь неудачность этих попыток вынудила исследователей отказаться от перенесения на вендскую биоту ранжировки признаков, разработанной для послевендских организмов, и взяться за поиски внутренней, собственной структуры много-

образия вендской биоты. Начальный этап этой работы отражает интереснейшая монография М.А. Федонкина (1987).

Сходный метод таксономических аналогий широко распространён в систематике (не только палеонтологической, но в палеонтологической особенно часто), и именно с его применением в наибольшей степени связано представление о признаках-маркёрах определённого таксономического ранга. Как можно было убедиться, фиксация таксономической (ранговой) значимости признака — не более чем искусственный приём, упрощающий работу систематика в условиях недостатка данных о собственной структуре классифицируемой совокупности. Этот приём допустим и оправдан лишь в этих условиях (при разработке системы обширных однородных групп организмов, на первых этапах изучения малоизвестных групп и при классификации малоинформативных объектов типа следов, отдельных частей организмов и т. п.), когда значительный элемент искусственности создаваемой системы неизбежен. Однако канонизация таксономического веса признака там, где без этого можно обойтись — опасная тенденция, снижающая качество системы и свидетельствующая, что исследователь либо недостаточно понимает цели своей работы, либо пренебрегает ими.

Литература

Вялов О.С., Сукачёва И.Д. 1976. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии / Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып.3. М.: Наука. С.169–230.

Заварзин Г.А. 1987. Особенности эволюции прокариот // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 114–158.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.

Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. Т.29. № 1. С.48–56.

Невесская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончарова И.А. 1987. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтол. журн. № 4. С.5–15.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционарная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т.1. С.480–497.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Станков С.С. 1958. Жизненный путь и труды Карла Линнея // Карл Линней. М.: изд-во АН СССР. С.7–77.

Федонкин М.А. 1987. Бесскелетная фауна венда и её место в эволюции метазоа // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.226. М.: Наука. 176 с.

2.8. Принципы филогенетики и систематики

Эта статья возникла как попытка критического анализа кладизма, более полная, чем в предшествующих работах (Расницын, 1969, 1980, 1983, 1988; Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, Длусский, 1988). Однако полученные результаты имеют, видимо, и более широкое приложение.

Пользуюсь случаем выразить глубокую признательность профессору Гарвардского Университета Джеймсу Карпентеру (Кембридж, США) за прицельную критику, помощь и очень полезные дискуссии по проблемам, затрагиваемым ниже.

Филогенетика

Процесс познания, в том числе и познания родственных отношений организмов, на каждом своём этапе может быть расчленён на четыре последовательных шага: 1) выявление аналогий, т. е. обнаружение сходного в несходном (признаки сходства); 2) выдвижение гипотез о важности тех или иных аналогий, о том, что некоторые черты сходства лучше других отражают существенные для нас особенности объекта (родственные отношения таксонов); 3) проверка, т. е. попытка опровержения (фальсификации) выдвинутой гипотезы, и 4) оценка результатов этих попыток с заключением о приемлемости гипотезы (разумности сохранения её на данном этапе как инструмента исследования).

Содержание двух первых шагов познания определяется спецификой объекта и квалификацией исследователя, возможности их формализации мы не рассматриваем. Третий шаг (фальсификацию) детально проанализировал К. Поппер (1983), показавший невозможность окончательного подтверждения (верификации) гипотезы и переключивший внимание исследователей с верификации на фальсификацию (гипотеза тем лучше обоснована, чем успешнее она противостоит самым изощрённым попыткам её фальсификации).

К. Поппер утверждал возможность окончательной фальсификации гипотезы, что неверно (Farris, 1983), поскольку означает окончательную верификацию альтернативной гипотезы, утверждающей, что фальсифицирующие гипотезу данные не есть ни случайность, ни результат действия каких-то не учтённых нами сил и факторов. Таким образом, ни одно утверждение не может быть окончательно доказанным, все решения принимаются при недостатке информации, и четвёртый шаг в цикле познания состоит именно в принятии решения относительно приемлемости рассматриваемой гипотезы.

Процесс принятия решения формализуется с помощью понятия презумпции. Последняя представляет собой решение, принимаемое независимо от наличия и убедительности свидетельств в его пользу, но лишь в отсутствие серьёзных данных против этого решения. Так, известная презумпция невиновности требует считать обвиняемого невиновным независимо от тяжести подозрений, но только до тех пор пока не получены убедительные доказательства вины.

Филогенетика как теория изучения филогенеза анализирует историю организмов прежде всего в терминах уменьшающейся генеалогической близости подгрупп соответствующей группы организмов. Из-за малой скорости эволюции филогенез подлежит не прямому наблюдению, а реконструкции по его более или менее отдалённым результатам и последствиям. Изучая филогенез, мы отыскиваем сходство между группами организмов по этим результатам и затем выдвигаем гипотезы об унаследованном, т. е. указывающем на определенную генеалогическую близость, характере тех или иных сходств, либо, наоборот, о независимом возникновении сходства. Эти гипотезы служат

Расницын А.П. 1992. Принципы филогенетики и систематики // Журн. общ. биол. Т.53. № 2. С.172–185.

объектом длинного, теоретически бесконечного ряда проверок (попыток фальсификации). Результаты этих проверок оцениваются и интерпретируются на основании соответствующих презумпций.

Развиваемый здесь подход к методологии филогенетики подробнее изложен в других работах (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988) и здесь рассматривается в конспективном виде.

Центральной в филогенетике является презумпция познаваемости филогенеза: сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку нет серьезных свидетельств противного. Генниг (Hennig, 1966) называл это утверждение дополнительным принципом филогенетики (the auxiliary principle), но это в действительности центральное, а отнюдь не дополнительное положение филогенетики. В самом деле, как пишет Фаррис, "если гомоплазия (независимо приобретённое сходство) универсальна, признаки ничего не могут сказать о родстве" (Farris, 1983: 14). Существуют утверждения, что именно так дело и обстоит с проще всего устроенными организмами — прокариотами (Заварзин, 1987). Если это утверждение справедливо, изучение филогении прокариот невозможно (как оговаривается сам Заварзин, сказанное им не распространяется на признаки тонкого строения ДНК, по которым реконструкция филогенеза возможна и здесь).

Еще одно ограничение на универсальность презумпции унаследованного сходства накладывает то обстоятельство, что формы, таксономически близкие и, следовательно, обладающие сходной организацией, сходным образом реагируют на сходные воздействия и потому нередко обнаруживают существенно параллельную эволюцию. Видимо, именно поэтому филогенетические отношения между близкими видами, особенно в больших родах, часто поддаются расшифровке с большим трудом, чем отношения семейств и подсемейств, хотя расхождение видов происходило относительно недавно и должно было оставить гораздо более чёткие следы по сравнению со старшими таксонами (Любищев, 1982; Saether, 1986). Это означает, что таксономическое расхождение обусловлено не только первоначальной дивергенцией таксонов, но в немалой степени и их последующим "созреванием", связанным с вымиранием разнообразных несбалансированных форм (Расницын, 1987), среди которых важное место занимали промежуточные. Другими словами, описанный феномен объясняется хорошо известной, но не нашедшей места в доминирующих эволюционных концепциях, гипотезой Дарвина о формировании таксонов путём вымирания промежуточных форм. Но как бы то ни было, участие вымирания в процессе формирования (созревания) таксона не исключает возможности судить о родстве организмов по их сходству, оно лишь ограничивает детализацию таких суждений: представляется в большинстве случаев рискованным ставить вопрос об идентификации или реконструкции предкового вида при исследовании родственных отношений, скажем, семейств и более старших таксонов. В остальном предыдущие рассуждения мало что меняют в практике филогенетических исследований.

Остальные презумпции филогенетики можно объединить в соответствии с тем, ориентированы ли они на анализ групп организмов или их признаков.

Главный метод анализа групп палеонтологический, основанный на презумпции, что из двух близко родственных групп, появляющуюся первой в ископаемом состоянии, следует считать предковой, если нет убедительных свидетельств противного. Мы будем называть её палеонтологической презумпцией для групп. Палеонтологический метод не универсален, поскольку палеонтологическая летопись, как известно, неполна. Но неполнота эта не является ни безмерно большой, ни совершенно случайной — напротив, она умеренна и предсказуема. Выявлением закономерностей формирования палеонтологической летописи, позволяющих судить по ней о реальном мире прошлого, занята специальная наука тафономия, уже накопившая изрядный багаж знаний, к которому я и отсылаю заинтересованного читателя (Ефремов, 1950; Жерихин, 1980; Янин, 1983). Таким

образом, само по себе знание распределения ископаемых по земным слоям в сочетании с тафономическими, таксономическими и иными знаниями позволяет выдвигать достаточно обоснованные гипотезы о родственных отношениях организмов.

Возможны и иные филогенетические методы анализа групп, например биогеографический метод, однако его возможности не вполне ясны, поскольку миграции оказываются мгновенными даже в геологической шкале позднего кайнозоя, где счёт идет на десятки тысяч, тысячи, а иногда и на сотни лет. Это многократно показано на четвертичных насекомых (Coope, Brophy, 1972; Coope, 1973; Киселёв, 1981; Назаров, 1984), которые особенно подходят для такого анализа, поскольку они весьма стабильны морфологически и, следовательно, филогенетически в течение всего четвертичного периода (Matthews, 1980 и цитированные выше работы). Поэтому современная биогеография едва ли может сохранять сколько-нибудь чёткие следы процессов, протекавших в дочетвертичное время, если только речь не идет о действительно непреодолимых барьерах. Отсутствие биогеографического аналога тафономии затрудняет проверку этого неутешительного заключения, а то немногое, что всё-таки сейчас возможно, внушает только пессимизм. Я имею в виду исследования К.Ю. Еськова (1984; Eskov, 1987), пытавшегося применить палеонтологический тест к современным мобилистским концепциям и нашедшего большинство предсказаний ошибочными. Поэтому рекомендовать биогеографический метод для использования в филогенетике кажется сейчас преждевременным.

Анализ признаков в филогенетике преследует две различные цели. Изучая сходство, мы пытаемся различить унаследованное сходство (синапоморфию, т. е. сходство, возникшее у ближайшего общего предка форм, отмеченных этим сходством, и симплезиоморфию — сходство, унаследованное от более далекого предка) и сходство, приобретенное независимо в форме конвергенции, параллелизма, реверсии и т. д., и совокупно именуемое гомоплазией. Напротив, анализируя различия, мы выясняем направление изменений, вызвавших эти различия, чтобы установить, какие из различаемых нами модальностей (состояний) признака являются исходными (примитивными, плезиоморфными), а какие — производными из них (продвинутыми, апоморфными). Другими словами, в этом случае мы заняты поляризацией морфоклины (трансформационной серии), т. е. выявлением направленности изменений в упорядоченном наборе модальностей исследуемого признака. Используемые здесь и далее многочисленные термины филогенетического анализа за рубежом уже стали вполне стандартными, их освоение отечественными систематиками и эволюционистами представляется давно назревшим.

Существует несколько методов поляризации морфоклины. Один из них палеонтологический, аналогичный таковому в анализе групп. Тем не менее, эти два метода независимы, поскольку гомоплазии (параллелизмы и конвергенции) по палеонтологическим данным не только многочисленны, но и нередко упорядочены: сходно направлены у многих из более или менее одновременно существующих групп. Достаточно напомнить в этой связи постоянно обсуждавшиеся процессы маммализации тероморфных рептилий и ангиоспермизации голосеменных растений. Поэтому во многих случаях мы можем использовать палеонтологическую презумпцию для признаков, согласно которой морфоклину следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью признаков, если нет серьёзных оснований делать это иным образом.

Онтогенетический метод поляризации морфоклины подобен палеонтологическому и опирается на презумпцию, что филогенетическую последовательность состояний признака следует принимать в соответствии с их онтогенетической последовательностью, если, конечно, нет убедительных свидетельств противного.

Не менее полезны для поляризации морфоклины метод и презумпция аналогии, в соответствии с которыми направление филогенетических изменений признака, каким-

либо образом установленное для одной группы, можно считать справедливым и для другой, опять-таки, если нет веских оснований этого не делать. Например, если мы уверены, что крыло летучей мыши возникло из ноги, то же можно принять верным для птицы. Аналогичная гипотеза для насекомых кажется фантастической из-за их принципиально иной организации, но и она может оказаться не абсолютно беспочвенной (Kukalová-Peck, 1978; Rasnitsyn, 1981).

Последний и на Западе наиболее популярный метод поляризации — внегрупповое сравнение. Он основан на том, что модальность, возникшая у более отдалённого предка, имеет шансы сохраниться у более широкого круга потомков, чем та, что возникла позже внутри той же группы организмов. Роговые чешуи известны во всех группах амниот, тогда как волосы — только у млекопитающих (и некоторых родственных рептилий: Татаринов, 1976; гомология волос птерозавров всё ещё требует обоснования), а перья — только у птиц (и опять-таки у некоторых близких к ним рептилий: Курзанов, 1987). Это открывает возможность для использования соответствующей презумпции, согласно которой модальность признака, найденную только внутри некоторой группы (волосы, перья), следует считать апоморфной по отношению к той, что распространена как внутри этой группы, так и вне её (роговые чешуи).

Анализ сходств выше охарактеризован как направленный на различение унаследованного сходства и гомоплазии (сходства, приобретенного независимо). Но если презумпция унаследованности сходства справедлива, анализ сходства не нужен до тех пор, пока у нас нет серьезных сомнений в том, что данное конкретное сходство является унаследованным. Сомнения же возникают в случае, когда признаки распределены противоречивым образом, и не удаётся предложить гипотезы, в рамках которой все сходства могли бы считаться унаследованными (если сходство китов с другими млекопитающими по гомойотермии унаследовано, то их сходство с рыбами по плавательным адаптациям возникло независимо, и наоборот).

Существует два основных метода выявления гомоплазии. Один из них основан на презумпции парсимонии. Принцип парсимонии восходит к знаменитой бритве Оккама (сущности не следует умножать сверх необходимости) и предписывает при прочих равных принимать самые простые (экономные) решения и достигать цели минимальными средствами и усилиями. В приложении к филогенетике это прямо следует из нашей первой презумпции. Действительно, если сходство обычно является унаследованным и только реже возникает независимо, то "гомоплазию не следует предполагать без необходимости" (Farris, 1983: 8). Поэтому при прочих равных (т. е. в отсутствие заслуживающих доверия контраргументов) из двух противоречащих друг другу морфоклин правильно поляризованной следует считать ту, которой соответствует кладограмма (генеалогия) с меньшим числом гомоплазий.

Как известно, прочие равными бывают не так уж часто, поэтому и метод парсимонии не может быть универсальным и единственным. Дополнительным к нему является метод, учитывающий неравноценность сходств и опирающийся на соответствующую презумпцию; в случае конфликтующих (несовместимых) сходств (когда сходство по разным признакам не может быть признано во всех случаях унаследованным, как в нашем примере с китами), предпочтение следует отдать тому сходству, которое уже зарекомендовало себя в других случаях как менее склонное к гомоплазии (более устойчивое к независимому возникновению). В действительности это, конечно, не один метод и одна презумпция, а целая их группа, обобщённая под довольно расплывчатой формулировкой, однако я пока не готов предложить достаточно полную детализацию. Некоторые частные методы этого круга обсуждаются в других работах (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988).

Систематика

Система живых организмов нам нужна, чтобы организовать биологическое разнообразие таким образом, чтобы облегчить нашу деятельность в отношении этого разнообразия. Существует множество разных систем, предназначенных для выполнения различных конкретных задач и для употребления определёнными категориями пользователей (например, система вредителей по характеру причиняемого ими вреда или по форме повреждений). Они не доставляют больших проблем систематике, поэтому мы сосредоточим внимание на системе (Системе с большой буквы), самый смысл существования которой состоит в том, чтобы быть общепризнанной в качестве единой информационной системы для всех пользователей. Чтобы быть таким универсальным (междисциплинарным) языком, система должна формировать таксоны максимально осмысленными (информативными) с самых различных точек зрения, т. е. максимально однородными внутри себя и максимально различными между собой по всем возможным признакам. Это позволяет системе выполнить ещё две не менее важные функции, Одна из них — свертывание информации (попытайтесь представить, какой объём знаний кодируется, например, словом "воробей"), вторая — предсказание свойств организмов по их положению в системе. Лишь ничтожная часть насекомых когда-либо изучалась генетически и цитологически, и тем не менее любого из них мы можем довольно уверенно и полно описать в этом плане, равно как и судить об образе жизни многих ископаемых их представителей.

В систематике последних десятилетий выделяются три главных направления: фенетика, кладизм и третье, традиционное направление, неудачно названное "эволюционная систематика" (как антитеза столь же неудачному прежнему названию кладизма "филогенетическая систематика"). Для третьего направления кладисты предлагали и другие названия — синкретичная, эклектичная таксономия и т. д. (Farris, 1979), но это в действительности не названия, а слегка смягчённые негативные эпитеты. Поэтому приходится предложить новое название — традистика [позднее (Rasnitsyn, 1996) был предложен другой, тоже неудачный термин "филетика". Здесь я восстанавливаю в правах первоначальное название этого направления филетическая систематика или филетика (Пономаренко, Расницын, 1971) — *А.Р.*].

Из трёх конкурирующих подходов к систематике фенетика наиболее прямолинейна. Она исходит из того, что раз конечной целью систематики является построение таксонов, максимально однородных и различающихся по свойствам объединяемых ими организмов, то и строить систему нужно, опираясь непосредственно на сходства и различия в этих свойствах. Это позволит достичь цели самым прямым путем и притом минимизируя субъективный фактор в расчёте степени сходства. Методы такого расчёта именуются таксометрией или, чаще, но менее удачно, нумерической таксономией.

К сожалению, фенетика не успела развить таксометрические методы до обещанного уровня, обеспечивающего достаточную объективность получаемых результатов. На мой взгляд, это произошло не потому, что такой уровень недостижим, а потому что фенетика была преждевременно вытеснена кладизмом. Действительно, таксометрические методы многочисленны и разнообразны, выбор между ними не прост и не позволяет избежать субъективности, но это проблема любого подхода, включая и кладизм (см., например, Mickewich, 1978). Просто нужны специальные усилия по разработке методов и особенно по их сравнению на модельных объектах для выявления оптимальных методов для соответствующих типичных ситуаций. Фенетика сделала многое, но далеко не всё возможное в этом направлении.

Главная слабость фенетики, однако, в другом: сходство, изучаемое фенетиками, не совсем то, что нужно для построения идеальной системы. Идеальная система должна учитывать баланс сходств и различий по всем признакам, как известным нам, так и

не известным, ещё не изученным, и не очевидно, что анализ нескольких десятков (пусть даже сотен, но мне такие примеры не известны) признаков — лучшее приближение к идеальной оценке, чем, скажем, учет родственных отношений, с которыми сходство, как мы знаем, весьма скоррелировано. Именно это обстоятельство и эксплуатируют кладизм и филетика.

Начнем с кладизма. Его трактовка не всегда одинакова (сравните, например, Hennig, 1966, и Platnick, 1979), но одно, очевидно, центральное утверждение остается неизменным: "фенетическая классификация строится путем группирования по сырому (не взвешенному — *А.Р.*) сходству, а филогенетическая — по предполагаемым синапоморфиям" (Farris, 1979: 478). Наиболее широко признано первоначальное объяснение этого подхода, предложенное Геннигом (Hennig, 1950, 1966) и запечатлённое в прежнем его названии филогенетическая систематика: таксоны, охарактеризованные апоморфиями, делают систему изоморфной филогенезу (однозначно отображающей кладограмму как схему генеалогических отношений таксонов). Существует, однако, и альтернативная точка зрения, "что природа упорядочена единственным специфицируемым образом, который может быть представлен ветвящейся диаграммой или иерархической классификацией", и эта "упорядоченность (pattern) может быть оценена путем отбора признаков и выявления повторяющихся (replicated), вложенных (internested) наборов синапоморфий", причём "наши знания эволюционной истории, как и наши классификации, выведены из этой предполагаемой упорядоченности" (Platnick, 1979: 538). Другими словами, первична упорядоченность, а филогенетическая её интерпретация вторична. Этот подход, именуемый паттерн-кладизмом или трансформированным (нью-йоркским) кладизмом, ставит вопрос: кто привносит эту упорядоченность (паттерн) в природу, каков его генерирующий процесс, если это не филогенез? Пока ответ не предложен, обсуждать паттерн-кладизм независимо от классического кладизма невозможно.

Итак, кладизм считает синапоморфию единственным, что узаконивает выделение таксона. Синапоморфию обычно определяют как модальность признака, возникшую у предкового вида данной группы и поэтому характеризующую всех её членов и только их. Однако это определение неточно, поскольку любая приобретенная модальность ("приобретённый признак") может быть затем утрачена, тогда как для апоморфии это всеми признаётся невозможным (змеи утратили ноги, но не четырёхногость как синапоморфию тетрапод). Апоморфия — не признак или его модальность, а факт приобретения определённой модальности в определённый момент истории группы ("факт из её биографии").

Сказанного недостаточно для характеристики кладизма, поскольку существует ещё проблема групп, не охарактеризованных синапоморфиями. Кладисты считают необходимым расчленять такие группы (именуемые парафилетическими или полифилетическими в зависимости от того, охарактеризованы ли они симплезиоморфиями или гомоплазиями) на более мелкие маркированные синапоморфиями группы. Это не всегда удаётся провести последовательно, так как в конце процедуры нередко остаётся предковая группа, не поддающаяся дроблению на части, синапоморфные с выделенными ранее, либо аутапоморфные (никому близко не родственные). Тогда можно, конечно, сослаться на неполноту наших знаний, но "убежище неведения" не спасает, потому что этот путь рассуждений ведёт к понятию предкового вида, который по определению является парафилетическим таксоном и при этом принципиально недоступным расчленению на синапоморфные подгруппы.

Можно и здесь пытаться укрыться в убежище неведения, заявив, что идентификация предкового вида не может быть верифицирована (Nelson, 1973), но, как известно, верификация любой гипотезы невозможна, и подобные требования выходят за пределы науки. К тому же мы не знаем биологических факторов, препятствующих виду выжить

после того, как он дал начало другому виду, и повторить процесс видообразования (что уже неоднократно описывалось; много примеров можно найти в работе Л. А. Невесской и др., 1986).

Выход из положения возможен при смягчении центрального кладистического требования, как это было сделано уже самим Геннигом. Он считал утверждение, что синапоморфия — единственное средство узаконить выделение таксона, не аксиомой кладизма, а только следствием другого, более фундаментального, утверждения о принципиальной изоморфии филогенеза и системы ("время существования вида ограничено двумя видообразованиями — тем, которому вид обязан своим возникновением в качестве независимого репродуктивного сообщества, и тем, которое делит его на два или более репродуктивных сообщества") (Hennig, 1966: 66). В таком случае дивергенция становится единственным процессом, создающим таксоны, а апоморфии отводится роль маркёра дивергенции и порождённого ей таксона, маркёра единственного, но не безошибочного, поскольку теоретически не необходимо, чтобы каждый продукт дивергенции был маркирован таким образом. Это ограничивает разрешающую способность метода, но не препятствует его применению.

Интереснее другой аспект решения Геннига: оно требует считать таксон исчезнувшим после каждой его дивергенции, даже если один из её продуктов не испытал следа изменений. Это требование кажется странным, но оно, по крайней мере, последовательно. Оно даёт концепции двойное преимущество монистичности (в противоположность филетике, считающейся эклектичной, но см. далее) и возможности быть обоснованной не хуже (но и, конечно, не лучше), чем кладограмма.

Последняя оговорка существенна. Если некоторые (возможно, многие) кладистические таксоны, включая виды, не имеют отличий от своих предков, мы, как уже упоминалось, не имеем даже теоретической возможности точно идентифицировать топологию кладограммы и можем ожидать лишь некоторого приближения к ней. Но тогда преимущества этого подхода становятся не столь очевидными, и появляется смысл проанализировать альтернативные варианты. Например, можно поменять местами постулат и его следствие, посчитав кладистическую систему определяемой в конечном счёте упорядоченным набором апоморфий, а дивергенцию рассматривая лишь как средство идентификации апоморфии и их упорядочения. Этот подход использован Бразерсом в его классическом анализе системы и филогенеза жалящих перепончатокрылых насекомых (Brothers, 1975). Так же как дивергенция не всегда сопровождается апоморфиями у всех дочерних таксонов, возникновение апоморфии теоретически не обязательно сопровождается дивергенцией, из-за чего полная последовательность апоморфий не может быть установлена даже в теории. Иначе говоря, два подхода к построению кладистической системы представляются сравнимыми по эффективности, а их достоинства и недостатки должны составить предмет специального анализа. В частности, в рамках бразерсова кладизма апоморфии недоступны полному упорядочению ещё и потому, что многие из них едва ли могут рассматриваться как возникающие в один приём (в ходе единичного видообразования). При этом разные апоморфии могут проходить этапы своего формирования параллельно, накладываясь друг на друга, что ещё более ограничивает возможности установления их последовательности. По той же причине количественный подход здесь должен ориентироваться не на простой подсчёт апоморфий, а на оценку их масштаба (величины, значения). Обсуждая фенетику, мы видели, что и на этом пути нельзя добиться полной объективности. С другой стороны, бразерсова версия кладизма информационно богаче генниговой, поскольку она может использовать оценку масштаба испытанных изменений, пусть и не до конца объективную, для определения ранга таксонов.

Вместе со своими несомненными достоинствами кладизм (в обеих своих версиях) обладает и недостатками, которые, по моему мнению, перевешивают его преиму-

щества. Однако этот вопрос лучше обсудить после краткой характеристики третьей альтернативы — филетики.

Филетика пытается соединить преимущества фенетики и кладизма путем прямого учёта в структуре системы как родства, так и сходства. Для этого филетические таксоны должны быть, подобно фенетическим, максимально однородными и различающимися по своим свойствам, а сверх того, должны быть монофилетичными. Следует подчеркнуть, что речь здесь идёт о монофилии в традиционном, а не кладистическом понимании термина: монофилетичным признается таксон, нижняя граница которого пересечена единственной различимой линией предков. Монофилия здесь включает как парафилию, так и голофилию (монофилию в употреблении кладистов), которые различаются не по способу возникновения, а по их дальнейшей судьбе: голофилетический таксон объединяет всех потомков своего вида основателя и потому имеет членов, но не потомков, и характеризуется апоморфией (апоморфиями), тогда как парафилетический таксон не включает некоторых из потомков вида-родоначальника, которые таким образом являются потомками и самого этого таксона. Соответственно признаки, характеризующие этот таксон и отличающие его от потомков, могут быть только плезиоморфиями.

Таксон, отвечающий вышеописанным требованиям (внутренняя однородность, дискретность по отношению к другим таксонам и монофилетичность), был назван монофилетическим континуумом (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983) и описан как монофилетическая группа, которую можно представить в виде непрерывной, простой или разветвлённой цепи подчинённых таксонов, любой из которых будет более сходен со своими непосредственными соседями, чем с членами любых других континуумов.

Приведённое определение выглядит эклектичным, соединяя независимые критерии сходства и родства, и как таковое чревато невозможностью его применения в случае конфликта между критериями. Мы уже сталкивались с такими ситуациями в случае кладизма, когда независимые критерии дивергенции и апоморфии оказались не всегда реализующимися одновременно. Выход из положения там был найден в признании неравнозначности двух критериев, когда один из них был признан принципиальным (задающий механизмом системы), а второй — эвристическим (способ познания системы). Действительно, в генниговом кладизме принципиальным критерием является дивергенция, вспомогательным — апоморфия, в бразерсовом — наоборот. Аналогичное решение, снимающее проблему эклектичности, напрашивается и в случае филетики: в соответствии с конечной целью системы принципиальным критерием следует считать совокупное сходство, а родство рассматривать как практический способ его оценки.

В соответствии со сказанным процедура построения филетической системы в самом общем виде выглядит следующим образом. Анализируемая совокупность таксонов низшего рассматриваемого ранга (фенетики называют её ОТЕ — операциональные таксономические единицы) любым доступным способом (интуитивно или с помощью одного из таксометрических методов) разбивается на группы, на данном этапе исследования представляющиеся максимально однородными и дискретными. Эти группы затем (или параллельно, если это возможно) анализируются на предмет их монофилетичности. Если доступные методы анализа не обнаруживают серьёзных свидетельств полифилии (происхождения какой-либо из выделенных групп более чем одним корнем, т. е. наличия более чем одной различимой предковой линии, пересекающей нижнюю границу группы), работу на данном этапе можно считать законченной. Если же обнаружены свидетельства полифилии, разумнее всего критически пересмотреть все собранные данные, расширить круг использованных признаков и проанализировать ситуацию заново. Одной такой попытки может оказаться недостаточно, но после нескольких циклов (итераций, повторных подходов) результаты обычно удаётся согласо-

вать. Такой итеративный метод построения системы тем более представляется работоспособным, что все наши аргументы, как филогенетические, так и фенетические, как мы видели, не являются жёсткими и оставляют некоторую свободу интерпретации.

Литература

Еськов К.Ю. 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Ю.И. Чернов (ред.). Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С.24–92.

Ефремов И.А 1950. Тафономия и геологическая летопись // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.24. Вып.1. 180 с.

Заварзин Г.А. 1987. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.144–158.

Жерихин В.В. 1980. Особенности захоронения насекомых // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Историческое развитие класса насекомых / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. С.7–18.

Киселёв С.В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-востока Сибири. М.: Наука. 116 с.

Курзанов С.М. 1987. Авимимиды и проблема происхождения птиц // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып.31. 92 с.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 280 с.

Назаров В.И. 1984. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.205. 96 с.

Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.В. и др. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.220. 208 с.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 605 с.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–47.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

Расницын А.П. Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.

Янин Б.Т. 1983. Основы тафономии. М.: Недра. 184 с.

Brothers D.J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. Vol.50. No.11. P.483–648.

Coope G.P. 1973. Tibetan species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England // Nature. Vol.245. No.5424. P.335–336.

Coope G.P., Brophy J.A. 1972. Late Glacial environmental changes indicated by a coleopteran succession from North Wales // Boreas. No.1. P.97–142.

Eskov K. 1987. A new Archaeid spider (Chelicerata: Araneae) from the Jurassic of Kazakhstan, with notes on the so-called "Gondwanian" ranges of recent taxa // N. Jb. Geol. Palaeontol. Bd.175. H.1. S.81–106.

Farris J.S. 1979. The information content of the phylogenetic system // Syst. Zool. Vol.28. P.483–519.

Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis // Advances of cladistics. Vol.2. N.Y.: Columbia Univ. Press. P.7–36.

Hennig W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsch. Zentralv. 276 S.

Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press. 263 p.

Kukalová-Peck J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis as documented by the fossil record // J. Morphol. Vol.156. P.53–125.

Matthews J.V. 1980. Tertiary land bridges and their climate: backdrop for development of the present Canadian insect fauna // Canad. Entomol. Vol.112. P.1089–1103.

Mickevich M.F. 1978. Taxonomic congruence // Syst. Zool. Vol.27. P.143–158.

Nelson G.J. 1973. "Monophyly again?" — a reply to P.D. Ashlock // Syst. Zool. Vol.22. P.310–312.

Platnick N.I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool. Vol.28. P.537–546.

Rasnitsyn A.P. 1981. A modified theory of insect with origin // J. Morphol. Vol.168. P.331–338.

Rasnitsyn A. P. 1996.Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contributions to Zoology. Vol.66. P.3–41.

Saether O.A. 1986. The myth of objectivity — post-Hennigian deviation // Cladistics. Vol.2. P.1–13.

2.9. Принципы номенклатуры и природа таксона

Таксономическая номенклатура как совокупность соглашений, как создавать и использовать названия живых организмов, часто воспринимается как область изощрённо детализированных правил и простых основных принципов. Это не совсем верно, тем более что принципы номенклатуры по большей части в явном виде не сформулированы или не идентифицированы как таковые. Существеннее то, что часть этих принципов не является просто соглашением, а отражает также некоторые таксономические концепции и соответственно совместима лишь с определёнными эволюционными теориями. Действительно, линнеев принцип биноминальной номенклатуры вполне конвенционален и совместим с любой таксономией, принимающей иерархию по крайней мере низших таксонов. Напротив, принцип типа совместим далеко не со всеми таксономическими концепциями, что будет видно из дальнейшего. Различение этих двух категории принципов существенно, далее они будут именоваться таксономически зависимыми и таксономически независимыми принципами.

Недостаточное внимание к принципам номенклатуры обусловлено тем, что многие из них настолько просты и самоочевидны, что их существование и действие становятся ощутимыми только в маргинальных областях таксономии. Когда нам приходится классифицировать трудные объекты, бедные таксономическими признаками или даже лишённые их, как это обычно в палеонтологии, гельминтологии и микологии (вспомним несовершенные грибы), мы вынуждены нарушать номенклатурные требования. Тем самым мы ощущаем действие принципов номенклатуры и получаем возможность их выявить. Именно опыт работы в палеонтологии заставил меня обратиться к принципам номенклатуры, и он же заставляет ориентироваться преимущественно на зоологическую номенклатуру. Последнее не кажется серьёзным, поскольку зоологический и ботанический кодексы номенклатуры (далее цитируются как МКЗН и МКБН соответственно) отличаются преимущественно деталями.

Таксономически независимые принципы обычно довольно просты и не требуют обширных комментариев, поэтому удобнее начать с них.

— "Кодекс воздерживается от вмешательства в таксономические суждения, которые не могут подвергаться регулированию" (МКЗН, 1988: 18). Это утверждение не вполне точно из-за существования зависимых от таксономии принципов номенклатуры и должно быть дополнено словами "кроме ограничений, в явном виде накладываемых Кодексом".

— Область применения принципов номенклатуры ограничена таксономическими уровнями от подвида до надсемейства включительно (подробнее см. МКЗН, 1988, ст. 1). Исключение высших таксонов из области регулирования кодексом мне представляется ошибкой, но это предмет другой дискуссии (Родендорф, 1977; Rasnitsyn, 1982, 1989).

— Идентичные названия разных таксонов не могут использоваться в качестве валидных (МКЗН, 1988, ст. 52). Принцип омонимии признано удобным не применять: а) к таксонам видовой группы, относящимся к разным родам, б) к старшим таксонам и в) к идентичным названиям, одно из которых принадлежит животному, а другое — растению.

— Выбор между конкурирующими названиями (синонимами или омонимами) должен делаться в пользу старейшего названия (принцип приоритета; МКЗН, 1988, ст. 23).

— Принцип стандартизованной и ранг-специфичной формы названия представляет основу для длинного ряда решений о языке, грамматике и синтаксисе таксономических названий, включая принцип биноминальной номенклатуры (МКЗН, 1988, ст. 4–6, 11, 25–34).

Расницын А.П. 1992. Принципы номенклатуры и природа таксона // Журн. общ. биол. Т.53. № 3. С.307–313.

— Последним независимым от таксономии является принцип высшего приоритета Международной комиссии по зоологической номенклатуре, которая может любой вопрос решить вопреки требованиям Кодекса (МКЗН, 1988: 19).

Среди таксономических зависимых принципов принцип типа наиболее важен и нагляден в отношении ограничений, накладываемых таксономией на номенклатуру. Согласно Кодексу, "Номенклатурный тип служит объективным эталоном, с помощью которого приложение названия определяется независимо от возможных изменений границ таксона" (МКЗН, 1988, ст. 61а). Другими словами, таксон может быть введён в систему в конечном счёте только ссылкой на его номенклатурный тип. Чтобы оценить этот вывод, рассмотрим возможные альтернативы.

Первый приходящий в голову способ введения таксона в систему — указание его признаков. Это идентифицирует таксон в соответствии с философским понятием класса, если, конечно, признаки принимаются в качестве определяющих таксон, а не просто его диагностирующих (Ghiselin, 1974, 1987). Существует несколько способов построения такой системы, наиболее очевидным из которых является комбинативная система — многомерная матрица с ячейками, каждая из которых отвечает таксону с определённой комбинацией признаков. Вариантом её является прямоугольная таблица, иногда применяемая систематиками для определения таксонов, с верхней строкой признаков, левым столбцом таксонов и состояниями признаков на пересечении. Такая таблица проста и иногда весьма полезна, но недостаточно гибка и не допускает локального исправления: любое изъятие, добавление и изменение признака коснётся многих других таксонов.

Более гибка система с таксонами, вводимыми ранжированными признаками. Примером может служить обычная дихотомическая определительная таблица, где ранг признака оказывается тем выше, чем раньше он вводится в таблицу. Это очень удобно, но на роль системы организмов такая таблица не пригодна из-за очевидной произвольности ранжирования.

Более жёсткая форма системы с ранжировкой признаков известна с линнеевских времен. Она предполагает, что небольшое число наиболее важных признаков достаточно для формирования системы, как это делал Линней (1989; Linné, 1751), строя систему растений по признакам фруктификации. В более явном виде этот подход прокламировал А.А. Любищев (1923, 1966; см. также 1982), предлагая строить параметрическую систему, где немногие наиболее высокоранговые признаки (параметры) предопределяют распределение остальных признаков так же, как ядерный заряд определяет свойства атомов и положение соответствующих элементов в системе Менделеева. В таксономии эта задача кажется безнадёжной, и Любищев действительно не преуспел в её решении. Тем не менее, решение было найдено, и по иронии судьбы, в направлении, которое Любищев как твёрдый антиселекционист считал ложным. Я имею в виду кладистическую систему с её центральным утверждением, что признаки организмов и, как следствие, их место в системе определяются единственным признаком — кровным родством (Hennig, 1950, 1966; Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983, 1988; Расницын, Длусский, 1988; Павлинов, 1990), которое и является любищевским параметром по определению. Не касаясь здесь других уязвимых мест кладизма, которые я подробнее рассматриваю в цитированных выше работах, отмечу только, что из сказанного следует, что типификация кладистических таксонов излишня: для их введения в систему достаточно указать их положение на кладограмме. Тем не менее, я не знаю ни одного кладиста, достаточно последовательного, чтобы отказаться от принципа типа и вводить таксоны по кладограмме. Подозреваю, что кладисты сознательно или подсознательно ощущают кладограмму недостаточно надёжной в качестве единственной основы системы и потому не готовы порвать с принципом типа и стать действительно

самостоятельной концепцией, обрезав пуповину, соединяющую кладизм с породившей его традиционной систематикой.

Логическую альтернативу таксону-классу как группе, определяемой через признаки её членов, составляет таксон-индивидуум, который и был предложен в качестве реальной основы системы организмов (Ghiselin, 1974, 1987, и цитируемые там источники). Таксон-индивидуум вводится в систему простым указанием (остенсивно) или ссылкой на его имя и не нуждается в типе. Но для этого он должен обладать достаточной целостностью и пространственно-временным единством, чтобы возникать, погибать (вымирать), но не распадаться на части, равно претендующие на наследование имени таксона.

Если таксон и является индивидуумом, то достаточно своеобразным (см. комментарии к Ghiselin, 1981), что заставляет рассмотреть этот вопрос подробнее. Парадигмальным примером индивидуума является организм. Он обязан своей целостностью взаимодействию своих частей (обмен веществ и т. п.). Целостность вида также пытались объяснить сходным образом — через обмен генами, блокирующим дивергенцию популяций (майрова концепция биологического вида). Помимо унипарентальных групп (размножающихся без объединения геномов обоих родителей в зиготе), это вряд ли приложимо и к надпопуляционному уровню внутри вида (чтобы противостоять дивергенции, межпопуляционный обмен генами должен обеспечивать поддержание в популяции доли межпопуляционных мигрантов, сопоставимой с рутинными значениями коэффициентов отбора, обычно указываемыми в размере десятых и сотых долей; для межпопуляционного обмена генами это нереалистически высокие цифры). Но даже независимо от этого взаимодействие частей не может обеспечить целостность всех таксонов, имея в виду надвидовой таксономический уровень.

Чтобы обойти эти трудности, было предложено рассматривать в качестве индивидуумов целые филогенетические последовательности в объёме, соответствующем кладистическому таксону (предок со всеми его потомками): их целостность предполагается обеспеченной родственными связями членов последовательности (Ghiselin, 1981). Здесь также существует проблема, поскольку все связи между предками и потомками генеалогически равноценны, и ни одна из них не может быть разорвана более обоснованно, чем любая другая. Поэтому свойством индивидуума в понимании Гислина обладают только таксоны низшего ранга (очевидно, виды) и весь живой мир в целом (или, допуская полифилию жизни, его монофилетические подразделения).

Результат, к которому мы пришли, кажется тупиком, но это не так: едва ли следует ограничивать наши возможности дихотомией индивидуум-класс и настаивать на исключённом третьем. Действительно, таксон обладает признаками как класса, так и индивидуума: в качестве класса он обладает признаками (о чём свидетельствует его диагноз) и имеет членов (вопреки Гислину, каждый из нас — не только часть вида *Homo sapiens,* но и его представитель, пример, член). С другой стороны, таксон проявляет и свойства индивидуума, обладая частями (популяции по отношению к виду). Что важнее, таксон способен развиваться (эволюционировать), не теряя своей индивидуальности — целостности во времени, в многомерном пространстве признаков, а отчасти также в географическом пространстве. Благодаря этому таксон может быть идентифицирован по своему имени. В целом же таксон действительно занимает промежуточное положение между классом и индивидуумом, или, точнее, заполняет промежуток между этими двумя понятиями, которые в результате оказываются просто концами единого спектра.

Таким образом, таксон оказывается неким облаком, способным возникать, сохранять себя при всех изменениях состава, границ и признаков, как реальных, так и видимых (познанных), а также порождать новые таксоны и исчезать (вымирать). В этом понимании таксон хорошо описывается понятием континуума: непрерывной цепи (сети)

подчинённых таксонов, где члены любой соседствующей пары более сходны между собой, чем с членами любого другого континуума (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983, 1988; Расницын, Длусский, 1988). Для введения такого таксона в систему наиболее адекватен принцип типа, позволяющий "пришпилить" название таксона к произвольно (но в соответствии с Кодексом) выбранному типу и сохранять его независимо от возможных изменений границ и состава таксона. Действительно, таксон-континуум, в отличие от индивидуума, идентифицируется через сходство, но в отличие от класса, речь идет не о конкретных признаках, а об отношениях (общем сходстве). Поэтому принципиальное значение для разграничения таксонов приобретают гиатусы (области наименьшего сходства), а признаки диагноза играют подчинённую роль рабочего инструмента. То и другое, однако, легко меняется как в эволюции, так и в ходе исследования, почему и приходится вводить таксон в систему в конечном счёте через его тип и использовать последний в качестве носителя названия.

Помимо принципа типа существуют ещё два таксономически зависимых принципа номенклатуры.

— Принцип иерархии. Будучи континуумами, таксоны не могут объединяться иначе, чем в другие более широкие континуумы (высшие таксоны). Последние должны охватывать подчинённые континуумы целиком (в противном случае границы не будут следовать линиям наименьшего сходства и таксоны не будут континуумами), и система приобретает вполне иерархическую форму.

— Принцип синонимии. Согласно принципу иерархии, каждый таксон может быть членом единственного старшего таксона, поэтому ему нет оснований иметь более одного названия, и дублирующие названия (синонимы) считаются не валидными.

Перечисленными выше ограничивается список выявленных принципов номенклатуры. Далее полезно обсудить упоминавшуюся возможность отказа от следования этим принципам в некоторых конкретных обстоятельствах. Подробнее этот вопрос рассмотрен в другой работе (Расницын, 1986), и здесь мы его лишь бегло коснёмся.

Таксономически независимые принципы введены специально для унификации субъективных аспектов номенклатуры, резоны не следовать им носят также чисто субъективный характер и здесь едва ли заслуживают обсуждения. Иное положение с таксономически зависимыми принципами.

Не следовать принципам номенклатуры приходится в случаях, когда информация о таксоне недостаточна для его классификации (обычно из-за специфической неполноты использованного материала), а классифицировать его тем не менее необходимо из-за его научной или прикладной важности. Это особенно характерно для палеонтологии и таксономии групп со сложным онтогенезом (паразитические черви, грибы и т. п.).

Наименьшие проблемы представляет случай таксона неясного положения (taxon incertae sedis), который отличается от ортотаксона (нормального таксона) тем, что его неполная характеристика не позволяет уточнить его положение лишь на некоторых уровнях таксономической иерархии. Например, для рода неясного положения может быть неясна его принадлежность к какому-либо семейству, но не к отряду. Использование таксонов неясного положения можно интерпретировать как локальное игнорирование принципов иерархии и синонимии (поскольку род, непосредственно подчинённый отряду, можно понимать как самостоятельное, но не поименованное семейство, вопрос о синонимичности которого с одним из ранее установленных семейств мы просто отказываемся обсуждать за недостатком информации).

Остальные более трудные случаи касаются только принципа синонимии и могут быть отнесены к паратаксономии (определение термина, опубликованное Мельвиллом (Mellville, 1979), уже, чем его принятое употребление). Название формальный таксон было предложено (Расницын, 1986) как более широкая интерпретация

ботанического понятия формальный род (МКБН, 1980, ст. 3). Формальный таксон может рассматриваться и использоваться подобно ортотаксону, но только в рамках некой специальной системы, параллельной основной системе организмов, от таксонов которой он совершенно независим, исключая лишь принцип омонимии. Таковы, например, таксоны в системах, созданных для классификации изолированных ископаемых листьев, семян, надкрылий жуков, ихнотаксонов (таксонов ископаемых следов жизнедеятельности животных, например домиков личинок ручейников, отпечатков ног и т. п.), или таксоны личиночных стадий современных паразитических червей, не ассоциированных самцов в группах с системой, традиционно ориентированной на самок, и т. д. Все подобные паратаксоны отличаются от ортотаксонов только тем, что каждый из них возможно или несомненно является синонимом какого-то ортотаксона, только обычно неясно какого. Само создание специальных систем формальных таксонов возможно лишь при отказе от применения принципа синонимии между разными системами. Оно и направлено на избежание синонимизации, даже если синонимия очевидна.

Некоторые случаи этого рода считаются затрагивающими также принцип типа. Некоторые такие предложения кажутся необъяснимыми, например, в случае ихнотаксона (МКЗН, ст. 66). Для других известно их возникновение как реакция на постоянное стремление некоторых систематиков синонимизировать паратаксоны, как бы произвольна ни была подобная синонимизация. Я имею в виду случай с перепончатокрылыми рода *Laberius* Kieffer из семейства Dryinidae, описанный А.П. Расницыным (1986). Как объяснил мне А.Г. Пономаренко, именно этот случай понудил его создать детипифицированные паратаксоны ископаемых жуков (Пономаренко, 1985). Детипификация действительно предотвращает необоснованную синонимизацию, но она делает невозможной и синонимизацию обоснованную, оказываясь лекарством, которое опаснее болезни. Поэтому лучшее понимание целей и функций паратаксонов представляется более приемлемым средством борьбы с произвольной синонимизацией, чем детипификация.

Последняя и самая бедная содержанием форма паратаксона — сборный таксон. Это паратаксон, обычно родового ранга, создаваемый для наименее информативных экземпляров, которые не удаётся ни определить точнее, чем до некоторого старшего таксона, ни организовать в его пределах какую-либо специальную систему формальных таксонов. Например, "Название *Cercaria* O.F. Müller, 1733 установлено для рода червей, и ... употребляется как название сборной группы для личинок трематод, которые не могут быть с уверенностью отнесены к известным родам" (МКЗН, ст. 67). Коллективный таксон там же описывается как не имеющий типа, но это неверно. Согласно приведенному определению, коллективный таксон по своим признакам эквивалентен соответствующему старшему таксону и, следовательно, должен вводиться в систему тем же типом. Виды *Cercari*a могут быть идентифицированы как таковые просто потому, что по соответствующим признакам они достаточно сходны с типовым видом трематод. То, что последний пока не фиксирован, представляется, учитывая пример ботаники, обстоятельством временным и к тому же не принципиальным: из предыдущего с несомненностью следует, что все таксоны вводятся в систему с помощью механизма, в конечном счёте сводимого к принципу типа. Так, сборный род *Carabilarva* Ponomarenko был предложен для мезозойских личинок жуков, неопределимых точнее, чем до надсемейства Caraboidea. Его типовым видом автоматически оказывается тип Caraboidea, т. е. *Carabus granulatus* Linné. В результате *Carabilarva* формально оказывается объективным младшим синонимом рода *Carabus* и, несмотря на это, не подлежит синонимизации из-за принадлежности двух родов разным системам.

Суммировать сказанное выше о принципах номенклатуры можно в следующей таблице.

Таксономически независимые принципы	Таксономически зависимые принципы
Свободы таксономических решений вне ограничений, накладываемых таксономически зависимыми принципами	Типа (серьёзные причины не следовать принципу типа неизвестны)
Ограниченной области применения	Иерархии (не применяется к таксонам неясного положения)
Омонимии	
Приоритета	Синонимии (не применяется к паратаксонам, кроме принадлежащих к одной частной системе)
Стандартизованных и ранг-специфических названий	
Высшего приоритета Международной комиссии по номенклатуре	

В заключение считаю своей приятной обязанностью выразить искреннюю признательность коллегам, дискуссии с которыми заставили меня сформулировать свои мысли по предмету статьи. Перечислить всех их не вижу возможности, поэтому ограничусь только упоминанием Джеймса Карпентера из Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета (Кембридж, США) и Майкла Гислина из Калифорнийской Академии наук (Сан-Франциско, США), особенно много помогавших мне советами и прицельной критикой предыдущих вариантов статьи.

Литература

Линней К. 1989. Философия ботаники. Пер. с лат. М.: Наука. 452 с.

Любищев А.А. 1923. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ Пермск. ун-та. Т.2. Вып.3. С. 99–110.

Любищев А.А. 1966. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция / Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск. С.45–57.

Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 280 с.

МКБН: Международный кодекс ботанической номенклатуры. 1980. Л.: Наука. 283 с.

МКЗН: Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1988. 3-е изд. Л.: Наука. 206 с.

Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: изд-во МГУ. 160 с.

Пономаренко А.Г. 1985. Жесткокрылые из юры Сибири и Западной Монголии // А.П. Расницын (ред.). Юрские насекомые Сибири и Монголии / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.211. С.47–87.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–47.

Расницын А.П. 1986. Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. № 3. С.11–21.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. № 2. С. 14–22.

Ghiselin M.T. 1974. A radical solution of the species problem // Syst. Zool. Vol.23. P.536–544.

Ghiselin M.T. 1981. Categories, life and thinking // Behavioral and brain sciences. Vol.4. P.269–313.

Ghiselin M.T. 1987. Species concepts, individuality and objectivity // Biology and Philosophy. Vol.2. P.127–143.

Hennig W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenerischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 370 S.

Henning W. 1966. Phylogenetic sysiematics. Urbana: Univ. Illinois Press. 263 p.

Linné C. 1751. Philosophia botanica. Stockholm: A. Kiesewetter. 326 p.

Melville R.W. 1979. Further proposed amendments to the International code of zoological nomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol.36. P.11–15.

Rasnitsyn A.P. 1982. Proposal to regulate the names of taxa above the family group // Bull. Zool. Nomencl. Vol.39. P.200–207.

Rasnitsyn A.P. 1989. Vespidae vs. Hymenoptera // Sphecos. No.18. P.8.

2.10. Концептуальные проблемы филогенетики, систематики и номенклатуры

Введение

В своей обычной работе учёный не фиксирует внимание на её методологических основах. Однако когда привычные стандарты, средства и методы начинают давать сбои, возникает соблазн устроить нечто вроде научной революции (Kuhn, 1970), т. е. отбросить привычные методы и стандарты вместе с методологией, на которой они базируются, и заменить чем-то другим. Революции, даже научные, редко проходят бескровно, в том смысле что отбрасываются подходы ещё вполне работоспособные, хотя и в несколько ином контексте, и результаты значимые, но требующие переосмысления. Поэтому предпочтительнее заново проанализировать методологические основы научной деятельности в надежде выявить и исправить слабые места и тем сохранить как сам подход, так и основную часть полученных с его помощью результатов. В этом состоит цель настоящей работы.

Два разных обстоятельства вынудили меня обратиться к методологическим проблемам описательной биологии. Одно из них — давний кризис таксономии, выражающийся в нескончаемом конфликте между "традиционной" систематикой и соперничающими подходами — фенетикой и, позднее, кладизмом. Интуитивно чувствуя преимущество традиционной систематики, я тоже включился в эту дискуссию (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1972, 1983а, 1987а, 1988б, 1992а; Расницын, Длусский, 1988), но без большого успеха. Результаты моих попыток развить аргументацию этих споров представлены ниже в разделах, посвящённых филогенетике и систематике.

В случае с номенклатурой обстоятельства были иными и коренились в моей палеонтологической деятельности. Хотя систематика и номенклатура имеют долгую историю, на мой взгляд базовые принципы номенклатуры ещё далеко не все выявлены и сформулированы. Некоторые из них настолько просты и самоочевидны, что их существование и действие ощутимо лишь в периферических областях систематики. Когда мы вынуждены классифицировать трудные объекты, лишённые многих или всех таксономически важных признаков, мы часто вынуждены нарушать правила номенклатуры. Это обычно в палеонтологии, в изучении паразитических червей и бесполых форм грибов, где исследователь не может избежать нарушения нормальной таксономической практики и соответствующих правил номенклатуры. Такая деятельность не приносит удовлетворения, пока исследователь не начинает различать более глубокие основания того, почему он не может следовать общепринятой практике. Эти основания есть несоответствие стандартных правил номенклатуры таксономически неполноценному материалу, который тем не менее подлежит таксономической обработке. Это противоречие делает базовые принципы номенклатуры лучше видимыми и потому доступными выявлению и изучению (Расницын, 1986, 1992б).

Филогенетика

Каждый шаг познания включает, на мой взгляд, четыре последовательных этапа. Мы начинаем с поиска знакомых элементов в незнакомой (ещё не понятой) видимой картине. Опираясь на общий опыт и результаты предыдущего знакомства с данной картиной, мы выделяем среди знакомых элементов более важные для целей нашей работы, т. е. те, что могут помочь нам выявить важные черты пока непонятной картины. В свою

Rasnitsyn A.P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contributions to Zoology. Vol.66. No.1. P.3–41. Перевод автора.

очередь, важными мы считаем черты, оказывающие, как мы предполагаем, сильное влияние или иначе тесно скоррелированные и тем позволяющие понять структуру нашей картины и предвидеть её поведение в разных обстоятельствах. Например, когда систематик обнаруживает совершенно новую группу насекомых и начинает их классифицировать (создавать внутреннюю систему группы), он игнорирует признаки, различающие самцов и самок, взрослых и личинок и т. д., как бы ни глубоки были эти различия сами по себе (если только он не хочет создать раздельные системы для форм разного пола и возраста и сравнить результаты). Равным образом мы обычно оказываем предпочтение структурным признакам перед признаками окраски.

Здесь начинается второй этап. Мы строим гипотезу об особом сходстве между исследуемой картиной и некоторым классом картин (patterns), изученных ранее и отличных от изучаемой. Гипотеза должна быть прогностичной, т. е. указывать на некий механизм, ответственный за сходство или предсказывающий сходство по многим другим признакам. Это позволит сделать дальнейшее предположение о поведении нашей картины (системы, совокупности предметов и явлений) в различных условиях и обстоятельствах. Возвращаясь к предыдущему примеру, систематик выдвигает гипотезу, что сходство по структурным признакам указывает на более высокий (скажем, родовой) уровень общего сходства, тогда как окраска относится к более низкому (например, видовому) уровню. Другими словами, систематик предполагает, что эта гипотеза позволит классифицировать его группу насекомых более естественным образом, т. е., например, с меньшим числом гомоплазий (конвергенций и параллелизмов), чем альтернативный подход (например, придание большего веса признакам окраски).

Два предыдущие этапа познания сильно зависят от личного опыта и интуиции исследователя. Их формальная когнитивная структура ещё не ясна, и я не буду обсуждать их в деталях. Третий этап — это тестирование предложенных гипотез. Для этого создаются возможно более длинные и разветвлённые цепи следствий, дающие больше возможностей для сравнения сделанных таким образом предсказаний с результатами наблюдений и экспериментов (подробнее см. ниже). Четвёртый и последний этап состоит в принятии решения, приемлема ли каждая из предложенных гипотез по результатам испытания, следует ли её сохранить для дальнейшего тестирования, или она должна быть отброшена. Опять-таки, примеры и обсуждение следуют далее.

Третий этап познания изучен Карлом Поппером (Popper, 1969), который продемонстрировал невозможность окончательной верификации гипотезы. Однако гипотезу нельзя и окончательно фальсифицировать (опровергнуть), поскольку это означало бы верификацию альтернативной гипотезы, что фальсифицирующий результат не обусловлен ни случайностью, ни влиянием не учтённых факторов и обстоятельств (ср. Farris, 1983). Действительно, если вы утверждаете, что все лебеди белые, а вам предъявляют чёрного, то прежде чем отказаться от вашей гипотезы, следует попытаться отвергнуть по крайней мере две другие возможности: (1) что это не лебедь (а, например, конвергентно изменённый гусь, или искусная подделка, или что-то ещё в этом роде), (2) что лебедь не по-настоящему чёрный (например, искусственно окрашен). По моему убеждению, эти альтернативные возможности всегда оцениваются в терминах вероятности (правдоподобия), а не простого ответа "да" или "нет". Именно поэтому оказывается необходимым четвёртый этап познания, когда мы сравниваем конкурирующие гипотезы и принимаем решение, оценивая альтернативные фальсифицирующие доказательства.

Поскольку ни окончательное подтверждение, ни окончательной опровержение гипотезы невозможно, мы никогда не можем быть до конца уверены в наших наблюдениях и суждениях о природе вещей. Как же мы тогда можем жить и работать в мире, лишённом определённости и выглядящим столь ненадёжным? Мне кажется, это возможно, потому что мы достаточно искусны в принятии правильных решений при не-

полной информации (когда информация полна и всё ясно, мы действуем почти автоматически и не говорим о принятии решения). Конечно, мы ошибаемся, но эти ошибки не являются (точнее, не были до сих пор) фатальными для человечества.

Как мы принимаем решения, известно с глубокой древности (Расницын, 1988б; Расницын, Длусский, 1988). В явном виде это было сформулировано в судебной системе, где информация часто неполна, "правильное" решение жизненно важно, а времени на поиски необходимого обобщения было достаточно. Найденное обобщение было названо *презумпцией*. Имеется в виду, что для некоего класса проблем имеется решение (класс решений), считающихся наиболее правильными (или иным образом наиболее безопасными) с наибольшей вероятностью. Поэтому решение принимается именно такое независимо от того, есть ли или нет прямые свидетельства в его пользу, но только в отсутствии надёжных свидетельств противного. Хорошо известная презумпция невиновности основана на наблюдении, что для здоровья общества наказать невиновного опаснее, чем оставить преступника без наказания. Поэтому подозреваемый, как бы ни тяжелы были подозрения, не считается преступником, пока и поскольку подозрения остаются не подтверждёнными.

Теперь попробуем использовать полученные выводы, чтобы понять процесс нашего познания филогении. Последняя обычно понимается как история конкретной группы организмов, излагаемая в терминах уменьшающегося генеалогического родства и изменяющегося сходства между организмами. Дополнительно эволюция обычно принимается как протекающая достаточно медленно, чтобы прямое её наблюдение оставалось невозможным: филогения познаваема не непосредственно, а только через её результаты. Эти результаты — признаки формы и функции организмов, включая морфологические, физиологические и поведенческие признаки, отношения организмов к биотическим и абиотическим факторам, их распространение в пространстве и во времени, и т. д.

Первая и центральная презумпция филогенетики это **презумпция** её **познаваемости**: *любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное*. Генниг (Hennig, 1966) назвал её "дополнительным (auxiliary) принципом", но на мой взгляд это центральное обобщение в филогенетике, утверждающее её познаваемость. Действительно, "if homoplasy is universal, the characters imply nothing about the genealogy" ["если гомоплазия (независимо приобретённое сходство) универсальна, признаки не несут никакой информации о генеалогии"] (Farris, 1983: 14).

Здесь не всё так уж очевидно. Человек всегда рождает человека, а не обезьяну, независимо от условий и обстоятельств, но вода может быть равным образом получена сжиганием водорода и окислением липидов в организме. Разница между двумя примерами с очевидностью основана на разной сложности объектов, из-за чего живые организмы меняются в тесной зависимости от их истории, тогда как превращения химикалий существенно контролируются обстоятельствами и простыми правилами, но не историей. Но живые существа также различны по уровню сложности. Утверждается, например, что у прокариот объём независимо приобретённого сходства столь велик, что традиционными методами расшифровать их филогению не удается (Заварзин, 1987). Такие наблюдения с необходимостью ограничивают возможности изучения филогении.

Существуют и не столь экзотические ограничения. Дивергенция низших таксонов обычно протекала в не столь отдалённые времена, как расхождение крупных групп, и должна была бы оставить более ясные следы имевших место событий. Тем не менее мы часто понимаем генеалогические отношения видов, особенно в крупных родах, гораздо менее ясно, чем отношения между семействами или подсемействами (ср. Saether, 1986). Я вижу только одно приемлемое объяснение этого феномена: гомоплазии рас-

пространены шире, чем мы обычно думаем, особенно в группах близко родственных и потому сходных форм, чья почти идентичная организация предопределяет сходную реакцию на сходные изменения и в итоге широкое распространение параллельных изменений. Эта проблема заслуживает самого внимательного изучения, что, однако, выходит за рамки этой работы.

Когда группа тщательно изучается и на палеонтологическом, и на современном материале, обилие гомоплазий и широкое распространение параллельной эволюции становится особенно наглядным и на высших таксономических уровнях. Так позвоночные демонстрируют бесчисленные примеры многократного и независимого достижения и преодоления определённых уровней организации (град) — от уровня рыб к градам амфибий, рептилий и, наконец, млекопитающих (или птиц) (Татаринов, 1976, 1987; Шишкин, 1987; Воробьёва, 1992). Под старым термином аристогенез (Osborn, 1934) эта закономерность обсуждается Раутианом (1988).

Параллельная эволюция в близко родственных группах обычно описывается как проявление определённой эволюционной тенденции, свойственной группе. Эта тенденция может быть понята как эпифеномен скрытой синапоморфии (underlying synapomorphy: Saether, 1979, 1986; термин сходный, но не идентичный ключевому ароморфозу Иорданского, 1977, 1979). Понятие скрытой апоморфии подразумевает апоморфию (любое изменение в структуре или функции), которая была приобретена общим предком группы и которая индуцирует сходные изменения у некоторых или многих членов группы. Например, приобретение упругого продольного стержня (хорды и наследующего ей позвоночника), позволившее аккумулировать энергию изгибания тела, позволило различным хордовым независимо приобретать рыбообразную форму при переходе к активному плаванию (киты, сирены, ихтиозавры, головастики и т. д.). Другой пример, рёберное дыхание как отдалённая причина перехода к гомойотермии, обсуждается Иорданским в упомянутых публикациях. В отличие от этих примеров, мы редко знаем непосредственные причины, ответственные за независимое приобретение определённых признаков членами определённой группы организмов. Тем не менее я думаю, что в основе большинства случаев массовой параллельной эволюции лежит реальная общая причина — некая однажды приобретённая особенность, т. е. апоморфия (отсюда и название underlying synapomorphy).

Широкое распространение параллельной эволюции не позволяет нам относиться к таксону как к простому продукту дивергенции общего предка: свой вклад должна вносить и параллельная адаптация близко родственных форм к сходным нишам, особенно в комбинации с процессом редукции архаического разнообразия (термин Мамкаева, 1968). Этот процесс параллельной эволюции как целое может быть описан как созревание таксона, т. е. накопление сходных изменений в сочетании с элиминацией несбалансированных (инадаптивных в смысле Расницына, 1987б) промежуточных групп. Этот подход возвращает нас к старой и хорошо известной гипотезе Дарвина о гиатусе, разделяющем таксоны, как в какой-то (возможно, в большой) мере продукте вымирания промежуточных форм. Созревание таксона может занимать много времени, отчего старшие таксоны на поздних этапах своего развития выглядят более чётко разграниченными и допускают более определённое толкование их родственных связей, чем младшие таксоны на более ранних стадиях их эволюции.

Гипотезы, объясняющие вымирание промежуточных форм, обсуждаются в другой работе (Расницын, 1987б). Важно отметить, что описанный здесь процесс создает меньше проблем для реконструкции филогенеза, чем случай прокариот. Мы способны восстановить форму филогенетического древа, хотя и без большой уверенности в деталях, так что обсуждать вопрос о предковом виде, скажем, семейства обычно не имеет смысла (кладисты игнорируют эту проблему, понимая предка не более как коллекцию плезио-

морфий и отказываясь искать его среди реальных организмов, вымерших или современных). В некоторых (или многих) случаях даже детальное и разностороннее исследование не выявляет и отрядную принадлежность предка исследуемого класса — при том, что реальный предок вполне может быть давно найден и описан, но не идентифицирован как предок (Воробьёва, 1992). Коротко говоря, параллелизмы наполняют кладограммы неразрешёнными (unresolved) множественными развилками вместо простых дихотомий, но в остальном мало что меняют в практике филогенетического исследования.

Остальные филогенетические презумпции могут быть объединены в два больших класса в соответствии с тем, трактуют ли они историю групп или признаков[1].

Анализ групп

Главным в этой группе является палеонтологический метод (недавно переопределённый как стратофенетика: Gingerich, 1979, 1990) со своей презумпцией: *из двух предположительно близко родственных групп та, что впервые появляется в более древних отложениях, признаётся за предковую, пока и поскольку не представлено надёжных свидетельств обратного*. Назовем её **палеонтологической презумпцией для групп**. Палеонтологический метод не универсален из-за хорошо известной неполноты геологической летописи, но эта неполнота не является ни подавляющей, ни случайной. Она достаточно упорядочена, и существует специальная наука тафономия, изучающая закономерности захоронения и фоссилизации органических остатков и уже собравшая немалый материал об этих закономерностях (см. например, Briggs, Crowther, 1990 [на русском языке см. Ефремов, 1950; Жерихин, 1980; Янин, 1983]). Во многих случаях мы знаем, какие организмы имеют высокие шансы сохраниться в летописи, а какие нет, и какие условия благоприятны для этого. С этой информацией нередко можно достаточно уверенно говорить, когда отсутствие некоей группы в конкретном разрезе действительно указывает на её отсутствие и в соответствующем древнем сообществе, а когда такого вывода делать нельзя.

Например, ископаемых насекомых находят преимущественно в озерных и, особенно в палеозое, в мелководных морских отложениях (другие источники палеоэнтомологической информации начинают играть важную роль на относительно поздних этапах истории группы). Поэтому большинство ископаемых насекомых это либо летающие, либо водные или околоводные, прибрежные формы. Щетинохвостки (Thysanura s.l.) — нелетающие наземные насекомые, не слишком обильные непосредственно по берегам морей и озёр. Они появляются в палеонтологической летописи позже, чем крылатые (соответственно в вестфальское и намюрское время каменноугольного периода), а более древние находки, приписываемые щетинохвосткам (Shear et al., 1984; Labandeira et al., 1988) основаны на слишком фрагментарных остатках. Тем не менее отсутствие достоверных остатков щетинохвосток в раннем карбоне не может быть надёжным свидетельством против происхождения крылатых насекомых от щетинохвосток. В отличие от них перепончатокрылые насекомые хорошо летают, и отсутствие ископаемых перепончатокрылых до триаса следует учитывать в любом анализе, использующим палеонтологическую презумпцию для групп, т. е. пока нет серьезных свидетельств противного, не следует искать предков перепончатокрылых среди групп, вымерших до триаса.

Приведённые примеры показывают, что использование палеонтологической презумпции для групп не является простым делом: оно требует знаний и опыта в палеонтологии и смежных дисциплинах, и даже при этом ошибки неизбежны. Впрочем, таковы все пути познания, и здесь есть лишь две возможности: либо избегать ошибок, либо

[1] Тот факт, что мы отслеживаем группу по её признакам, не препятствует различению анализа групп и анализа признаков. Подробнее об этом ниже, пока только скажу, что я здесь следую Линнею, сказавшему: "Scias Characterem non constituere Genus, sed Genus Characterem" [1751, No 169], т. е. "Знай, не признак создает род, но род признак".

исправлять их. Первый путь предполагает использование лишь самых безопасных (безошибочных) методов исследования, тем самым резко ограничивая их арсенал, но допуская снижение требований к знаниям и способностям исследователя. Этот путь массовой, стандартизированной науки — не мой идеал. Предпочтительной мне кажется свобода выбора методов исследования, позволяющая делать и исправлять ошибки (оборачивая даже их на благо науки как источник опыта и открытий) и дающая возможность каждому, и рядовому, и выдающемуся исследователю максимально использовать свои знания и искусство.

Существуют и другие филогенетические методы, использующие анализ групп, прежде всего, биогеографический метод, направленный на восстановление истории групп в терминах их географического распространения. Действительно, расселяясь, группы эволюционируют, так что история расселения должна в какой-то мере коррелировать с генеалогией, и филогенетика может извлечь из этого пользу. Здесь, однако, есть и проблемы.

Классическая, дисперсалистская биогеография рассматривает распространение группы как результат её индивидуального расселения через различные барьеры. В качестве основных факторов распространения здесь выступают (1) географическая структура пространства, (2) дисперсионный потенциал группы, и (3) случайности. Сходный потенциал двух групп предполагает сходство их истории, включая генеалогию, в меру сходства других факторов. Однако все они вместе редко бывают достаточно сходными, чтобы в рамках классической биогеографии можно было бы рассчитывать на хорошую корреляцию между распространением и генеалогией.

Напротив, кладистическая биогеография (её анализ здесь основан на Humphries, Parenti, 1986) рассматривает и распространение, и филогению групп растений и животных как результат воздействия барьеров (в основном создаваемых дрейфом континентов, но также и климатическими факторами) на их некогда непрерывное распространение. Этот подход игнорирует уникальные случаи и опирается лишь на картины распространения, повторяющиеся в разных группах организмов. Такие совместимые ареал-кладограммы (кладограммы, где названия групп заменены названиями занимаемых ими территорий или акваторий) интерпретируются как свидетельство соответствующей географически зависимой сходной филогении этих групп организмов.

Кладистическая биогеография выглядит идеально соответствующей целям филогенетического анализа групп, так как повторяющиеся ареал-кладограммы позволяют прямо преобразовывать их в гипотетические кладограммы для соответствующих групп организмов. Дело, однако, не так просто. Расселение организмов, определяющееся системой барьеров и расселительным потенциалом организмов (изменчивым, но не беспорядочно), не настолько хаотично, чтобы создавать только уникальные ареал-кладограммы, отсеиваемые методами кладистической биогеографии. В тех случаях, когда ареал-кладограммы повторяют друг друга, они будут уверенно, но ложно интерпретироваться этими методами. До тех пор, пока целенаправленные исследования не подтвердят подчинённой роли расселения в формировании ареал-кладограмм, я бы не рекомендовал пользоваться биогеографическими методами реконструкции генеалогии.

Существует и более серьезная причина такой осторожности. Как классическая (дисперсалистская), так и кладистическая биогеография уделяют совершенно недостаточно внимания вымиранию, явлению не только более чем обычному, но и часто географически упорядоченному. Под влиянием этого фактора ареал-кладограммы дают картины, ошибочно интерпретируемые кладистически. Таковы, например, многочисленные кладистические реконструкции, основанные на "гондванском" распространении (обзор см. Humphries, Parenti, 1986): в большинстве своём они, вероятно, ошибочны, потому что геологическая летопись там, где она существует, обычно фиксирует былое присутствие ныне "гондванс-

ких" групп на северных материках, где они в своё время вымерли (подробнее см. Eskov, 1987, 1992). Палеонтология южных материков во многих случаях недостаточно изучена, но всё же известны и обратные ситуации, когда ныне сугубо северная группа палеонтологически фиксируется на юге (l. c.). Равным образом вымирание может быть ответственно и за амфитропические (биполярные) ареалы многих таксонов, представляющие, вероятно, не наследие гипотетической Пацифиды (Humphries, Parenti, 1986), а следы былого всесветного распространения (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978, 1993). К сожалению, тропическая палеонтология развита ещё слабее, чем южная. Тем не менее представляется значимым отсутствие в позднем мелу надёжных указаний экваториальной неморской биоты, сравнимой с современной тропической (Мейен, 1987). Единственный имеющий отношение к делу сравнительно богатый комплекс насекомых (около 1200 экземпляров из позднемеловых или раннепалеогеновых янтарей Бирмы — Rasnitsyn, Ross, 2000 [по современным данным это конец раннего мела (Cruickshank, Ko, 2003]) не обнаруживает характерных тропических форм, но включает группы, очень характерные для позднего мела Северной Сибири и Канады (перепончатокрылые *Serphites* Brues и *Palaeomymar* Meunier, Расницын, 1980; последний род доживает доныне и имеет преимущественно внетропический биполярный ареал). Представлены и другие группы с ныне северным (верблюдки, Raphidiida) и биполярным внетропическим ареалом (диплопода *Phryssonotus*, ныне известная из Средиземноморья, Юж. Африки, Юж. Австралии, Уругвая, Чили и Кубы, Condé, 1954; кубинская находка зонально неоднозначна, т. к. кубинские возвышенности имеют субтропический климат). Напротив, в позднеэоценовое время *Phryssonotus*, как свидетельствует находка в балтийском янтаре, проникал далеко в северную внетропическую зону.

Есть и более сильные свидетельства кардинального отличия былого янтареносного леса Бирмы от тропических лесов, как мы их знаем. В отличие от тропических комплексов среднетретичных мексиканского и доминиканского янтарей, равно как и от миоценовых янтарей Сицилии и Северных Апеннин (Жерихин, 1993), бирманский комплекс лишен термитов семейства Termitidae, общественных пчел и высоко социальных муравьев, трёх групп насекомых, играющих ключевую роль в функционировании тропических дождевых лесов (Жерихин, 1978, 1993). Функциональных аналогов этих трёх групп мы не знаем ни в прошлом, ни сейчас.

Итак, можно заключить, что филогенетическое значение повторяющихся ареал-кладограмм сомнительно, если только они не подкреплены палеонтологически. Предстоит ещё долгий путь к созданию работоспособной биогеографической презумпции для групп. То же, по-видимому, относится и к другим аналогичным методам, например, паразитологическому, предполагающему определённое соответствие генеалогий хозяина и его специализированного паразита.

Анализ признаков

Назначение анализа признаков двоякое: поляризация морфоклины (схемы преобразования признака) и проверка (попытка фальсификации) гипотезы уникального происхождения (унаследованности) сходства. Первое направление можно условно обозначить как анализ различий, второе — как анализ сходств.

Анализ различий

Существует несколько методов поляризации морфоклины (трансформационной серии), т. е. определения направлений преобразования признаков в эволюции. Во-первых, это **палеонтологический метод**, сходный с таковым для групп (стратофенетика, см. выше), но всё же независимый от него. Палеонтологически показано, что гомоплазия (независимо приобретённое сходство) не только представляет обычное явление, но и нередко возникает в разных группах более или менее одновременно и из сходных предшественников (например, процессы маммализации тероморфных рептилий или ангиосперм-

мизации голосеменных, см. Татаринов, 1976, 1985 и Krassilov, 1991, соответственно). Поэтому во многих случаях мы можем использовать презумпцию, что *трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного.* Эта презумпция особенно полезна при изучении групп с богатой палеонтологией и бедной (или особо склонной к гомоплазиям) морфологией.

Другой и очень сходный метод анализа различий — **онтогенетический метод** поляризации морфоклин, основанный на биогенетической презумпции: *трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с онтогенетической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного.* Фактически это просто пересказ знаменитого "закона" Бэра (1828: 224): "*Aus dem Allgemeinsten der Formverhältnisse bildet sich das weniger allgemeine und so fort, bis endlich das Specialliste auftritt*" ("От наиболее общих признаков [т. е. синапоморфий самого старшего таксона, — *А.Р.*] развитие идёт к более частным свойствам [синапоморфиям подчинённых таксонов] и так далее вплоть до наиболее специальных" [синапоморфий конечного таксона]).

Распространено мнение об экстраординарной важности "биогенетического закона" как "прямого аргумента" в филогенетике (напр. Nelson, 1978; Bonde, 1984), но я бы не согласился с этим. Онтогенез гибок, и любая его стадия может быть изменена или утрачена в результате педоморфоза, преимагинальной адаптации (ценогенеза) или рационализации (спрямления) путей развития. В результате биогенетический метод высоко эффективен в изучении филогенеза одних групп и вводит в заблуждение в других: он не имеет априорных преимуществ перед другими методами и действует не как твёрдое правило, а лишь как презумпция. Последовательность стадий развития — это результат прямого наблюдения, но таковы же и стратиграфическая последовательность ископаемых, и их признаки, и общее распределение признаков в системе организмов. Каждый из этих трёх наборов данных сохраняет какие-то следы происхождения и в меру этого отражает филогенез и, следовательно, может быть использован для его реконструкции соответственно их возможностям в каждом конкретном случае, а не согласно каким-то априорным принципам. Назидателен пример человека (Bonde, 1984): мы оцениваем строение его черепа как педоморфное только потому, что знаем топологию кладограммы приматов из других источников (прежде всего это распределение различных признаков, включая структуру ДНК, см. ниже): иначе, опираясь лишь на онтогенез, признаки человеческого черепа пришлось бы признать его симплезиоморфиями с гиббоном и низшими обезьянами, противопоставленными синапоморфиям крупных человекообразных обезьян.

Третий важнейший метод анализа различий — **метод аналогии** с соответствующей презумпцией: *если трансформационная серия успешно поляризована в одной группе, направление преобразований в другой группе следует считать сходным, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного.* Действительно, если мы признаем, что крылья летучей мыши — это преобразованная нога, вполне законно предположить то же и для крыла птерозавра и птицы. Сходное предположение в отношении крыла насекомого не столь очевидно из-за глубоких различий как между самими группами, так и между их крыльями. Однако и оно не вполне абсурдно, так как не исключено участие элементов ноги в формировании крыла насекомого (Kukalová-Peck, 1978; Rasnitsyn, 1981). Равным образом мы знаем, что большинство млекопитающих эволюционировало в направлении увеличении размеров тела ("закон филогенетического роста", Cope, 1904). Поэтому мы можем предполагать сходное направление эволюции млекопитающих везде, где это предположение не встречает серьёзных контраргументов. То же справедливо и в отношении других так называемых эмпирических закономерностей эволюции.

Ещё один хорошо известный **метод функционального совершенства** может быть формализован как основанный на презумпции: *из двух состояний признака то, что соответствует более эффективной адаптации, следует считать апоморфным, пока и поскольку нет убедительных свидетельств противного.* Например, живорождение считается продвинутым (апоморфным) по сравнению с откладкой яиц, поскольку оно лучше обеспечивает выживание потомства (позволяет живородящим формам выживать, несмотря на меньшую плодовитость).

Предыдущей презумпции подчинена **презумпция сложности**: более сложная структура требует от организма дополнительных расходов и поэтому возникает лишь в силу её большей эффективности. Поэтому *сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе.* Такие резоны появляются не так уж редко, поскольку сложные структуры сами склонны к дальнейшему упрощению (ср. примитивную лапу млекопитающего с лошадиным копытом).

Такие вторично упрощённые структуры обычно демонстрируют рудименты или иные следы утраченной сложности, давая основание для **метода рудиментов** и его презумпции: *упрощённое состояние, обнаруживающее следы преобразования из другого состояния, следует считать апоморфным относительно последнего, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе* (например, пока не обнаружилось, что это не рудимент, а зачаток).

Последний и самый популярный метод поляризации морфоклин (метод анализа различий) это **метод внешней группы** (outgroup comparison). Это вероятностный тест на соответствие кладограммы базовым филогенетическим моделям (предполагающим преимущественно дивергентный характер эволюции и подчинённую роль гомоплазий, см. выше о презумпции познаваемости филогенеза). Согласно этой модели признак, приобретённый более отдалённым предком, имеет шанс сохраниться у более широкого круга потомков, чем тот, что возник позже в эволюции той же группы. Когда мы видим некое состояние признака представленным как внутри данной группы, так и за её пределами, а другое состояние свойственным только этой группе, мы предполагаем (в отсутствие серьезных контраргументов), что первое состояние плезиоморфно относительно второго. Действительно, действуя таким образом, мы можем обойтись предположением о единственном событии, сопровождавшем становление нашей группы. В противном случае, принимая более широко распространённый признак как апоморфный, мы явно или неявно предполагаем как минимум два идентичных события — независимое возникновение апоморфного признака внутри и вне нашей группы. Если мы согласны, что унаследованное сходство более вероятно (более обычно), чем приобретённое независимо, то при прочих равных вторую из этих гипотез следует считать менее вероятной (менее парсимоничной: см. ниже). Роговая чешуя есть у всех амниот, волосы только у млекопитающих (и некоторых близких к ним рептилий, Татаринов, 1976; гомология волос птерозавров, описанных Шаровым, 1971, ещё ждёт своего подтверждения), а перья только у птиц (и опять-таки у некоторых родственных им рептилий, Курзанов, 1987). Эти случаи — типичные клиенты презумпции внешней группы: *состояние признака, найденные только внутри группы, должно считаться апоморфным по отношению к тому, что распространено и за её пределами, пока и поскольку нет убедительных контраргументов.* Применяя к ним эту презумпцию, мы делаем вывод, что волосы и перья развились из чешуй (апоморфны по отношению к ним), а не наоборот.

Анализ сходства

Выше было сказано, что анализ сходств направлен на различение сходства унаследованного и независимо приобретённого (гомоплазии). Если мы признаем справедливость нашей первой презумпции ("сходство признаётся унаследованным, пока и по-

скольку..."), анализ сходства необходим, только если это "пока и поскольку..." имеет место, фактически только когда сходство по разным признакам распределено противоречивым образом и не может считаться унаследованным во всех случаях. Например, если сходство китов с млекопитающими мы признаем унаследованным, то их сходство с рыбами по плавательным адаптациям приходится считать независимо приобретённым (гомоплазией), и наоборот.

Существует два основных метода выявления гомоплазии. Один из них — **метод парсимонии**, представляющий собой прямое приложение первой презумпции: если сходство в норме унаследовано и лишь более редко возникает как гомоплазия, то "гомоплазию не следует постулировать без необходимости" (Farris, 1983: 8), и *заслуживающей наибольшее доверие кладограммой является та, что постулирует наименьшее число гомоплазий, если, конечно, нет серьезных оснований считать наиболее обоснованной другую кладограмму* (я принимаю здесь традиционную интерпретацию парсимонии, восходящую к "бритве Оккама" и близкую к понятиям экономии, т. е. достижения цели минимально необходимыми для этого средствами; другое, широкое понимание парсимонии, предложенное Farris, 1983, и включающее взвешивание филогенетических доказательств, делает понятие парсимонии просто синонимом наилучшей гипотезы и потому излишним: как говорит сам Фаррис по другому поводу, "если всё называется фенетикой, то термин 'фенетика' не нужен, достаточно сказать 'всё' "; Farris, 1979: 488). Но почему же опять "*если нет серьезных оснований...*"? Почему парсимония это только презумпция, а не твёрдое правило, как считают многие? Просто потому, что не все признаки равноценны. Если мы рассмотрим сходство мимикрирующей бабочки с моделью, подсчитаем все сходные элементы в их окраске и сравним это число с числом сходств каждого из этих видов с их ближайшими родичами, я не уверен, что баланс сходств будет всегда в пользу реального родства. Сходство по разным признакам отражает родство с разной степенью надёжности. Сходство в типе симметрии и в общей структуре основных органов мы обычно считаем филогенетически более важным, чем в окраске или в деталях структуры поверхности тела, хотя есть и исключения, например, отсутствие синего пигмента в волосах млекопитающих, не говоря уже о роли набора пигментов в систематике прокариот и растений. И тем не менее в целом окраске приписывается подчинённое значение в филогенетике.

Предыдущие рассуждения показывают, что филогенетическое значение сходства зависит от того, какие группы сравниваются и какие их признаки сходны. Поэтому взвешивание признаков при выявлении гомоплазии представляется важным. Твёрдые правила здесь невозможны, по крайней мере в нынешних условиях, поэтому речь идёт об очередной презумпции или, скорее, о наборе презумпций, уже частично обсуждавшемся (Расницын, 1988б; Расницын, Длусский, 1988), но требующем ещё много усилий для достижения приемлемой полноты. В обобщённом виде эту **презумпцию взвешенного сходства** можно сформулировать следующим образом: *в случае конфликта сходств* (когда все они не могут быть одновременно признаны унаследованными) *те из них следует считать унаследованными, которые по опыту изучения других групп, особенно близкородственных, уже известны как более надёжно отражающие родство, если только нет серьезных оснований считать иначе.*

Примеры

Продемонстрирую применение презумпций на примере анализа ранней эволюции перепончатокрылых насекомых и в частности места в ней семейства Xyelidae. Это сложный случай, породивший долгие дебаты; если не сказано иначе, использованы данные автора (Расницын, 1969, 1980, 1983б, 1988а,б, 1990; Rasnitsyn, 1988) и цитированных там источников.

Перепончатокрылые насекомые (отряд Vespida; причины использования этого названия вместо традиционного Hymenoptera объяснены в работах Расницын, 1982, 1989; Rasnitsyn, 1988) палеонтологически известны со второй половины триаса, где найдены в Австралии (один вид) и Средней Азии (две дюжины видов). Все они принадлежат семейству Xyelidae, как это подтверждается характерным строением антенн (Рис. 1). Это семейство существует доныне в северном полушарии в качестве реликтовой группы, объединяющей пять родов и около трёх дюжин видов, но до середины мелового периода это была ведущая группа перепончатокрылых, по крайней мере в условиях более умеренного климата.

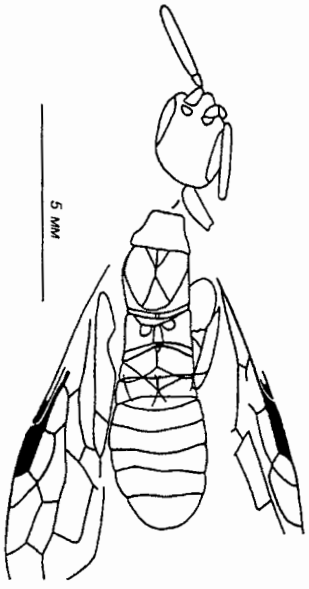


Рис. 1. *Triassoxyela foveolata* Rasnitsyn, 1964 (Vespida, Xyelidae); средний–поздний триас Киргизии (по Расницыну, 1969).

Другие группы перепончатокрылых появляются позже и не известны до ранней юры. Это позволяет применить палеонтологическую презумпцию для групп и предложить гипотезу ксиелид как предков остальных перепончатокрылых. Эта гипотеза согласуется с большинством других наблюдений, представляющих семейство как наиболее плезиоморфное в отряде по всем признакам, кроме одного, обсуждаемого далее. Действительно, жилкование крыльев ксиелид самое богатое и наиболее сходное с жилкованием других насекомых: переднее крыло с развилком на *RS*, как у различных более примитивных насекомых, и с дополнительными развилками на *SC* у некоторых вымерших видов, заднее крыло со свободным основанием *Cu*. То же справедливо для строения тела и предполагаемого исходного образа жизни. В частности, существенно в этой связи предположение о развитии исходных ксиелид внутри мужских шишек голосеменных, возможно, унаследованное от древнейших насекомых с полным превращением (Расницын, 1980). Однако плезиоморфии кладистически несущественны, поэтому рассмотрим подробнее строение антенны ксиелид, единственный признак, отвергнуть апоморфный характер которого не так просто. Что касается подразделённой галеи (лопасти ротового аппарата), то этот апоморфный признак может быть более позднего, послетриасового происхождения: он известен только в ветви, образованной более молодыми подсемействами Xyelinae и Macroxyelinae, но не известен для триасовых Archexyelinae.

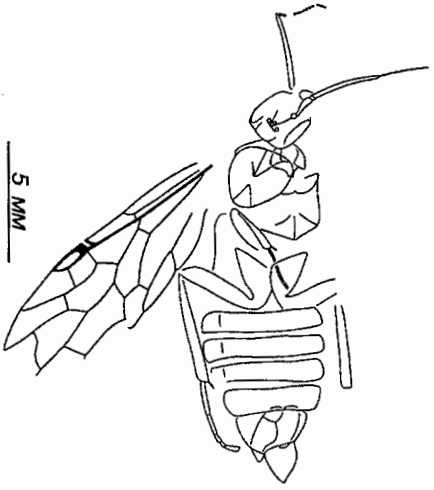


Рис. 2. *Anthoxyela turgensis* Rasnitsyn, 1990 (Xyelidae); ранний мел Забайкалья (по Расницыну, 1990).

Антенна ксиелид (рис. 2, 3 *а*) несомненно апоморфна по сравнению с нормальной антенной насекомого, поскольку несколько базальных члеников её жгутика слиты в длин-

ный и толстый сложный "третий" членик, несущий на вершине жгутик из обычных (коротких и тонких) члеников. Апоморфная природа такой структуры подтверждается применением нескольких презумпций из числа рассматривавшихся ранее. Это относится к палеонтологической презумпции для групп, поскольку наиболее близкородственная перепончатокрылым и более древняя группа (отряд Palaeomanteida = Miomoptera, рис. 4) имела нормальные антенны. Приложима здесь и аналогичная презумпция для признаков, так как никто из известных дотриасовых насекомых не обладал похожими антеннами. То же справедливо и для биогенетической презумпции, поскольку на ранних стадиях развития (рис. 3 *а*) сегментация антенны более равномерна, чем у взрослого насекомого, и для презумпции аналогии: сильно увеличенный, хотя и не составной по происхождению третий членик антенны мухи (рис. 3 *е*) несомненно апоморфен. Наконец, о том же говорит презумпция внешней группы: "ксиелидные" антенны известны только у перепончатокрылых, а нормальные — как в этом отряде, так и за его пределами.

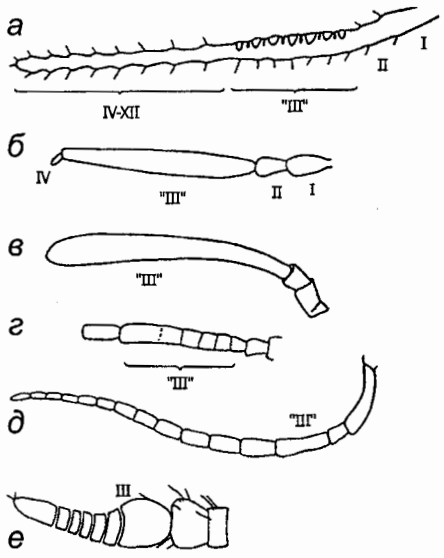


Рис. 3. Антенны различных пилильщиков, рогохвостов и мух (если не сказано иначе, имагинальные антенны современных насекомых): *а* — *Xyela julii* Brébisson, 1818 (Xyelidae, куколка); *б* — *Blasticotoma filiceti pacifica* Malaise, 1931 (Blasticotomidae); *в* — *Arge ustulata* (Linnaeus, 1758) (Argidae); *г* — *Caenolyda reticulata* (Linnaeus, 1767) (Pamphiliidae); *д* — *Xiphydria camelus* (Linnaeus, 1767) (Xiphydriidae); *е* — примитивная муха *Glutops semiformis* Nagatomi & Saigusa, 1970 (Rhagionidae) (*а–д* — по Расницыну, 1968; *е* — по Nagatomi, 1982). I–XII — членики антенны, "III" — сложный "третий" членик антенны.

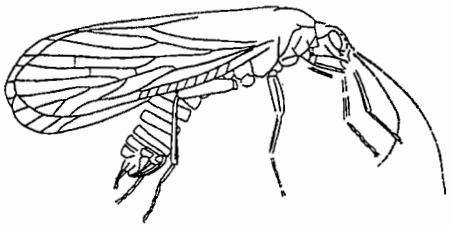


Рис. 4. *Palaeomantina pentamera* Rasnitsyn, 1977 (Palaeomantiscidae, отряд Palaeomanteida); ранняя пермь Урала (по Расницыну, 1977).

Некоторые из использованных презумпций на первый взгляд приложимы не только на межотрядном, но и на внутриотрядном уровне. Особенно напрашивается этот вывод по отношению к презумпции внешней группы, поскольку среди перепончатокрылых нормальные антенны распространены гораздо шире, чем ксиелидные. Однако этот вывод, по-видимому, ошибочен. Действительно, хотя из современных насекомых такие антенны в их полном выражении известны только у ксиелид, у некоторых других низших перепончатокрылых (пилильщиков и рогохвостов) антенны могут быть описаны как различным образом модифицированные ксиелидные антенны. Наименее изменены по сравнению с ними антенны в тентрединоидных семействах Blasticotomidae и Argidae, где третий членик ещё сильнее гипертрофирован, чем у ксиелид, но последующие членики редуцированы до одного (некоторые бластикотомиды) или полностью (рис. 3 *б*, *в*).

Другой источник доказательств — антенны современных паутинных (памфилиоидных) пилильщиков и настоящих (сирикоидных) рогохвостов. У Pamphiliidae (кроме

некоторых видов *Pamphilius*) третий членик антенны подразделен, но сравнительно мал: лишь в несколько раз длиннее четвёртого и почти одной с ним толщины (рис. 3 *г*). Менее известна, но не менее важна антенна примитивного рогохвоста рода *Brachyxiphus* Philippi (Siricoidea, Xiphydriidae), обнаруживающая довольно длинный и толстый "третий" членик, приблизительно равный по длине трём последующим вместе и дополнительно подразделённый у самца *B. grandis* Philippi (экземпляр, изученный в коллекции Smithsonian Institution, Washington, D.C.). Большинство, если не все другие ксифидриииды также демонстрируют заметно увеличенный третий членик (рис. 3 *д*), так что этот признак, видимо, является исходным для семейства.

Описанное распределение сложного третьего членика антенн можно было бы объяснить его независимым развитием в пяти разных группах низших перепончатокрылых. Однако это число удваивается, если учесть данные по роду *Pamphilius* (Van Achterberg, Van Aartsen, 1986: tab. 1, 2, fig. 366) и не предполагать, что сложное строение третьего сегмента может быть утеряно (ср. рис. 11). Ещё больше увеличивается это число, если принять во внимание палеонтологический материал.

Коллекция Палеонтологического института РАН в Москве содержит подавляющее большинство юрских и раннемеловых перепончатокрылых мира, в основном происходящих из Казахстана, Сибири и Монголии [данные на 1994 г.]. Из них 515 принадлежит пилильщикам и рогохвостам (отряд низших перепончатокрылых Siricina), 120 из которых позволяют установить строение антенн. Из них 65 принадлежат Xyelidae и обладают соответствующим строением антенн, а из оставшихся 55 ископаемых 23 также демонстрируют характерные ксиелидные антенны (включая те, где третий членик не столь велик, как у ксиелид, но явственно толще и намного длиннее каждого из последующих), и лишь 32 обладают антеннами, не изменёнными или почти не изменёнными в сторону "ксиелидности".

Среди ископаемых, не принадлежащих ксиелидам, но обнаруживающих харак-

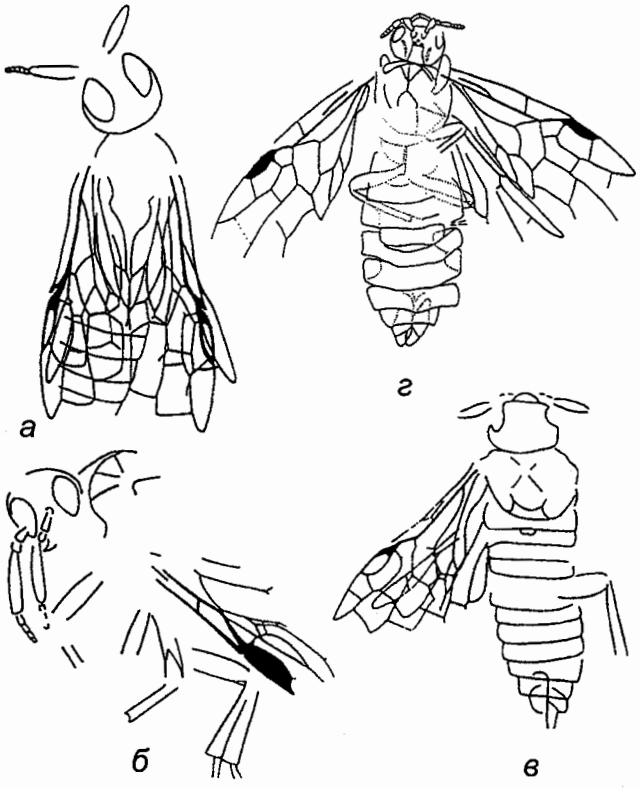


Рис. 5. Представители пилильщиков семейства Xyelotomidae: *а* — *Xyelocerus admirandus* Rasnitsyn, 1968; *б* — *Xyelotoma nigricornis* Rasnitsyn, 1968; *в* — *Pseudoxyela heteroclita* Rasnitsyn, 1968 (все из поздней юры Южного Казахстана); *г* — *Dahurotoma robusta* Rasnitsyn, 1990, ранний мел Забайкалья (*а–б* — по Расницыну, 1969, *в* — то же, с дополнениями по экз. ПИН 2997/650, *г* — по Расницыну, 1990).

терные для них антенны, можно видеть, во-первых, четыре рода (Рис. 5), демонстрирующие характерные синапоморфии современных Tenthredinoidea: переднее крыло с 2*r–rs* , впадающей в *RS* дистальнее 2*r–m*, и ячейку 1*mcu* , увеличенную таким образом, что первый отрезок *RS* укорочен или утрачен вовсе. У большинства родов также ствол *SC* слит (правда, только дистально) со стволом *R*, так что дистальная ветвь *SC*, если развита, превращена в поперечную жилку, как у современных тентрединоидов (исключение составляет *Pseudoxyela* Rasnitsyn, сохраняющая свободный ствол *SC* и, по-видимому, образующая сестринскую группу по отношению к остальным тентрединоидам). Эти четыре рода синапоморфны с современными тентрединоидами по строению жгутика антенны, сравнительно толстого и с уменьшенным числом члеников (в предположении, что многочленистый жгутик Diprionidae и некоторых Pergidae вторичен). *Xyelotoma* Rasnitsyn, *Xyelocerus* Rasnitsyn, *Dahurotoma* Rasnitsyn и *Pseudoxyela* Rasnitsyn выделены в вымершее семейство Xyelotomidae, лишённое апоморфий по отношению к другим тентрединоидам и потому занимающее положение их предка.

Следующие пять родов с антеннами того же типа, что у Xyelidae (рис. 6), обнаруживают характерную синапоморфию надсемейства Pamphilioidea, укороченный когтевидный яйцеклад, занимающий то же положение в теле. Общий облик и жилкование крыльев также сходны с характерными для современных памфилиоидов. Среди этих ископаемых *Xyelyda* Rasnitsyn, *Prolyda* Rasnitsyn и *Mesolyda* Rasnitsyn образуют вымершее семейство, лишённое синапоморфий и, следовательно, предковое для других памфилиоидов, а *Praesirex* Rasnitsyn и *Turgidontes* Rasnitsyn, синапоморфные с совре-

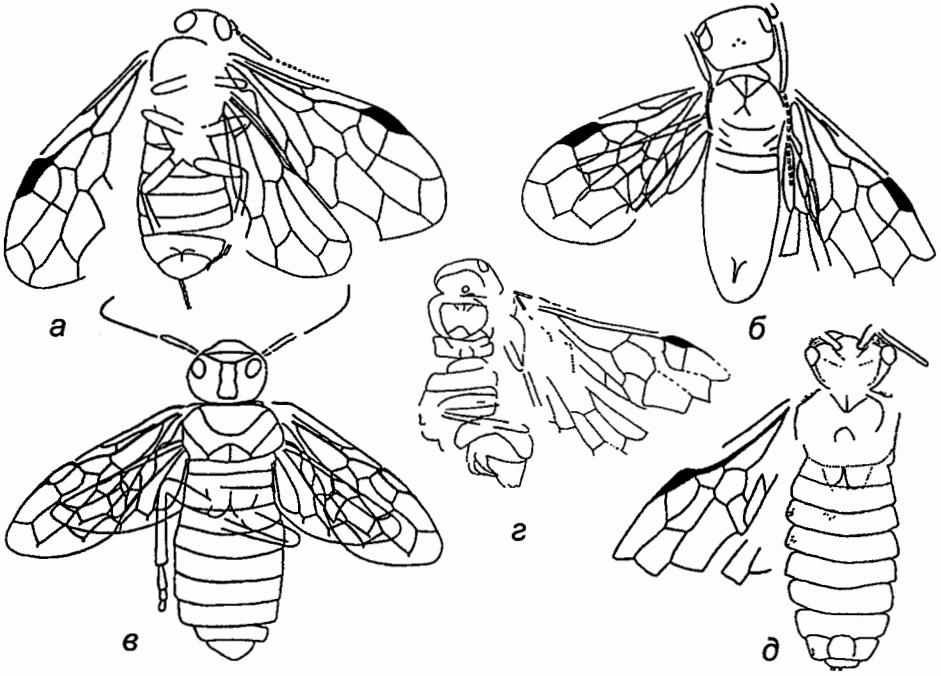


Рис. 6. Представители пилильщиков семейств Xyelydidae (*а–в*) и Praesiricidae (*г–д*): *а* — *Xyelyda excellens* Rasnitsyn, 1968; *б* — *Prolyda karatavica* Rasnitsyn, 1968; *в* — *Mesolyda depressa* Rasnitsyn, 1968 (все из поздней юры Южного Казахстана); *г* — *Praesirex hirtus* Rasnitsyn, 1968; *д* — *Turgidontes magnus* Rasnitsyn, 1990 (оба из раннего мела Забайкалья) (*а, б, г* — по Расницыну, 1983б, *в* — оригинал, голотип, *д* — по Расницыну, 1990).

менными Megalodontesidae по утрате *SC*, объединены в вымершее семейство Praesiricidae, предположительно предковое для Megalodontesidae.

Ещё одна группа ископаемых, охарактеризованная ксиелидными антеннами, включает несколько родов (рис. 7), ныне объединённых в семейство Sepulcidae (Расницын, 1993), отнесённое к надсемейству Cephoidea на основании синапоморфий с современными Cephidae (стеблевыми пилильщиками) по умеренно и равномерно узкому костальному полю (иногда вторично сильно суженному в основании) с *SC*, слитой с *R* (иногда кроме основания) и лишённой конечной ветви, пересекающей костальное поле (Расницын, 1988б). Сепульки лишены характерных апоморфий стеблевых пилильщиков и вероятно были их предками. Что касается самих стеблевых пилильщиков, утверждение о наличии у них ксиелидных антенн (Расницын, 1988б) оказалось ошибочным.

Последняя группа с ксиелидными антеннами очерчена менее чётко. Я включаю туда *Protosirex* Rasnitsyn (рис. 8), по внешнему облику и некоторым плезиоморфиям (наличие свободной *SC*) отнесённому к рогохвостам (Siricoidea), но могущему представлять и группу, предковую как для них, так и для цефоидов. Вместе с некоторыми другими юрскими ископаемыми, протосирекс отнесён к вымершему семейству Gigasiricidae. Другие рогох-

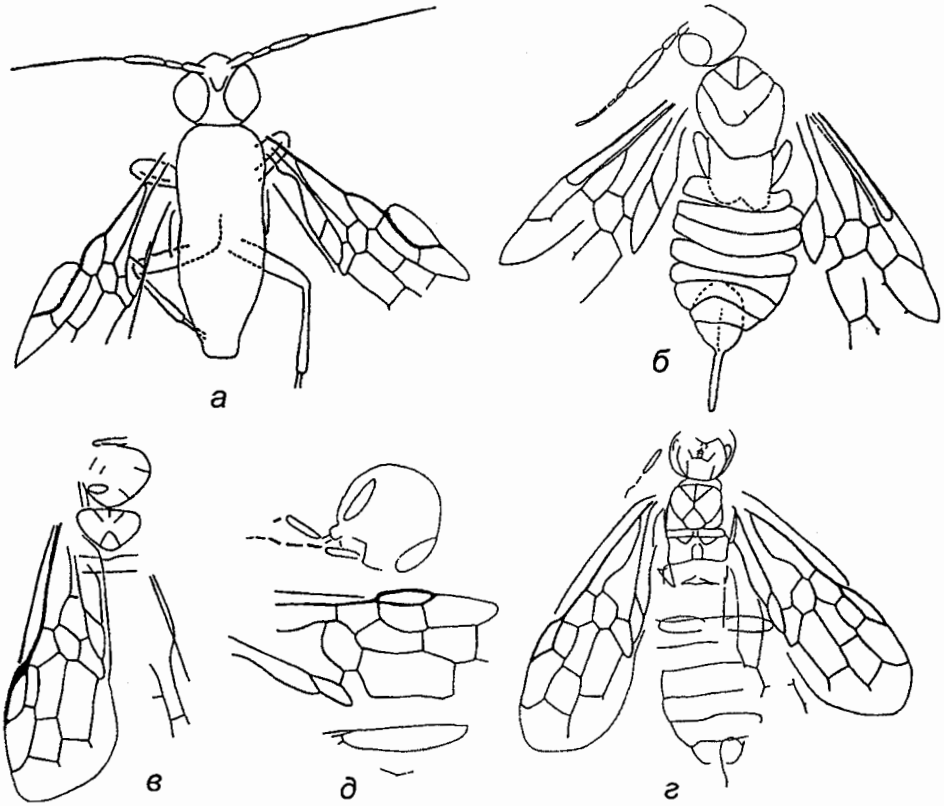


Рис. 7. Представители пилильщиков семейства Sepulcidae: *а* — *Xyelula hybrida* Rasnitsyn, 1969; *б* — *Onokhoius aculeatus* Rasnitsyn, 1993; *в* — *Parapamphilius confusus* Rasnitsyn, 1968; *г* — *Pamparaphilius mongolensis* Rasnitsyn, 1993; *д* — *Micramphilius minutus* Rasnitsyn, 1993; из поздней юры Южного Казахстана (*а*, *в*) и нижнего мела Забайкалья (*б*, *д*) и Монголии (*г*) (по Расницыну, 1993).

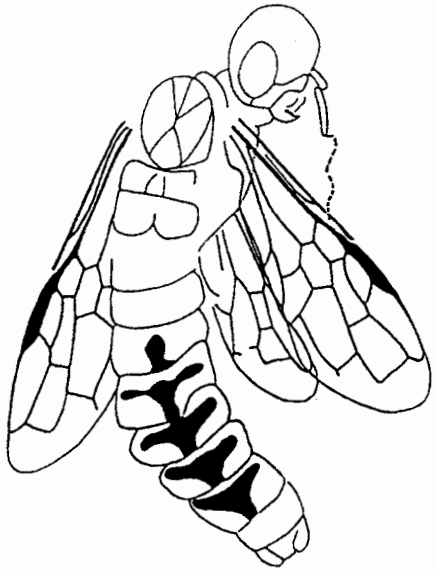


Рис. 8. Примитивный рогохвост *Protosirex xyelopterus* Rasnitsyn, 1969 (Gigasiricidae) из поздней юры Южного Казахстана (по Расницыну, 1969).

восты с ксиелидными антеннами это *Syntexyela media* Rasnitsyn и *S. inversa* Rasnitsyn (рис. 9 *а*, *б*), принадлежность которых к сирикоидам несомненна из-за сочетания характерной синапоморфии (сильный игловидный яйцеклад) и плезиоморфии (сохранение свободной ветви *SC*). Они представляют преимущественно мезозойское семейство Anaxyelidae (с единственным современным видом), что подтверждается синапоморфией по редукции ствола *SC* и поперечной 2*r*–*m* переднего крыла и 1*r*–*m* заднего. Существенно, что третий членик антенны у этих двух видов модифицирован по сравнению с антенной Xyelidae, и модифицирован по-разному: он внешне цельный, но заметно уменьшен в размерах у *S. inversa,* и большой, как у ксиелид, но явственно подразделён на первичные членики у *S. media*. У близких родов анаксиелид антенны либо внешне нормальные, либо третий членик лишь немного больше других (рис. 9 *в*, *г*; подробнее см. Расницын, 1969).

Теперь мы можем оценить значение строения антенн для понимания ранней эволюции перепончатокрылых. Фактически мы обнаружили здесь конфликт предполагаемых синапоморфий: перечисленные выше рода предположительно синапоморфны с ксиелидами по строению их антенн, тогда как по другим признакам они предположительно синапоморфны с некоторыми другими группами пилильщиков или рогохвостов. Эти гипотезы не могут быть справедливы одновременно, т. е. упомянутые сходства не могут **все** быть синапоморфиями, и наша задача оценить, какие из предполагаемых синапоморфий могут быть фальсифицированы, т. е. переквалифицированы как симплезиоморфии либо гомоплазии таким образом, чтобы можно было построить наиболее правдоподобную и непротиворечивую кладограмму. Можно предложить четыре различных гипотезы: (1) сходство по наличию ксиелидной антенны синапоморфно, а альтернативные признаки сходства являются симплезиоморфиями, (2) то же, но альтернативные признаки сходства являются гомоплазиями, (3) альтернативный набор сходств представляет синапоморфии (перечисленные группы родов монофилетичны с указанными выше семействам и надсемействами, но не с ксиелидами), а ксиелидные антенны приобретены независимо (являются гомоплазиями), и (4) как выше, но сходство с ксиелидами по строению антенн — симплезиоморфия.

Гипотезы (1) и (2) означают, что все обсуждаемые рода монофилетичны с ксиелидами (кладистически принадлежат этому семейству), а все альтернативные признаки сходства, сближающие их с другими семействами и надсемействами низших перепончатокрылых либо унаследованы от каких-то более далеких предков (гипотеза 1), либо приобретены независимо (гипотеза 2). Гипотеза (1) наименее правдоподобна, потому что она подразумевает направление эволюции соответствующих признаков противоположным тому, которое поколения исследователей принимали как нормальное (т. е. наиболее обычное и поэтому отвечающее соответствующим презумпциям). Это представляется возможным в одних случаях, но маловероятным в других. Например, трудно поверить, что своеобразно редуцированный и изменённый яйцеклад паутинных пи-

лильщиков (Pamphilioidea) и мощный игловидный яйцеклад рогохвостов являются (оба!) предшественниками пиловидного яйцеклада ксиелид и тентрединоидов. Действительно, несколько презумпций свидетельствуют в пользу обратного направления изменений. У большинства не перепончатокрылых насекомых с полным превращением, включая Palaeomanteida, предполагаемых предков перепончатокрылых, яйцеклад листо- или пиловидный (рис. 4) либо (чаще) редуцирован. Кроме перепончатокрылых, игловидный яйцеклад известен у сверчков и у вымерших равнокрылых семейства Archescytinidae: там он в обоих случаях явно апоморфен. К этим данным применимы обе палеонтологические презумпции, презумпции внешней группы и аналогии, и все они свидетельствуют в пользу плезиоморфного характера пиловидного яйцеклада пилильщиков. Равным образом презумпции однозначно поддерживают апоморфность редуцированного жилкования крыльев анаксиелид и плезиоморфность полного жилкования ксиелид и паутинных пилильщиков. В противоположность последующим гипотезам, я не в состоянии проиллюстрировать эту соответствующей ей кладограммой из-за несовместимости вытекающих из неё заключений о поляризации разных признаков, как это было видно на примере яйцеклада.

Вторая гипотеза, утверждающая гомопластическую природу сходства обсуждаемых родов с иными, чем ксиелиды, группами пилильщиков и рогохвостов, не столь противоречива. Однако она предполагает очень большой объём гомоплазий, к которым

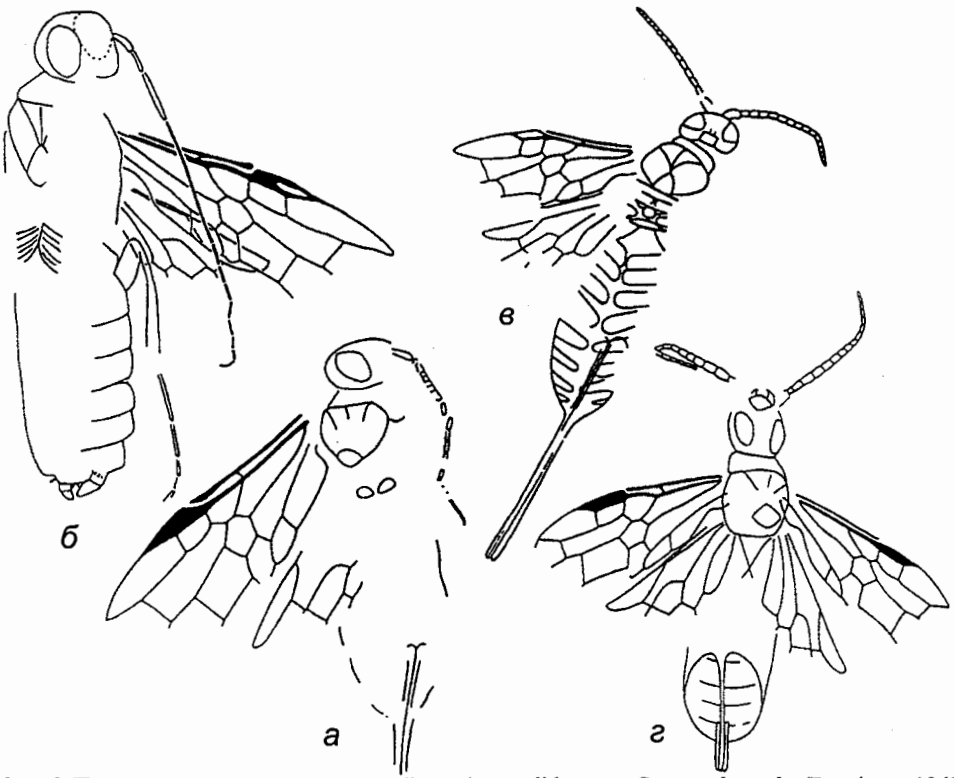


Рис. 9. Представители рогохвостов семейства Anaxyelidae: *а* — *Syntexyela media* (Rasnitsyn, 1963); *б* — *S. inversa* Rasnitsyn, 1968; *в* — *Anaxyela gracilis* Martynov, 1925; *г* — *Brachysyntexis micrura* Rasnitsyn, 1969; все из поздней юры Южного Казахстана (*а*, *в*, *г* — по Расницыну, 1969; *б* — оригинал, голотип).

придётся отнести все перечислявшиеся ранее признаки сходства, альтернативные сходству этих родов с ксиелидами (Приложение 1, курсив). Это кажется маловероятным, поскольку означало бы ошибочность результатов, полученных предшествующими поколениями систематиков, которые считали соответствующие таксоны естественными, а их признаки — не слишком склонными к многократному независимому возникновению (т. е. поддерживаемыми презумпцией взвешенного сходства).

Конечно, для большей убедительности предлагаемые здесь и далее кладограммы следовало бы рассчитать с помощью соответствующих компьютерных программ. Это можно сделать, благо некоторый опыт есть и у меня (Rasnitsyn, 1995). Но это была бы самостоятельная и достаточно большая работа, поскольку её бессмысленно проводить без учёта накопившихся новых данных и идей, а особенно без учета всех существенных признаков всех низших перепончатокрылых [позже такая работа была проделана (Ronquist et al., 1999), и она подтвердила основные наши выводы, насколько это возможно в рамках строго кладистического подхода, исключающего отношения предок-потомок]. Представленные здесь результаты всё же кажутся достаточными для демонстрации предлагаемого подхода и способов достижения полученных результатов.

Ещё одна причина считать обе предыдущие гипотезы маловероятными — строение антенн двух видов *Syntexyela*. Действительно, антенна *S. media* легко интерпретируется как промежуточный этап трансформации нормальной антенны в ксиелидную путём утолщения и слияния базальных члеников жгутика (или наоборот, распадения исходно сложного членика на сотавляющие). Напротив, в антенне *S. inversa* (и некоторых других видов того же рода) третий членик цельный, но заметно увеличенный, хотя и далеко не так, как в типичных ксиелидных антеннах, и выглядит как этап превраще-

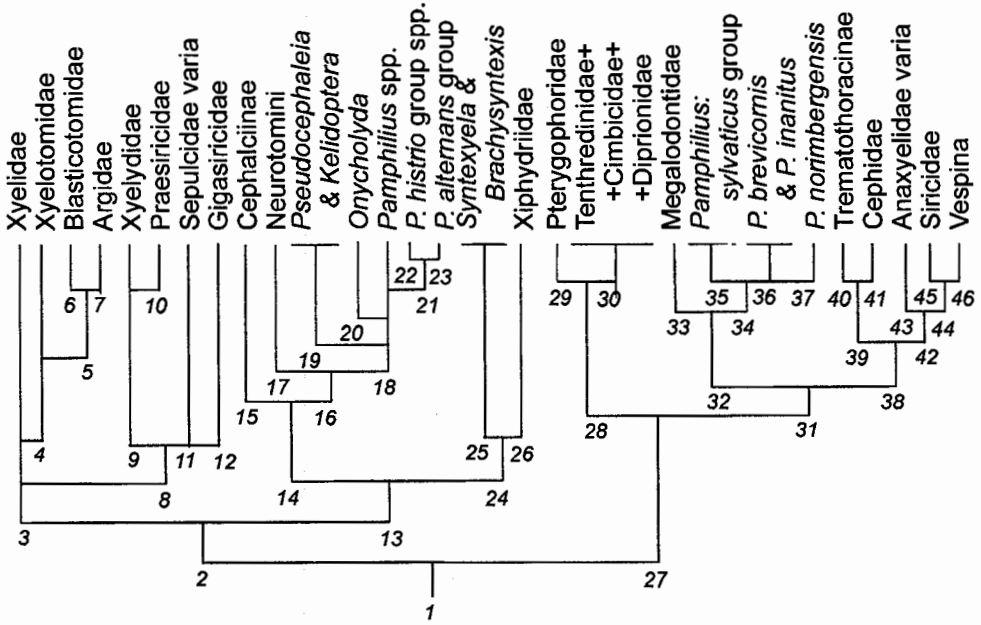


Рис. 10. Кладограмма низших перепончатокрылых (подотряд Siricina), построенная в соответствии с гипотезой (2) (см. текст), что сходство по наличию ксиелидной антенны представляет синапоморфию, а альтернативные сходства — гомоплазию. Цифры под линиями родства соответствуют наборам синапоморфий (см. Приложение 1) (по данным Rasnitsyn, 1988, а для Pamphiliidae, Van Achterberg & Van Aartsen, 1986).

ния последних в нормальные антенны (путём уменьшения сложного третьего членика до размеров простого), что невозможно в рамках обоих этих гипотез. В любом случае близкое родство видов *Syntexyela* и унаследованный характер их сходства несовместимы с гипотезами (1) и (2), и все признаки сходства *S. inversa* с другими видами рода должны расцениваться как гомоплазии (рис. 10).

Обратимся теперь к альтернативным гипотезам (3) и (4). Обе они подразумевают, что сходство обсуждаемых родов (обладающих ксиелидными антеннами, но не включенных нами в Xyelidae) с соответствующими таксонами низших перепончатокрылых (обладающими нормальными антеннами) носит синапоморфный характер. Различие состоит в том, полагается ли сходство по наличию ксиелидных антенн гомоплазией или симплезиоморфией: гипотеза (3) предполагает, что сложный третий членик антенн был приобретен многократно и независимо (рис. 11), а гипотеза (4) — что он возник единственный раз у общего предка и затем много раз был независимо утрачен (рис. 12). Обе гипотезы кажутся более правдоподобными по сравнению с двумя первыми, предполагая всего лишь гомоплазию по единственному признаку (многократное приобретение или утрата гипертрофированного "третьего" членика антенн) и не требуют опровержения существующих представлений о путях эволюции многочисленных других признаков.

При всём том последние обсуждаемые гипотезы трудно счесть одинаково хорошо обоснованными. Гипотеза (3) многократного возникновения ксиелидных антенн требует большего числа гомоплазий, чем гипотеза (4) многократной их утраты (ср. число признаков, выделенных курсивом в приложениях 2 и 3), и получает поддержку со стороны презумпции парсимонии. Ещё более чёткий результат дает применение презумпции взвешенного сходства. Действительно, возникновение сложных структур обычно не считается простым делом, и их многократное независимое возникновение предполагается менее вероятным, чем многократная независимая утрата. Ксиелидный членик антенн представляет сложную структуру с неясной функцией, и его многократное и

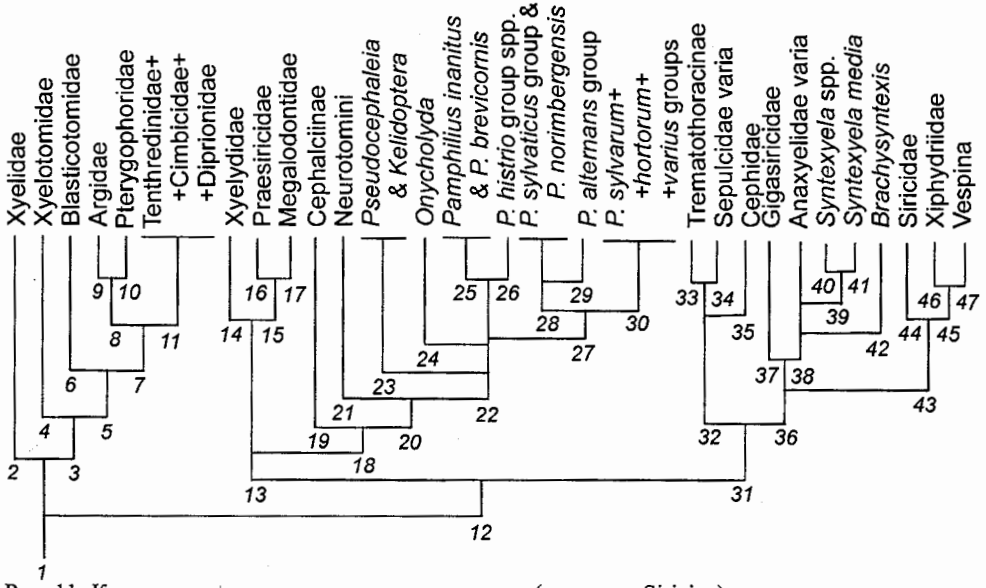


Рис. 11. Кладограмма низших перепончатокрылых (подотряд Siricina), построенная в соответствии с гипотезой (3) (см. текст), что сходство по наличию ксиелидной антенны представляет гомоплазию, а альтернативные сходства — синапоморфию (см. Приложение 2); в остальном как на рис. 10.

широко диахронное возникновение в пределах единственной компактной группы (низших перепончатокрылых) объяснить трудно. Проще предположить его однократное возникновение в отдалённые времена, в неизвестных условиях и по пока неясным причинам, и последующую независимую утрату. Это особенно ясно в случае *Syntexyela*: легче представить себе редукцию ксилидной антенны разными путями (через уменьшение размеров в одном случае и распадение на первичные членики в другом), чем создание сложной структуры с неясной функцией несколькими разными способами.

Сравнение гипотез всё ещё не завершено: не задействована ещё одна презумпция, имеющая отношение к делу. Действительно, предыдущие рассуждения кажутся достаточно простыми и ясными, особенно по поводу гипотез (1) и (2), предполагающих синапоморфию всех перепончатокрылых, обладающих ксилидными антеннами, по этому признаку. Насколько мне известно, таких гипотез никто и не выдвигал, и мне они понадобились просто для полноты картины. Две другие гипотезы реально обсуждаются в литературе: гипотеза (3) независимого возникновения ксилидных антенн предложена Россом (Ross, 1937), а в развёрнутой форме — Кёнигсманом (Königsmann, 1976). Гипотеза (4) независимой утраты ксилидных антенн развивается мной (Расницын, 1968, 1969, 1980; Rasnitsyn, 1988) и, как она подана здесь, выглядит явно более предпочтительной, однако позиция Росса и Кёнигсмана в действительности вовсе не так слаба: она дополнительно опирается на **презумпцию необратимости эволюции**. Последняя обычно считается правилом или даже законом, но известные исключения столь многочисленны, что не позволяют рассматривать необратимость эволюции иначе как ещё одну презумпцию. В рамках нашего подхода это будет один из многих частных случаев презумпции аналогии: если мы признаем, что в пределах определённой трансформаци-

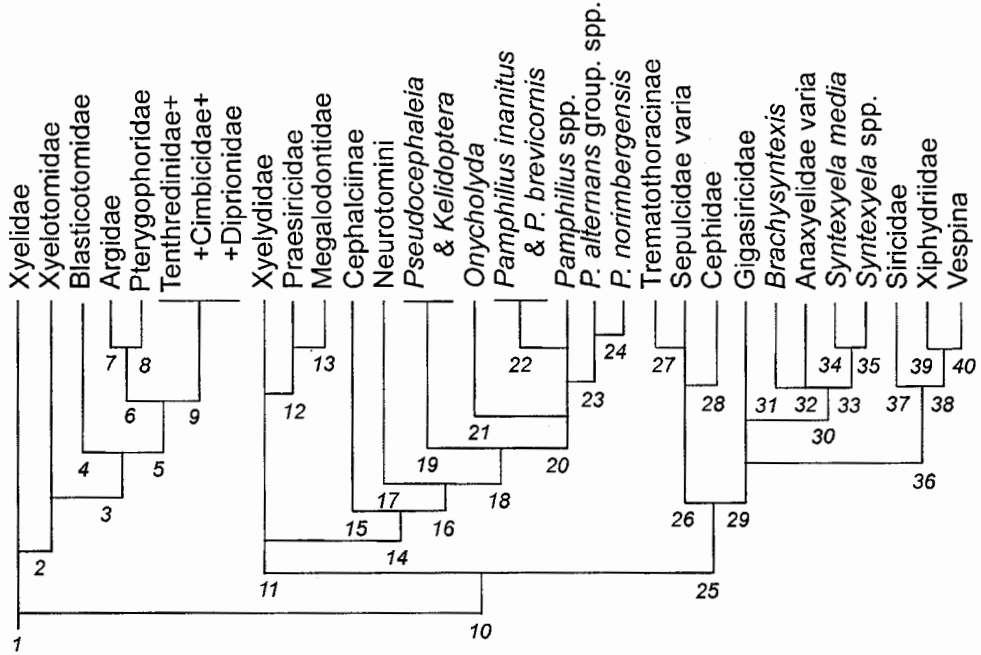


Рис. 12. Кладограмма низших перепончатокрылых (подотряд Siricina), построенная в соответствии с гипотезой (4) (см. текст), что сходство по наличию ксилидной антенны представляет симплезиоморфию, а альтернативные сходства — синапоморфию (см. Приложение 3); в остальном как на рис. 10–11.

онной серии (морфоклины) направления преобразований в целом асимметричны (изменения в некотором направлении более вероятны, чем в противоположном), то *если мы видим некоторое направление изменений определённо реализованным, из конкурирующих кладограмм следует выбрать ту, что не предполагает изменений в противоположном направлении, пока и поскольку нет надёжных контраргументов.*

Как я пытался показать, в нашем случае такие контраргументы есть, поэтому окончательное решение зависит от того, какие из аргументов и контраргументов в их совокупности мы считаем более весомыми. Я полагаю аргументацию в пользу однократного возникновения и многократной утраты ксиелидных антенн (т. е. в пользу несоблюдения необратимости эволюции этого признака) более убедительной. Прав я или нет, но я надеюсь, что выбранный мной пример позволит читателю лучше понять предлагаемый подход к реконструкции кладограммы.

Система презумпций филогенетики схематически представлена в таблице 1.

Систематика

Таксономическая классификация живых существ нужна для организации биологического разнообразия таким образом, чтобы облегчить наше взаимодействие с этим многообразием (Griffits, 1974, предложил ограничить термин классификация как приложимый только к классам, но не системам, но это предложение проблематично: как будет видно из дальнейшего, классы и системы в смысле Гриффитса, т. е. индивидуумы в современной терминологии, разграничены далеко не чётко). Существует много форм классификации, созданных для определённых целей и определённых категорий пользователей (например, система вредителей по признакам причиняемого ими вреда). Они не представляют значительных проблем для теории биологической систематики, поэтому здесь речь пойдёт о системах, цель существования которых состоит в том, чтобы быть общепринятой в качестве общей (междисциплинарной) системы.

Таксоны общей системы, чтобы выполнять свои функции, должны быть осмысленными объединениями с точки зрения максимально широкого круга пользователей, как птица представляет вполне определённое понятие не только для систематика, но и для охотника, повара и художника. Чтобы соответствовать этой цели, таксоны общей системы должны быть максимально однородными внутри себя и максимально различными между собой по максимально широкому кругу признаков. Это свойство позволяет системе выполнять ещё две важнейшие функции: свёртывать информацию о живых организмах в доступной форме (вспомним, что каждый из нас знает, скажем, о воробье, включая информацию о признаках старших таксонов) и предсказывать свойства недостаточно изученных таксонов (ничтожная часть видов насекомых изучена сколько-нибудь детально, но мы не сомневаемся, что они состоят из эвкариотических клеток соответствующей структуры и функции, и с достаточной уверенностью описываем многие детали биологии даже вымерших видов).

В систематике последних десятилетий выделяются три основных направления: фенетика, кладизм и ещё одно, неудачно именуемое "эволюционной систематикой" в отличие от "филогенетической систематики" — первоначального и столь же неудачного названия кладизма (действительно, чем отличаются термины "эволюционный" и "филогенетический" в данном контексте?). Есть для него и другие названия (синкретическая, эклектичная систематика: Farris, 1979), но это уже не названия, а скорее квалификация с точки зрения кладиста (эвфемизмы вместо "дурной систематики"). Этот третий подход фактически пытается выявить и сформулировать принципы традиционной систематики, но не является её полным эквивалентом и потому заслуживает своего названия. Предложенное ранее (Расницын, 1992б) название "традистика" неуклюже, лучше будет "филистика" [далее используется более удачное название филетика (см. стр. 128) — *А.Р.*].

Таблица 1.

Презумпции филогенетики.

область применения	название	формулировка
общая	познаваемости филогенеза	любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное
анализ групп	палеонтологическая	из двух предположительно близко родственных групп та, что впервые появляется в более древних отложениях, признается за предковую, пока и поскольку не представлено надежных свидетельств обратного
анализ различий (поляризация трансформационных серий)	палеонтологическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
	биогенетическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с онтогенетической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
	аналогии	если трансформационная серия успешно поляризована в одной группе, направление преобразований в другой группе следует считать сходным, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
	необратимости	если мы видим некоторое направление изменений определённо реализованным, из конкурирующих кладограмм следует выбрать ту, что не предполагает изменений в противоположном направлении, пока и поскольку нет надёжных контраргументов
	функционального совершенства	из двух состояний признака то, что соответствует более эффективной адаптации, следует считать апоморфным, пока и поскольку нет убедительных свидетельств противного
	сложности	сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
	рудиментов	состояние, обнаруживающее следы преобразования из другого состояния, следует считать апоморфным относительно последнего, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
	внешней группы	состояние признака, найденные только внутри группы, должно считаться апоморфным по отношению к тому, что распространено и за её пределами, пока и поскольку нет убедительных контраргументов
анализ сходств (выявление гомоплазий в случае конфликта сходств)	парсимонии	заслуживающей наибольшее доверие кладограммой является та, что постулирует наименьшее число гомоплазий, если, конечно, нет серьёзных оснований считать наиболее обоснованной другую кладограмму
	взвешенного сходства	в случае конфликта сходств те из них следует считать унаследованными, которые по опыту изучения других групп, особенно близкородственных, уже известны как более надежно отражающие родство, если только нет серьёзных оснований считать иначе

Фенетика

Из трёх конкурирующих подходов фенетика наиболее прямолинейна в своих целях и средствах. Она утверждает, что система должна в явном виде строиться в терминах сходства и что на этом пути можно избежать субъективности с помощью исчисления сходства. Методы расчета коллективно именуются таксометрией или чаще, но менее удачно, нумерической таксономией. К сожалению, эти методы не были развиты до заявленного уровня — на мой взгляд не из-за того, что этот уровень недостижим, а потому что фенетика была вытеснена кладистикой до того, как она выполнила свою полезную работу. Действительно, методы таксометрии многочисленны и разнообразны, выбор метода, адекватного задаче, не прост и на нынешнем уровне едва ли возможен без изрядной доли субъективность. Впрочем, это проблема любого подхода, и кладизм здесь не исключение (см., напр., Mickevich, 1978): выявить оптимальную область применения конкретного метода и его сильные и слабые стороны можно лишь ценой изрядных затрат. Прежде чем уступить поле боя кладизму, фенетика значительно, но недостаточно продвинулась в этом направлении.

Это, однако, далеко не самая главная проблема фенетики. Более существенно, что сходство, с которым работает фенетика, это не совсем то сходство, которое требует система. Фенетики работают с изученными признаками, число которых должно быть разумно велико, но не более того. Система же, чтобы оптимально выполнять свои функции, должна опираться на сходства и различия по всем признакам, включая ещё не изученные и те, что возможно не будут изучены никогда. Этот род сходства абстрактен и недоступен прямому изучению, но он достаточно важен, чтобы оправдать попытки его косвенной оценки. Именно эту цель и преследуют, осознанно или нет, кладизм и филетика.

Кладизм

Глубинное понимание кладизма разными его последователями отличается столь сильно (ср. Hennig, 1966, и Platnick, 1979), что предлагается, например, использовать старое название "филогенетическая систематика" для версии Геннига, а кладизм оставить для так называемого трансформированного кладизма (de Queiroz, Donoghue, 1990a; это предложение не получило большой поддержки, и я сохраняю здесь широкое понимание кладизма). Однако центральное утверждение кладизма, что "фенетическая классификация строится путем группирования по общему сходству, тогда как филогенетическая — по предполагаемым синапоморфиям" (Farris, 1979: 478), остаётся общепризнанным. Обосновывая его, Генниг (Hennig, 1966) писал, что таксоны, обозначенные синапоморфиями, образуют систему, изоморфную филогении и потому наиболее эффективную. Отсюда и название системы — филогенетическая. Но есть и другая точка зрения, что, во-первых, само устройство (картина, pattern) природы таково, что система организмов может быть отображена ветвящейся диаграммой (иерархической классификацией), во-вторых, эта картина (pattern) может быть отображена в результате изучения признаков и поиска иерархического (internested) набора синапоморфий, и, в-третьих, что наши знания об эволюции, как и о системе, выводятся из этого иерархически организованного набора (паттерна) синапоморфий (Platnick, 1979: 538). Таким образом, паттерн признается первичным, а филогения — вторичной. Такой подход ставит вопрос: кто привносит паттерн в природу? каков его генерирующий процесс, если это не эволюция? Пока на этот вопрос не предлагается ответа, я не вижу возможности отдельного анализа паттерн-кладизма (трансформированный кладизма) и возвращусь к его классической версии.

Первый возникающий вопрос касается того, какой именно смысл вкладывается в центральное положение кладизма (синапоморфия как единственное обоснование так-

сона). Синапоморфия обычно определяется как состояние признака, приобретённое предковым видом группы и потому свойственное всем её членам и только им. Это определение неточно, поскольку любое приобретённое состояние признака может быть затем утрачено, что считается невозможным для апоморфии (змеи утратили ноги, но не четырехногость как синапоморфию тетрапод). Это означает, что *апоморфия — не состояние признака, а факт, что такое состояние однажды было приобретено* (факт истории группы).

Специального рассмотрения заслуживает вопрос о группах, лишённых апоморфий. Такие группы именуются *парафилетическими* или *полифилетическими* в зависимости от того, выделены ли они соответственно по симплезиоморфии или гомоплазии. Кладистическое решение состоит в разбиении таких групп на меньшие, но охарактеризованные апоморфиями, т. е. на монофилетические (точнее, голофилетические, см. ниже) группы. При этом, однако, возникает проблема парафилетических таксонов, которые не удается расчленить на голофилетические составляющие (метатаксоны по de Queiroz, Donoghue, 1990b). Примером могут служить многие из таксонов перепончатокрылых, которые выше были охарактеризованы как предковые для других групп. В большинстве случаев проблему можно было бы посчитать временной и списать на неполноту знаний, которая будет преодолена. Однако это убежище неведения не спасает хотя бы потому, что параллельная эволюция, как мы видели, не оставляет нам надежды на расшифровку кладограммы во всех её деталях. Ещё более существенно, что обязательное разделение парафилетического таксона на голофилетические подгруппы неизбежно приведет нас к предковому виду, делить который далее бесполезно (de Queiroz, Donoghue, 1990a).

Некоторые исследователи и здесь прибегают к убежищу неведения, утверждая, что предковый характер вида никогда не может быть верифицирован (Nelson, 1973a), однако, как показал Поппер, научные гипотезы в принципе не могут и не должны верифицироваться. Да и нет никаких биологических факторов и процессов, которые препятствовали бы предковому виду выжить после того, как какая-то или какие-то из его популяций превратились в другой вид, и повторить это ещё и ещё раз. Такие виды многократно выявлялись в более детальных палеонтологических исследованиях (особенно ярко на обширных материалах по неогену Паратетиса, позднетретичной системы эпиконтинентальных морей к северу от остатков океана Тетис: изменчивые гидрологический режим этих морей и система их связей обеспечили бурные процессы диверсификации и вымирания их фауны, а обилие ископаемых и экономическое значение нефтеносных отложений Паратетиса обусловили их хорошую изученность; см. Невесская и др., 1986). Это и не удивительно: простой расчёт показывает, что если каждая ветвь филогенетического древа должна иметь в основании предковый вид, таковые должны составлять половину всех когда-либо существовавших видов (в случае строгой дихотомии ветвления и отсутствия филетического видообразования число предковых видов равно числу терминальных видов минус единица).

Вид, предковый для более чем одного таксона, представляет непреодолимую теоретическую проблему для кладизма, если только не смягчить его центральное утверждение (таксон определяется исключительно через апоморфию). Этот необходимый шаг был сделан ещё Геннигом, который считал, что апоморфия узаконивает таксон не по определению, а лишь как следствие из другого, более жёсткого (базового) утверждения об изоморфии между системой и филогенезом. “Время существования вида определяется двумя событиями видообразования: тем, которому этот вид обязан своим возникновением как независимое репродуктивное сообщество, и тем, которое разделяет его на два или более таких сообществ” (Hennig, 1966: 66). Этот путь рассуждений делает дивергенцию единственным процессом, создающим таксоны, а апоморфия оказывается просто маркером дивергенции и, как следствие, таксона. Другим следствием будет

исчезновение предкового вида в результате дивергенции — даже если один из продуктов дивергенции не обнаруживает и малейших отличий от предкового вида (лишен апоморфий). Это утверждение выглядит несколько странным, но оно по крайней мере последовательно и при этом даёт системе двойное преимущество: система оказывается отчётливо монистической (в отличие от синкретической филетической системы, но см. ниже) и не менее (но и не более) обоснованной и объективной, чем соответствующая кладограмма.

Последняя оговорка существенна. Если некоторые (возможно, многие) виды не имеют отличий от своих предков, у нас нет даже теоретической возможности точно восстановить топологию кладограммы: возможна лишь некоторое приближение к ней. Это делает преимущества подхода не столь очевидными и открывает другие возможности, например, инвертировать центральное кладистическое утверждение и считать кладистическую систему определяемой в конечном счёте последовательностью апоморфий, а события дивергенции рассматривать как орудие определения этой последовательности. Такой подход был использован Бразерсом (Brothers, 1975) в его классическом исследовании филогении и систематики жалоносных перепончатокрылых. Сходную позицию, видимо, занимает Нельсон, утверждая, что "происхождение без изменения ... не является достаточным объяснением таксона" (Nelson 1989: 280–281).

Как дивергенция не всегда сопровождается апоморфным изменением всех её продуктов, так и приобретение апоморфии не обязательно связано с дивергенцией, поэтому и установление точной последовательности апоморфий недостижимо даже в теории. Таким образом, два подхода по крайней мере сравнимы по их значению для филогенетического исследования — не в том смысле, что они обязательно равноценны в этом отношении, а в том, что их достоинства и недостатки равно заслуживают специального изучения. Например, в версии Бразерса апоморфии вряд ли доступны не только точному секвенированию, но и простому подсчёту: в большинстве случаев их трудно представить возникшими в полном виде за один шаг (в течение одного события видообразования), так как большинство апоморфий генетически весьма сложны. Тогда возникает вопрос об идентификации системы таксонов, иерархически организованных последовательностью элементарных шагов приобретения сложной апоморфии. С другой стороны, подход Бразерса кажется более богатым информационно, чем у Геннига, поскольку он способен учитывать не только родство, но и объём приобретённых различий (но см. ниже).

Вместе со своими несомненными достоинствами кладизм обнаруживает и недостатки. Они будут рассмотрены в сравнении с таковыми филетики.

Филетика

В своём стремлении прямо учитывать и сходство, и родство, филетика пытается совместить преимущества фенетики и кладизма. С этой целью филетический таксон должен быть, во-первых, фенетически максимально однороден и отличен от других таксонов, во-вторых, монофилетичен. Монофилия понимается в широком смысле, включая парафилию и голофилию, т. е. монофилию в кладистическом смысле (Ashlock, 1971). Филогенетическая квалификация таксонов определяется прежде всего числом линий происхождения, пересекающих границы таксона: если его нижнюю границу пересекает единственная линия (один корень), таксон именуется *монофилетическим* (в широком смысле), если их больше — *полифилетическим*. Если верхняя граница монофилетического таксона не пересечена филетическими линиями, т. е. таксон не имеет потомков, он именуется *голофилетическим*, если же пересечена (потомки есть) — *парафилетическим*. Кладисты именуют голофилетический таксон монофилетическим: с их точки зрения парафилетический таксон так же не имеет права на существование, как и

полифилетический, и не нуждаются в термине, объединяющем голофилетический и парафилетический таксоны, а для филетики он совершенно необходим, поскольку там обе эти формы таксона признаны и равноправны. Именно их объединение первоначально именовалось монофилетическим таксоном, как это и принято здесь.

Описанный здесь филетический таксон был назван *монофилетическим континуумом* (Пономаренко, Расницын, 1971). Определение монофилии дано выше, континуум определён как непрерывная цепь, ветвящаяся или нет, подчинённых таксонов (монофилетических континуумов меньшего объёма), каждый из которых фенетически ближе к любому из его непосредственных соседей по цепи, чем к членам любых других таксонов. Это определение представляется чётким и близким к традиционному пониманию таксона, но при этом выглядит эклектичным, комбинирующим независимые критерии родства и сходства. Однако не будем торопиться.

Эклектический подход плох тем, что он использует независимые критерии для определения одного и того же понятия, и рано или поздно эти критерии войдут в противоречие и сделают понятие неприменимым. Поэтому рассмотрим такие ситуации подробнее, чтобы понять, имеем ли мы дело с реальной или мнимой эклектикой. Мы уже видели, что кладизм тоже выглядит эклектичным и что эклектики можно избежать двумя различными путями, реализованными в двух версиях кладизма.

Эклектичность филетики также преодолима. Её критерии вступают в конфликт, когда континуум оказывается полифилетичным. В этом случае естественной первой реакцией будет попытка фальсификации этого результата с помощью дополнительного изучения соответствующей группы. Во многих случаях попытка оказывается успешной и обнаруживает, например, что сходство полифилетических групп поверхностное. Отряд сетчатокрылых насекомых (Neuroptera) долгое время включал группы, близкое родство которых впоследствии не подтвердилось. Так, ещё Шарп (1910) объединял под этим именем, помимо сетчатокрылообразных в современном понимании, также эмбий (Embioptera), термитов (Isoptera), сеноедов (Psocoptera), пухоедов (Mallophaga), стрекоз (Odonata), веснянок (Plecoptera), подёнок (Ephemeroptera), скорпионниц (Mecoptera), и ручейников (Trichoptera). Похожей была судьба отряда толстокожих (Pachydermata), долго использовавшегося в XVIII и XIX веках для объединения слонов, тапиров, носорогов, бегемотов и свиней, пока не был оставлен в пользу более естественных (монофилетических) отрядов. В других случаях удалось фальсифицировать гипотезу полифилии, как в случае зайцеобразных, выделенных в свое время в особый отряд Lagomorpha, лишь конвергентно сходный с грызунами (Gidley, 1912). Хотя статус отряда за зайцеобразными сохранился, по современным представлениям они образуют с грызунами монофилетическую группу Glires (Wilson, 1989). Теоретически вполне возможен случай, когда обе гипотезы (сходства и полифилии) окажутся равно правдоподобными, но на практике эта опасность невелика, так как возможности углубления наших знаний и сходственных, и родственных отношений живых существ практически не ограничены. Мы никогда не можем быть вполне уверены по поводу конкретных аспектов системы и в конечном счёте опираемся на вероятностные и интуитивные критерии, поэтому в случае противоречия мы просто заново анализируем ситуацию и устраняем конфликт.

Однако существуют ситуации, когда традиционная систематика сохраняет несомненно полифилетические таксоны, когда они не могут быть без значительных потерь заменены монофилетическими. Я имею в виду различные паратаксоны в таких областях как палеонтология, паразитология, микология, а также многие таксоны прокариот (подробнее см. следующий раздел статьи). Это свидетельствует, что традиционная систематика в конечном счёте ориентируется на сходство, а родство использует как способ косвенным образом оценить тотальное сходство (в том числе по ещё не изученным признакам), которое недоступно прямой оценке. Родство здесь используется приблизительно так же, как в генниговой версии кладизма апоморфия используется для секвени-

рования дивергенций, а в бразерсовой — дивергенции для определения последовательности апоморфий. Т. е. все три подхода одинаково последовательны (монистичны, не эклектичны): геннигов кладизм в конечном счёте ориентирован на последовательность актов дивергенции, бразерсов — на последовательность апоморфий, филетика — на тотальное сходство, недоступное прямому наблюдению, но косвенно оцениваемое с помощью родства (в том числе и с помощью апоморфий). Для полноты картины вспомним и фенетику, которая и непосредственно, и в конечном счете ориентирована только на оценку сходства, доступного для изучения.

Теперь мы можем вернуться к вопросу о сравнительных достоинствах и недостатках кладизма и филетики. На мой взгляд, важнейшим достоинством филетики является её конечная опора на сходство, т. е. на признаки как таковые. Она может удовлетвориться сходством в наличных признаках, если сколько-нибудь надёжные свидетельства родства отсутствуют, и будет столь же эмпирична, как фенетика (фактически это и будет фенетика), но она же будет использовать все (и только!) достаточно надёжные филогенетические данные, чтобы повысить надёжность создаваемой ею системы, но не сделать её слишком гипотетичной. В противоположность филетике, кладистическая система и непосредственно, и в конечном счёте опирается на родство, т. е. на определённую интерпретацию признаков: на предположения относительно эволюционной последовательности состояний признаков. В результате кладистическая система значительно более гипотетична, чем филетическая.

Другая сторона сказанного заключается в том, что филетика почти "всеядна", а кладизм крайне "привередлив", т. е. кладизм предъявляет гораздо более жёсткие требования к используемым им признакам. Именно поэтому кладисты вынуждены объявлять паратаксонами ("плезионами") многие группы, рассматриваемые филетикой как нормальные (ортотаксоны), но известные недостаточно для того, чтобы точно охарактеризовать их родственные отношения с лучше изученными таксонами. Естественно, это сужает область применения кладизма.

Другие предполагаемые преимущества филетики менее важны либо не столь очевидны. Можно было бы сказать, что филетическая система, учитывающая как сходство, так и родство, более информативна, чем другие. Фаррис (Farris 1979) возражает, что кладистическая система в её наиболее полной форме указывает происхождение всех признаков и поэтому более информативна, чем фенетическая (и, как следствие, филетическая). Этот вывод не бесспорен, поскольку исчерпывающая полнота системы недостижима. Действительно, чем больше информации мы набираем о поляризации известных признаков, тем больше обнаруживается новых признаков, характер эволюции которых ещё не известен и которые поэтому не могут быть использованы в кладистическом анализе. Таким образом, кладисты всегда работают с неполным набором признаков по сравнению с филетистами, и в этом смысле их система несёт меньший объём информации. [Приведённые здесь рассуждения из оригинальной публикации справедливы для первоначальной, не компьютеризованной версии кладизма и требуют уточнения: компьютеризованный кладизм использует все доступные признаки, но поляризацию трансформационных серий в основном производит автоматически исходя из самого распределения состояний признаков. Другая информация, широко используемая филетикой и не компьютеризованным кладизмом, здесь в основном игнорируется, так что общий вывод остается в силе. — *Прим. автора*].

Существует и другой аспект этой проблемы. Из сказанного выше видно, что информация заключена на в системе самой по себе, а в её описании или, скорее, в том, что лежит в её основании. Система как таковая содержит только весьма ограниченную информацию о топологии соответствующей дендрограммы и о длине её междоузлий, интерпретированной в таксономических рангах. Так, симметричная дихотомическая денд-

программа о четырёх конечных таксонах и без дополнительной информации об их рангах содержит три бита информации и не больше. Детализация ранжирования таксонов обогащает информационное содержание системы, и в этом плане наиболее богаты оригинальные системы Геннига с их невероятным числом нумерованных рангов, исчерпывающе отражающих предполагаемую последовательность актов дивергенции. Однако этот подход был признан непрактичным, и он практически оставлен в пользу традиционной линнеевой иерархии рангов (Wiley, 1979). Эта форма ранжирования содержит ограниченную кладистическую информацию и использует её произвольным образом (привязка ранга к одной из многих последовательных дивергенций произвольна), делая тем самым послегенниговский кладизм эклектичным. Искусственные правила типа нельсонового phyletic sequencing (Nelson, 1973b; Cracraft, 1974) мало помогают. Мы можем договориться, что гребенчатую кладограмму следует преобразовать в группу таксонов одного ранга, перечисляемых в порядке их дивергенции, начиная с отошедшего первым (но в последней паре порядок неизбежно будет произвольным). Но мы не сможем отличить такой список от другого, построенного произвольно или основанного на более сложной кладограмме, не строго гребенчатой или/и включающей политомию.

Ещё более резкое отклонение от базового кладистического принципа представляет популярное различение *crown group* (эквивалент *таксона Геннига) и *stem group* (эквивалент таксона минус *таксон в схеме Геннига). Действительно, *stem group* это по определению парафилетический таксон, запрещённый в кладизме.

Утверждается, что фенетика и филетика в отличие от кладизма используют таксоны, охарактеризованные отсутствием признака (Platnick, 1979), именно парафилетические таксоны, характеризующиеся только симплезиоморфиями, т. е. отсутствием апоморфий. Выше, однако, было показано, что апоморфия не признак и не состояние признака, а гипотеза относительно истории признака, так что отсутствие апоморфии не означает отсутствия признака. Ящерицы в отличие от змей действительно лишены апоморфии, зато у них есть признак — ноги.

Заслуживает обсуждения также проблема гибридных и симбиотических таксонов, важная в силу хотя бы того, что они слишком обычны, чтобы их игнорировать как нечто экзотическое. Вторую категорию представляет не менее чем сам таксон эвкариот, а гибриды очень характерны, например, для многих таксонов растений. Согласно обзору Цвелёва (1993), в семействе злаков (Poaceae) триба Triticeae включает 500 видов, из которых 300 кариотипически определённо представляют собой межродовые гибриды, которыми, в частности, составлены самые большие роды, и утверждается, что то же свойственно и многим другим таксонам высших растений. Симбиотический и гибридный таксоны полифилетичны (или составляют часть полифилетичного таксона) по определению, поскольку их граница (или граница их более или менее отдалённого предка) пересечена более чем одной предковой линией, и категорически нарушают принципы кладизма. Тем не менее они принципиально не могут быть расчленены на голофилетические составляющие и поэтому должны были бы быть исключены из компетенции кладизма, с чем вряд ли кто-либо согласится. [Далее в оригинале следует ошибочное рассуждение о том, что полифилетический гибридный либо симбиотический таксон одновременно может быть голофилетическим. — *А.Р.*].

Существуют и другие соображения, имеющие отношение к сравнению трёх конкурирующих таксономических концепций. Однако и сказанного достаточно для заключения, что каждому из них свойственны свои достоинства и недостатки, которые, впрочем, не всегда уравновешивают друг друга. Фенетика и кладизм демонстрируют недостатки, позволяющие, на мой взгляд, считать их более слабыми подходами по сравнению с филетикой. Главными такими недостатками являются близорукость фенетики, не использующей прогностические возможности филогении, и привередливость

кладизма, игнорирующего информацию о значительной части доступных для изучения признаков, а также высокая гипотетичность кладистических построений.

Номенклатура

Номенклатура — это совокупность договорённостей о том, как создавать и использовать названия таксонов. Обычно она воспринимается как область усложнённых деталей и простых до очевидности базовых принципов. Это не совсем верно, поскольку ещё далеко не все действующие принципы биологической номенклатуры осознаны и сформулированы в явном виде, причём некоторые из них упомянуты в кодексах (см. МКБН, 1980; МКЗН, 1985, 2000, и соответствующие переводные издания), но не в качестве базовых принципов. Кроме того, некоторые из базовых принципов не являются чистыми соглашениями, а отражают определённые таксономические концепции или представляют следствия из определённых эволюционных гипотез. Действительно, линнеев принцип биномиальной номенклатуры вполне конвенционален и потому легко сочетается с любой таксономической концепцией, признающей иерархию родов и видов. Совсем иное дело принцип типа, как это подробно обсуждается далее. Различение этих двух типов принципов представляется полезным, и в дальнейшем они будут именоваться таксономически независимыми и таксономически зависимыми принципами соответственно.

Мой личный опыт заставляет меня анализировать преимущественно зоологическую номенклатуру, но это не столь существенно, поскольку соответствующие кодексы различаются скорее деталями, чем базовыми принципами.

Таксономически независимые принципы

Эти принципы обычно просты, не требуют больших комментариев и здесь рассматриваются первыми.

1. "Кодекс воздерживается от вмешательства в таксономические суждения, которые не могут подвергаться регулированию" (МКЗН, 1988: 19 [МКЗН 2000: 24]). Это утверждение не вполне справедливо из-за существования таксономически зависимых принципов, делающими законными далеко не все таксономические решения. Поэтому формулировка должна быть дополнена словами "за пределами ограничений, налагаемых настоящим кодексом".
2. В зоологии область применения принципов номенклатуры ограничена надпопуляционными группами от подвида до надсемейства (подробнее см. МКЗН, 1988, ст. 1 [МКЗН, 2000, ст. 1.2]). Исключение старших таксонов из сферы действия кодекса на мой взгляд ошибочно, но это предмет особой дискуссии (Rasnitsyn, 1982, 1989, 1991, Расницын, 1986).
3. Идентичные названия разных таксонов не должны использоваться в качестве действительных названий (МКЗН, 1988, ст. 52 [МКЗН, 2000, ст. 52]). Область применения принципа гомонимии произвольно ограничена таким образом, чтобы не затрагивать случаев гомонимии, во-первых, между видами разных родов, во-вторых, между таксонами растений и животных, и, в-третьих, между таксонами рангом выше надсемейства.
4. Выбор между конкурирующими названиями (синонимами или гомонимами) должен осуществляться в пользу того из них, которое было предложено раньше (МКЗН, 1988, ст. 23 [МКЗН, 2000, ст. 23]). Это принцип приоритета.
5. Принцип стандартизированной и ранг-специфичной формы названий таксонов. Этот принцип представляет основу для многочисленных конкретных правил для языка,

грамматики и синтаксиса названий, включая принцип биноминальной номенклатуры (МКЗН, 1988, ст. 4–6, 11, 25–34 [МКЗН, 2000, ст. 4–6, 11, 25–34]).

6. Последний среди таксономически независимых принципов — принцип верховенства международных комиссий по номенклатуре, которые могут принимать решения в нарушение положений соответствующих кодексов (МКЗН, 1988, ст. 79 [МКЗН, 2000, ст. 78]).

Таксономически зависимые принципы

Таких принципов три:

1. Принцип типа. Это самый важный из таксономически зависимых принципов и наиболее наглядно демонстрирующий ограничения, накладываемые конкретной таксономической концепцией на номенклатуру. Согласно Кодексу, "Номенклатурный тип служит объективным эталоном, с помощью которого приложение названия определяется независимо от возможных изменений границ таксона" МКЗН, 1988, ст. 61а [формулировка МКЗН, 2000, ст. 61.1, кажется менее удачной: "Фиксация номенклатурного типа номинального таксона обеспечивает объективный эталон для приложения названия этого таксона"]). Другими словами, таксон не может быть введён в систему иначе как, в конечном счёте, ссылкой на тип, несущий его название. Чтобы оценить смысл этого утверждения, рассмотрим альтернативные возможности.

Первое, что приходит в голову, это возможность введения таксона в систему ссылкой на его признаки. Это означает, что признаки таксона выполняют определяющую, а не просто диагностирующую функцию, а сам таксон является классом (Ghiselin, 1974, 1987). Существуют разные возможности такого введения таксона в систему, простейший из которых — комбинаторная система, т. е. многомерная матрица, каждая ячейка которой соответствует определённой комбинации признаков и является местом таксона, обладающего такой комбинацией. Версию такой матрицы представляет политомическая таблица, иногда используемая систематиками, прямоугольная матрица с рядами, представляющими таксоны, и колонками, каждая из которых отражает состояние одного конкретного признака в каждом из таксонов. Эта форма системы действительно проста и иногда очень полезна, но не соответствует задачам общей системы организмов. Она не обладает гибкостью: мы не можем исправить её локально, чтобы, например, лучше согласовать её с признаками конкретного таксона, поскольку введение нового, переопределение или удаление старого признака заставляет пересматривать характеристики всех таксонов. Поэтому даже в качестве средства идентификации комбинативная система используется нечасто.

Более гибка система, в которой таксоны определяются ранжированными признаками, как обычная определительная таблица, в которой чем выше ранг, который мы приписываем признаку, тем раньше он появляется в таблице. Эта система действительно удобна, хотя и не столь хороша, как общая система организмов, из-за очевидно произвольного ранжирования признаков. Тем не менее в несколько модифицированной форме (с выделением небольшого числа высокоранговых признаков, достаточного для формирования системы) этот подход был весьма популярен у систематиков, начиная с Линнея (Linnaeus, 1751) с его упором на признаки фруктификаций у растений. В наиболее чёткой форме этот подход был сформулирован Любищевым (1923, 1966), призывавшим к поиску немногих наиболее высокоранговых признаков (параметров), детерминирующих распределение всех других признаков, как ядерный заряд определяет свойства атомов и положение соответствующих элементов в таблице Менделеева. Результатом должно было стать открытие параметрической системы организмов, позволяющей прогнозировать все важные свойства соответствующих таксонов по этим ключевым признакам (параметрам). Поставленная Любищевым задача казалась безнадёжной, и

самому Любищеву не удалось её разрешить. Тем не менее решение в каком-то смысле было найдено, но не там, где он его искал. По иронии судьбы это была область, которую сам Любищев как убеждённый антиселекционист считал ложной.

Эта область — кладистическая система с её центральным утверждением, что признаки организма и, соответственно, его положение в системе наилучшим образом определяются единственным признаком — родством. Родство оказалось любищевским параметром по определению. Смысл и возможности кладистической системы обсуждены выше, здесь я хочу только привлечь внимание к тому факту, что эта система не нуждается в типификации её таксонов, поскольку ссылка на значение параметра (характер родственных отношений) достаточна для введения таксона в систему.

Действительно, "названия синонимичны, если они указывают на клады [ветви], отходящие от одного и того же предка" de Queiroz, Gauthier, 1990: 307). Авторы этого утверждения не сделали из него самоочевидный вывод, что кладизму следует отказаться от принципа типа, но этот шаг сделали Сандберг и Плейел (Sundberg, Pleijel, 1994). Мне не известно о практическом применении их предложения, и я боюсь, что это будет трудная задача. Предложение состоит в том, что название таксона должно быть "подколото" подобно этикетке не к типу, а к предку соответствующей клады. Однако кладистический подход, как мы могли видеть, не позволяет рассматривать предка в качестве реальной группы, которую можно идентифицировать и изучать. Напротив, предок для кладиста это только сумма синапоморфий данной клады плюс то же для всех клад (таксонов), включающих данную. Все эти синапоморфии представляют собой не результат наблюдения, как типовой экземпляр, а гипотезы о состояниях признака, приобретённых в соответствующих актах дивергенции. Таким образом, нам предлагают подкалывать имя таксона вместо коллекционного экземпляра к коллекции гипотез. Я не думаю, что будут легко убедить в этом систематиков.

Логической альтернативой класса как группы, определяемой её признаками, является индивидуум, и предложение считать таксон индивидуумом (Ghiselin, 1974, 1987 и приведённая там библиография) вполне естественно. Обладая свойствами индивидуума, таксон должен вводится в систему остенсивно, т. е. прямым указанием (в частности, ссылкой на его название). Для этого его целостность в пространстве и во времени должна быть достаточно высока, чтобы позволять таксону рождаться и умирать, но не распадаться на части, способные претендовать на наследование имени таксона. Именно здесь проходит граница между остенсивным методом и принципом типа: если любая часть индивидуума равно является носителем его названия, специальные правила выбора и использования номенклатурного типа, служащего для введения таксона в систему, оказываются излишними.

Если таксон и является индивидуумом, то в очень специальном смысле (см., например, комментарии к статье Ghiselin, 1981), и сама проблема требует дальнейшего обсуждения. Парадигмальный пример индивидуума, организм, целостен из-за непрерывного взаимодействия его частей. То же самое утверждалось в отношении вида, целостность которого обеспечена обменом генами (майрова концепция биологического вида). Однако эта модель имеет ограниченное приложение, поскольку "Концепция биологического вида применима лишь к тому, что я назвал 'непротяжённой ситуацией', когда популяции вида находятся в реальном [репродуктивном] контакте" (Мауг, 1988: 301–302).

Однако дихотомия класс – индивидуум не исчерпывает всех возможностей. Таксон обладает чертами обоих этих крайностей. В качестве класса он обладает и признаками, о чем свидетельствует наличие диагноза, и членами (вопреки Гислину, я являюсь не только частью вида *Homo sapiens*, но и его экземпляром, т. е. примером, представителем). В качестве индивидуума таксон обладает частями (популяции по отношению к виду) и, что важнее, способностью развиваться (эволюционировать), не теряя своей

индивидуальности, т. е. сохраняя свою целостность во времени, в многомерном пространстве признаков и, в той или иной степени, в географическом пространстве. Именно эта целостность позволяет идентифицировать таксон как индивидуум, т. е. по его имени. Обладая признаками класса и индивидуума, таксон занимает промежуточное положение, а точнее, заполняет пространство между ними, превращая класс и индивидуум в два полюса единого спектра.

Таким образом, таксон это не чистый класс и не чистый индивидуум: скорее, его можно представить как облако, чья пространственно-временна́я целостность реальна, но далека от совершенной. Таксон действительно лучше всего соответствует понятию континуума, как оно принято в филетике (см. выше). При этом филетический подход вполне отвечает задаче введения и оперирования таксоном с помощью типа: именно континуум вводится в систему в конечном счёте ссылкой на его номенклатурный тип. Действительно, возможность идентификации континуума, в отличие от класса, определяется сходством, но в отличие от класса речь идёт об отношении (общем сходстве), а не о сходстве по конкретным признакам. Континуум не является ни целостным телом, как индивидуум, ни ячейкой в матрице признаков. Скорее это облако, способное менять форму и составляющие его элементы, но при этом сохраняющееся как нечто опознаваемое до тех пор, пока не распадется или растворится (т. е. вымрет). Континуум характеризуется как его целостностью, выявляемой по наличию гиатуса (нарушения непрерывности) между ним и другими континуумами, так и признаками его диагноза. Однако оба эти критерия не обнаруживают жёсткости и легко изменяются как в ходе эволюции, так и по мере накопления знаний, и в любой момент может обнаружиться их неспособность чётко идентифицировать и разграничить таксоны. Именно поэтому таксон в конечном счёте идентифицируется по его имени, подколотому в качестве этикетки к его номенклатурному типу.

К тому же результату можно придти, используя иной и более короткий путь рассуждений. Цель любой классификации состоит в том, чтобы покрыть таксонами все подлежащее классифицированию разнообразие без остатка и без перекрывания границ таксонов. Это подразумевает, что главную цель классификации составляет, во-первых, прослеживание естественных перерывов непрерывности в классифицируемом пространстве (пользуясь платоновой метафорой, цитированной Hull, 1983: 186 — расчленять природу по её сочленениям), во-вторых, фиксация и ранжирование выявленных гиатусов в качестве таксономических границ (при искусственной классификации мы налагаем эти границы вместо того, чтобы прослеживать их). Классы не поддаются такой процедуре, так как они определяются признаками, для которых естественно перекрываться с другими признаками. Что касается индивидуумов, нам не известно природных сил и закономерностей, которые могли бы упаковать индивидуумы плотно, не оставляя свободных промежутков, если только не определять индивидуум так изощрённо, как это делают кладисты. Таксон-континуум, напротив, идеально соответствует указанной процедуре классификации, поскольку единственный законный способ определения континуума — прослеживание и ранжирование его границ.

Помимо принципа типа, существуют ещё два таксономически зависимых принципа номенклатуры, не идентифицированные в кодексах как таковые и, как и принцип типа, представляющие следствие континуальной природы таксона.

8. Принцип иерархии. Будучи континуумами, таксоны не могут быть объединены иначе как в следующие более широкие континуумы (старшие таксоны), которые должны покрывать включаемые континуумы целиком. Равным образом таксон-континуум не может одновременно входить в два и более старших таксона не целиком, ни частями, так как иначе эти старшие таксоны будут перекрываться, нарушая тем самым определение континуума. Все это означает, что система имеет строго иерархическую форму.

9. Принцип синонимии. Если таксон может быть членом единственного старшего таксона, он не должен иметь более одного имени, и все другие названия должны быть признаны недействительными (т. е. синонимами).

Причины отказа следовать принципам номенклатуры

В случае таксономически независимых принципов причины отказа следовать им всегда субъективны в том смысле, что они не оправданы какими-то таксономическими соображениями, и поэтому здесь не рассматриваются. Проблема таксономически зависимых принципов более важна и заслуживает анализа. Более детально такой анализ проведён ранее (Расницын, 1986) и здесь даётся в сокращённом виде.

Причины не следовать тем или иным таксономически зависимым принципам номенклатуры появляются, когда недостаток информации, необходимой для классификации некоего таксономического материала, вступает в конфликт с необходимостью его тем не менее классифицировать — из-за научной ли или прикладной его значимости. Неполнота информации в этих случаях обычно связана со специфической дефектностью материала, как это хорошо известно в палеонтологии и систематике групп с усложнённым онтогенезом (например, у паразитических червей и грибов).

Самый лёгкий случай это *таксон неясного положения* (taxon incertae sedis). Он отличается от нормального таксона (*ортотаксона*) тем, что неполнота его характеристики не позволяет уточнить его положение на определённом уровне иерархии. Например, род неясного положения (genus incertae sedis) на данный момент может быть с достаточной уверенностью отнесен к определённому отряду, но не семейству. Использование таксонов неясного положения можно понять как локальный отказ от принципов иерархии и синонимии, так как род, подчинённый прямо отряду, минуя семейство, фактически выступает в качестве самостоятельного, но не названного семейства, скорее всего синонимичного одному из существующих семейств, только не известно, какому именно.

Более сложны случаи, затрагивающие только принцип синонимии и объединяемые понятием *паратаксономии* (определение, данное Melville, 1979, уже практического применения этого понятия). Различают несколько видов паратаксонов. Термин *формальный таксон* было предложено (Расницын 1986) использовать как более широкую интерпретацию ботанического понятия *форм-рода* (МКБН, ст. 3). Формальный таксон это эквивалент нормального таксона (ортотаксона), но используемый только в рамках специальной системы, параллельной основной и независимой от неё в отношении принципа синонимии. Таковы системы изолированных ископаемых листьев, семян или жучьих надкрыльев, ископаемых следов передвижения организмов и других форм их жизнедеятельности (например, домиков личинок ручейников), система личиночных стадий современных паразитических червей и даже не ассоциированных с самками самцов в некоторых высоко диморфных группах насекомых с системой, ориентированной на признаки самок. Паратаксоны отличаются от ортотаксонов только тем, что любой из них может оказаться (а порой определённо является) синонимом какого-то ортотаксона и там не менее не подлежит синонимизации с ним. Важные соображения о природе и функциях паратаксона приведены Мейеном (1990).

Относительно некоторых случаев этого рода утверждается, что они затрагивают и принцип типа. Иногда резоны таких утверждений трудно понять (как в случае отказа типифицировать ихнотаксоны, т. е. таксоны системы ископаемых следов; МКЗН, 1988, ст. 66 [см. также примечание переводчика к той же статье МКЗН, 2000: 201]). В другом случае известно, что отказ от типификации возник как реакция на упорное стремление некоторых систематиков синонимизировать и таким образом ликвидировать паратаксоны, сколь произвольной ни была бы такая синонимизация. В качестве примера укажу

на случай *Laberius* Kieffer (подробнее см. Расницын, 1986). Этот род был создан для самцов паразитических ос триб Dryinini и Gonatopodini (Dryinidae), чье положение в системе, ориентированной на признаки самок, установить не удается. Тем не менее этот род был синонимизирован с одним из родов трибы Gonatopodini, к которому большинство этих видов скорее всего отношения не имеют. Как объяснил мне А. Г. Пономаренко, именно этот случай заставил его создать детипифицированные таксоны ископаемых жуков (см. Расницын, 1985: 47–81). Детипификация действительно предотвращает необоснованную синонимизацию, но проблема в том, что она исключает всякую синонимизацию и поэтому оказывается лекарством хуже, чем болезнь. Мне кажется, что понимание целей и функций паратаксономии будет лучшей защитой от произвольной синонимизации.

Последний и самый бедный содержанием вид паратаксона это *сборный таксон* (*collective taxon*). Это паратаксоны, обычно в ранге рода, которые отнесены к определённому старшему таксону, но по бедности их характеристики не могут быть организованы там, подобно формальному таксону, в специальную систему, параллельную основной. Например, "*Cercaria* O.F. Müller, 1773 установлено для рода червей, и многие авторы в XIX в. обращались с ним как с названием номинального рода, как если бы его типовым родом был *C. lemna* O.F. Müller, 1773. В настоящее время *Cercaria* употребляется как название сборной группы для личинок трематод, которые не могут быть с уверенностью отнесены к нормальным родам" (МКЗН, 1998, 67m [МКЗН, 2000, ст. 67.14]). Сборные таксоны также считаются детипифицированными, но это утверждение ошибочно. Приведённое выше определение означает, что сборный таксон по своей характеристике и объёму совпадает с соответствующим старшим таксоном, так что его члены, подобно ортотаксонам, вводятся в систему в конечном счете ссылкой на его номенклатурный тип. Виды *Cercaria* определимы как таковые просто в силу того, что достаточно сходны с личинками типового вида трематод (то, что типовой вид трематод как таксона рангом выше надсемейства пока не зафиксирован, здесь значения не имеет: я не сомневаюсь, что старшие таксоны когда-нибудь будут типифицированы и в зоологии). Другой пример — сборный род *Carabilarva* Ponomarenko, предложенный (в Расницын, 1985) для личинок мезозойских жуков надсемейства Caraboidea, которых нельзя определить до семейства. Поэтому типовым видом рода является тип надсемейства *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758. Следовательно, *Carabilarva* является младшим объективным синонимом рода *Carabus*, но не подлежит синонимизации с ним, пока остаётся паратаксоном.

Основные черты паратаксонов разного рода сведены в табл. 2.

Таблица 2.

Принципы номенклатуры.

таксономически независимые		таксономически зависимые	
1	не ограничения таксономических решений за пределами ограничений, налагаемых таксономически зависимыми принципами	7	типа (нет разумных причин отвергать)
2	ограниченной сферы приложения	8	иерархии (не применяется в полном объёме к таксонам неясного положения)
3	гомонимии		
4	приоритета	9	синонимии (применение к паратаксонам ограничено рамками соответствующей частной системы)
5	стандартизированных, ранг-специфичных названий		
6	верховного приоритета Международной комиссии по номенклатуре		

Заключение

Филогенетические выводы, как любое научное исследование, опираются на (1) наблюдение (включая эксперимент), (2) поиск аналогий, (3) создание гипотез о лежащих в основе видимой картины закономерностях и механизмах, (4) попытки фальсификации этих гипотез (преимущественно путем анализа следствий из них), и (5) оценки результатов этих попыток с помощью презумпций.

Набор филогенетических презумпций включает презумпцию познаваемости филогенеза и ряд более частных презумпций, которые можно разделить на используемые в анализе групп и анализе признаков. Анализ групп исследует отношения предков и потомков и опирается прежде всего на палеонтологическую презумпцию для групп. Презумпции, используемые в анализе признаков, далее делятся на две группы соответственно тому, включены ли они в анализ различий или сходств. Первая подгруппа участвует в поляризации трансформационных серий, т. е. в различении плезиоморфных (исходных) и апоморфных (изменённых) состояний признака и включает, из более важных, палеонтологическую презумпцию для признаков, биогенетическую презумпцию, презумпции аналогии, необратимости эволюции, функционального совершенства, сложности, рудиментов, и внешней группы. Презумпции анализа сходств используются при решении вопроса, унаследовано ли данное сходство от общего предка или возникло независимо. Сюда относятся прежде всего презумпции парсимонии и взвешенного сходства.

Цель таксономии состоит в создании системы, чьи таксоны осмысленны для максимально широкого круга пользователей и, соответственно, наиболее гомогенны внутри себя и различны между собой. Из трёх главных конкурирующих подходов фенетика опирается только на доступные признаки как таковые и потому слишком близорука (чисто эмпирический подход). Кладизм использует только апоморфии (гипотезы об эволюционной истории признаков) и потому "привередлив" в отборе признаков, а его построения перегружены гипотетической составляющей. Филетика занимает в определённом смысле промежуточное положение, пытаясь отразить в своей системе полный баланс сходств и различий и используя с этой целью прогностические возможности филогенеза (последний выступает в качестве эвристического метода контроля). Филетика определяет таксон как монофилетический континуум и использует гиатусы для разграничения таксонов, а монофилию как способ оценить, успешно ли было разграничение, или система требует доработки.

В основе таксономической номенклатуры лежат девять принципов, из которых шесть представляют чистые соглашения для удобства и единообразия и независимы от использованного таксономического подхода, а остальные три таксономически зависимы, как это показано в табл. 2. Среди таксономически зависимых принципов наиболее важен принцип типа, единственный способный как-то стабилизировать названия таксонов, соответствующих понятию монофилетического континуума. Два других таксономически зависимых принципа, принципы иерархии и синонимии, могут нарушаться при работе с дефектным таксономическим материалом, не допускающим его полноценной систематизации. В этом случае могут использоваться таксоны неясного положения и паратаксоны разного рода, используемые как параллельные основной системе. В отличие от принципов иерархии и синонимии, видимо, не существует объективных причин отказываться от соблюдения принципа типа, а тем более от таксономически независимых принципов номенклатуры.

Благодарности

Настоящая публикация представляет расширенный вариант текста, написанного в 1989–90 гг. и обсуждавшегося с коллегами в России и за рубежом. Особенно важны

были замечания и помощь James M. Carpenter (ныне в Нью-Йорке, США), Michael T. Ghiselin (Сан-Франциско, США) и Frederick R. Schram (Амстердам, Голландия), а также двух анонимных рецензентов. Очень полезны были критика и советы Charles D. Michener (Лоренс, США), К.Ю. Еськова, В.В. Жерихина, И.Я. Павлинова, А.Г. Пономаренко и М.А. Шишкина (Москва). Сокращённая версия этой статьи опубликована на русском языке ранее (Расницын, 1992 а, б).

Литература

Воробьёва Э.И. 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344 с.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. М.: Наука. 200 с.

Жерихин В.В. 1993. История биома тропических дождевых лесов // Журн. общ. биол. Т.54. С.659–666.

Заварзин Г.А. 1987. Особенности эволюции прокариот // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.144–158.

Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. № 6. С.36–46.

Иорданский Н.Н. 1979. Основы теории эволюции. М.: Просвещение. 190 с.

Курзанов С.М. 1987. Авимимиды и проблемы происхождения птиц // Тр. совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып.31. М.: Наука. 92 с.

Любищев А.А. 1923. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те. Т.2. Вып.3. С.99–110 (см. также в кн.: Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. С.24–36).

Любищев А.А. 1966. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тр. Всесоюзн. конф. Свердловск. С.45–57 (см. также в кн.: Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. С.67–82).

Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общей биол. Т.29. С.48–55.

Мейен С.В. 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 402 с.

Мейен С.В. 1990. Палеоботаническая таксономия и номенклатура: необходимость нового подхода // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука. С.49–76

МКБН: Международный кодекс ботанической номенклатуры. 1980. Л.: Наука. 283 с.

МКЗН, 1988: Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1988. 3-е изд. Л.: Наука. 205 с.

МКЗН, 2000: Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. 4-е изд. СПб.: Наука. 221 с.

Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина и др. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.220. М.: Наука. 208 с.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюл. ГБС АН СССР. Вып.82. С.43–51.

Расницын А.П. 1968. Новые мезозойские пилильщики (Hymenoptera, Symphyta) // Б.Б. Родендорф (ред.). Юрские насекомые Каратау. М.: Наука. С.190–236.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Расницын А.П. 1972. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах // Журн. общей биол. Т.33. № 1. С.60–76.

Расницын А.П. 1977. Новые палеозойские и мезозойские насекомые // Палеонтол. журн. № 1. С.64–77.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 1983а. Филогения и систематика //Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

Расницын А.П. 1983б. Ископаемые перепончатокрылые надсемейства Pamphilioidea // Палеонтол. журн. № 2. С.54–68.

Расницын А.П. 1986. Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. № 3. С.11–21.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Расницын А.П. 1988а. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

Расницын А.П. 1988б. Сепульки и происхождение стеблевых пилильщиков (Hymenoptera: Cephoidea: Sepulcidae) // В.И. Тобиас (ред.). Систематика насекомых и клещей. Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. Т.70. С.480–497.

Расницын А.П. 1990. Отряд Vespida. Перепончатокрылые // А.П. Расницын (ред.) Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.239. М.: Наука. С.177–205.

Расницын А.П. 1992а. Принципы филогенетики и систематики // Журн. общ. биол. Т.53. № 2. С.172–185.

Расницын А.П. 1992б. Принципы номенклатуры и природа таксона // Журн. общ. биол. Т.53. № 3. С.307–313.

Расницын А.П. 1993. Новые таксоны сепулек (Vespida: Sepulcidae) // А.Г. Пономаренко (ред.) Мезозойские насекомые и остракоды. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.252. М.: Наука. С.80–99.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.2. М.: Недра. С.76–118.

Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.

Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 250 с.

Цвелёв Н.Н. 1993. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий рода у высших растений // Юрцев Б.А. (ред.) Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: Зоологический ин-т РАН. С.193–201.

Шаров А.Г. 1971. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии // Д.В. Обручев, В.Н. Шиманский (ред.). Современные проблемы палеонтологии / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.130. М.: Наука. С.104–113.

Шарп Д. 1910. Насекомые. СПб.: Брокгауз-Ефрон. 1054 с.

Шишкин М.А. 1987. Эволюция древних амфибий // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.225. М.: Наука. 144 с.

Юрские насекомые Сибири и Монголии. 1985 // А.П. Расницын (ред.). / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т.211. М.: Наука. 192 с.

Янин Б.Т. Основы тафономии. М.: Недра. 184 с.

Achterberg C. van, Aartsen B. van. 1986. The European Pamphiliidae (Hymenoptera: Symphyta), with special reference to the Netherlands // Zool. Verh. Leiden. Vol.234. P.1–98.

Ashlock P.D. 1971. Monophyly and associated terms // Syst. Zool. Vol.20. P.63–69.

Baer K.E. von 1828. Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg: Gebr. Borntträger. Bd.1. S.i–xxii; 1–271. pls.I–III.

Bonde N. 1984. Primitive features and ontogeny in phylogenetic reconstructions // Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. Vol.145. P.219–236.

Brothers D.J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. Vol.50. No.11. P.483–648.

Condé B. 1954. Les Diplopodes Pénicillates de l'ambre et de la faune actuelle // Bull. Soc. Zool. France. Vol.79. P.74–78.

Cope E.D. 1904. The primary factors of organic evolution. Chicago: Open Court Publ. Co. i–xvi, 547 p.

Cracraft J. 1974. Phylogenetic models and classification // Syst. Zool. Vol.23. P.71–90.

Cruickshank R.D., Ko K. 2003. Geology of an amber locality in the Hukwang Valley, northern Myanmar // J. Asian Earth Sci. Vol.21. P.441–455.
Darwin Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murrey. i–x, 502 p.
Eskov K.Y. 1987. A new archaeid spider (Chelicerata: Araneae) from the Jurassic of Kazakhstan, with notes on the so-called "Gondwanian" ranges of recent taxa // Neues Jb. Geol. Palaeont. Abh. Bd.175. S.81–106.
Eskov K.Y. 1992. Archaeid spiders from Eocene Baltic amber (Chelicerata: Araneida: Archaeidae) with remarks on the so-called "Gondwanian" ranges of Recent taxa // Neues Jb. Geol. Palaeont. Abh. Bd.185. S.311–328.
Farris J.S. 1979. The information content of the phylogenetic system //. Syst. Zool. Vol.28. P.483–519.
Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis // N. I. Platnick, V. A. Funk (eds.). Advances in cladistics. New York: Columbia Univ. Press. Vol.2. P.7–36.
Ghiselin M.T. 1974. A radical solution of the species problem // Syst. Zool. Vol.23. P.536–544.
Ghiselin M.T. 1981. Categories, life and thinking // Behavioral and Brain Sciences. Vol.4. P.269–313.
Ghiselin M.T. 1987. Species concepts, individuality and objectivity // Biology and Philosophy. Vol.2. P.127–143.
Gidley J.W. 1912. The Lagomorpha, an independent order // Science. Vol.36. P.285–286.
Gingerich P.D. 1979. The stratigraphic approach to phylogeny reconstruction in verebrate paleontology // J. Cracraft, N. Eldredge (eds.). Phylogenetic analysis and paleontology. New York: Columbia Univ. Press. P.41–77.
Gingerich P.D. 1990. Stratophenetics // D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (eds.). Palaeobiology. A synthesis. Oxford etc.: Blackwell Scientific Publication. P.437–442.
Griffits G.C.D. 1974. On the foundations of biological systematics // Acta Biotheor. Vol.23. P.85–131.
Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press. i–vi, 263 p.
Hull D.L. 1983. Karl Popper and Plato's metaphor // N.I. Platnick, V.A. Funk (eds.). Advances in cladistics. Vol.2. P.177–189.
Königsmann E. 1976. Das phylogenetische System der Hymenoptera, 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde // Dtsh. Ent. Z. (N.F.). Bd.23. S.253–279.
Krassilov V.A. 1991. The origin of angiosperms; new and old problems // Trends in Ecology and Evolution. Vol.6. P.215–220.
Kuhn Th.S. 1970. The structure of scientific revolutions (2nd ed.). Chicago/London: Univ. Chicago Press. i–xii, 210 p.
Kukalová-Peck J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis as documented by the fossil record // J. Morphol. Bd.156. S.53–125.
Labandeira C.C., Beall B.S., Hueber F.M. 1988. Early insect diversification: evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec // Science. Vol.242. P.913–916.
Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica in qua explicatur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariotum, adjectis figuris aeneis. Stockholm:G. Kiesewetter. p.[i–viii], 1–362. pls.I–XI.
Mayr E. 1988. Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Cambridge/London: Belknap Press. P.i–xi, 1–564.
Melville R.W. 1979. Further proposed amendments to the International code of zoological nomenclature // Bull. zool. Nom. Vol.36. P.11–15.
Mickevich M.F. 1978. Taxonomic congruence // Syst. zool. Vol.27. P.143–158.
Nagatomi A. 1982. The genera of Rhagionidae (Diptera) // J. nat. Hist. Vol.16. P.31–70.
Nelson G.J. 1973a. "Monophyly again?" a reply to P.D. Ashlock // Syst. Zool. Vol.22. P.310–312.
Nelson G.J. 1973b. Classification as an expression of phylogenetic relationship // Syst. Zool. Vol.22. P.344–359.
Nelson G.J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law // Syst. Zool. Vol.27. P.324–345.
Osborn H.F. 1934. Aristogenesis: the creative principle in the origin of species // Amer. Natur. Vol.68. P.193–703.
Palaeobiology. A synthesis. 1990 // D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (eds.). Oxford etc., Blackwell Scientific Publications. i–xiii, 583 p.

Platnick N.I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool. Vol.28. P.537–546.
Popper K.R. 1968. The logic of scientific discovery (2th ed.). London: Hutchinson. 479 p.
Queiroz K. de, Donoghue M.J. 1990a. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? // Cladistics. Vol.6. P.61–75.
Queiroz K. de, Donoghue M.J. 1990b. Phylogenetic systematics and species revisited // Cladistics. Vol.6. P.83–90.
Queiroz K. de, Gauthier J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxomony: phylogenetic definition of taxon names // Syst. Zool. Vol.39. P.307–322.
Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin // J. Morphol. Bd.168. S.331–338.
Rasnitsyn A.P. 1982. Proposal to regulate the names of taxa above the family group // Bull. zool. Nom. Vol.39. P.200–207.
Rasnitsyn A.P. 1987. Importance of [not] being a cladist // Sphecos. Vol.14. P.23–25.
Rasnitsyn A.P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects // Oriental insects. Vol.22. P.115–145.
Rasnitsyn A.P. 1989. Vespida vs. Hymenoptera // Sphecos. Vol.18. P.8.
Rasnitsyn A.P. 1991. Typified names of higher taxa once again // Sphecos. Vol.22. P.5–7.
Rasnitsyn A.P. 1995. Tertiary sawflies of the Tribe Xyelini (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Xyelidae) and their relationship to the Mesozoic and modern faunas // Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County. Vol.450. P.1–14.
Ross H.H. 1937. A generic classification of the nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta) // Illinois biol. Monogr. Vol.15. No.2. P.1–174.
Saether O.A. 1979. Underlying synapomorphies and anagenetic analysis // Zool. Scr. Vol.8. P.305–312.
Saether O.A. 1986. The myth of objectivity — post-Hennigian deviations // Cladistics. Vol.2. P.1–13.
Shear W.A., Bonamo P.M., Grierson J.D., Rolfe W.D.I., Smith E.L., Norton R.A. 1984. Early land animals in North America: evidence from Devonian age Arthropods from Gilboa, New York // Science. Vol.224. No.4648. P.492–494.
Sundberg P., Pleijel F. 1994. Phylogenetic classification and the definition of taxon names // Zool. Scr. Vol.23. P.19–25.
Tatarinov L.P. 1985. The present state of the problem of the ancestry of mammals // Acta zool. fennica. Vol.170. P.145–147.
Wiley E.O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // Syst. Zool. Vol.28. P.308–337.
Wilson R.W. 1989. Rodent origin // C.C. Black, M.R. Dawson (eds.). Papers on fossil rodents. Sci. Ser. Los Angeles Mus. Vol.33. P.3–6.

Приложение 1

Набор синапоморфий в соответствии с гипотезой (2) (см. текст). Нумерация как на рис. 10. Гомоплазии выделены курсивом.

1 синапоморфии отряда перепончатокрылых (специализированное жилкование, двукрылый полет, гапло-диплоидное определение пола, и т. д., подробнее см. Rasnitsyn, 1988);
2 сложный третий членик антенны;
3 сложный третий членик антенны увеличенный (ксилидный);
4 *жгутик антенны короткий (до пяти члеников после сложного членика), довольно толстый; переднее крыло с 2r–rs у вершины птеростигмы и на RS много дистальнее 2r–m, с коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu*;
5 в антенне только один членик дистальнее сложного; *переднеспинка посредине укорочена; в переднем крыле ствол SC и RS_2 утрачены* (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 2–3, 3);
6 переднее крыло без RS между субмаргинальными ячейками; личинка буравит ось вайи папоротника, с модифицированными структурами вершины брюшка;
7 жгутик утрачен после сложного членика; *переднее крыло без 2r–rs; мужские гениталии перевернуты на 180°; личинка с антеннами, одночлениковыми и удалёнными от глаз, с мандибулами без молярного фланга, со слитыми супрапедальными и субспиракулярными долями брюшных сегментов*; (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 5, 6, 8, 9);
8 *проплевры сомкнуты вентромедиально, переднее крыло без RS_2;*
9 *яйцеклад маленький, когтевидный*;
10 *оба крыла без SC; псевдостерн вытянут на всю* или почти на всю *длину среднегрудки*;

11 переднее крыло с короткой SC, прижатой к R и лишённой передней ветви;
12 *переднее крыло с узким костальным полем; яйцеклад игловидный* (известно недостаточно надежно);
13 *проплевры сомкнуты вентромедиально, переднее крыло без RS_2; мужские гениталии с субапикальной гономакулой* (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 121, № 13);
14 *нижний тенториальный мост вклинен между гипостомами; мандибулы режущие (с режущим краем, вывернутым в плоскость их вращения; переднее крыло с угловато изогнутой M+Cu; яйцеклад маленький, когтевидный; личинка экзофитная, выделяющая шелк, с щетинковидными ногами и антеннами, удалёнными от глаз*;
15 шпоры голени с мягкой вершиной; внутренний зубец коготка лапки редуцирован; гипопигиальное вдавление большое;
16 *мембрана переднего крыла дистально складчатая; личинка на покрытосеменных*;
17 *SC переднего крыла без передней ветви*; бедра утолщены; гипопигиальное вдавление средних размеров;
18 *теменные бороздки глубокие, впереди субпараллельные; коготки медиально с двумя длинными щетинками*;
19 переднее крыло с очень коротким первым отрезком RS, с очень короткой и тонкой 1r–rs и с яркими темными пятнами;
20 малярное пространство с обособленным волосистым вдавлением; коготки с острой базальной лопастью;
21 *ножны яйцеклада с большим грифельком* (возможно, вторично утраченным у *P. betulae* (Linnaeus) и *P. festivus* Pesarini & Pesarini);
22 переднее крыло самки без опушения в базальной трети костального поля;
23 *внутренний зубец заднего коготка самки короче апикального зубца*;
24 *проплевры сомкнуты вентромедиально, переднее крыло с узким костальным полем; яйцеклад игловидный;*
25 *переднее и заднее крыло каждое с единственной поперечной r–m;*
26 *головная капсула с сомкнутыми гипостомами* и почти сомкнутыми постгенами; *с передними руками тенториума, отходящими ниже тенториального моста;* переднеспинка наверху посредине укорочена; проплевры вытянуты в шейку; *среднеспинка с трансскутальным швом* и зачаточными адлатеральными линиями; *препектус скрытый под заднебоковыми углами переднеспинки; передняя голень с рудиментарной задней (внешней) шпорой (или без нее); передние руки фурки среднегруди длинные, частично слитые; в переднем крыле ствол SC утрачен; мужские гениталии с субапикальной гономакулой; личинка питается мертвой древесиной* покрытосеменных, *обработанной симбиотическими грибами, с брюшными стернитами без ложноножек и продольных или косых складок; слюнные железы личинки с общей оболочкой и прямоугольным в сечении протоком* (подробнее см. Rasnitsyn, 1988:122, №№ 19 & 22, возможны также синапоморфии, перечисленные там под № 21–22);
27 *переднее крыло без RS_2;*
28 *переднеспинка посредине укорочена; переднее крыло с 2r–rs у вершины птеростигмы и на RS много дистальнее 2r–m, с коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu; мужские гениталии перевернуты на 180°; личинка с антеннами, одночлениковыми и удалёнными от глаз, с мандибулами без молярного фланга,* (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 2–3, 3, 5);
29 *переднее крыло без 2r–rs*; заднее крыло без m–cu; *личинка с одночленистыми антеннами и слитыми супрапедальными и субспиракулярными лопастями брюшных сегментов*;
30 псевдостернальных борозд нет; голени без преапикальных шпор; 8–й стернит самца едва заметен снаружи, сильно вырезан на вершине; личинка с двучлениковыми ложноножками, без субанальных придатков и с протоками слюнных желез, окаймлённых двумя рядами железистых клеток;
31 *головная капсула с сомкнутыми гипостомами и с передними руками тенториума, отходящими ниже тенториального моста; проплевры сомкнуты вентромедиально; мужские гениталии с субапикальной гономакулой; личинка с брюшными стернитами без ложноножек и продольных или косых складок;* с сегментированными субанальными придатками, сдвинутыми к основанию анальной щели; *слюнные железы личинки с общей оболочкой и прямоугольным в сечении протоком*;
32 *яйцеклад маленький, когтевидный; личинка экзофитная, выделяющая шелк, с щетинковидными ногами и антеннами, удалёнными от глаз*;

33 *оба крыла без SC; псевдостерн вытянут на всю* или почти на всю *длину среднегрудки*; антенна гребенчатая, переднее крыло с базальными отрезками RS и M образующими прямую линию, и с прямой A_{2+3}, проходящей позади шероховатого поля; личинка на травянистых покрытосеменных растениях;

34 *теменные бороздки глубокие, впереди субпараллельные; нижний тенториальный мост вклинен между гипостомами; мандибулы режущие (с режущим краем, вывернутым в плоскость их вращения; коготки самки медиально с двумя длинными щетинками; переднее крыло с угловато изогнутой M+Cu; яйцеклад маленький, когтевидный; личинка экзофитная, выделяющая шелк, с щетинковидными ногами и антеннами, удалёнными от глаз; мембрана переднего крыла дистально складчатая;*

35 *ножны яйцеклада с большим грифельком* [возможно, вторично утраченным у *P. netorum* (Gmelin)];

36 лоб с парой вздутий; грифелек ножен яйцеклада голый; личинка строит специализированные укрытия из скрученных листьев;

37 грифелек ножен яйцеклада большой, голый;

38 *передняя голень с рудиментарной задней (внешней) шпорой (или без нее); передние руки фурки среднегруди длинные, частично слитые; переднее крыло с узким костальным полем; личинка питается* живой *древесиной, модифицирована согласно описанию* (Rasnitsyn 1988:122, №; 19);

39 *переднее крыло без SC* и с Cu, прямой в пределах ячейки 1mcu;

40 мезонотум посредине мембранозный; костальное поле переднего крыла очень узкое в базальной трети; яйцеклад далеко выступающий за вершину брюшка;

41 заднеспинка без ценхров; переднее крыло *с коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu*, с длинной поперечной 1r–rs, с Cu, прямой перед 1m–cu, с прямой A_2, и без шероховатого поля; брюшко сжато с боков; личинка буравит стебли и ветки покрытосеменных растений;

42 *яйцеклад игловидный; личинка питается мертвой древесиной, обработанной симбиотическими грибами, модифицирована согласно описанию* (Rasnitsyn, 1988: 122, № 22);

43 *переднее и заднее крыло каждое с единственной поперечной r–m;*

44 *головная капсула с сомкнутыми гипостомами; среднеспинка с трансскутальным швом; препектус скрытый под заднебоковыми углами переднеспинки;*

45 среднеспинка с трансскутальным швом, по бокам изогнутым вперед; в переднем крыле первый отрезок *RS* субвертикальный;

46 тенториальный мост узкий, П-образно изогнутый, среднеспинка с адлатеральными линиями; *переднее крыло без SC*; 1-й брюшной сегмент превращен в проподеум; личинка паразитическая; другие синапоморфии см. (Rasnitsyn, 1988a: 123, № 28).

Приложение 2

Набор синапоморфий в соответствии с гипотезой (3) (см. текст). Нумерация как на рис. 11. Гомоплазии выделены курсивом.

1 как на рис. 10;

2 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксиелидный)*;

3 переднее крыло с 2r–rs у вершины птеростигмы и на RS много дистальнее 2r–m, *с коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu* (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 2–3, 3);

4 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксиелидный)*; жгутик антенны короткий (до 5 члеников после сложного членика), довольно толстый;

5 переднеспинка посредине укорочена;

6 в антенне только один членик дистальнее сложного; *в переднем крыле ствол SC* и RS между 1-й и 2й субмаргинальными ячейками *утрачены*; личинка буравит стержень вайи папоротника, с модифицированными структурами вершины брюшка;

7 *мужские гениталии перевернуты на 180°;*

8 переднее крыло без 2r–rs; личинка с антеннами, одночлениковыми и удалёнными от глаз, с мандибулами без молярного фланга, со слитыми супрапедальными и субспиракулярными долями брюшных сегментов; (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 5, 6, 8, 9);

9 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный;* жгутик утрачен после сложного членика; ноги личинки вторично с двумя коготками, один из которых модифицирован;

10 заднее крыло без m–cu;
11 псевдостернальных борозд нет; голени без преапикальных шпор; 8-й стернит самца едва заметен снаружи, сильно вырезан на вершине; личинка с двучлениковыми ложноножками, без субанальных придатков и с протоками слюнных желез, окаймлённых двумя рядами железистых клеток;
12 головная капсула с сомкнутыми гипостомами и с передними руками тенториума, отходящими ниже тенториального моста; проплевры сомкнуты вентромедиально; мужские гениталии с субапикальной гономакулой; личинка с брюшными стернитами без ложноножек и продольных или косых складок; с сегментированными субанальными придатками, сдвинутыми к основанию анальной щели; слюнные железы личинки с общей оболочкой и прямоугольным в сечении протоком;
13 яйцеклад маленький, когтевидный; личинка экзофитная, выделяющая шелк, с щетинковидными ногами и антеннами, удалёнными от глаз;
14 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксилидный)*;
15 оба крыла без SC; псевдостерн вытянут на всю или почти на всю длину среднегрудки;
16 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксилидный)*;
17 антенна гребенчатая, переднее крыло с базальными отрезками RS и M образующими прямую линию, и с прямой A_{2+3}, проходящей позади шероховатого поля; личинка на травянистых покрытосеменных растениях;
18 нижний тенториальный мост вклинен между гипостомами; мандибулы режущие (с режущим краем, вывернутым в плоскость их вращения; переднее крыло с M+Cu угловато изогнутой;
19 *третий членик антенны сложный, увеличенный*; шпоры голени с мягкой вершиной; внутренний зубец коготка лапки редуцирован; гипопигиальное вдавление большое;
20 мембрана переднего крыла дистально складчатая; личинка на покрытосеменных;
21 *третий членик антенны сложный, увеличенный*; *SC переднего крыла без передней ветви*; бедра утолщены; гипопигиальное вдавление средних размеров;
22 теменные бороздки глубокие, впереди субпараллельные; коготки медиально с двумя длинными щетинками;
23 *третий членик антенны сложный, увеличенный*; переднее крыло с очень коротким первым отрезком RS, с очень короткой и тонкой 1r–rs и с яркими тёмными пятнами;
24 *третий членик антенны сложный, увеличенный*; малярное пространство с обособленным волосистым вдавлением; коготки с острой базальной лопастью;
25 лоб с парой вздутий; *внутренний зубец заднего коготка самки короче апикального зубца*; грифелек ножен яйцеклада голый; *личинка строит специализированные укрытия из скрученных листьев*;
26 *третий членик антенны увеличенный*; переднее крыло самки без опушения в базальной трети костального поля;
27 *внутренний зубец заднего коготка самки короче апикального зубца*;
28 ножны яйцеклада с большим грифельком (возможно, вторично утраченным у *P. betulae* (Linnaeus) и *P. festivus* Pesarini & Pesarini); *личинка строит специализированные укрытия из скрученных листьев*;
29 *третий членик антенны увеличенный*;
30 *третий членик антенны увеличенный*;
31 передняя голень с рудиментарной задней (внешней) шпорой (или без нее); передние руки фурки среднегруди длинные, частично слитые; личинка питается древесиной живых растений, модифицирована согласно описанию (Rasnitsyn, 1988: 122, № 19);
32 переднее крыло с короткой SC, прижатой к R и лишённой передней ветви;
33 мезонотум посредине мембранозный; костальное поле переднего крыла очень узкое в базальной трети; яйцеклад далеко выступающий за вершину брюшка;
34 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксилидный)*;
35 заднеспинка без ценхров; переднее крыло *с узким костальным полем, коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu*, с длинной поперечной 1r–rs, с Cu, прямой перед 1m–cu, с прямой A_2, и без шероховатого поля; брюшко сжато с боков; личинка буравит стебли и ветки покрытосеменных растений;
36 *переднее крыло с узким костальным полем;* яйцеклад игловидный; личинка питается мёртвой древесиной, обработанной симбиотическими грибами, модифицирована согласно описанию (Rasnitsyn, 1988a: 122, № 22);
37 *третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксилидный)*;

38 переднее и заднее крыло каждое с единственной поперечной r–m;
39 щитик базально округлен;
40 *третий членик антенны увеличенный (внешне цельный)*
41 *третий членик антенны сложный, увеличенный*;
42 базальные членики антенны увеличены и почти образуют *сложный, увеличенный третий членик антенны*; яйцеклад едва выступает за вершину брюшка;
43 головная капсула с почти сомкнутыми постгенами; среднеспинка с трансскутальным швом; препектус скрытый под заднебоковыми углами переднеспинки;
44 *головная капсула с сомкнутыми постгенами;* среднеспинка с трансскутальным швом, по бокам изогнутым вперед; в переднем крыле первый отрезок RS субвертикальный;
45 среднеспинка с зачаточными адлатеральными линиями; *в переднем крыле ствол SC утрачен;*
46 переднеспинка наверху посредине укорочена; проплевры вытянуты в шейку; *личинка питается древесиной* покрытосеменных;
47 *головная капсула с сомкнутыми гипостомами*; тенториальный мост узкий, П-образно изогнутый, среднеспинка с адлатеральными линиями; *переднее крыло без SC*; 1-й брюшной сегмент превращен в проподеум; личинка паразитическая; другие синапоморфии см. (Rasnitsyn, 1988a: 123, № 28).

Приложение 3

Набор синапоморфий в соответствии с гипотезой (4) (см. текст). Нумерация как на рис. 12. Гомоплазии выделены курсивом.

1 как на рис. 10–11, но дополнительно третий членик антенны сложный и сильно увеличенный (ксиелидный);
2 жгутик короткий (до шести члеников после увеличенного третьего); переднее крыло с 2r–rs у вершины птеростигмы и на RS много дистальнее 2r–m, *с коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu* (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 2–3, 3);
3 переднеспинка посредине укорочена; *в переднем крыле ствол SC утрачен;*
4 в антенне только один членик дистальнее сложного; в переднем крыле RS между 1-й и 2й субмаргинальными ячейками утрачен; личинка буравит стержень вайи папоротника, с модифицированными структурами вершины брюшка;
5 мужские гениталии перевернуты на 180°;
6 переднее крыло без 2r–rs; личинка с антеннами, одночлениковыми и удалёнными от глаз, с мандибулами без молярного фланга, со слитыми супрапедальными и субспиракулярными долями брюшных сегментов; (дополнительные синапоморфии см. Rasnitsyn, 1988: 120, №№ 5, 6, 8);
7 жгутик утрачен после сложного членика; ноги личинки вторично с двумя коготками, один из которых модифицирован;
8 *третий членик антенн внешне обычный*; заднее крыло без m–cu;
9 *третий членик антенн внешне обычный*; псевдостернальных борозд нет; голени без преапикальных шпор; 8-й стернит самца едва заметен снаружи, сильно вырезан на вершине; личинка с двучлениковыми ложноножками, без субанальных придатков и с протоками слюнных желез, окаймлённых двумя рядами железистых клеток;
10 головная капсула с сомкнутыми гипостомами и с передними руками тенториума, отходящими ниже тенториального моста; проплевры сомкнуты вентромедиально; мужские гениталии с субапикальной гономакулой; личинка с брюшными стернитами без ложноножек и продольных или косых складок; с сегментированными субанальными придатками, сдвинутыми к основанию анальной щели; слюнные железы личинки с общей оболочкой и прямоугольным в сечении протоком;
11 яйцеклад маленький, когтевидный; личинка экзофитная, выделяющая шелк, с щетинковидными ногами и антеннами, удалёнными от глаз;
12 оба крыла без SC; псевдостерн вытянут на всю или почти на всю длину среднегрудки;
13 антенна гребенчатая, её *третий членик внешне обычный*; переднее крыло с базальными отрезками RS и M образующими прямую линию, и с прямой A_{2+3}, проходящей позади шероховатого поля; личинка на травянистых покрытосеменных растениях;
14 *сложный третий членик антенны подразделен на первичные членики и уменьшен в размерах (по ширине сходен с последующими, но много длиннее их);*
15 шпоры голени с мягкой вершиной; внутренний зубец коготка лапки редуцирован; гипопигиальное вдавление большое;

16 мембрана переднего крыла дистально складчатая; личинка на покрытосеменных;
17 *SC переднего крыла без передней ветви*; бедра утолщены; гипопигиальное вдавление средних размеров;
18 теменные бороздки глубокие, впереди субпараллельные; коготки медиально с двумя длинными щетинками;
19 переднее крыло с очень коротким первым отрезком RS, с очень короткой и тонкой 1r–rs и с яркими темными пятнами;
20 *третий членик антенны внешне цельный*;
21 малярное пространство с обособленным волосистым вдавлением; коготки с острой базальной лопастью;
22 *третий членик антенны внешне цельный*;
23 ножны яйцеклада с большим грифельком;
24 *третий членик антенны внешне цельный*;
25 передняя голень с рудиментарной задней (внешней) шпорой (или без нее); передние руки фурки среднегруди длинные, частично слитые; личинка питается древесиной живых растений, модифицирована согласно описанию (Rasnitsyn, 1988: 122, № 19);
26 переднее крыло с короткой SC, прижатой к R и лишённой передней ветви;
27 *третий членик антенн внешне обычный*; мезонотум посредине мембранозный; костальное поле переднего крыла очень узкое в базальной трети; яйцеклад далеко выступающий за вершину брюшка;
28 *третий членик антенн внешне обычный*; заднеспинка без ценхров; переднее крыло *с узким костальным полем, коротким первым отрезком RS и увеличенной ячейкой 1mcu*, с длинной поперечной 1r–rs, с Cu, прямой перед 1m–cu, с прямой A_2, и без шероховатого поля; брюшко сжато с боков; личинка буравит стебли и ветки покрытосеменных растений;
29 *переднее крыло с узким костальным полем;* яйцеклад игловидный (если эта синапоморфия не возникла позже, при обособлении предка прочих Siricoidea и Vespina); личинка питается мертвой древесиной, обработанной симбиотическими грибами, модифицирована согласно описанию (Rasnitsyn 1988a:122, № 22);
30 третий членик антенны несколько уменьшен в размерах; переднее и заднее крыло каждое с единственной поперечной r–m;
31 третий членик антенны подразделен на первичные (все ещё широкие) членики; яйцеклад едва выступает за вершину брюшка;
32 *третий членик антенн внешне обычный* (неизвестно, уменьшен ли как целое или распался на первичные членики);
33 щитик базально округлён;
34 *третий членик антенны подразделен на первичные членики*;
35 третий членик антенны несколько уменьшен в размерах (но ещё значительно крупнее последующих);
36 *третий членик антенны подразделен на первичные членики и уменьшен (по толщине близок к последующим, но ещё значительно длиннее их)*; головная капсула с почти сомкнутыми постгенами; среднеспинка с трансскутальным швом; препектус скрытый под заднебоковыми углами переднеспинки;
37 *третий членик антенн внешне обычный; головная капсула с сомкнутыми постгенами;* среднеспинка с трансскутальным швом, по бокам изогнутым вперед; в переднем крыле первый отрезок *RS* субвертикальный;
38 среднеспинка с зачаточными адлатеральными линиями; *в переднем крыле ствол SC утрачен;*
39 переднеспинка наверху посредине укорочена; проплевры вытянуты в шейку; личинка питается древесиной покрытосеменных;
40 *третий членик антенн внешне обычный; головная капсула с сомкнутыми гипостомами*; тенториальный мост узкий, П-образно изогнутый, среднеспинка с адлатеральными линиями; *переднее крыло без SC*; 1-й брюшной сегмент превращён в проподеум; личинка паразитическая; другие синапоморфии см. (Rasnitsyn, 1988a: 123, № 28).

2.11. Сравнение кладограмм по их соответствию ископаемой летописи: метод скрытых интервалов

Введение

Кладограммы, построенные для одного и того же набора таксонов с помощью разных вариантов кладистических программ и по несовпадающим наборам признаков, обычно не совпадают, и часто весьма существенно. Это это тем более важно, поскольку нашу цель составляет поиск наиболее правильной кладограммы. Существует ряд индексов, разработанных для оценки статистических свойств кладограммы и отражающих отклонение последней от наиболее экономного варианта (Quicke, 1996, #3.2.5). Однако далеко не очевидно, что эволюционный процесс следует принципу парсимонии (максимально экономен). Поэтому кажется резонным попытаться найти способ сравнения кладограмм, менее зависимый от конкретных эволюционных концепций.

Палеонтологическая летопись представляет собой источник информации, не столь сильно зависимый от наших эволюционных гипотез, и может быть использован как внешний стандарт при сравнении кладограмм. Конечно, эта летопись неполна, но таковы и все другие наши источники информации. Это относится и к кладистике, поскольку набор признаков неисчерпаем, а структура и полярность трансформационных серий (путей преобразования признаков в эволюции) всегда гипотетичны. Так что оба источника эволюционной информации далеки от совершенства и полноты, и тем не менее их стоит попытаться использовать для сравнения филогений.

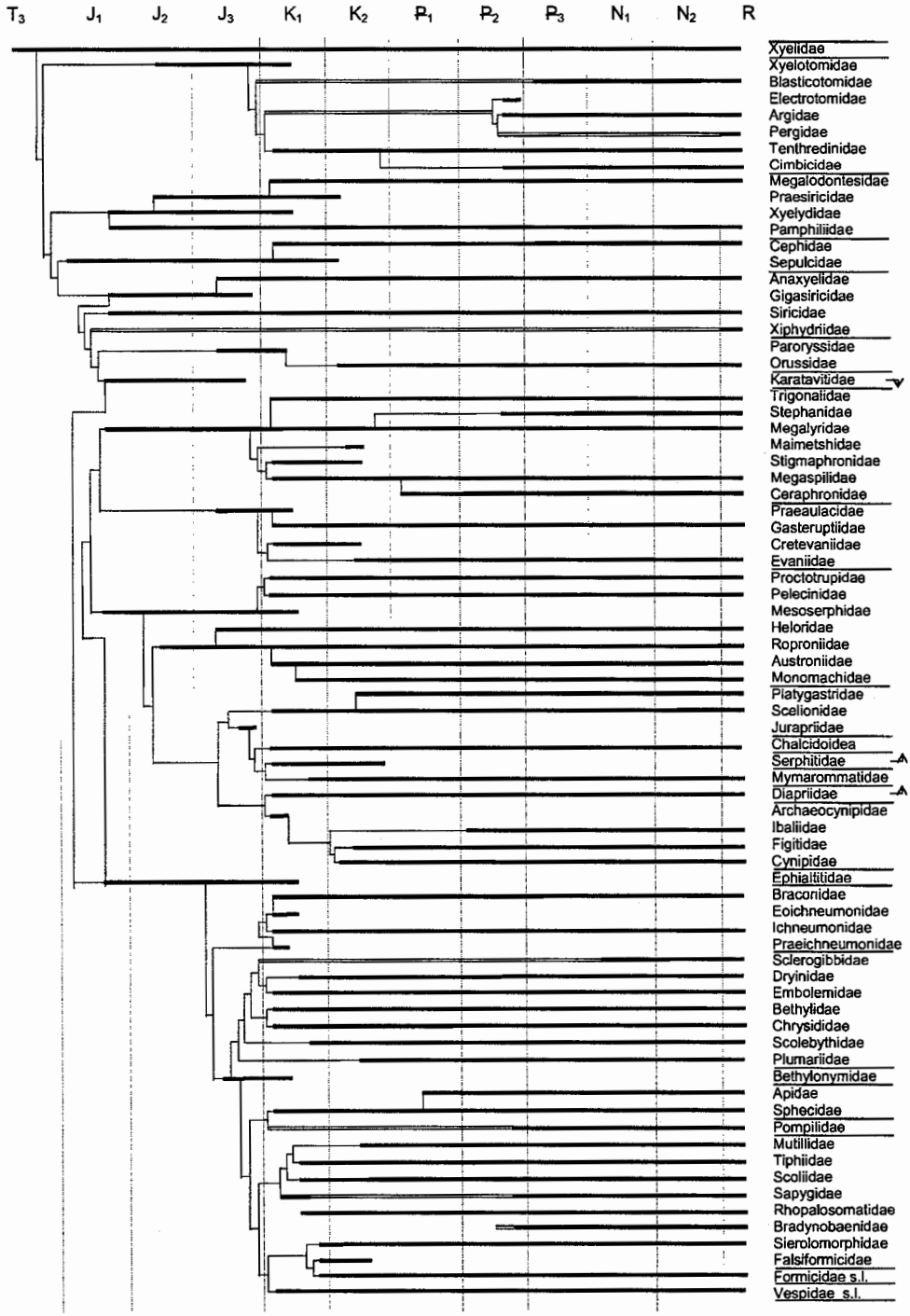
Существуют методы, разработанные для оценки качества летописи по тому, насколько она согласуется с кладограммами различных таксонов (обзор см. Benton, Hitchin, 1997). К сожалению, эти метрики не годятся для нашей (обратной) задачи, почему и приходится предложить хотя и близкий, но отличающийся подход. Его нынешняя версия груба, но если окажется перспективной, легко может быть доведена до желательной точности расчётов.

Материал

Палеонтологическая летопись перепончатокрылых насекомых (отряд Vespida = Hymenoptera) выбрана для тестирования по следующим причинам. Неполная как любая летопись, она достаточно богата, чтобы представлять 51 из 54 современных семейств (рис. 1; надсем. Chalcidoidea рассматривается как целое из-за отсутствия кладограммы его семейств). 38 семейств зарегистрированы в летописи с мезозоя, времени основных филогенетических событий высокого уровня в истории отряда, 20 семейств известны как вымершие (в основном в течение мезозоя). Множество кладограмм было предложено в последнее время для уровня семейств перепончатокрылых, что позволило отобрать достаточное их количество для тестирования (рис. 1–6).

Рис. 1 основан на работе автора (Rasnitsyn, 1988) с дополнениями и уточнениями, оговорёнными в подписях к рисунку. Рис. 2 воспроизводит результат недавнего анализа тех же исходных данных (также дополненных), выполненного с соблюдением принципа парсимонии и других кладистических требований (Ronquist et al., 1999). Рис. 3–5 представляют кладограммы из работ Vilhelmsen (1997: fig. 2), Whitfield (1992: fig. 5), и Brothers, Carpenter (1993: fig. 11), соответственно. На рис. 6 объединены кладограммы низших (с добавлением Orussidae и Stephanidae; Dowton, Austin, 1994) и высших (Dowton et al., 1997: fig. 2) перепончатокрылых, построенные по молекулярным данным. Все

Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contributions to Zoology. Vol.69. №.4. P.251–258.


T3
J1
J2
J3
K1
K2
P1
P2
P3
N1
N2
R
Xyelidae
Xyelotomidae
Blasticotomidae
Electrotomidae
Argidae
Pergidae
Tenthredinidae
Cimbicidae
Megalodontesidae
Praesiricidae
Xyelydidae
Pamphiliidae
Cephidae
Sepulcidae
Anaxyelidae
Gigasiricidae
Siricidae
Xiphydriidae
Paroryssidae
Orussidae
Karatavitidae
Trigonalidae
Stephanidae
Megalyridae
Maimetshidae
Stigmaphronidae
Megaspilidae
Ceraphronidae
Praeaulacidae
Gasteruptiidae
Cretevaniidae
Evaniidae
Proctotrupidae
Pelecinidae
Mesoserphidae
Heloridae
Roproniidae
Austroniidae
Monomachidae
Platygastridae
Scelionidae
Jurapriidae
Chalcidoidea
Serphitidae
Mymarommatidae
Diapriidae
Archaeocynipidae
Ibaliidae
Figitidae
Cynipidae
Ephialtitidae
Braconidae
Eoichneumonidae
Ichneumonidae
Praeichneumonidae
Sclerogibbidae
Dryinidae
Embolemidae
Bethylidae
Chrysididae
Scolebythidae
Plumariidae
Bethylonymidae
Apidae
Sphecidae
Pompilidae
Mutillidae
Tiphiidae
Scoliidae
Sapygidae
Rhopalosomatidae
Bradynobaenidae
Sierolomorphidae
Falsiformicidae
Formicidae s.l.
Vespidae s.l.

дендрограммы унифицированы по стилю: палеонтологически подтверждённый интервал существования семейств показан толстой линией, родственные связи — тонкими горизонтальными линиями, предполагаемый интервал скрытого (не подтверждённого палеонтологически) существования — тонкими вертикальными линиями (тонкие вертикальные линии, соединяющие отрезки горизонтальных линий родства, никакого другого значения не имеют).

Метод

Преобразуя кладограмму в филогенетические древо, мы устанавливаем длину его междоузлий соответственно минимальному палеонтологически подтверждённому интервалу существования соответствующей ветви древа. В некоторых случаях мы вынуждены предполагать, что ветвь возникла раньше, чем это следует из палеонтологических данных (тонкие вертикальные линии на рис. 1–6). Эти гипотетические периоды скрытого существования группы были обозначены как **скрытые интервалы** (ghost ranges; Norell, 1992). Если для некоего набора таксонов предложено более одной кладограммы, последние обычно различаются своей конфигурацией, включая объём скрытых интервалов. Представляется очевидным, что чем меньше этот объём, тем лучше кладограмма и палеонтологическая летопись согласуются между собой (по крайней мере с точки зрения парсимонии), и это оправдывает попытку сравнения и оценки конкурирующих кладограмм.

Можно оценивать скрытые интервалы в миллионах лет, либо суммарно за все время существования анализируемой группы, либо как среднюю их длительность, приходящуюся на один узел (или одну конечную ветвь). Однако абсолютная длительность

Рис. 1. Родственные связи перепончатокрылых насекомых и время существования их семейств (надсемейства в случае Chalcidoidea) (с изменениями по Rasnitsyn, 1988). Толстые линии обозначают время существования, тонкие горизонтальные линии — родственные связи, тонкие вертикальные линии — скрытые интервалы существования семейств (подробнее см. в тексте), двойные тонкие линии — длинные скрытые интервалы (ДСИ). Периоды геохронологической шкалы: T — триас, J — юра, K — мел, Ꝑ — палеоген, N — неоген, R — современный (голоцен). Эпохи показаны подстрочными индексами: $_1$ — ранний (нижний), $_2$ — средний, $_3$ — поздний (верхний) (в кайнозое $Ꝑ_1$ — палеоцен, $Ꝑ_2$ — эоцен, $Ꝑ_3$ — олигоцен, N_1 — миоцен, N_2 — плиоцен). Время существования некоторых таксонов изменено (по сравнению с Rasnitsyn, 1988) по следующим основаниям. Argidae и Sapygidae найдены в верхнеэоценовом балтийском янтаре (старые данные Brischke 1886, проигнорированные в Rasnitsyn (1988) из-за их недостаточной надежности). Megalodontesidae найдены в раннем мелу Китая (*Jibaissodes* Ren, Guo et Ji, Ren et al., 1995, несомненно принадлежит этому семейству). Evaniidae найдены в бирманском янтаре предположительно позднемелового возраста (Bashibuyuk et al., 2000), Monomachidae — в нижнем мелу Кунварры в Австралии (моё определение экземпляра, изображённого Jell & Duncan, 1986: fig. 66 F), не описанные Scelionidae и архаичное новое семейство Chalcidoidea обнаружены в сборах из базального мела Хотонта и Хутэл-Хары в Монголии, Platygastridae — в позднемеловых янтарях Нью-Джерси в США (определение L. Masner, личное сообщение D.A. Grimaldi), Mymarommatidae в раннемеловом янтаре Алавы в Испании (моё определение), Diapriidae и Bethylonymidae в нижнем мелу Англии (Rasnitsyn et al., 1998), Sclerogibbidae в миоценовом доминиканском янтаре (моё определение), Scolebythidae в позднеэоценовом балтийском янтаре (Brothers & Janzen, 1999), Plumariidae и Sierolomorphidae в позднемеловых янтарях Нью-Джерси в США (моё определение), Rhopalosomatidae и Tiphiidae в раннем мелу Бразилии (Darling & Sharkey, 1990), и Falsiformicidae в раннемеловом ливанском янтаре (моё определение), муравьи в нижнем мелу Приохотья (Длусский, 1999). Надсемейства разграничены вертикальными линиями. Некоторые семейства для удобства представления связей помещены вне своих надсемейств (Karatavitidae отдельно от Ephialtitidae, Serphitidae от остальных Platygastroidea, Diapriidae от остальных Proctotrupoidea), эти семейства помечены сломанной стрелкой.

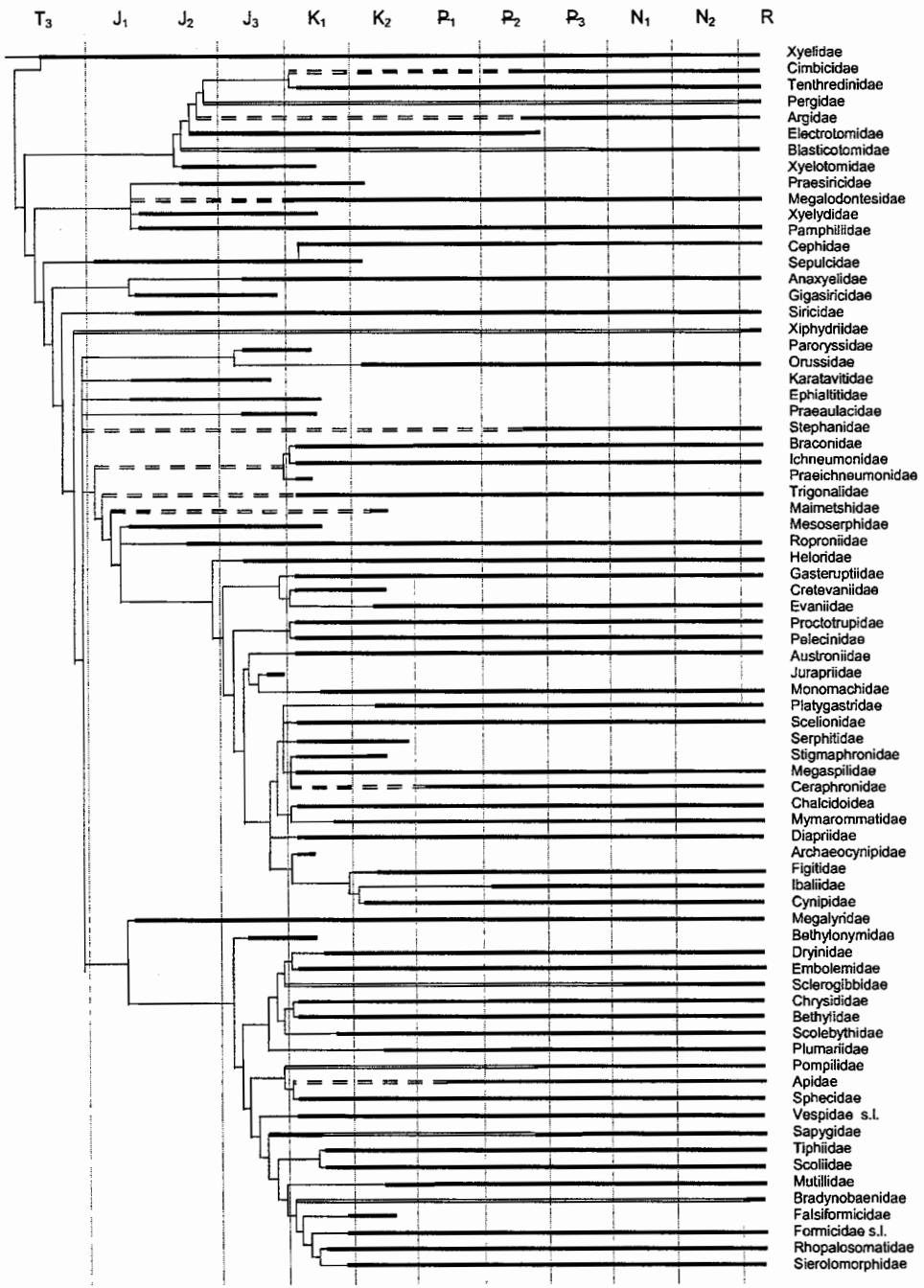


Рис. 2. Дендрограмма перепончатокрылых по Ronquist et al. (1999: объединённые рис. 2, 5, 9), оформленная подобно рис. 1. Двойные пунктирные линии — ДСИ, дополнительные к представленным на рис. 1.

отрезков геохронологической шкалы остаётся предметом острых дискуссий, и для неспециалиста полна ловушек и пробелов, так что её корректное использование требует большого дополнительного объёма работ. Такое усложнение кажется излишним, когда речь идет о самой общей оценке работоспособности метода: если она получит подтверждение с таким примитивным инструментарием, появится смысл в дальнейшем совершенствовании метода.

Использованная здесь простейшая метрика сводится к сумме **длинных скрытых интервалов** (ДСИ) в совпадающих частях сравниваемых кладограмм, т. е. простой подсчет случаев, когда для определённой ветви приходится предположить длительное скрытое существование до первой палеонтологической находки. В нашем случае длинным считается интервал, равный или превышающий две геохронологические эпохи (два уровня сетки на рис. 1–6). Такие интервалы показаны на рисунках тонкой двойной линией. Пунктирные двойные линии на рис. 2–6 соответствуют ДСИ, отсутствующим на рис. 1.

Результаты и обсуждение

Рис. 1–6 показывают значительные различия кладограмм по числу ДСИ. На рис. 1 кладограмма с 76 терминальными таксонами (ветвями) обнаруживает 8 ДСИ — либо в семействах, вообще не имеющих ископаемых представителей (Pergidae, Xiphydriidae, Bradynobaenidae), либо в семействах и их группах, не известных ранее позднего эоцена (Blasticotomidae, Sclerogibbidae, Pompilidae, Sapygidae и общий ствол Electrotomidae + Argidae + Pergidae). Все другие сравниваемые кладограммы также демонстрируют эти ДСИ, если только они включают соответствующие таксоны. Поэтому в дальнейшем обсуждаются только ДСИ, дополнительные к вышеперечисленным.

Кладограмма Ронквиста с соавторами (рис. 2) включает 75 терминальных таксонов и 8 ДСИ, дополнительных к найденным на рис. 1 (у Cimbicidae, Argidae, Stephanidae, Ichneumonoidea, Trigonalidae, Maimetshidae, Ceraphronidae и Apidae). Кладограмма Вильгельмсена (рис. 3) рассматривает только 13 терминальных таксонов низших перепончатокрылых и обнаруживает 2 дополнительных ДСИ. Витфилд (рис. 4) оперирует в основном надсемействами, его древо включает 13 терминальных таксонов, 6 из них с ДСИ (все дополнительные по отношению к кладограмме на рис. 1). Схема Бразерса и Карпентера (рис. 5) рассматривает только жалоносных (19 конечных таксонов) и обнаруживает 4 ДСИ, всё те же, что на рис. 1, причем ДСИ Pompilidae и Sapygidae здесь оказываются длиннее, а ДСИ Bradynobaenidae, возможно, короче. "Молекулярная" кладограмма (рис. 6) охватывает 24 конечных таксона и дает 8 ДСИ, 7 из которых не повторяют тех, что найдены на рис. 1.

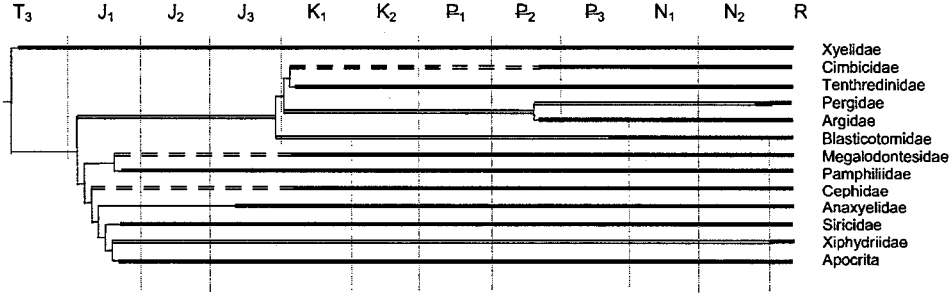


Рис. 3. Дендрограмма низших перепончатокрылых по Vilhelmsen (1997: fig. 2), оформленная подобно рис. 1, 2.

Полученные результаты указывают, что кладограммы автора (Rasnitsyn, 1988) и Бразерса и Карпентера (Brothers, Carpenter, 1993) находятся в лучшем соответствии с палеонтологической летописью, чем другие. Это следует из наблюдения, что две указанные кладограммы демонстрируют минимальное, для соответствующего набора таксонов, число ДСИ. Этот очевидный результат тем не менее требует дополнительного обсуждения.

Хороший результат моей кладограммы не слишком удивителен. Предковый (парафилетический, т. е. не охарактеризованный апоморфиями) таксон и, соответственно, отношения предка и потомка там признаны валидными (причины подробнее изложены отдельно: Rasnitsyn, 1996). Для других кладограмм, следующих строго кладистическому подходу к систематике, это исключено: там допустимы только сестринские отношения между таксонами, предопределяющие более длинные линии родства. Действительно, на кладограмме Ронквиста (рис. 2) четыре из восьми дополнительных ДСИ обусловлены именно тем, что Cimbicidae, Megalodontesidae, Ceraphronidae и Apidae там рассматриваются как сестринские по отношению к соответственно Tenthredinidae, Praesiricidae, Megaspilidae и Sphecidae, а не дочерними, как у меня. То же самое относится к трём ДСИ Вильгельмсена (Cimbicidae, Megalodontesidae, Cephidae, рис. 3; у меня Cephidae — потомок Sepulcidae), пять из шести ДСИ Витфилда (Trigonalidae и Ceraphronoidea (s.str.) у меня потомки Megalyridae, Platygastroidea + Chalcidoidea и Cynipoidea — потомки Mesoserphidae, Ichneumonoidea + Aculeata — потомки Ephialtitidae; рис. 4). Та же

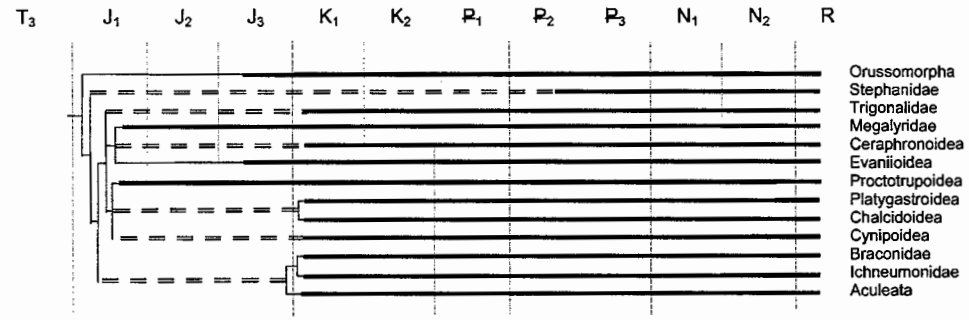


Рис. 4. Дендрограмма паразитических перепончатокрылых по Whitfield (1992: fig. 5), оформленная подобно рис. 1, 2.

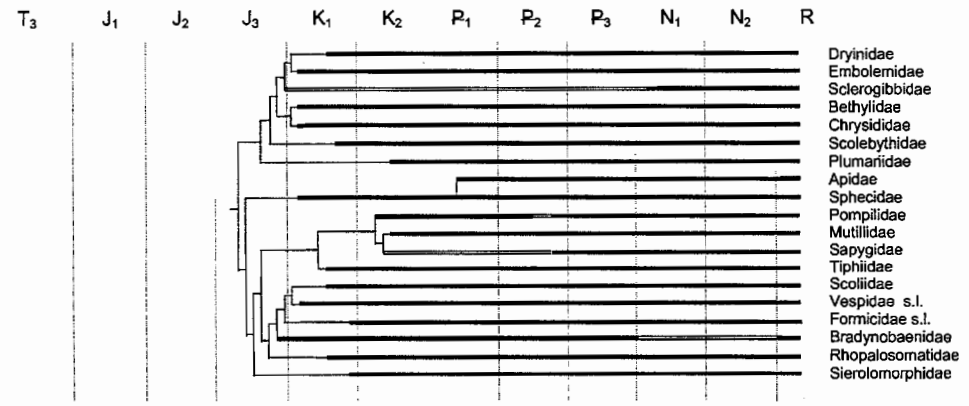


Рис. 5. Дендрограмма жалоносных перепончатокрылых по Brothers, Carpenter (1993: fig. 11), оформленная подобно рис. 1, 2.

причина и у четырех из семи дополнительных ДСИ "молекулярной" кладограммы (рис. 6): у меня Tenthredinoidea происходят от Xyelidae, Cephidae от Sepulcidae, Trigonalidae от Megalyridae, Evaniidae + Gasteruptiidae — от Praeaulacidae.

Причины возникновения других дополнительных ДСИ в кладограммах на рис. 2, 3, 4 и 6 не столь ясны. Вероятно, они имеют большее отношение к филогении именно перепончатокрылых, чем к методологии филогенетики, и должны рассматриваться отдельно.

Заключение

Полученные результаты позволяют заключить, что объём скрытых интервалов существования, демонстрируемый филогенетическими древесами, действительно позволяет сравнивать и оценивать соответствующие кладограммы. Более того, полученные результаты по крайней мере частично понятны и объяснимы. То, что кладограмма автора (Rasnitsyn, 1988) лучше других согласуется с палеонтологической летописью, в значительной мере обусловлено использованием парафилетических таксонов, запретных для строгого кладиста. В то же время, высокий результат строго кладистической кладограммы Бразерса и Карпентера (1993) показывает, что ситуация сложнее и дело далеко не только в используемых методах построения кладограммы (метод "пера и бумаги" Геннига против компьютерных расчетов максимальной парсимонии, и признание либо непризнание предковых таксонов).

Можно предложить несколько путей дальнейшего совершенствования метода скрытых интервалов. Наиболее очевидный из них — оценка длины, а не просто факта наличия таких интервалов: это сделает метод более точным. Есть и другая возможность: попытаться использовать геохронологические датировки существования таксона в какой-либо форме для расчёта парсимонии и таким образом непосредственно учитывать их при расчёте кладограммы. Важно, однако, что даже в своей простейшей форме метод оказывается полезным тестом для кладограмм.

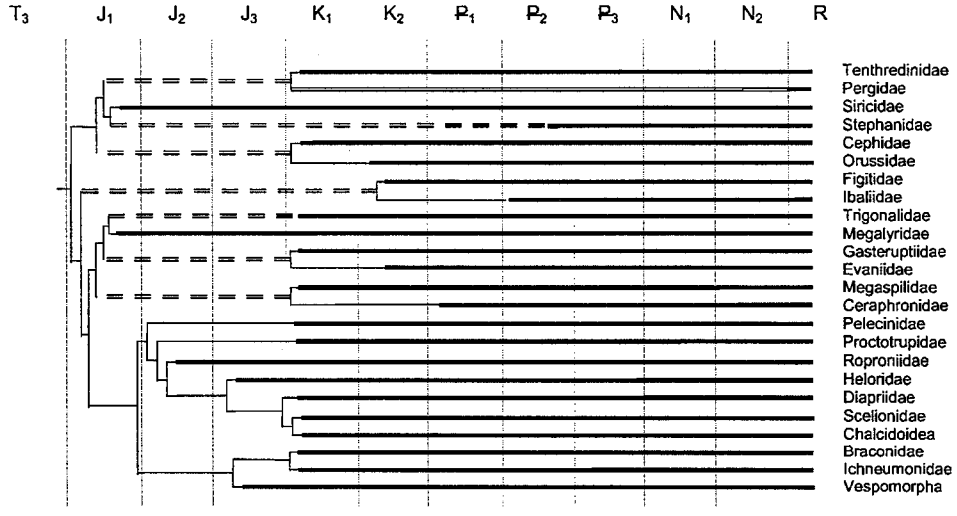


Рис. 6. Дендрограмма перепончатокрылых по молекулярным данным (по Dowton, Austin, 1994: fig. 3 для низших перепончатокрылых, Orussidae и Stephanidae, и Dowton et al., 1997: fig. 2 для прочих высших перепончатокрылых), оформленная подобно рис. 1, 2.

Благодарности

Fredrik Ronquist (Zoological Institute, Uppsala University, Uppsala, Sweden) сделал для меня возможным участие в Международном симпозиуме "Филогения перепончатокрылых" (Uppsala, 4–7 марта 1998), где была доложена первая версия этой публикации. Д.Е. Щербаков (Палеонтологический ин-т РАН, Москва) привлёк моё внимание к публикации Brenton, Hitchin (1997). Я благодарен И.Я. Павлинову (Зоологический музей МГУ, Москва) и анонимным рецензентам за очень полезные рекомендации. Работа над статьёй частично была поддержана грантом F58AQ, The Leverhulme Trust, адресованным D.L.J. Quicke & M.G. Fitton (London & Ascot, UK).

Литература

Длусский Г.М. 1999. Первая находка формикоидов (Hymenoptera, Formicoidea) в нижнемеловых отложениях Северного полушария // Палеонтол. журн. №3. С.62–66.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. 196 с.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.147. 134 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. 192 с.

Расницын А.П. 1990. Отряд Vespida. Перепончатокрылые // А.П. Расницын (ред.). Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.239. С.177–205.

Расницын А.П. 1993. Новые таксоны сепулек (Vespida: Sepulcidae) // А.Г. Пономаренко (ред.). Мезозойские насекомые и остракоды / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.252. С.80–99.

Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G., Quicke D.L.J. 2000. An archaic new genus of Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and implications for the biology of ancestral evanioids // A.J. Ross (ed.). The history, geology, age and fauna (mainly insects) of Burmese amber, Myanmar / Bulletin of The Natural History Museum, Geology Series. Vol.56. No.1. P.53–58.

Benton M.J., Hitchin R. 1997. Congruence between phylogenetic and stratigraphic data on the history of life // Proc. R. Soc. (Lond.). Ser. B. Vol.264. P.885–890.

Brischke D. 1886. Die Hymenopteren des Bernsteins // Schr. Naturforsch. Ges. Danzig. N.F. Bd.6. S.278–279.

Brothers D.J., Carpenter J.M. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera) // J. Hym. Res. Vol.2. P.227–304.

Darling D.Ch., Sharkey M.J. 1990. Order Hymenoptera // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol.195. P.124–129.

Dowton M., Austin A.D. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships // Proc. Natl Acad. Sci. USA Vol.91. P.9911–9915.

Dowton M., Austin A.D., Dillon N., Bartowsky E. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha // Syst. Ent. Vol.22. P.245–255.

Jell P.A., Duncan P.M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria // Mem. Ass. Australas. Palaeontologs Vol.3. P.111–205.

Norrel M.A. 1992. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny // M.J. Novacek, Q.D. Wheeler (eds.) Extinction and phylogeny. New York: Columbia Univ. Press. P.89–118.

Quicke D. 1996. Principles and techniques of contemporary taxonomy. London etc.: Blackie Academic & Professional. 311 p.

Ren D., Lu L., Guo Z., Ji Sh. 1995. Faunae and stratigraphy of Jurassic-Cretaceous in Beijing and the adjacent areas. Beijing: Seismic Publ. House. 222 p.

Rasnitsyn A.P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida) // Oriental Insects. Vol.22. P.115–145.

Rasnitsyn A.P. 1996a. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contrib. Zool. Vol.66. P.3–41.

Rasnitsyn A.P. 1996b. New Early Cretaceous Embolemidae (Vespida = Hymenopterea: Chrysidoidea). // B.B. Norden, A.S. Menke (eds.). Contributions on Hymenoptera and associated insects dedicated to Carl V. Krombein / Mem. Entomol. Soc. Washington. No.17. P.183–187.

Rasnitsyn A.P. 2000. An extremely primitive aculeate wasp in the Cretaceous amber from New Jersey (Vespida: ?Sierolomorphidae) // D.A. Grimaldi (ed.) Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publisher. P.327–332.

Rasnitsyn A.P., Jarzembowski E.A., Ross A.J.. 1998. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of Southern England and their biostratigraphical and paleoenvironmental significance // Cretac. Res. Vol.19. No.3–4. P.329–391.

Ronquist F., Rasnitsyn A.P., Roy A., Eriksson K., Lindgren M. 1999. A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's data on the higher-level phylogeny of the Hymenoptera // Zool. Scripta. Vol.28. P.13–50.

Vilhelmsen L. 1997. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol.35. P.49–70.

Whitfield J.B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in Hymenoptera // J. Hym. Res. Vol.1. P.3–14.

3. Проблема прогресса в биологии

3.1. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса

Р. Эшби считает, что каждое определение должно обладать следующими свойствами: 1) иметь форму критерия, разделяющего все системы на два класса; 2) его применение должно быть полностью объективным; 3) результат его применения к типичным и бесспорным случаям не должен расходиться со здравым смыслом. В соответствии с этим была предпринята попытка анализа ряда бесспорных случаев прогрессивной эволюции, главным образом тех, которые приводили к возникновению наиболее крупных таксонов животных.

Анализ показал, что эти изменения можно разделить на два основных типа. К первому относятся процессы превращения одноклеточных организмов в колониальные, колоний — в многоклеточные организмы и т. п., вплоть до возникновения общества. Все эти изменения имеют одну общую черту — они представляют собой процесс распространения сферы деятельности структурного способа управления, характерного для управления деятельностью организма, на области, ранее управлявшиеся статистически (в результате взаимодействия случайно сталкивающихся организмов). Очевидно, что процесс расширения сферы деятельности структурного управления необходимо связан с увеличением мощности структурного регулятора.

Вторая группа прогрессивных изменений связана с увеличением активности взаимодействия организма со средой, в первую очередь путём усиления локомоторной активности и активности захвата пищи. Таковы процессы интенсификации направленного, поступательного движения, обусловившие возникновение и развитие конечностей у полихет и далее у членистоногих, появление крылатых насекомых, превращение хорды в орган активного плавания, развитие челюстей у хордовых и т. д. При всех этих и аналогичных изменениях происходит резкое увеличение количества информации, получаемой организмом от среды. Поскольку переработка всей этой информации необходима для выживания, увеличение активности влечёт за собой опять-таки усиление регулятора.

Таким образом, анализ конкретных случаев эволюционного прогресса позволяет предположить, что прогресс связан с усилением регулятора, управляющего деятельностью организма. Этот вывод подтверждается тем, что оба наиболее крупных эволюционных изменения — отрицание неорганической формы движения материи жизнью и отрицание жизни обществом — связаны с усилением регулятора. Так, возникновение жизни можно достаточно точно описать как появление системы, способной эволюционировать (т. е. обладающей размножением и наследственностью) и имеющей достаточно мощный регулятор, чтобы удерживать колебания переменных этой системы в допустимых пределах. Общественный уровень движения также отличается возникновением необычайно мощного регулятора, способного удерживать в допустимых пределах колебания переменных не только мыслящего существа, но и среды его обитания.

Различные признаки прогрессивной эволюции, отмечавшиеся многими исследователями, также подтверждают наше предположение, так как при внимательном рассмотрении они оказываются связанными причинной связью с мощностью регулятора. Например, автономизация представляет собой просто способность организма более эффективно поддерживать свои существенные переменные в оптимальных пределах (свойство более мощного регулятора). Повышение общей энергии жизнедеятельности тесно связано с увеличением активности и, следовательно, мощности соответствующего регулятора.

Расницын А.П. 1966. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т.71. № 3. С.149–150. Автореферат доклада, прочитанного на межсекционном семинаре по эволюционным проблемам 29 января 1965 г.

3.2. Анализ путей биологического прогресса пилильщиков в сравнении с бабочками

Бабочки и пилильщики (Symphyta, главным образом Tenthredinoidea) весьма сходны экологически. И те и другие являются преимущественно открытоживущими филлофагами, и в той и в другой группе появляются формы, делающие мины в тканях листа, свертывающие листья, делающие паутинные гнёзда, галлы, питающиеся внутри стеблей и плодов, и т. д. Личинки Tenthredinoidea и гусеницы бабочек габитуально очень сходны. Происхождение или расцвет обеих групп тесно связан с появлением покрытосемянных растений. Бабочки, правда, представлены значительно большим числом видов — порядка 100 тысяч (Grassé, 1949–1951), тогда как у Tenthredinoidea их всего около 5 тысяч из приблизительно 5500 видов Symphyta (Benson, 1951–1958). Общая изменчивость строения бабочек (как взрослых, так и личинок), по-видимому, меньше морфологического разнообразия Tenthredinoidea. Правда, экологическая пластичность Lepidoptera выше — среди них довольно много обитателей почвы, есть хищные и водные формы, не представленные среди личинок Symphyta, наконец, они многочисленны во всех климатических зонах, тогда как Symphyta связаны преимущественно с северной умеренной зоной. Однако численность обеих рассматриваемых групп, по крайней мере в умеренной зоне, кажется сравнимой. Об этом свидетельствуют, например, результаты круглосуточных кошений, проводившихся в 1965–1967 гг. Ю. И. Черновым и его сотрудниками. Согласно данным, которые Чернов любезно сообщил автору, личинки Tenthredinoidea по числу и по биомассе в несколько раз более обильны, чем гусеницы бабочек, в различных биотопах тундры Таймыра и в открытых местообитаниях Подмосковья. Под пологом леса и в Подмосковье, и в Стрелецкой степи количество и тех и других приблизительно одинаково, и лишь в открытой степи гусеницы оказываются в несколько раз более многочисленными, чем личинки пилильщиков. Таким образом, эти группы в умеренной зоне достигли сравнимого уровня биологического прогресса, однако разными способами, хотя они и занимают практически одну и ту же экологическую нишу. Разница состоит прежде всего в количестве видов, населяющих одну и ту же территорию, и в плодовитости. Шарп (1910), например, приводит для Англии 2000 видов бабочек, а Бенсон (Benson, 1951–1958) — всего 400 с небольшим видов Tenthredinoidea (460 видов всех Symphyta). В Московской области по устному сообщению Е.М. Антоновой найдено около 1400–1500 видов бабочек, а по данным Л.Г. Прохоровой, также не опубликованным, — около 370 видов Symphyta, из них приблизительно 320 видов Tenthredinoidea, т. е. тоже в 4–5 раз меньше, чем бабочек.

Плодовитость Symphyta Бенсон (Benson, 1950) оценивает в среднем в 60 яиц с максимумом в 1000 яиц у *Urocerus* (Siricidae) и минимумом в 16 у *Acantholyda* (Pamphiliidae). Сходные данные получены Иватой (Iwata, 1958) при вскрытии многочисленных представителей подотряда. При этом плодовитость, превосходящая 200 яиц, характерна только для Siricidae и Xiphydridae, причем особенно высокое число яиц первых, близкое к 1000, очевидно, связано с двух-трехлетним их жизненным циклом. Интересно, кроме того, что среди остальных Symphyta более высокая плодовитость (до 100–150 яиц) и регулярное развитие генерации в течение нескольких лет характерны преимущественно для высших представителей подотряда — Tenthredinoidea (некоторые Tenthredinidae, Diprionidae) и Siricidea. Наоборот, более примитивные Symphyta (Xyelidae, Pamphilioidea, Cephidae, Blasticotomidae) обладают обычно очень небольшой плодовитостью, порядка 20–50 яиц, и лишь одной генерацией в год (Benson, 1950; Iwata,

---

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. С. 167–175

1958, и данные автора[1]). Очень низка плодовитость также у крайне специализированного *Orussus* (Cooper, 1953; Iwata, 1958).

У бабочек картина, в общем, обратная — наиболее типичное число яиц видимо порядка 500–1000 (Поспелов, 1935; Mell, 1940; Bayer, 1967, и др.), причём наибольшая плодовитость характерна, по мнению Мелла (Mell, 1940), для более примитивных (особенно Hepialidae), а наименьшая — для высших (Rhopalocera и др.)[2]. К тому же для бабочек, видимо, более характерно развитие нескольких поколений в год, чем для Symphyta, что ещё более подчеркивает разницу между ними в этом отношении.

Что касается большого числа видов бабочек, то помимо экологической пластичности этих насекомых оно может объясняться наличием эффективного и лабильного аппарата репродуктивной изоляции в виде разнообразно и часто ярко окрашенных крыльев бабочек и сильно развитой системы пахучих волосков, продуцирующих половые аттрактанты — летучие видоспецифичные вещества, обеспечивающие встречу полов. Действительно, представим две популяции, некоторое время бывшие географически изолированными и при этом дивергировавшие настолько, что при последующей встрече, вызванной разрушением географической преграды, скрещивание между ними оказалось возможным, но жизнеспособность гибридов несколько снизилась. В результате встречи популяций должен начаться обмен генами и, следовательно, их сближение, уменьшающее отрицательный эффект скрещивания. Однако, поскольку этот эффект ещё не исчез, будет идти и отбор приспособлений, препятствующих скрещиванию, постепенно ослабевающий по мере сближения популяций. Результат при равной исходной жизнеспособности гибридов зависит от лёгкости появления эффективных изолирующих механизмов. В случаях быстрого их возникновения обмен генами может затормозиться настолько, что обусловленное им сближение популяций будет подавлено их дивергенцией, вызванной исходными различиями экологии и генетико-автоматическими процессами. Это приведёт к полному обособлению видов. При более медленном развитии механизмов репродуктивной изоляции, наоборот, обмен генами может успеть уничтожить различия между популяциями и повысить жизнеспособность гибридов до нормы прежде, чем изолирующие механизмы станут сколько-нибудь эффективными. В результате отбор на нескрещиваемость исчезнет, изолирующие механизмы разрушатся и популяции объединятся. Очевидно, что в тех условиях, при которых популяции бабочек успевают разделиться, для Symphyta может оказаться более вероятным слияние популяций. Возможно, с этим отчасти и связано большое разнообразие бабочек. Другой причиной могут оказаться некоторые особенности генетики перепончатокрылых, делающие большой размер популяции особенно выгодным для них (см. ниже).

Очень важной характеристикой организма является его плодовитость. Она отражает масштаб нормальной смертности потомства, поскольку известно, что среднее многолетнее значение численности популяции меняется медленно по сравнению с темпами размножения и может считаться приблизительно постоянным. Это значит, что из числа потомков каждой пары организмов независимо от их плодовитости в среднем только одной паре удается оставить своё потомство (Richards, 1961). Поскольку у всех организмов в каждом поколении гибнет не размножаясь всё потомство за исключением одной пары, плодовитость отражает прежде всего среднюю смертность вида, т.е. способность его особей противостоять внешним воздействиям. В условиях, сравнимых по уровню сложности среды, плодовитость, следовательно, отражает среднюю устойчивость организма, его способность противодействовать факторам среды, причём плодо-

[1] 30–40 яиц по результатам вскрытия трёх самок *Xyela julii* Bréb.

[2] Очевидно, исключением из этого правила являются Micropterygidae, откладывающие всего около 150 яиц (Мартынова, 1950). Впрочем, это совершенно особые насекомые, относимые нередко к отдельному отряду Zeugloptera.

витость тем выше, чем меньше индивидуальная устойчивость. Последняя определяется степенью независимости, автономности организма от среды. Понятие автономности от среды является, как известно, весьма близким к морфофункциональному прогрессу[3]. Таким образом, плодовитость в условиях равноценной среды отражает в определённой степени уровень морфофункционального прогресса (Завадский, 1968). В то же время разные экологические ниши имеют тенденцию становиться равноценными в этом смысле. Действительно, если какая-нибудь ниша более благоприятна и обеспечивает более лёгкое выживание по сравнению с соседними, то способность организмов мигрировать и изменяться приведёт за достаточное время к интенсивной колонизации такой ниши. В результате увеличение биотической составляющей факторов среды компенсирует недостаточную жёсткость и напряжённость существовавших ранее связей членов ценоза друг с другом и с абиотической средой, и ниша станет равноценной другим, следовательно, недоступной для интенсивной колонизации. Таким образом, экологические ниши и биоценозы в целом представляются как бы системой сообщающихся сосудов, в которых роль соединительных трубок играет способность организмов к эволюции и миграции, а роль земного притяжения — естественный отбор. Поскольку условия на Земле непрерывно меняются, а миграция и особенно эволюция требуют значительного времени (ёмкость "сосудов" изменчива, а пропускная способность соединяющих их каналов мала), то в отдельных нишах возможны иногда значительные временные отклонения от среднего уровня. Специализированные обитатели таких недолговечных (в эволюционном масштабе) ниш могут обладать низкой плодовитостью, не будучи прогрессивными, однако и время жизни таких групп будет коротким. Если же ориентироваться на сравнительно долго живущие группы, в частности на таксоны более высокого ранга, чем вид, то экологические ниши можно считать приблизительно равноценными, а плодовитость — отражением уровня морфофункционального прогресса.

Интересно, что уменьшение плодовитости не только является следствием морфофункционального прогресса, но и может способствовать прогрессу биологическому. Как показал Викторов (1967), уменьшение плодовитости облегчает управление численностью, позволяя достигнуть необходимого изменения плотности популяции меньшим изменением смертности.

При сравнении плодовитости разных организмов нужно помнить, что для этой цели следует рассчитывать число потомков не на одну самку, а на одну особь в родительской популяции, или, что то же самое, число самок в потомстве одной самки. Для этого общее число потомков нужно умножить на долю самок в популяции. При учёте этого фактора разница между плодовитостью бабочек и Symphyta несколько уменьшится: у первых самцы обычно не менее многочисленны, чем самки, у вторых наоборот, они составляют в среднем всего около $^1/_3$–$^1/_4$ популяции (Вержуцкий, 1966). С другой стороны, плодовитость должна рассчитываться за единицу времени, а не на поколение, так что при наличии нескольких поколений в год плодовитости каждого из них должны складываться. Бабочки, по-видимому, чаще дают несколько поколений в год, чем Symphyta, так что учёт этого фактора скорее всего увеличит разницу в плодовитости.

Сказанное выше позволяет сделать вывод о том, что при сравнимых уровнях биологического прогресса Lepidoptera и Tenthredinoidea у последних он достигается увеличением морфофункциональной прогрессивности. Поэтому уместно поставить вопрос о конкретных прогрессивных приспособлениях. Некоторые из таких приспособлений обес-

[3] Эту форму прогресса мы называем морфофункциональной, поскольку морфофизиологический прогресс слишком тесно связывался Северцовым с энергетическими процессами ("уровень энергии жизнедеятельности"), которые, по-видимому, слабее скоррелированы с прогрессивной эволюцией, чем степень автономности организма от среды (Аршавский, 1966). Существеннейшим способом достижения такой автономности являются, как известно, развитие нервной системы — один из наиболее очевидных признаков прогресса — и другие пути совершенствования регуляторных способностей организма (Пономаренко, 1966; Расницын, 1966).

печивают, по-видимому, относительно низкую смертность яиц. Действительно, многие авторы указывают на смертность яиц Tenthredinoidea в пределах 0–25% (Thalenhorst, 1942, 1953; Niklas, 1943; Griffiths, 1959; Forbes, Daviault, 1964; Dahlsten, 1967), причём в некоторых из этих случаев низкая смертность яиц наблюдается даже при снижении общей численности. У бабочек на стадии яйца, наоборот, часто гибнет более половины потомства (Itô, 1959, 1961). Известны, правда, отдельные указания и на ничтожную гибель яиц некоторых бабочек (Schwerdtfeger, 1941a; Otto, 1964), и на повышенную смертность яиц Tenthredinoidea. Однако многие данные о значительной гибели яиц последних относятся к моментам резкого падения численности популяции: расчёты, приведённые, например, у Жери и Дюсосуа (Geri, Dusaussoy, 1966) и Дальстена (Dahlsten, 1967), свидетельствуют о том, что в этих случаях в потомстве каждой самки до имагинальной стадии доживает в среднем значительно меньше одной самки. При этом данные последнего автора свидетельствуют о том, что смертность яиц в наибольшей степени коррелирует с интенсивностью падения численности: при смертности яиц в 14,5; 18 и 34% яйцепродукция последующего поколения составляла соответственно 31, 23 и 18% от совокупной плодовитости предыдущего. Другие аналогичные случаи высокой смертности яиц (Benjamin, 1955; Ryvkin, 1963; Křistek, Mrkva, 1963, и др.) также, видимо, могут быть связаны с падением численности популяции. Поэтому весьма вероятно, что у Tenthredinoidea в условиях равновесной популяции на стадию яйца приходится в среднем менее 20–30% совокупной смертности. Столь низкая смертность яиц может быть отчасти обусловлена примитивной формой заботы о потомстве у этих насекомых, выражающейся в откладке яиц внутрь тканей растений, в условия постоянно максимальной влажности, полной защиты по крайней мере от хищников и возможности роста зародыша в яйце помимо желтка за счет всасывания окружающей яйцо влаги (Benson, 1950). Правда, это не объясняет причин часто ничтожной (до 5, реже 15–20%) смертности яиц Pamphiliidae (Schwerdtfeger, 1941b, Rohrig, 1953; Kudela, 1957). Pamphiliidae экологически близки к Tenthredinoidea, их яйца также способны увеличивать свои размеры за счет соков растения (Schwerdtfeger, 1941 b), однако откладываются они открыто на поверхность растения. Поэтому кажется совершенно необъяснимым, каким образом Pamphiliidae обеспечивают не только малую смертность открыто расположенных яиц, но и самую возможность своего существования при крайне низкой плодовитости (в среднем порядка 20–40 яиц) и двух-трехлетней генерации у части популяции многих видов.

У многих Tenthredinoidea сравнительно низка смертность и молодых личинок, часто не превышающая смертности взрослых личинок, и особенно предкуколок и куколок в коконах (Thalenhorst, 1942; Griffiths, 1959; Itô, 1961; Geri, Dusaussoy, 1966; Dahlsten, 1967). У бабочек, наоборот, смертность молодых гусениц нередко бывает очень велика (Schwerdfeger, 1941a; Itô, 1959, 1961). Повышенная устойчивость молодых личинок Tenhtredinidea, также характерная для более высокоорганизованных животных (Itô, 1961), может быть объяснена возможностью увеличения размера их яиц за счёт уменьшения числа последних. Особенно важно, что здесь удалось достигнуть большего сокращения их числа (и увеличения размера), чем этого можно было бы добиться только за счёт сокращения эффективной плодовитости (т. е. рассчитанной с учётом соотношения полов и числа генераций). Дело в том, что у перепончатокрылых сильно сокращено необходимое число самцов в популяции, т. е. эффективная плодовитость (число самок в потомстве за единицу времени) уменьшена заметно меньше, чем абсолютная плодовитость. Уменьшение необходимого числа яиц, развивающихся в самцов, и позволило перепончатокрылым дополнительно увеличить объём оставшихся яиц.

Изменение соотношения полов произошло здесь в полном соответствии с гипотезой о функциях самцов, предложенной Геодакяном (1965а, б). Согласно Геодакяну, самцы выполняют функцию основного канала связи между отбором и генотипом следующе-

го поколения: более изменчивые, чем самки, они принимают на себя основной удар отбора, поскольку последний наиболее жёстко элиминирует крайние варианты индивидуальной изменчивости. Поэтому любые изменения среды в первую очередь сказываются на более изменчивых самцах, сдвигая в ту или иную сторону распределение генов в их генотипах. В процессе спаривания и последующего размножения генотипические изменения самцов передаются потомству и отбор управляет генотипом последнего, почти не затрагивая самок и не снижая тем самым суммарной плодовитости популяции.

Механизмы повышенной изменчивости самцов в большинстве случаев не известны, однако перепончатокрылые представляют в этом отношении счастливое исключение. В отличие от большинства других насекомых, их самцы развиваются из неоплодотворённых гамет и являются гаплоидами. Благодаря этому у них отсутствует эффект доминирования: любая мутация полностью проявляет себя, не будучи подавленной действием других гомологичных ей генов. Поэтому все мутации проявляются сначала у самцов перепончатокрылых, и только в том случае, когда отбор допустит здесь значительную их концентрацию, эти мутации могут проявиться и у самок (речь идёт о рецессивных и полудоминантных мутациях, составляющих, как известно, большинство мутаций). Даже в пределах тех вариантов, которые прошли отбор, самцы оказываются разнообразнее самок, значительная часть генотипической изменчивости которых скрыта доминированием, и в первую очередь подвергаются избирательной элиминации при изменении условий существования. Благодаря этому самцы перепончатокрылых с очень большой интенсивностью выполняют свою функцию канала связи между средой и генотипом следующего поколения, одновременно являясь мощным барьером, защищающим самок от действия отбора и, следовательно, сильно снижающим их смертность. Именно поэтому удалось снизить численность самцов без заметного ущерба для их функций.

У бабочек положение обратное — у них самцы не только диплоидны, но и гомохромосомны, т. е. половые хромосомы самцов одинаковы, а у самок различны, в противоположность тому, что характерно для большинства других животных. В результате не самцы, а самки оказываются гаплоидными по двум хромосомам (X и Y), следовательно, более разнообразны по контролируемым ими признакам.

Помимо возможности изменить в нужную сторону соотношение полов, гаплоидность самцов даёт перепончатокрылым ещё ряд преимуществ. Прежде всего она автоматически создаёт отрицательную обратную связь между соотношением полов последовательных поколений, поддерживающую его на оптимальном уровне. Действительно, недостаток самцов приводит к тому, что самки в большем количестве начинают откладывать неоплодотворённые яйца, из которых выходят самцы. В следующем поколении количество последних увеличится, но если увеличение будет чрезмерным, самки получат избыточное количество спермы и число неоплодотворённых самок сильно снизится. В результате уменьшится число неоплодотворённых яиц и, следовательно, самцов.

Будучи мощным фильтром для неблагоприятных мутаций, гаплоидность самцов перепончатокрылых также эффективно удерживает их изменчивость в пределах оптимума, снижая смертность основной части популяции — самок — за счёт предотвращения выщепления у них неблагоприятных мутаций. Однако этот эффект гаплоидности самцов полезен только при стабильных условиях: мощный фильтр, отбрасывающий все сколько-нибудь неблагоприятные мутации, сильно сокращает запас изменчивости популяции. В нормальной, диплоидной популяции равновесная частота неблагоприятной рецессивной мутации, обозначаемая $1-q$, как известно, равна $1-q=\sqrt{u/s}$, где: s — коэффициент селекции, т. е. разность между единицей и отношением смертности мутантов к смертности нормальных особей, u — частота появления данной мутации, частота мутирования гена в данном направлении. В полностью гаплоидной популяции, где половой процесс отсутствует или диплоидная фаза кратковременна, $1-q=u/s$, т. е. обычно на два-три порядка ниже, чем у

диплоидов. У перепончатокрылых с их гаплоидными самцами $1–q = u/s \cdot 1/k$, где k — доля самцов в популяции. Следовательно, частота рецессивной мутации у них всего в три-четыре раза больше, чем у гаплоидов, что лишь несущественно приближает перепончатокрылых к нормальным, диплоидным организмам. Такая обеднённость скрытого запаса изменчивости в популяции перепончатокрылых должна снижать их эволюционную пластичность, затруднять им процесс приспособления к изменяющимся условиям. Постоянные гаплоиды, относящиеся обычно к более примитивным группам (одноклеточные, низшие растения и т. д.), в таких условиях компенсируют малый запас изменчивости ускорением оборота генов — увеличением скорости размножения (плодовитости и числа поколений), благодаря чему увеличивается число мутаций, проявляющихся в единицу времени. Плодовитость Symphyta, как мы видели, сравнительно очень мала, и она едва ли может быть компенсирована некоторым увеличением размера популяции по сравнению с бабочками (меньшее число видов при сравнимой суммарной частоте особей). Если в таких условиях Tenthredinoidea смогли оказаться процветающей группой, то это свидетельствует об их высокой индивидуальной устойчивости даже в изменчивой среде, т. е. о высокой автономности от среды этих насекомых. Трудно себе представить, чтобы такая устойчивость, "надёжность" организма могла обеспечиваться одними только перечислявшимися формами примитивной заботы о потомстве, в частности скрытым развитием яиц, возможностью их роста и т. д. Дело здесь, видимо, в каких-то других, пока недостаточно известных факторах, может быть, в большем разнообразии адаптивного поведения, в высокой организации нервной системы, развитие которой имело такое большое значение в эволюции высших перепончатокрылых подотряда Apocrita (Родендорф, 1950; Малышев, 1966). Действительно, среди Tenthredinoidea есть формы, не только откладывающие яйца в защищённое место, но и охраняющие их и выведшихся личинок, например *Perga, Dielocerus, Pachylota* и др. (Benson, 1938). При этом у *Perga affinis* Kby. Карн (Carne, 1962) описывает чрезвычайно сложные формы поведения взрослого насекомого и его колониальных личинок (тщательная подготовка места яйцекладки, согласованные действия личинок с непрерывным обменом информацией между ними, высокая способность к зрительной и иной ориентации, наличие постоянных "лидеров" в колоннах мигрирующих личинок и т. д.). Некоторые менее яркие, но по существу сходные приспособления обнаруживаются, видимо, и у других Tenthredinoidea. Так, для многих из них характерны колониальность личинок, разнообразие активных способов защиты вплоть до выбрасывания на значительное расстояние различных ядовитых жидкостей и т. д. (Benson, 1950). Возможно, для представителей надсемейства действительно свойственно повышенное развитие нервной системы, однако для решения этого вопроса необходимы специальные исследования.

Выше речь шла преимущественно о Tenthredinoidea. Pamphilioidea экологически весьма близки к ним, и всё сказанное о первом надсемействе, возможно, относится и ко второму. Экология личинок остальных Symphyta ближе к личиночной экологии жуков. Конечно, эти формы являются реликтами и никакого сравнения с уровнем биологического прогресса жуков не выдерживают. Однако интересно, что по способам приспособления, обеспечившим Xyelidae, Cephidae и Siricidea саму возможность сохранения при наличии таких сильных конкурентов, этим перепончатокрылым соответствуют лишь высшие Coleoptera. Так, Ipidae и Platypodidae, подобно Siricidea, специально засевают субстрат, на котором будут развиваться их личинки, симбиотическими грибами. Attelabidae, подобно Cephidae, определённым способом обрабатывают живые растения, резко изменяя их свойства в направлении, благоприятном для развития личинок этих насекомых. В мужских шишках сосен вместе с личинками *Xyela* автор находил только личинки долгоносика *Anthonomus varians* Pk. Что касается наиболее специализированных представителей Symphyta, Orussidea, то их экологическими аналогами являются только такие высокоорганизованные насекомые, как паразитические перепончатокрылые.

Таким образом, Symphyta достигли сравнительно высокой степени биологического прогресса за счёт прогресса морфофункционального. При этом большая индивидуальная устойчивость этих насекомых, видимо, обусловлена разнообразием и сложностью адаптивного поведения, которые позволяют каждому отдельному организму выживать в широких пределах изменения среды. В результате популяция может не подвергаться избирательному уничтожению и, следовательно, не эволюционировать в ответ на такие изменения.

Интенсивное увеличение разнообразия способов индивидуальной адаптации, по-видимому, характерно уже для ранних этапов эволюции перепончатокрылых. Это приспособление, позволяющее снизить необходимую скорость эволюционного ответа на изменение условий, возможно, является защитной реакцией на обеднение скрытого запаса изменчивости и уменьшение эволюционной лабильности группы, обусловленные, как мы видели, гаплоидностью самцов перепончатокрылых.

Всё сказанное здесь о Symphyta в ещё большей степени относится к Apocrita, высшим Hymenoptera, гораздо дальше ушедшим по пути, начатому представителями первого подотряда. Индивидуальная устойчивость этих насекомых нередко гораздо выше (а плодовитость ниже), чем у Symphyta, в связи с необычайным усложнением их поведения, превосходящим всё достигнутое беспозвоночными и низшими позвоночными. Этой проблеме посвящены многочисленные, часто весьма обстоятельные работы, некоторые из них упоминаются в Предисловии.

Литература

Аршавский И.А. 1966. "Энергетическое правило мышц" и физиологические механизмы дивергенции и эволюции млекопитающих // Журн. эвол. физиоллогии. Т.2. С.511–519.

Вержуцкий Б.Н. 1966. Пилильщики Прибайкалья. М.: Наука. 164 с.

Викторов Г.А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука. 272 с.

Геодакян В.А. 1965а. Роль полов в передаче информации // Проблемы передачи информации. Т.1. Вып.1. С.105–112.

Геодакян В.А. 1965б. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов // Проблемы кибернетики. Вып.13. С.187–194.

Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. М.: Наука. 404 с.

Мартынова Е.Ф. 1950. О строении гусениц *Micropteryx* (Lepidoptera) // Энтомол. обозр. Т.31. С.142–150.

Пономаренко А.Г. 1966. Развитие регулирующей способности живых организмов // Бюл. МОИП. Сер. биол. № 3. С.150.

Поспелов В.П. (ред.). 1935. Энтомология / В.В. Редикорцев, Н.Я. Кузнецов, В.П. Поспелов, А.В. Мартынов. М.–Л.: ОГИЗ, гос. изд-во колхозн. и совхозн. лит-ры. 415 с.

Расницын А.П. 1966. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса // Бюл. МОИП. Сер. биол. № 3. С.149–150.

Шарп Д. 1910. Насекомые. СПб.: изд. Брокгауза и Ефрона. 1059 с.

Bayer M.B. 1967. Observations on reproductive potential in some Noctuidae (Lepidoptera) // South Afric. J. Sci. Vol.63. No.4. P.154–159.

Benjamin D.M. 1955. The biology and ecology of the red-headed pine sawfly // U. S. Dept Agric. Techn. Bull. No.1118. P.1–57.

Benson R.B. 1938. On the classification of the sawflies (Hymenoptera Synphyta) // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. Vol.87. Pt.15. P.353–384.

Benson R.B. 1950. An introduction to the natural history of British sawflies // Trans. Soc. Brit. Ent. Vol.10. No.2. P.45–142.

Benson R.B. 1951–1958. Handbook for the identification of British insects. Vol.6. Hymenoptera. Pt.2. Symphyta. London. 252 pp.

Carne P.B. 1962. The characteristics and behaviour of the sawfly *Perga affinis affinis* // Austral. J. Zool. Vol.10. No.1. P.1–54.

Cooper K.W. 1953. Egg gigantism, oviposition and genital anatomy: their bearing on the biology and phylogenetic position of *Orussus* (Hym., Siricoidea) // Proc. Rochester Acad. Sci. Vol.10. P.39–68.

Dahlsten D.L. 1967. Preliminary life tables for pine sawflies in the *Neodiprion fulviceps* complex (Hym., Diprionidae) // Ecology. Vol.48. No.2. P.275–289.

Forbes R.S., Daviault L. 1964. The biology of the Mountain ash sawfly *Pristiphora geniculata* (Htg) in Eastern Canada // Canad. Entomol. Vol.96. No.8. P.1117–1133.

Geri C., Dusaussoy G. 1966. Etude d'une population of *Diprion pini* (Hym., Symphytes) en forêt Fontaineblau. II. Etablissement d'un table de mortalité // Ann. Soc. entomol. France (n. s.). T.2. No.1. P.535–548.

Grassé P.P. (ed.). 1949. Traité de zoologie. T.9. Insectes. Paris: Masson et Cie. 1117 p.

Grassé P.P. (ed.). 1951. Traité de zoologie. T.10. Insectes. Fasc.1. Paris: Masson et Cie. P.1–974.

Grassé P.P. (ed.). 1951. Traité de zoologie. T.10. Insectes. Fasc.2. Paris: Masson et Cie. P.975–1948.

Griffiths K. J. 1959. Observations on the European pine sawfly *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) and its parasites in Southern Ontario // Canad. Entomol. Vol.91. No.8. P.501–512.

Itô Y. 1959. [Comparative ecology]. Iwanami Shoten. [in Japanese].

Itô Y. 1961. Factors that affect the fluctuations of animal number, with special reference to insect outbreaks // Bull. Natur. Hist. Agric. Sci. (Japan). Ser.C. No.13. P.57–89.

Iwata K. 1958. The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera, pt II. Symphyta // Mushi. Vol.31. P.47–60.

Křistek J., Mrkva R. 1963. Přispevek k bionomii, kontrole a prognoze hřebenule ryšavé (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) // Lesn. časop. T.9. Pt.1. P.35–48.

Kudela M. 1957. Hubeny ploskoh řbetky smrkove (*Cephalcia abietis* L.) insecticidy ve vztahu k jejín přirozeným nepratelum // Práce výzkun. üstavú lesn. ČSR. T.12. P.191–247.

Mell R. 1940. Eiproduktion bei Lepidopteren in Tropenranggebieten // Z. angew. Entomol. Bd.27. H.3. S.503–539.

Niklas O.-F. 1943. Zur Lebensweise des kleinen Fichtenblattwespe *Lygaeonematas abietum* Htg (=*Lyg. pini* Retz.) in verschiedenen Bestandsformen des Forstamtes Eichwald Ostpreußen // Z. Angew. Entomol. Bd.30. H.2. 224–251.

Otto F.J. 1964. Bionomie und Ökologie der in Westfallen verkommenden Arten der Gattung *Paraswammerdamia* Friese (Lepid., Yponomeutidae) // Z. angew. Entomol. Bd.54. H.4. S.387–435.

Richards O.W. 1961. The theoretical and practical study of natural insect population // Annu. Rev. Entomol. Vol.6. P.147–162.

Röhrig E. 1953. Die Larchengespinstblattwespe *Cephalcia alpina* Klug // Z. angew. Entomol. Bd.35. H.2. S.207–245.

Ryvkin B.V. 1963. Zur Kenntnis der Biologie von Kiefernblattwespen in Bjeloruss-land // Beitr. Entomol. Bd.13. H.3–4. S.455–464.

Schwerdtfeger F. 1941a. Über die Ursachen des Masswechsels der Insekten // Z. angew. Entomol. Bd.28. H.2–3. S.254–303.

Schwerdtfeger F. 1941b. Zur Kenntnis der Kiefernschonungsgespinstblattwespe *(Acantholyda erytrocephala* L.) // Z. angew. Entomol. Bd.28. H.1. S.125–156.

Thalenhorst W. 1942. Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pint* L. und seine Ursachen // Z. angew. Entomol. Bd.29. H.3. S.367–411.

Thalenhorst W. 1953. Vergleichende Betrachtungen über den Massenwechsel der Kiefernbuschhornblattwespen // Z. angew. Entomol. Bd.35. H.2. S.168–182.

3.3. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса

Толкования причин и движущих сил прогрессивной эволюции весьма разнообразны. Поэтому прежде чем анализировать причины прогресса, приходится формулировать определение самого понятия прогресса и принимаемых методов выделения прогрессивных этапов эволюции. Фактически для этого необходимо решить, хотя бы в первом приближении, основные трудности теории прогрессивной эволюции (Вишаренко, 1969).

Существует множество определений прогрессивной эволюции живого (Тимофеев-Ресовский и др., 1969) и только одно общее, философское толкование прогресса как развития от низшего к высшему. Ниже будет идти речь только о той форме эволюционного прогресса, которая соответствует философскому пониманию этого явления. Следовательно, из рассмотрения сразу исключается биологический прогресс (в понимании Северцова), поскольку основные его проявления — расширение ареала и увеличение численности — в философском аспекте не более прогрессивны, чем расширение газа и рост кристалла. То же самое относится и к большинству других типов прогресса, о которых Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавт. (1969) справедливо пишет, что "остальные четыре формы (адаптационный [=биологический, *А.Р.*], биотехнический, групповой [= ограниченный, *А.Р.*] и биогеоценотический эволюционный прогресс) являются, в сущности говоря, не чем иным, как адаптациями в общем и специальном смысле этого понятия" (стр. 288). Более близок к общенаучной (философской) трактовке прогресса морфофизиологический прогресс в понимании А.Н. Северцова. Однако название его слишком узко (физиология в привычном толковании не охватывает всех, в том числе и некоторых крайне важных для прогресса биологических функций, например, поведение), а определение, в частности указание на повышение общей энергии жизнедеятельности, довольно неопределённо и может быть просто неверным. Всё большее число авторов склоняется к мнению, что основу прогрессивной эволюции, её специфику составляют не энергетические, а информационные процессы. По-видимому, морфофизиологический прогресс охватывает несколько иной круг явлений, чем общее понятие прогресса в приложении к эволюции.

Неограниченный прогресс в его классической трактовке слишком узок: "объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человека позволяет выделить в общей эволюции живого магистральную линию, эта линия может быть названа "неограниченным прогрессом" (Дж. Хаксли, 1923). Выделение в развитии живой природы на Земле направления, ведущего к возникновению человека, логически оправдано..." (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, стр. 283). Тем не менее трудно согласиться, что в действительности развитие от низшего к высшему наблюдалось только в одной ветви. С другой стороны, если всю линию эобионтов к человеку считать прогрессивной, то снимается известная проблема о регрессе как условии дальнейшего прогресса ("временное отступление перед прорывом"). А ведь регрессивные этапы в этой линии явно были. Например, ланцетник обладает пассивным питанием, а его предки, возможно, были вторично сидячими, как современные крыложаберные. Об этом свидетельствует наличие у тех и других эндостиля — органа пассивного питания.

Авторы упомянутой книги, видимо, хорошо понимают эти трудности, поскольку в качестве возможного критерия неограниченного прогресса указывают на совершенствование регуляторных способностей организма. Как известно, процесс регулирования охватывает гораздо более широкий круг явлений, чем эволюция "от амёбы до человека"

Расницын А.П. 1971. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // Журн. общей биол. Т.32. № 5. С.549–556. Доклад на симпозиуме "Проблемы прогрессивной эволюции", Л., декабрь 1969.

(Расницын, 1966). Один из соавторов упомянутой книги, А. В. Яблоков (1968), в своё время отказался от первоначального узкого понимания неограниченного прогресса.

Расширенная трактовка неограниченного прогресса, видимо, охватывает весь круг действительно прогрессивных биологических явлений. Однако использовать это название в указанном смысле едва ли разумно, так как широко распространены иные его толкования. Наилучшим было бы название "биологический прогресс", т. е. прогресс биологических объектов, но оно уже преоккупировано. Поэтому для обозначения прогрессивных (в философском плане) явлений в биологии предлагается название морфофункциональный прогресс — достаточно широкое и в то же время отражающее преемственность с идеями Северцова.

Основные концептуальные трудности теории прогресса состоят (Вишаренко, 1969) в том, что прогрессивность должна оцениваться, в частности (или преимущественно), по его значению для отдаленных этапов эволюции, т. е. ретроспективно. Это неизбежно делает критерии прогресса условными и субъективными. Ретроспективный подход чётко, даже утрированно демонстрируемый узко понимаемой концепцией неограниченного прогресса (Пономаренко, 1969), не единственный. Существует иной путь, намеченный, например, Эшби в его известном определении определения: 1) "оно должно иметь форму критерия, разделяющего все системы на два класса; 2) его применение должно быть полностью объективным; 3) результат его применения к типичным и бесспорным случаям не должен расходиться со здравым смыслом" (Эшби, 1964: 58).

С этой точки зрения для выявления критериев прогресса нужно проанализировать несомненно прогрессивные этапы эволюции, чтобы выявить общие черты наиболее существенных особенностей этих явлений. Наличие существенного сходства разных этапов прогрессивной эволюции a priori не очевидно, поскольку их сущность может оказаться совершенно различной (Кремянский, 1969). Тем не менее стоит попытаться найти такие единые критерии прогресса, так как их познавательное значение очень велико.

Первый безусловно прогрессивный этап эволюции — само возникновение жизни. Споры о сущности жизни не утихли до сих пор, тем не менее вполне очевидно, что одна из существеннейших особенностей живого состоит в его способности эволюционировать в условиях естественного отбора (Уодингтон, 1970). Это свойство связано с ультрастабильностью живого, достигаемой, однако, с помощью иного механизма, чем классический гомеостат Эшби (1964). Принцип действия гомеостата Эшби состоит в том, что система, попавшая в неблагоприятные условия, начинает последовательно и в случайном порядке сменять все доступные ей способы поведения до тех пор, пока не будет найден способ, обеспечивающий возвращение системы в оптимальное состояние. Таким образом, гомеостат действует по принципу проб и ошибок (или, как говорит Эшби, по принципу поиска и остановки). В отличие от такой системы эволюция обеспечивается одновременным испытанием множества способов поведения с последующим перераспределением их частот в пользу лучших вариантов. Эта система может быть названа параллельным гомеостатом в отличие от классического, последовательного гомеостата.

Параллельный гомеостат может возникнуть лишь в системе с определёнными свойствами. В частности, его можно построить только из дискретных элементов (особей). В число функций последних должно входить создание подобных им особей таким образом, чтобы количество вновь созданных элементов каждый раз превосходило количество их родителей. Такое размножение должно сопровождаться передачей информации о способах построения особи с сохранением случайных вариантов (ошибок, искажений) этой информации, т. е. с наследуемой изменчивостью. Материальным воплощением способности к размножению с наследуемой изменчивостью оказалось кодиро-

вание информации на линейных полимерах типа ДНК, способных в определённых условиях к конвариантной редупликации.

Способность к размножению предполагает весьма сложную организацию (структуру) особей, а сам процесс размножения связан с затратой значительных количеств энергии (и вещества). Другими словами, особи должны характеризоваться низким уровнем как информационной, так и термодинамической энтропии. Поддержание негэнтропии обоих типов требует постоянного обновления структурных элементов особи, т. е. обмена веществ.

Таким образом, все основные особенности жизни — дискретность, размножение с изменчивостью и наследственностью, информационная и термодинамическая антиэнтропийность, обмен веществ — оказываются тесно связанными с организацией по принципу параллельного гомеостата. Поэтому логично связать возникновение жизни с возникновением такой организации и считать появление гомеостата сущностью прогрессивных изменений на этом этапе. Причины возникновения параллельного гомеостата достаточно ясны. Такая система обладает ультрастабильностью, т. е. способна преимущественно сохраняться в изменчивых условиях. Любые изменения, способствующие появлению и совершенствованию ультрастабильности, поддерживаются естественным отбором. Таким образом, первый этап морфофункционального прогресса имеет селектогенную природу.

В качестве следующего несомненного этапа прогрессивной эволюции часто указывают возникновение многоклеточности, как условия дальнейшего усложнения и совершенствования организмов (Заморский, 1969; Миклин, 1969), так как с её помощью достигается увеличение размеров организма, без чего дальнейшее усложнение было невозможным (де Шарден, 2001). При ретроспективном подходе это, конечно, прогресс, но ретроспективный анализ в данном аспекте не представляется законным.

Попытаемся представить себе сам процесс перехода от одноклеточности к многоклеточности. Первым его этапом, по-видимому, было нерасхождение дочерних клеток (или основных клеточных элементов?) после деления. Будучи пространственно связанными, эти клетки были существенно ограничены в своих функциях, а впоследствии соответственно упрощены и морфологически. В то же время межклеточные дифференциации и взаимодействия вначале несомненно были слабы и не компенсировали упрощения клеток. Таким образом, первые этапы перехода к многоклеточности сопровождались упрощением организации как отдельных клеток, так и всего организма (колонии) по сравнению со свободноживущей клеткой. Особенно сильно сострадала при этом целостность организма.

Увеличение размеров целого (колонии, организма) ставило его в иные отношения со средой, а способы взаимодействия с ней какое-то время оставались прежними. Это не могло не вызвать трудностей с питанием, дыханием, выделением, с межклеточным обменом пищей, кислородом и т. д. Очевидно, и общий обмен, и общая активность первых многоклеточных были сильно понижены. Считать такие организмы более прогрессивным и, чем их предки (одноклеточные), нет оснований. Конечно, возникновение многоклеточных было результатом приспособления к определённым, пока недостаточно изученным условиям. Тем не менее это был морфофункциональный регресс, который оказался условием дальнейшей прогрессивной эволюции.

Поскольку возникновение многоклеточности приходится исключить из числа случаев несомненно прогрессивный эволюции, в качестве следующего такого этапа рассмотрим сразу переход от низших форм живого к высшим. На этом огромном отрезке, очевидно, происходило множество разнообразных прогрессивных изменений. Тем не менее их можно в той или иной степени обобщить, рассматривая развитие регуляторных способностей живого.

Дальнейшее совершенствование параллельного гомеостата осуществлялось различными способами упорядочения наследственной информации и способов её передачи (хромосомы, митоз) и появлением нового, более экономного источника наследственных изменений — рекомбинации (мейоз, кроссинговер, оплодотворение, популяционные структуры и т. д.). Селектогенный характер и прогрессивность этих изменений ясны из сказанного выше.

Наряду с совершенствованием параллельного гомеостата на ранних этапах эволюции возникает и затем совершенствуется последовательный гомеостат. Это уже механизм индивидуальной, а не групповой ультрастабильности, повышающий вероятность выживания в изменчивых условиях каждой отдельной особи. Поэтому появление и развитие соответствующих свойств должно было поддерживаться отбором. Такими свойствами оказались высокая и разнообразная индивидуальная активность и способность быстро реагировать на неблагоприятные изменения сменой, хотя бы и случайной, способов своего поведения. Другими словами, развитие последовательного гомеостата требует быстрого совершенствования эффекторных систем организма и органов чувств и ведёт к увеличению его сложности, и в то же время целостности (дифференциация и интеграция организма). В результате повышается индивидуальная устойчивость в изменчивых условиях, т. е. автономность по отношению к ним. Таким образом, развитие свойств последовательного гомеостата сопровождается всеми основными атрибутами прогрессивной эволюции. Можно сделать вывод, что этот процесс представляет собой сущность многих этапов морфофункционального прогресса. Выше было показано, что причиной прогрессивных изменений и здесь оказывается естественный отбор.

При всей своей прогрессивности последовательный гомеостат обладает существенными недостатками. Действительно, затраты на построение и функционирование организма, способного к многообразной активности, весьма велики, а вероятность отыскания оптимального способа поведения в допустимое время при случайном поиске невелика. Поэтому последовательный гомеостат быстро дополняется так называемым абсолютным регулятором. Под абсолютным регулированием понимается способность системы к закономерному, а не случайному адаптивному ответу на неблагоприятное воздействие (Эшби, 1959). Закономерное адаптивное поведение возможно при наличии информации о неблагоприятном факторе, о способах защиты от него и о явлениях, предшествующих ему. Последние используются в качестве сигналов, позволяющих организму заблаговременно принять нужные меры. Примером наиболее универсальных сигналов грозящей опасности могут служить ощущения боли, голода, холода и т. д.

Информация, необходимая для деятельности абсолютного регулятора, добывается так же, как и любая другая информация, — с помощью поиска и отбора (запоминания) подходящих вариантов поведения. Системы, обеспечивающие отбор информации, к моменту появления абсолютного регулятора уже существовали (параллельный гомеостат, с помощью которого добывается наследуемая, запоминаемая в генотипе, информация, и последовательный гомеостат, источник индивидуального опыта). Таким образом, информация добывается методом проб и ошибок. Правда, накопленный опыт позволяет организовывать эти пробы в соответствии с уже имеющейся информацией о вероятности благополучного результата того или иного действия в определённых условиях. Таким образом, поиск оказывается не совсем случайным, но он остаётся поиском, методом проб и ошибок, сопряжённым с риском гибели — неизбежной платой за информацию.

Добытая с таким трудом информация, попадая в абсолютный регулятор, позволяет организму и популяции уже безошибочно приспособляться к изменениям условий. При этом целенаправленная адекватная реакция может повторяться неограниченное число раз (конечно, до тех пор, пока не изменится соотношение между данным неблагоприятным фактором, его сигналом и способом защиты от него).

Развитие абсолютного регулятора сопровождается совершенствованием систем, ответственных за приём информации от среды, её переработку и передачу сигналов эффекторам, и резким увеличением объёма памяти. Одним из основных результатов развития способности к абсолютному регулированию было возникновение и совершенствование нервной системы, в особенности центральных её отделов. Прогрессивный характер абсолютного регулятора очевиден так же, как и селектогенность его развития: его деятельность обеспечивает быструю и эффективную адаптацию и резко повышает вероятность выживания организма в постоянно изменяющихся условиях.

Один из путей усиления абсолютного регулятора заслуживает особого рассмотрения. Речь идет о надгаметных связях (Кремянский, 1969), называемых также сигнальной наследственностью. Надгаметные связи проявляются в непосредственном, минуя гаметы, обмене информацией между особями одного и последовательных поколений. Скорость такого обмена несравнима со скоростью обмена генами, и при развитых надгаметных связях каждой особи оказывается доступным огромное количество информации, накопленной особями вида в течение ряда последовательных поколений. В результате резко возрастает мощность абсолютного регулятора, и ошибочное поведение, влекущее за собой преждевременную гибель особи, оказывается неизбежным, главным образом, в тех случаях, когда организм оказывается в условиях новых не только для него, но и для всего вида.

Поле деятельности отбора и скорость биологической эволюции (перестройки генофонда) резко сокращается, и система постепенно освобождается от ограничений, накладываемых на нее основными биологическими закономерностями. Впоследствии, когда объём накопленной информации позволит создавать модели организма, мысленные или вещественные, испытание новых условий на этих моделях, а не на самих организмах, позволит ещё более снизить неизбежную смертность в пререпродуктивный и репродуктивный период. После этого отбор становится несущественным фактором, биологическая эволюция тормозится, а сама система, выйдя из сферы действия основных биологических закономерностей, превращается из биологической в социальную. Прогрессивность этого изменения не требует доказательств. Его адаптивность (снижение смертности) также очевидна. Можно оказать, что естественный отбор, обеспечивший возникновение и прогрессивную эволюцию биологических систем, в конце концов приводит к отрицанию их биологического характера, а тем самым и к отрицанию самого себя.

Итак, морфофункциональный прогресс в период возникновения жизни оказывается связанным с возникновением параллельного гомеостата. Дальнейшая прогрессивная эволюция сопровождалась совершенствованием параллельного гомеостата и, кроме того, развитием последовательного гомеостата и абсолютного регулятора. Превращение биологической системы в социальную обусловило скачкообразное усиление абсолютного регулятора, вызванное резким расширением надгаметных связей. Все эти изменения качественно различны, но их объединяет нечто общее: все они достигаются разными способами усиления регуляторных функций. Именно поэтому увеличение мощности регулятора было предложено в качестве критерия морфофункционального прогресса (Пономаренко, 1966; Расницын, 1966, 1969).

Выше было показано, что прогрессивные изменения, в частности совершенствование регуляторных способностей живых систем, в изменчивых условиях адаптивны и должны поддерживаться отбором. Поскольку условия на Земле всегда изменчивы, этот вывод находится в противоречии с общеизвестным фактом, что эволюция далеко не всегда прогрессивна, а может быть и прямо регрессивной. Дело здесь в том, что изменчивость условий — величина более субъективная, чем объективная. Она определяется не столько амплитудой колебаний того или иного фактора, сколько влиянием этих изменений на организм или популяцию. Это влияние чётко связано со сложностью, так

как сложная система сама то себе гораздо легче повреждается различными воздействиями. Усиление регулятора всегда связано с усложнением, а следовательно, и с увеличением изменчивости среды, так как для более сложной системы оказываются важными такие факторы и изменения, которые менее сложная система просто не замечает. Поэтому отбор допускает только такое усиление регулятора, которое обеспечивает опережающий рост регуляторных способностей организма и популяции по отношению к изменениям среды. Если же при усложнении разнообразие условий растет быстрее, чем мощность регулятора, а при упрощении — быстрее падает, то отбор будет способствовать упрощению, т. е. регрессу. Фактически эволюция идёт в том направлении, при котором соотношение между разнообразием среды и мощностью регулятора изменяется в пользу регулятора. Это значит, что отбор на устойчивость в изменчивых условиях, ответственный за морфофункциональный прогресс, в равной степени может вызвать и регрессивную эволюцию. Специфической формы отбора, обуславливающей прогрессивную эволюцию, видимо, не существует.

Итак, третья, по схеме В.С. Вишаренко, группа трудностей теории прогрессивной эволюции, по-видимому, может быть решена при использовании регуляторных функций в качестве критерия прогресса.

К последней, четвертой группе, В.С. Вишаренко относит трудности объяснения причин и механизмов прогрессивной эволюции. Выше были приведены соображения, которые, как нам кажется, позволяют сделать вывод о том, что морфофункциональный прогресс имеет селектогенную природу и возникает в результате отбора наиболее устойчивых организмов и групп в изменяющихся условиях. Что касается приводимых В.С. Вишаренко высказываний Райта (Wright, 1964), которому не удалось обнаружить механизмов, способных переводить группу с одного "адаптивного пика" на другой, то они имеют лишь косвенное отношение к прогрессивной эволюции. Для последней более характерно не изменение адаптивной зоны, а расширение её. Первые земноводные, использовавшие сушу для отдыха, а питавшиеся и размножавшиеся в воде (Шмальгаузен, 1964), едва ли были намного более прогрессивны, чем породившие их кистеперые. Прогрессивной была дальнейшая их эволюция.

Впрочем, и в отношении проблемы смены адаптивных зон возражения Райта не могут быть приняты. Эволюционный ландшафт, по мнению Симпсона (1948), больше напоминает волнующееся море, чем застывший пейзаж. Поэтому разные адаптивные пики, бóльшую часть времени изолированные друг от друга, иногда соединяются "мостиками", по которым популяции могут переходить из одной адаптивной зоны в другую. Так, перенаселённость пресных водоемов могла сделать для предков земноводных временный выход на сушу более благоприятным, чем постоянное пребывание в воде. Не следует также думать, что в стабильных условиях отбор всегда имеет центростремительное направление, сужая адаптивную зону вокруг оптимума. Напротив, повышение плотности и зависимой от неё смертности в центре зоны создает статистически одинаковые условия существования в любой точке адаптивной зоны (Расницын, 1969) и стимулирует попытки расширения границ последней вплоть до перехода на соседние пики.

Таким образом, трудности теории прогрессивной эволюции, по-видимому, преодолимы. Во всяком случае скептическое отношение к этой проблеме кажется неоправданным, и не исключено, что стройная теория прогресса будет создана в сравнительно короткое время.

Литература

Вишаренко В.С. 1969. О некоторых трудностях теории арогенеза // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпоз. Л. С.47–50.

Заморский А.Д. 1969. Полимеризация систем как условие прогресса // Проблемы прогрессивно-

го развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпоз. Л. С.7–11.
Кремянский В.И. 1969. Структурные уровни живой материи. М.: Наука. 295 с.
Миклин А.М. 1969. Информационный критерий высоты организации и прогрессивного развития живого // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпоз. Л. С.82–86.
Пономаренко А.Г. 1966. Развитие регулирующей способности живых организмов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. № 3 С.150.
Пономаренко А.Г. 1969. О некоторых критериях прогрессивного развития в живой природе // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпоз. Л. С.90–93.
Расницын А.П. 1966. Увеличение мощности регулятора как критерий прогресса // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. № 3. С.149–150.
Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.
Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: изд-во иностр. лит. 358 с.
Тейар де Шарден П. 2001. Феномен человека. М.: Устойчивый мир. 232 с.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 407 с.
Шмальгаузен И.И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 272 с.
Яблоков А.В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе // Н.Н. Воронцов (ред.). Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, Сиб. отд. Т.1. С.98–115.
Уодингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены. М.: Мир. С.11–38.
Эшби У.Р. 1959. Введение в кибернетику. М.: изд-во иностр. лит. 432 с.
Эшби У.Р. 1964. Конструкция мозга. М.: Мир. 398 с.
Wright S. 1964. Evolution Organic // Encyclopedia Britanica. Vol.13.

4. Биологическое разнообразие и его динамика

4.1. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого

Оценка разнообразия локальных фаун прошлого имеет важное значение для сравнения разновозрастных фаун, для изучения динамики разнообразия и заключений о биологическом прогрессе группы. С другой стороны, эта оценка необходима для прогнозирования эффективности поисков представителей новых таксонов той же группы в исследуемых местонахождениях. Однако авторам не известно никаких более или менее точных способов определения богатства фауны, помимо чисто интуитивных.

Тем не менее, некоторые количественные закономерности распределения видов в имеющихся выборках (коллекциях) из древних фаун могут, по нашему мнению, помочь в установлении самих ориентировочных значений возможного числа тех или иных таксонов, составлявших фауну окрестностей исследуемого местонахождения. Основная из таких закономерностей — распределение таксонов, представленных в нашей выборке, по частотам. Эти частоты дают характерную кривую (рис. 1), напоминающую в одних случаях экспоненту, в других, — логистическую кривую или половину кривой нормального распределения, но не являющуюся, по-видимому, ни одной из них. В частности, логарифмирование абсциссы, ординаты или их обеих не меняет характера этих кривых: ни один перегиб их не исчезает.

В правой части кривые распределения частот, очевидно, пересекаются с осью абсцисс, и абсцисса точки пересечения должна соответствовать числу таксонов в фауне. Однако имеющиеся данные обычно слишком немногочисленны и дают слишком большой разброс, чтобы по ним непосредственно определять положение этой точки и объём фауны. Поэтому пришлось обратиться к кумуляте этой кривой, отражающей закономерность процесса роста числа таксонов, присутствующих в случайной выборке из исследуемой фауны (т. е. в коллекции, собранной в данном местонахождении) при увеличении размера выборки (рис. 2).

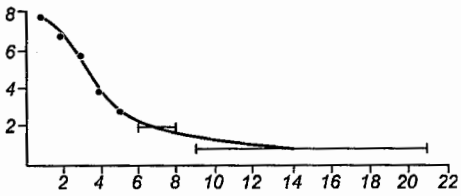


Рис. 1. Распределение частот родов Symphyta в местонахождении Михайловка. По оси абсцисс отложены порядковые номера таксонов, расположенных по убывающей частоте, по оси ординат — число экземпляров, которым представлен каждый род.

Получить кумуляту можно несколькими способами. Прежде всего, если из одной точки сделано несколько независимых сборов, можно нанести на график зависимость между размером сбора и числом видов в нем, используя при этом и комбинации разных сборов. Однако таких данных часто бывает слишком мало, и график получается очень неровным.

Чтобы получить более удобные для дальнейшего использования результаты, лучше воспользоваться одним из двух других способов, позволяющих построить модель кумуляты в пределах, ограниченных максимальной выборкой, равной величине всей коллекции, собранной из исследуемого местонахождения. Например, можно взять соответствующее величине коллекции число карт, обозначить на каждой из них название

Расницын А.П, Пономаренко А.Г. 1967. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого // Палеонтол. журн. № 3. С.98–105.

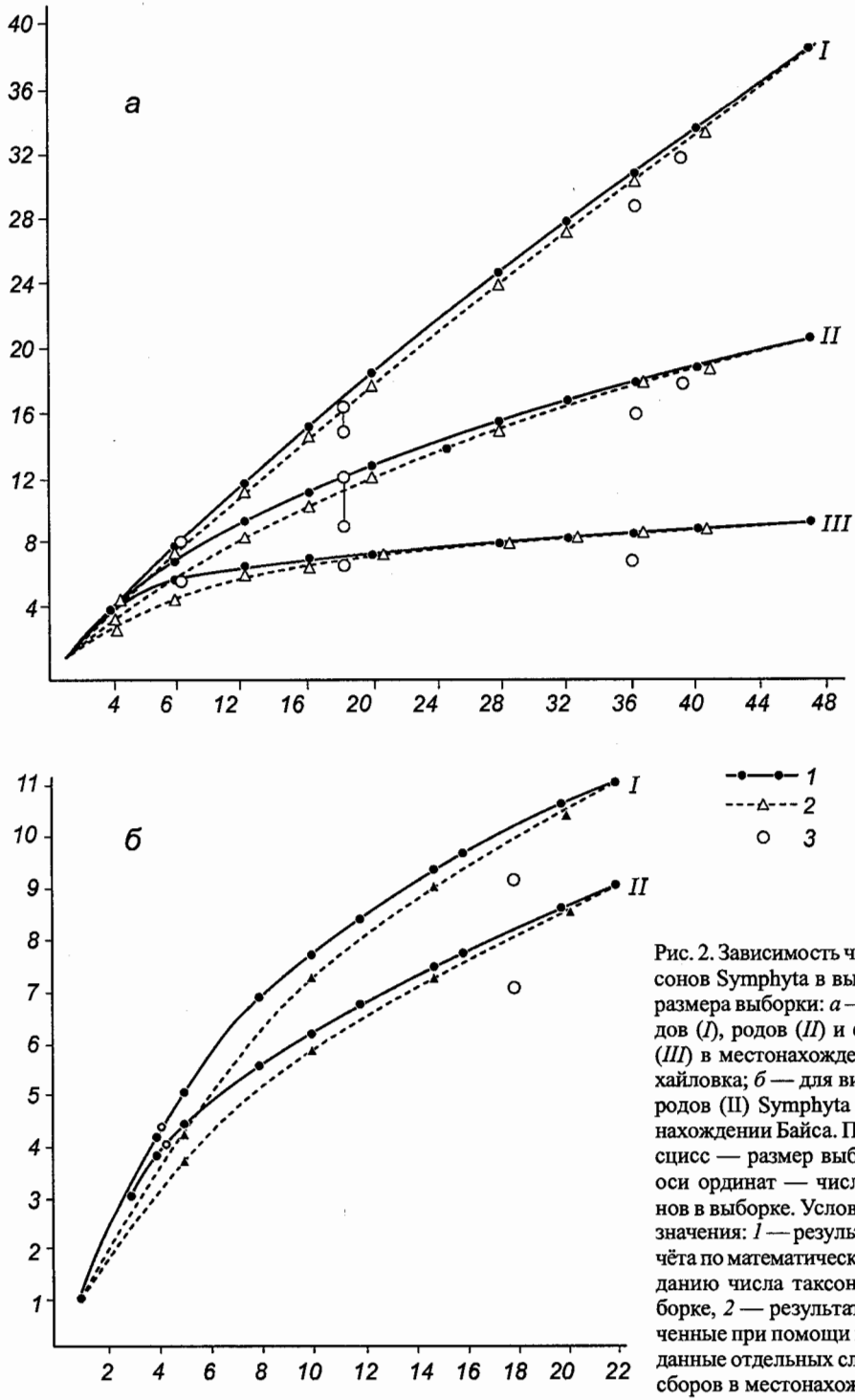


Рис. 2. Зависимость числа таксонов Symphyta в выборке от размера выборки: *а* — для видов (*I*), родов (*II*) и семейств (*III*) в местонахождении Михайловка; *б* — для видов (I) и родов (II) Symphyta в местонахождении Байса. По оси абсцисс — размер выборки, по оси ординат — число таксонов в выборке. Условные обозначения: *1* — результаты расчёта по математическому ожиданию числа таксонов в выборке, *2* — результаты, полученные при помощи карт, *3* — данные отдельных случайных сборов в местонахождении.

вида, рода и т. д., так, чтобы каждому экземпляру в сборе соответствовала своя карта. Затем, тщательно перетасовав, многократно раскладывать их пачками, например по 4, 8, 12, 16 и т. д. штук, записывая каждый раз, сколько видов (родов) представлено в каждой пачке. Усредняя результаты по выборкам одинакового размера, можно получить плавную кривую зависимости числа видов (родов) от размера выборки.

Другой способ построения модели кумуляты — математический, требующий наименьшей затраты времени. В этом случае прежде всего выписываются частоты всех видов в исследуемой коллекции. В конкретном случае, для видов Symphyta из местонахождения в Михайловке (юра Каратау), они имеют следующий вид:

$4/47 + 3/47 + 2/47 \cdot 3 + 1/47 \cdot 34 = 1$

(в числителе — количество экземпляров данного вида в коллекции, в знаменателе — общее число определённых до вида экземпляров в коллекции, множители при дробях — число видов, имеющих данную частоту). Предполагаем, что эти частоты соответствуют вероятностям встречи каждого вида в выборке, содержащей всего один отпечаток. При увеличении размера выборки эти вероятности пропорционально увеличиваются. В выборках, меньших 12, ни один вид не имеет вероятности встречи, достигающей единицы. При 20 отпечатках в выборке математическое ожидание встречи первых двух видов уже будет превосходить единицу: $4/47 \cdot 20 > 1$ и $3/47 \cdot 20 > 1$. Суммарное математическое ожидание их будет равно $(4/47 + 3/47) \cdot 20 \approx 3$, следовательно, в выборке, состоящей из 20 отпечатков, первые два вида будут представлены в среднем тремя отпечатками, а остальные 18 — не более чем семнадцатью, следовательно, в выборке из 20 отпечатков будет представлено не более 19 видов. В выборке из 35 отпечатков уже пять первых видов будут иметь математическое ожидание встречи >1, а их суммарное математическое ожидание будет равно $(4/47 + 3/47 + 2/47 \cdot 3) \cdot 35 = 9{,}7$, и общее число видов, вероятно, не более $35 - (9{,}7 - 5) \approx 30$. В действительности эти максимальные

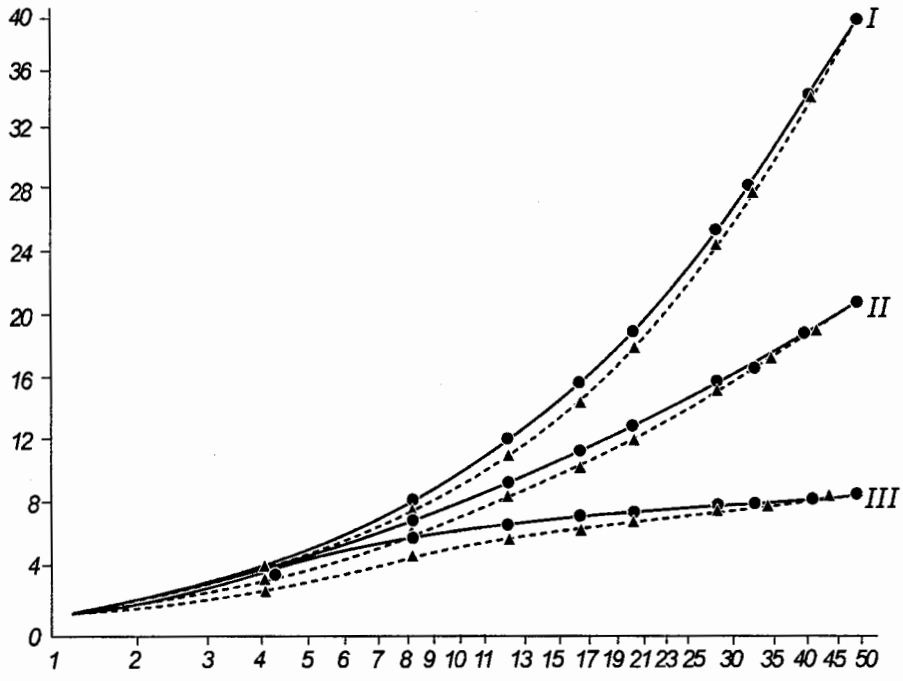


Рис. 3. То же, что на рис. 2а, но шкала по оси абсцисс логарифмическая.

значения лишь немного (и преимущественно в начальной части кривой) превосходят результаты, полученные двумя первыми способами; в общем же все три способа достаточно хорошо согласуются друг с другом.

Для использования полученной кривой в наших целях важно разобраться в её природе. А.А. Любищев (1958), строивший такие кумуляты эмпирически на основании многочисленных сборов современных насекомых (Coleoptera, Halticinae), считает их логарифмическими, хотя и по его собственным данным кривые существенно отличаются от логарифмической кривой. Полученные же на палеонтологическом материале результаты ещё сильнее отличаются от логарифмической кривой (рис. 3). Более сильное отклонение наших кривых от логарифмической, по сравнению с полученными Любищевым, может быть в будущем удастся связать с более равномерным спектром частот видов, большей репрезентативностью палеонтологических сборов наземных насекомых.

При кошении современных насекомых огромное значение для частоты выловленных видов имеют их экология и даже мелкие детали их поведения, так что нередко многочисленные в действительности виды в сборах оказываются крайне редкими. В палеонтологическое же захоронение попадают, по крайней мере среди перепончатокрылых, любые летающие формы — всё, что может попасть из воздуха в водоём. Поэтому частоты видов в палеонтологических сборах будут ближе к истинным (хотя, конечно, не будут им равны), чем при сборах современных насекомых. Исключение составляют среди перепончатокрылых, пожалуй, только муравьи, попадающиеся в третичных местонахождениях непропорционально часто.

Как мы видели выше, кумулята не является логарифмической кривой. Исходя из того, что число видов, обитающих на данной территории, ограничено, это должна быть какая-то асимптотическая кривая. Она более удобна для нас, чем кривая распределения частот видов, поскольку положение асимптоты можно определить легче и, вероятно, точнее, чем положение точки пересечения кривой распределения с осью координат.

Для определения асимптоты кумуляты необходимо знать её уравнение, а для этого — уравнение кривой распределения. Однако попытка отыскать точное уравнение кумуляты кажется нам бессмысленной ввиду следующего обстоятельства. Виды оказывают тем большее влияние на форму кривой, чем больше их частота, так что чрезвычайно редкие виды не отражаются на ней, даже если число их велико. Поскольку частота видов и в палеонтологических сборах зависит не только от общей численности, которая сама по себе, вероятно, не может быть ниже какого-то минимального значения, но и от других факторов, мы, по-видимому, принципиально не может установить нижнего предела частот видов. А без этого точное уравнение, устанавливающее положение асимптоты кумуляты и, следовательно, число видов в фауне, получить также невозможно; можно лишь установить вероятный нижний предел числа видов, приблизительно описав кумуляту каким-либо асимптотическим уравнением. При этом ценность минимума в качестве объективного, хотя и приблизительного критерия разнообразия фауны уменьшается не слишком сильно — предположение, что число очень редких видов не будет слишком большим по сравнению с более частыми, едва ли является совершенно необоснованным.

Из числа асимптотических кривых в качестве модели кумуляты были изучены, во-первых, кривая с экспоненциальным приближением к асимптоте, описывающаяся уравнением

$$\frac{M - m_n}{M - m_{n+k}} = \frac{M - m_{n+k}}{M - m_{n+2k}},$$

где M — число таксонов в фауне, а m_n, m_{n+k} и m_{n+2k} — число таксонов в выборках, соответственно по n, $n + k$ и $n + 2k$ отпечатков, т.е. отличающихся на равное их число; во-вторых, ветвь гиперболы четвёртого квадранта с уравнением

$$\frac{n}{m_n}\cdot(M-m_n)=\frac{n+k}{m_{n+k}}(M-m_{n+k}).$$

Отсюда, в случае экспоненты

$$M=\frac{(m_{n+k})^2-m_n\cdot m_{n+2k}}{2m_{n+k}-(m_n+m_{n+2k})}, \quad (1)$$

а для гиперболы

$$M=\frac{k\cdot m_n\cdot m_{n+k}}{(n+k)\cdot m_n-n\cdot m_{n+k}} \quad (2)$$

Результаты расчётов по уравнениям (1) и (2) приведены в табл. 1.

По материалам каждой из двух изученных коллекций (Каратау, Михайловка, верхняя или средняя юра и Забайкалье, Байса, нижний мел?) произведены вычисления отдельно по видам и родам, а для Михайловки — и по семействам. В каждом случае взято по два исход-

Таблица 1.

Расчёт разнообразия локальных фаун Hymenoptera*

Место-нахождения	Таксоны	Модель	Метод расчета							
			по картам				по математическому ожиданию			
			m	M	m	M	m	M	m	M
Михайловка	Виды	гипербола	$m_{20}=18{,}1$ $m_{32}=27{,}4$	190	$m_{28}=24{,}5$ $m_{40}=33{,}5$	250	$m_{20}=19$ $m_{32}=28{,}2$	150	$m_{28}=25{,}2$ $m_{40}=34$	190
		экспонента	$m_8=7{,}7$ $m_{20}=18{,}1$ $m_{32}=27{,}4$	110	$m_{16}=15{,}2$ $m_{28}=24{,}5$ $m_{40}=33{,}5$	300	$m_8=8$ $m_{20}=19$ $m_{32}=28{,}2$	75	$m_{16}=15{,}6$ $m_{28}=25{,}2$ $m_{40}=34$	130
	Роды	гипербола	$m_{20}=12{,}8$ $m_{32}=16{,}7$	34	$m_{28}=15{,}4$ $m_{40}=19$	42	$m_{20}=13{,}1$ $m_{32}=16{,}9$	33	$m_{28}=15{,}7$ $m_{40}=19$	37
		экспонента	$m_8=6{,}3$ $m_{20}=12{,}8$ $m_{32}=16{,}7$	23	$m_{16}=10{,}2$ $m_{28}=15{,}4$ $m_{40}=19$	27	$m_8=7{,}4$ $m_{20}=13{,}1$ $m_{32}=16{,}9$	24	$m_{16}=11{,}4$ $m_{28}=15{,}7$ $m_{40}=19$	30
	Семейства	гипербола	$m_{20}=7{,}6$ $m_{32}=8{,}3$	11	$m_{28}=7{,}9$ $m_{40}=8{,}7$	12	$m_{20}=7{,}7$ $m_{32}=8{,}4$	10	$m_{28}=7{,}9$ $m_{40}=8{,}7$	10
		экспонента	$m_8=4{,}7$ $m_{20}=7{,}6$ $m_{32}=8{,}3$	9	$m_{16}=6{,}4$ $m_{28}=7{,}9$ $m_{40}=8{,}7$	10	$m_8=6$ $m_{20}=7{,}7$ $m_{32}=8{,}4$	9	$m_{16}=6{,}4$ $m_{28}=7{,}9$ $m_{40}=8{,}7$	9
Байса	Виды	гипербола	$m_5=4$ $m_{15}=9$	24	$m_{10}=7{,}2$ $m_{20}=10{,}3$	18	$m_5=4{,}9$ $m_{15}=9{,}1$	16	$m_{10}=7{,}6$ $m_{20}=10{,}5$	17
		экспонента	$m_5=4$ $m_{10}=7{,}2$ $m_{15}=9$	13	$m_{10}=7{,}2$ $m_{15}=9$ $m_{20}=10{,}3$	34	$m_5=4{,}9$ $m_{10}=7{,}6$ $m_{15}=9{,}1$	11	$m_{10}=7{,}6$ $m_{15}=9{,}1$ $m_{20}=10{,}5$	30
	Роды	гипербола	$m_5=3{,}5$ $m_{15}=7{,}2$	14	$m_{10}=5{,}9$ $m_{20}=8{,}5$	15	$m_5=4{,}3$ $m_{15}=7{,}4$	12	$m_{10}=6{,}2$ $m_{20}=8{,}5$	14
		экспонента	$m_5=3{,}5$ $m_{10}=5{,}9$ $m_{15}=7{,}2$	9	$m_{10}=5{,}9$ $m_{15}=7{,}2$ $m_{20}=8{,}5$	∞	$m_5=4{,}3$ $m_{10}=6{,}2$ $m_{15}=7{,}4$	10	$m_{10}=6{,}2$ $m_{15}=7{,}4$ $m_{20}=8{,}5$	21

* Условные обозначения см. в тексте.

ных значения n (в начале и в середине известной части кумуляты) и для каждого n, $n + k$, $n + 2k$ получены по два значения m при помощи описанных выше методов.

Анализ таблицы показывает, что результаты, полученные с использованием экспоненты, изменяются с изменением n значительно сильнее, чем в случае использования гиперболы. Это свидетельствует о том, что форма кумуляты ближе к гиперболической, чем к экспоненциальной, т. е. гипербола является более удачной моделью кумуляты. Это вполне понятно, поскольку экспонента предполагает постоянную скорость исчерпывания фауны, т. е. при увеличении выборки на постоянное число экземпляров количество видов, оставшихся не найденными, уменьшается в постоянное число раз. Скорость приближения гиперболы к асимптоте, наоборот, постоянно уменьшается; то же самое характерно, по-видимому, для процесса постепенного исчерпывания разнообразия фауны.

Далее, использование карт для получения m приводит иногда к несколько большей зависимости m от n, чем при использовании математического метода, хотя теоретически последний кажется менее надежным. Действительно, в том случае, когда исследуется кумулята, уже на известном нам отрезке приближающаяся к асимптоте, математический метод, который при использовании гиперболы всегда даёт несколько меньшие значения M, чем метод карт, приводит к очевидному занижению разнообразия фауны (см. данные по семействам Symphyta в Михайловке). По-видимому, последний метод всё же является более точным, как это и следует из теоретических предпосылок.

Что касается выбора значений n, полученные результаты не позволяют ещё судить о том, какие из этих значений дают более точные результаты. Однако поскольку начальная область кумуляты всегда менее надёжна, и именно здесь наблюдаются наибольшие расхождения между кумулятами, построенными разными методами, вероятно, лучше всего использовать вторую половину доступной нам части кумуляты.

Полученные описанным способом значения объёма локальной фауны можно использовать, например, для сравнения друг с другом в целях изучения динамики разнообразия группы. Однако при этом, особенно при сравнении с современными фаунами, нужно всегда помнить, что именно отражают результаты расчётов. Прежде всего, это ориентировочные данные, и без дополнительных исследований масштабы вероятных ошибок могут лишь предполагаться. Во-вторых, расчёты указывают на вероятный минимум разнообразия, так как очень редкие виды ими не могут быть учтены. Поэтому полученные результаты скорее всего занижают разнообразие фауны. Величину этого занижения можно будет представить себе, вероятно, только после изучения кривых распределения частот таксонов в очень полно исследованных фаунах. Наиболее благоприятными в этом отношении представляются морские беспозвоночные, особенно группы, богатые низшими таксонами. Эти животные вообще являются, по-видимому, наилучшей моделью для проверки всех высказанных здесь положений.

Наконец, нужно иметь в виду, что результат математической обработки в сильнейшей степени зависит от характера исходного материала. Прежде всего, он будет указывать число таких видов, родов и т. д. в фауне, какими их представляет исследователь, но отнюдь не число настоящих видов. В частности, видовое разнообразие многих групп насекомых будет занижено по сравнению с истинным, поскольку виды насекомых часто различаются по таким признакам, которые палеоэнтомолог увидеть не в состоянии (строение гениталий, окраска, тонкие детали скульптуры, опушение т. д.). Точно также локальная фауна, выборкой из которой исследователь считает имеющуюся у него коллекцию, может не соответствовать тому понятию локальной фауны, которое этот исследователь имеет в виду: если слои, из которых взята выборка, не вполне однородны, если остались незамеченными фациальные, а тем более климатические изменения условий существования исследуемых организмов, результат будет отражать фактически разнообразие нескольких фаун. Фауны, в которых собраны коллекции ископаемых организмов, вообще

не вполне соответствуют современным локальным фаунам из-за того, что эти выборки отражают состояние фауны, усреднённое по чрезвычайно большому промежутку времени. В противоположность им, сборы современных организмов отражаю фактически мгновенные состояния фауны со всеми случайными отклонениями от нормы, причём этот снимок часто получается менее объективным из-за большой выборочности сбора, из-за того, что вероятность добычи современного организма обычно гораздо больше зависит от его экологии, чем при сборах палеонтологических коллекций.

Главное же условие, предъявляемое любому материалу, используемому для математической обработки, — его репрезентативность, отсутствие предварительного отбора. Полевые сборы должны быть совершенно равномерными, лучше всего на определённой площади собрать все остатки удовлетворительной сохранности, а затем весь определимый материал необходимо обработать, и только после этого можно приступать к математической обработке результатов.

Помимо использования в теоретических исследованиях, оценка разнообразия вымершей фауны может иметь и прямой практический выход, позволяя прогнозировать эффективность дальнейших сборов в изученном местонахождении. В этом случае требования, предъявляемые к обрабатываемому материалу, будут меньшими; необходимо, по-видимому, выполнение одного лишь условия — отсутствие предварительного отбора образцов, т. е. репрезентативность выборки.

Математический аппарат прогнозирования достаточно прост. Если нам нужно определить число k образцов, которые необходимо собрать дополнительно сверх n, уже имеющихся в нашей коллекции, чтобы найти ещё $(m_{n+k} - m_n)$ новых для местонахождения таксонов (т. е. чтобы вместо m_n, уже собранных видов, получить m_{n+k} их), то в случае гиперболы

$$k = n\left(\frac{m_{n+k}}{m_n}\cdot\frac{M - m_n}{M - m_{n+k}} - 1\right) \tag{3}$$

Положив $m_{n+k} - m_n = a$, уравнение (3) можно упростить до

$$k = \frac{a \cdot n \cdot M}{m_n \cdot (M - m_n - a)} \tag{3а}$$

Если выбрана лишь малая часть фауны и требуется определить, как быстро может быть найдено небольшое число новых таксонов, т. е. $M >> m_n + a$, то уравнение принимает вид

$$k \approx \frac{a \cdot n}{m_n} \tag{4}$$

Если же нужно прогнозировать объём сбора, который будет включать определённый процент полной фауны, т.е. если вместо $m_{n+k} - m_n$ задаётся

$$\frac{m_{n+k}}{M} = b, \text{ то } k = \frac{(b \cdot M - m_n)}{(1-b) \cdot m_n} \tag{5}$$

Например, чтобы в Михайловке найти ещё один вид Symphyta, нужно дополнительно собрать согласно (4) всего около 1 · 47 / 39 = 1,2 отпечатка представителей этой группы. Для родов, у которых $M \approx 40$, уравнение (4) не подходит, так как собрано уже около половины предполагаемого числа родов. Поэтому для отыскания ещё одного рода нужно собрать

$$k = \frac{1 \cdot 47 \cdot 40}{21(40 - 21 - 1)} \approx 5$$

отпечатков, но чтобы найти ещё 10 родов, нужна дополнительная коллекция из

$$k = \frac{10 \cdot 47 \cdot 40}{21 \cdot (40 - 21 - 10)} \approx 100$$

отпечатков. Учитывая, что один отпечаток Symphyta приходится обычно на 200 отпечатков других насекомых, для этого необходимо собрать в Михайловке более 20 000 насекомых — задача в настоящее время явно нереальная.

Найти одно новое семейство несколько легче; для этого необходимо собрать около

$$k = \frac{1 \cdot 47 \cdot 12}{9 \cdot (12 - 9 - 1)} \approx 30$$

отпечатков, т. е. ещё около 600 насекомых, а два новых семейства получить практически нереально:

$$k = \frac{2 \cdot 47 \cdot 12}{9 \cdot (12 - 9 - 2)} \approx 120$$

Далее, в Байсе собрано, по-видимому, около половины всех видов (M положим равным 20) и родов ($M \approx 15$); чтобы собрать 90% видов фауны, должно быть собрано ещё

$$k = \frac{(0{,}9 \cdot 20 - 11) \cdot 22}{(1 - 0{,}9) \cdot 11} \approx 140$$

отпечатков, т. е. в 6 раз больше, чем собрано. Для сбора 90% родов нужна несколько меньшая коллекция:

$$k = \frac{(0{,}9 \cdot 15 - 9) \cdot 22}{(1 - 0{,}9) \cdot 11} \approx 110$$

отпечатков, "всего" в 5 раз больше того, что уже есть в коллекциях института (в Байсе уже собрано более 3 000 отпечатков насекомых).

Впрочем, пользуясь таким методом для прогнозирования продуктивности будущих экспедиций, нужно помнить, что предлагаемая методика, вероятно, несколько занижает объём фауны, и, следовательно, при анализе эффективности поисков определённого числа новых таксонов она может несколько преувеличивать необходимый объём работ, а в случае, когда речь идёт о сборе определённого процента всех существовавших в фауне таксонов, будет его преуменьшать.

В заключение пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность сотруднику Института экономики Академии наук СССР Г.М. Хованову, взявшему на себя труд проверить математическую корректность изложенных выше соображений.

Литература

Любищев А.А. 1958. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе: изд-во АН КиргССР. 167 с.

4.2. Уточнённый метод оценки разнообразия локальных фаун

Предложенный в статье А. Г. Пономаренко и А. П. Расницына (1967) метод оценки общего числа видов (родов, семейств), образующих данную локальную фауну, по выборке из этой фауны основан на предположении, что распределение частот видов в выборке более или менее соответствует распределению частот в генеральной совокупности. Надёжность такого метода, естественно, не слишком велика, тем более что он требует данных по двум выборкам существенно разного размера из одной фауны. При этом надёжность данных по распределению частот видов в малой выборке оказывается особенно низкой. Все это заставило авторов искать способы уточнения методики расчёта объёма фауны.

Возможность такого уточнения и одновременно упрощения метода даёт известное уравнение Р. Макартура (McArthur, 1957), описывающее распределение численности видов какой-либо группы животных в конкретном биоценозе:

$$N_r = \frac{N}{M} \cdot \sum_{i=1}^{r} \frac{1}{M - i + 1}, \qquad (1)$$

где N — суммарная численность всех видов фауны, M — число этих видов, N_r — численность r-го редкого вида, т. е. вида, занимающего r-е место в ряду всех видов данной фауны, если эти виды расположить в порядке возрастания их численности; таким образом, N_1 — численность самого редкого вида, N_M — самого частого.

Уравнение Макартура выводится теоретически при условиях, что: 1) положение видов в ряду с течением времени не изменяется, т. е. номер каждого вида r остается постоянным, 2) доступные для данной группы местообитания используются более или менее полностью и 3) экологические ниши не перекрываются слишком сильно. Кроме того, самим Макартуром было показано, что его уравнение хорошо описывает распределение современных птиц, а Л. Ван Вален (Van Valen, 1964) продемонстрировал то же самое на вымерших млекопитающих. Общие теоретические предпосылки распределения Макартура кажутся приложимыми к видам самых различных групп животных и, кроме того, не только к видам, но и к любым другим таксонам при условии их сравнимости с экологической точки зрения. Поэтому нам кажется оправданной попытка использовать уравнение Макартура для упрощения и уточнения метода оценки разнообразия локальных фаун.

Для решения поставленной задачи необходимо определить зависимость между общим числом видов фауны, обозначаемым через M, размером выборки, равным n экземплярам, и числом видов (родов и т. д.), представленных в этой выборке, равным m. Для этого выразим m через разность между общим числом видов M и числом видов, не попавших в выборку:

$$m = M - \sum_{r=1}^{M} (1 - p_r)^n$$

где p_r — частота r-го вида, т. е.

$$p_r = \frac{N_r}{N} = \frac{1}{M} \cdot \sum_{i=1}^{r} \frac{1}{M - i + 1}$$

Отсюда

Расницын А.П., Хованов Г.М. 1972. Уточнённый метод оценки объёма локальных фаун // Палеонтол. журн. № 3. С.162–167

$$m = M - \sum_{r=1}^{M}\left(1 - \frac{1}{M}\sum_{i=1}^{r}\frac{1}{M-i+1}\right)^{n}. \qquad (2)$$

Если M велико, то замена суммы, стоящей в скобках, интегралом даёт небольшую относительную ошибку:

$$\sum_{i=1}^{r}\frac{1}{M-i+1} \approx \ln\frac{M}{M-r+1}\left(1 \le r \le M\right).$$

Подставляя это выражение в (2), имеем:

$$m \approx M - \sum_{r=1}^{M}\left(1 - \frac{1}{M}\ln\frac{M}{M-r+1}\right)^{n}.$$

Если M велико, мы можем использовать равенство $(1+x)^n \approx e^{xn}$

$$m \approx M - \sum_{r=1}^{M} e^{-\frac{n}{M}\ln\frac{M}{M-r+1}} = M - \sum_{r=1}^{M}\left(\frac{M}{M-r+1}\right)^{-\frac{n}{M}}.$$

Заменяя $M - r + 1$ на x и переходя от суммирования к интегрированию, получаем:

$$m \approx M - \sum_{r=1}^{M}\left(\frac{x}{M}\right)^{\frac{n}{M}} \approx M - \int_{0}^{M}\left(\frac{x}{M}\right)^{\frac{n}{M}} dx = M - M^{-\frac{n}{M}}\cdot\frac{M^{1+\frac{n}{M}}+1}{1+\frac{n}{M}}.$$

Поскольку $M^{1+\frac{n}{M}} \ge 1$, единицей в числителе пренебрегаем:

$$m \approx M - \frac{M}{1+\frac{n}{M}} = \frac{Mn}{M+n} \qquad (3)$$

или

$$1/m \approx 1/M + 1/n, \qquad (4)$$

что означает гиперболическую зависимость m от n при постоянной M. Предположение о гиперболической зависимости было высказано уже в работе Пономаренко и Расницына (1967), но там о форме гиперболы ничего не было известно, и для её определения требовались две точки (две пары значений m и n); здесь же достаточно единственного значения.

Теперь ещё раз изменим форму записи равенства (3):

$$M \approx \frac{mn}{n-m}. \qquad (5)$$

Соотношение (5), позволяющее непосредственно рассчитывать M по m и n, даёт меньшую относительную ошибку, как мы отмечали, при больших M. Ограничения эти не очень актуальны, поскольку большую точность при определении M получить невозможно из-за постоянной систематической ошибки, а при малой точности достаточно большим значением M оказывается уже 10.

Несмотря на благоприятные теоретические прогнозы, была предпринята попытка экспериментально оценить надёжность формулы (5). Одновременно оказалось возможным обнаружить масштаб статистического разброса результатов и определить интервал вероятных значений M.

Эксперимент проводился по методу Монте-Карло. На листе миллиметровой бумаги выделялся участок, длина которого соответствовала N. Участок разбивался на M отрезков, длина каждого из которых определялась уравнением Макартура. Затем с помощью таблицы случайных чисел получали наборы из n двузначных или трёхзначных

чисел (соответственно при $N = 100$ и $N = 1000$). Эти числа обозначали положение точек на отрезке и использовались как члены выборки, как "собранные экземпляры". По распределению этих точек на отрезке легко определить, сколько "видов" (отрезков) представлено в выборке. Результаты эксперимента представлены в табл. 1. Из таблицы следует прежде всего, что при всех значениях M, кроме $M = 6$, в том числе и при $n = 25$, рассчитанные значения объёма "фауны" очень близки к истинным (для этих случаев в среднем $\overline{M} / M = 1{,}01$). Несколько бóльшие отклонения получаются при $M = 6$, особенно при малых значениях n ($\overline{M} / M = 1{,}15 \div 1{,}40$). Однако даже максимальные ошибки метода кажутся не столь уж большими по сравнению с ожидаемой систематической ошибкой, к анализу которой мы вскоре перейдем, а во многих случаях и несущественными по сравнению со статистическими ошибками.

Определение статистической ошибки эксперимента обнаружило закономерную связь среднего квадратичного отклонения числа видов в выборке с другими переменными (табл. 1):

$$s_m \approx 1{,}5\overline{m} / n(n - \overline{m}) / n\overline{M}^{0{,}45} = 1{,}5m^2 / n\overline{M}^{0{,}55} = s'_m. \qquad (6)$$

Биологический смысл этой эмпирической формулы не ясен, но поскольку она соблюдается достаточно хорошо (в среднем $s'_m / s_m = 1{,}005$, максимальный разброс $0{,}88 \div 1{,}32$), её можно использовать для приближенной оценки вероятного интервала, заключающего истинное значение M. Это тем более важно, что часто мы не имеем возможности получить достаточное число одинаковых по размеру выборок из одной и той же фауны и тем самым непосредственно определить s_m. В таких случаях, видимо, следует пользоваться формулой (6). Если же большой точности не требуется, можно ограничиться более простой, но более грубой формулой:

$$s_m \approx 1{,}5m^2 / n\sqrt{M}. \qquad (6а)$$

Заканчивая изложение фактических данных, нужно отметить, что формула (5) использовалась для расчёта объёма фауны на том же материале, который послужил основой для разработки прежнего метода расчёта (Пономаренко, Расницын, 1967). Ре-

Таблица 1.

Результаты статистического эксперимента по оценке объёма локальной фауны.

N	M	n	n'	$\overline{m}$	$\overline{M}$	$\frac{\overline{M}}{M}$	s_m	s'_m	$\frac{s'_m}{s_m}$	$marg\frac{mn}{n-m}$	$marg\,M$ (P• 0,99)
1000	400	200	25	134,8	413	1,03	4,96	4,95	0,99	326-514	313-563
1000	400	100	50	80,1	402	1,00	3,38	3,55	1,06	285-810	250-785
1000	400	50	400	44,4	397	0,99	2,25	2,22	1,00	142-2450	174 - ∞
1000	100	100	50	49,8	99	0,99	3,21	2,99	0,93	72-144	70-140
1000	100	50	100	33,4	100	1,00	2,51	2,65	1,06	59-177	58-197
1000	25	50	100	16,7	25	1,00	1,42	1,29	0,91	18-31	18-34
100	25	24	25	12,5	26,1	1,05	1,85	1,62	0,88	14-48	11-62
100	6	24	25	5,4	6,95	1,16	0,65	0,63	0,97	5-8	4,4-10
100	6	12	50	4,6	7,4	1,24	0,95	0,88	0,93	4-12	2,6-17
100	6	6	100	3,5	8,35	1,39	0,71	0,94	1,32	3-∞	1,8-80

Условные обозначения: N — полная численность "фауны"; M — полное число "видов" в "фауне"; n — размер выборки; n' — число повторностей по каждому варианту; $\overline{m}$ — среднее число "видов" в выборке; $\overline{M}$ — объём "фауны", рассчитанный по $\overline{m}$; s_m — среднее квадратичное отклонение m; s'_m — то же, но рассчитанное по формуле $s' = 1{,}5\, m^2/n\, \overline{M}^{0{,}55}$; $marg\ mn/(n-m)$ — крайние значения M, рассчитанные по крайним фактическим значениям m; $marg\ M$ — крайние значения M, рассчитанные для 99%-ного уровня значимости по $\overline{m} \pm 2{,}58\, s_m$.

зультаты оказались довольно близкими, во всяком случае старые цифры не выходят за границы вероятных значений M, полученные с помощью (6а). Это может служить косвенным подтверждением того, что распределение насекомых не отличается радикально от ожидаемого в соответствии с (1).

Использование выражений (5) и (6) – (6а) для расчёта объёма локальной фауны, как и прежняя методика расчета, может давать надёжные результаты лишь при соблюдении ряда условий. Действительно, если распределение видов в фауне сильно отличается от (1) или распределение в выборке сильно отличается от распределения в исходной фауне, результат расчёта будет лишь вводить нас в заблуждение, особенно при некритическом отношении к величинам, получаемым с помощью (5) и (6).

Поскольку доказательство соответствия распределения в реальных фаунах уравнению (1) требует постановки специальных весьма трудоемких исследований, мы на этом больше останавливаться не будем. Из других источников систематической ошибки выражения (5) особенно важными нам представляются следующие.

1. Непредвзятый отбор материала. Действительно, при обычных сборах исследователь с наибольшим рвением собирает или наиболее редкие, или наиболее интересные для него формы, а банальные очень быстро перестает брать вообще. Поскольку при этом объём выборки искусственно приуменьшается, объём фауны оказывается преувеличенным. Это, по нашему мнению, самый важный источник ошибки, поэтому расчёт объёма фауны следует вести по материалам, собранным беспристрастно, например, по сборам, сделанным специально для этой цели.
2. Особенности поведения разных организмов по отношению к данной методике сбора. Этот источник ошибки относится преимущественно к данным по современным организмам, так как особенности их поведения и экологии сильно влияют на распределение видов в пробах, сделанных разными методами, причём ни один из этих методов не даёт распределения, точно соответствующего истинному. В отношении современных насекомых все это очень убедительно показано, например, в книге Р. Шовена (1970).

При расчёте объёма фаун прошлого существуют свои специфические источники ошибок. Частично они рассмотрены Ван Валеном (Van Valen. 1964). Наиболее важными мы считаем следующие факторы.

3. Влияние экологии и поведения на вероятность попадания в захоронение. На примере насекомых, остатки которых сохраняются обычно в водных отложениях, можно показать, что водные и околоводные насекомые во многих сборах имеют заведомо завышенную численность, а наземные нелетающие и особенно малоподвижные — сильно заниженную численность по сравнению с действительной. Учесть этот источник ошибки во многих случаях весьма трудно.
4. Вероятность сохранения остатков. Чем слабее скелет и (если речь идёт об отпечатке насекомого), чем меньше развита окраска, тем меньшая доля остатков сохраняется и попадает в руки исследователя. Если анализируемая группа неоднородна в этом отношении, различная способность сохраняться в ископаемом состоянии также будет искажать исходное распределение численности видов.
5. Различная продолжительность генерации. Численность вымерших животных в сборах — это по существу численность их трупов, а при прочих равных условиях популяция, дающая два поколения в год, оставляет вдвое больше трупов[1], чем популяция с годичной генерацией. Поэтому, если члены анализируемой фауны сильно отличаются по продолжительности развития, этот фактор может оказать заметное влияние на результат.

[1] А для членистоногих – и линочных шкурок. Различия по числу таких шкурок, захоранивающихся в отложениях, создаёт такие же проблемы для данного метода, как и различия в чиле генераций (Прим. автора, 2004 г.)

6. При интерпретации результатов возникает также неопределённость, связанная с проблемой сборных видов и неравноценных таксонов. В палеонтологии гораздо в большей степени, чем в неонтологии, таксоны номинально одного ранга фактически могут не соответствовать друг другу (одни из них сборные, другие нет). Это, естественно, сильно изменяет распределение численности в такой "фауне" по сравнению с (1). Далее, даже если в пределах одной фауны таксоны одного ранга более или менее равноценны друг другу, в разных фаунах они могут не соответствовать. Поэтому выводы об изменении разнообразия данной группы в пространстве и во времени (для чего, собственно, и нужна предлагаемая методика) следует делать с осторожностью. В особенности это относится к сравнению объёма вымерших и современных фаун. Расчёты дают нам число не истинных видов, а только того, что мы различаем как виды на данном материале.

Таким образом, источники систематической ошибки при оценке объёма фауны многочисленны и разнообразны. Влияние их, вероятно, можно оценить с помощью специальных исследований, которые, по нашему мнению, нужно проводить на фаунах, состав которых уже достаточно полно изучен, и на специально собранном материале. Однако и без этого оценка объёма фауны может принести определенную пользу. Объём древних фаун нередко не известен даже приблизительно, и определение хотя бы его порядка уже позволяет делать какие-то выводы. К тому же палеонтологический материал при всех его недостатках обладает и определёнными преимуществами. Современные сборы иногда гораздо более чувствительны к деталям экологии и поведения животных, чем палеонтологические. Например, для наземных летающих насекомых, экологически не привязанных к воде, наиболее существенны в этом отношении только время, проводимое в полёте, и сила, управляемость полета (возможность случайного попадания в воду, например при резких порывах ветра). Кроме того, на сборы современных организмов большое влияние оказывают суточные, сезонные и многолетние колебания численности и активности. Палеонтологические же сборы усреднены во времени за периоды во много сотен и тысяч лет, так что "мгновения" отклонения от распределения (1), которые очень существенны для современных сборов, на палеонтологическом материале могут усредниться.

Таким образом, представляется, что предлагаемый способ оценки разнообразия фауны, при своих недостатках и ограничениях, даже в его нынешней форме всё же может быть полезным. Во всяком случае, ещё более грубая методика, описанная Пономаренко и Расницыным (1967), принесла одному из авторов совершенно определенную пользу, позволив дать хотя бы гипотетическое объяснение прежде необъяснимому этапу геологической истории одной из групп насекомых (Расницын, 1969: 19–20).

Литература

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1967. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого // Палеонтол. журн. №3. С.98–105.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука. 196 с.

Шовен Р. 1970. Мир насекомых. Пер. с фр. М.: Мир. 240 с.

McArthur R.H. 1957. On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. Vol.45. P.293–295.

Van Valen L. 1964. Relative abundance of species in some fossil mammal faunas // Amer. Naturalist. Vol.98. No.899. P.109–116.

4.3. Динамика видообразования и вымирания неогеновых двустворок Восточного Паратетиса

В позднем кайнозое (ранний миоцен–плиоцен) юго-западные окраины Евразии были заняты системой эпиконтинентальных морей, периодически соединявшихся с расположенным на юге океаном Тетис и постоянно менявших свою конфигурацию и связи друг с другом и с океаном. Соответственно менялись гидрологический режим бассейнов и условия существования населявших их организмов. Эта система бассейнов именуется Паратетисом, а её основные, обычно более или менее изолированные части — Западным и Восточным Паратетисом. История Восточного Паратетиса, простиравшегося от Дуная до Туркмении, и населявших его моллюсков составляла предмет многолетних исследований малакологов Палеонтологического института АН СССР в Москве. Итоги этих исследований подведены в коллективной монографии (Невесская и др., 1986), материалы которой использованы в настоящей работе.

Особенности эволюции двустворчатых моллюсков Восточного Паратетиса анализируются здесь по данным динамики возникновения и вымирания видов (табл. 1). Практически использованы графики изменения доли вымерших и вновь возникших видов от общего числа видов, существовавших на последовательных этапах развития бассейнов. Хронология событий и значение этих долей приняты по Невесской и др. (1986) со следующими уточнениями. Продолжительность существования понтического бассейна и позднего мэотиса приняты по Семененко (1987), подразделений тархана и чокрака по Гончаровой (1989), сармата по Чумакову и др. (1984). Продолжительность подразделений внутри конки, понта, киммерия, акчагыла и апшерона условно принята одинаковой. Временны́е подразделения других бассейнов не учитывались. Данные по возникновению и вымиранию видов в тархане, чокраке и карагане даны по Гончаровой (1989). Значения долей возникающих видов (точнее, обнаруженных в первый раз в их истории) отнесены к середине соответствующего интервала, а доли вымирающих (обнаруженных в последний

Таблица 1.

Процент видов, найденных в первый и в последний раз в их истории, в фауне соответствующих бассейнов Восточного Паратетиса на последовательных этапах его развития (названия бассейнов расшифрованы в подписях к рис. 1).

ярус/ подъярус	всего	первое появление		последнее появление	
		всего	%	всего	%
chd	10	4	40	6	60
g	10	4	40	6	60
kj	42	16	38	35	83
km2	87	51	59	64	73
km1	58	29	50	26	45
pt2	92	61	67	66	72
pt1	26	13	50	16	62
me2	10	1	10	7	70
me1	17	1	6	10	59
srm3	7	5	72	7	100
srm2	41	19	46	14	34
srm1	87	6	7	72	83
kn2	42	1	2	29	69
kn1	87	8	9	46	53
kr3	8	4	50	2	25
kr2	13	3	23	9	69
kr1	4	2	50	1	33
ch2	6	0	0	4	67
ch1	70	8	11	64	91
tr3	59	3	5	14	24
tr2	60	10	17	6	10
tr1	62	6	10	24	39
kz	18	7	39	16	89
sk	101	10	10	98	97
kv	43	3	7	14	33

Расницын А.П., Гончарова И.А., Бабак Е.В. (1987). Динамика видообразования и вымирания неогеновых двустворок Восточного Паратетиса [подготовлено в 1987 г. к эволюционному совещанию в Чехословакии, но осталось не опубликованным. Сокращённая версия опубликована в: А.С. Северцов (ред.). Проблемы макроэволюции. М.: Наука. 1988. С. 4–5.].

раз) — к его концу, имея в виду, что появление обычно растянуто во времени, а исчезновение чаще приурочено к моментам изменения условий и, соответственно, к границам стратонов. Данные по темпам вымирания моллюсков в акчагыле и апшероне не приведены из-за недоступности данных по подразделениям акчагыла.

Полученный график (рис. 1) указывает на наличие некоторых нетривиальных зависимостей между изменениями условий и характером эволюции. Рассмотрим вначале более простую картину динамики вымирания. Как и следовало ожидать, почти во всех случаях наблюдается интенсификация этого процесса при изменении гидрологического режима бассейна — с переходом солёности, близкой к нормально морской, к полуморским и/или солоноватоводным условиям, или наоборот. В этих случаях доля исчезающих видов достигает 87–100%. При сохранении режима и менее глубоких его изменениях эта доля обычно меньше (10–72%). Есть, правда, исключения — аномально низкое вымирание в конце карагана и перед поздним мэотисом и аномально высокое в середине сармата и в куяльнике. Первые два случая могут объясняться малым общим числом видов в фауне (по 17 в каждой): при каждой смене небольшое число видов выживает, находя в новых условиях мало изменившиеся пригодные ниши, и при небольшом общем объёме фауны они будут составлять достаточно большую её часть. Соответственно процент исчезающих видов будет меньше. Причина двух других, неожиданно высоких пиков вымирания более очевидна: перед поздним сарматом и перед гурием действительно произошло резкое снижение солёности. Просто оно не достигло значения, по которому формально проводится граница между типами бассейна.

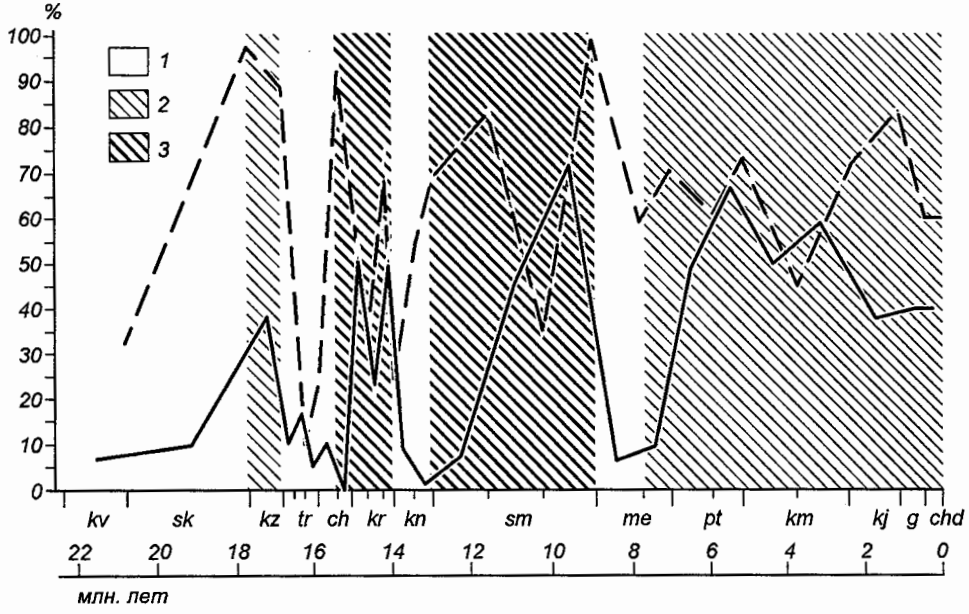


Рис. 1. Динамика возникновения и вымирания видов двустворчатых моллюсков в позднем кайнозое Восточного Паратетиса. Обозначения: сплошная линия — доля впервые найденных видов от общего числа видов (%), зарегистрированных в данном бассейне; прерывистая линия — то же для видов, найденных в последний раз в их истории; типы бассейнов: *1* — морские, *2* — полуморские, *3* — солоноватоводные. Названия бассейнов: *kv* — кавказ, *sk* — сакараул, *kz* — коцахур, *tr* — тархан, *ch* — чокрак, *kr* — караган, *kn* — конка, *sm* — сармат, *me* — мэотис, *pt* — понт, *km* — киммерий, *kj* — куяльник, *g* — гурий, *chd* — чауда.

Более интересные результаты даёт анализ графика появления новых видов (рис. 1). Вполне естественен низкий темп видообразования в условиях более или менее нормальных полносолёных бассейнов (4–17% впервые появляющихся видов) и резко повышенный в изменённых условиях полуморских и солоноватоводных бассейнов (23—86%), где описанное выше вымирание сделало свободной значительную часть экологической зоны двустворок. Более неожиданно, что степень ускорения не обнаруживает видимой связи с масштабом изменения условий: смена полносолёного бассейна на солоноватоводный стимулирует даже меньшее видообразование (39% в коцахуре), чем менее радикальная смена полносолёного бассейна на полуморской (72% в сармате, 86% в акчагыле; акчагыльский бассейн не возник на месте морского, но его фауна произошла от морских мигрантов) или полуморского на солоноватоводный (77% в апшероне). Причина этого парадокса состоит, по-видимому, в том, что при смене морского режима полуморским основу новой фауны составляют диверсифицировавшиеся морские виды, при смене полуморских условий на солоноватоводные источником видообразования становятся полуморские виды, а превращение морского бассейна непосредственно в солоноватоводный ведёт к гибели всей морской фауны, и новый бассейн заселяется уже приспособленными к нему солоноватоводными видами, либо пережившими морской режим в лагунах и подобных рефугиях, либо вселившихся из какого-то другого солоноватоводного бассейна.

Не меньший интерес представляет выявившееся в ряде случаев запаздывание эволюционной реакции моллюсков на изменение условий и освобождение эволюционного пространства в бассейнах. Малая доля новых видов обнаружена в верхнем чокраке (0%), поздней конке (3%), позднем мэотисе (10%), в раннем и позднем акчагыле (по 7% в каждом). Менее очевидно это для раннего сармата (47% по сравнению с 59% в среднем в среднем сармате), что можно связать с большой длительностью раннего сармата, вероятно охватывающего и латентный, и активный этапы формообразования. Реальность запаздывания эволюционного ответа подтверждает пример Чёрного моря, одного из немногих современных реликтов Паратетиса. По своей гидрологии Чёрное море близко к древним полуморским бассейнам, но его 10-тысячелетняя история очевидно слишком коротка для реализации эволюционного ответа на смену режима, и современная черноморская фауна двустворок характеризуется как обеднённая морская.

Литература

Гончарова И.А. 1989. Двустворчатые моллюски таханского и чокракского бассейнов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.234. 200 с.

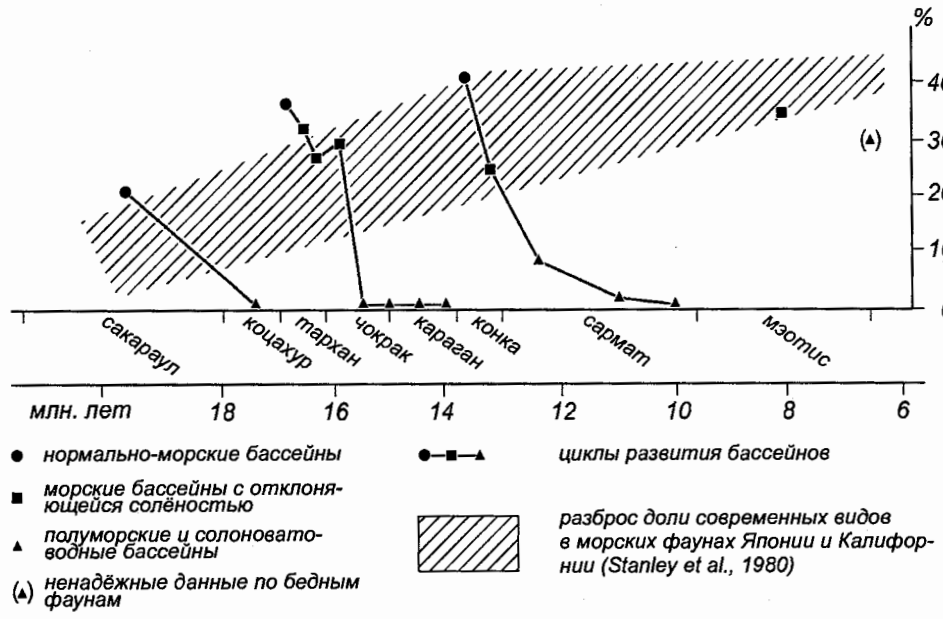
Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Багдасарян К.Г., Воронова А.А. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.280. 208 с.

Семененко В.Н. 1987. Стратиграфическая корреляция верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. Киев: Наукова думка. 232 с.

Чумаков И.С., Ганзей С.С., Бызова С.Л., Добрынина В.Я., Парамонова Н.П. 1984. Геохронология сармата Восточного Паратетиса // Докл. АН СССР. Т.276. № 5. С.1189–1193.

4.4. Эволюция двустворчатых моллюсков в миоцене Паратетиса по данным лайелевых кривых

История Паратетиса — системы эпиконтинентальных морей, существовавшей в миоцене и плиоцене на северной окраине океана Тетис от Дуная до Туркмении и многократно менявшей очертания, связи и режим своих бассейнов, представляет уникальный эволюционный эксперимент, результаты которого детально изучены поколениями палеонтологов (История неогеновых моллюсков Паратетиса, М.: Наука, 1986). Метод лайелевых кривых (доля современных видов в фауне) показывает, что здесь в последовательных миоценовых фаунах двустворок, на фоне естественного роста доли современных видов, наблюдается чёткая зависимость этой доли от режима бассейна и, соответственно, его палеогеографии: с ограничением связи бассейна с океаном и отклонением его режима от нормально-морского доля современных видов в фауне закономерно падает и растёт доля вымерших видов. Последние в большинстве были коротко живущими эндемиками Паратетиса или даже отдельных его бассейнов, и снижение лайелевой кривой соответствует ускорению эволюции за счёт возникновения и быстрого вымирания новых видов. Использованный метод наглядно демонстрирует стимуляцию формообразования нарушениями нормальных условий существования морских сообществ.



Гончарова И.А., Расницын А.П. 1988. Эволюция двустворчатых моллюсков в миоцене Паратетиса по данным лайелевых кривых // А.С. Северцов (ред.). Проблемы макроэволюции. М.: Наука. С.9.

4.5. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода

Введение

Проблема катастроф, кризисов и подобных явлений в истории Земли волновала учёных задолго до создания Жоржем Кювье знаменитой теории катастроф, с помощью которой он, предположив периодические вымирания и повторные творения живых организмов, сумел согласовать палеонтологические свидетельства смены населения планеты с неимоверно длительным, по тогдашним представлениям, постоянством видов. Не потеряла своей актуальности эта тема и сейчас, напротив, можно даже говорить о новом расцвете катастрофизма (Татаринов, 1985). Однако в большинстве работ этого плана речь идёт о выявлении эпох массового вымирания индивидуальных таксонов и о поисках причин (по возможности простых и чаще всего внешних) этих вымираний. Интересующий же нас биоценотический аспект кризисов, особенно наиболее мощных и популярных из них, обсуждается сравнительно редко. Краткий, но весьма содержательный обзор попыток такого анализа содержит работа В.А. Красилова (1987), но и там нет почти ничего по поводу событий в середине мела, представляющихся нам наиболее актуальными. Проведенный ранее (Жерихин, 1978, 1979, 1980а) анализ этих событий показал, что это был именно кризис наземных и пресноводных биоценозов, оказавший решающее влияние на последующее развитие жизни на континентах, и что изучение этих процессов весьма назидательно для анализа современного состояния биосферы. Дальнейшая разработка поставленных Жерихиным вопросов и проверка сделанных им выводов и явились целью данного исследования.

Настоящее исследование выполнено сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР, подготовившими фактические данные для расчётов по изучаемым каждым из них группам насекомых (см. раздел "Материал") и участвовавших в обработке этих данных. Модификация методики расчётов по сравнению с предложенными В.В. Жерихиным (1978), и сами расчёты выполнены автором; на нём же лежит и вся ответственность за интерпретацию результатов и сделанные выводы.

Концепция биоценотического кризиса в середине мелового периода

Концепция биоценотического кризиса (Жерихин, 1978, 1979, 1980а; Жерихин, Расницын, 1980) основана на том, что эволюционный процесс в норме существенно заторможен, причём основным тормозящим фактором признаётся недостаток свободных экологических ниш в заполненном биоценозе. Из-за этого возможными оказываются лишь медленные изменения путём конкурентного вытеснения видов и дробления существующих ниш с сохранением основной структуры биоценоза. Соответствующая форма эволюции отвечает понятию когерентной эволюции, сформулированному В.А. Красиловым (1969). Лишь после разрушения структуры биоценоза, снимающего основные причины торможения эволюции и превращающего последнюю из когерентной в некогерентную, возможна быстрая эволюция членов биоценоза и перестройка его организации, что и интерпретируется как биоценотический кризис. Таким образом, предполагается, что в нормальных условиях когерентной эволюции органическое многообразие сохраняется или медленно растёт (возникновение новых групп полностью компенсирует

Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.191–207.

вымирание), тогда как в ходе кризиса темпы вымирания далеко превосходят темпы диверсификации, и лишь последующая некогерентная эволюция компенсирует потери, нанесённые предшествующим вымиранием.

В качестве ближайшего к нам по времени глобального кризиса континентальных биоценозов В.В. Жерихин называет изменения, имевшие место в середине мела и хорошо известные палеоботаникам, предложившим даже деление позднего этапа истории Земли на мезофит и кайнофит вместо мезозоя и кайнозоя. Граница между мезофитом и кайнофитом проходит приблизительно в середине мела – в начале альба, последнего века раннемеловой эпохи (Вахрамеев, 1973). В.В. Жерихин, проанализировав ряд групп позвоночных, включая рептилий, и некоторые более доступные для анализа группы беспозвоночных (насекомые, моллюски, двустворчатые и ракушковые раки), показал, что животные суши и пресных вод испытали более глубокую смену состава, в частности более интенсивное вымирание, в середине мела, а не в его конце, у границы мезозоя и кайнозоя.

Руководствуясь впечатлением, что в отличие от животных вымирание наземных растений в середине мела постоянно компенсировалась их диверсификацией (с чем, видимо, согласуются данные Niklas et al., 1983), В.В. Жерихин высказывает предположение, что кризис лишь для животных оказывается результатом внешнего воздействия, а для биоценозов в целом он был эндогенной сменой. Поскольку граница мезофита и кайнофита проводится по резкому росту разнообразия и обилия покрытосеменных растений, в качестве конкретной причины кризиса называется конкурентное вытеснение характерных для мезофита голосеменных растений покрытосеменными, к которым присоединяются также молодые группы хвойных. Учитывая жёсткость сукцессионных систем в наземных биоценозах (Разумовский, 1981), реконструируется и непосредственный механизм разрушения мезофитных ценозов путём перехвата покрытосеменными тех местообитаний, которые прежде заселяли сообщества начальных (пионерных) стадий мезофитной сукцессии. Дополнительным аргументом в пользу этой гипотезы служат независимые свидетельства того, что ранние покрытосеменные были первопоселенцами нарушенных биотопов (Doyle, Hickey, 1976) и что их обилие возрастает вначале в приводных сообществах и лишь значительно позднее на плакоре. Совершенная энтомофилия покрытосеменных растений сделала их, по мнению В.В. Жерихина, особенно хорошо приспособленными к подобному образу жизни, что и позволило им быстро захватывать незанятые участки. Это блокировало возобновление мезофитных сообществ и обрекало их на вымирание.

Лишь неоднородность условий на поверхности континентов препятствовала быстрому повсеместному разрушению мезофитных ценозов и вела к длительному их сосуществованию с нарождающимися ценозами кайнофитного типа, чему Жерихин также приводит независимые свидетельства.

Поскольку смена животных в середине мела согласно излагаемой концепции была вызвана внешним для них фактором — изменением состава продуцентов, нижнего трофического уровня в биоценозе, эта смена должна была сопровождаться сильным нескомпенсированным вымиранием животных. Демонстрация В.В. Жерихиным подобного вымирания и является наиболее важным доказательством того, что биоценотический кризис в его понимании действительно имел место на континентах в середине мелового периода.

В качестве основного доказательства реальности кризиса В.В. Жерихин использует результаты анализа обширных материалов по насекомым поздней юры, мела и первых веков палеогена (палеоцен и эоцен), собранных в Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и суммированных в монографии Жерихина (1978). Конкретно нескомпенсированность вымирания демонстрируется резкой интенсификацией

после середины мела процесса исчезновения из палеонтологической летописи семейств насекомых, не доживающих доныне, и отрицательными значениями специально разработанного для этой цели индекса когерентности, отражающего баланс вымирания и возникновения; такие значения отмечаются только в самом конце раннего мела.

Среди дополнительных свидетельств реальности и природы кризиса, помимо упоминавшихся выше, указывается также факт обогащения нестабильных сообществ кризисного периода животными — реликтами более или менее далёкого прошлого, что отражает незаполненность этих ценозов, наличие ценотического вакуума, эксплуатируемого этими реликтами.

Поскольку сама концепция биоценотического кризиса возникла отчасти из замеченной аналогии между событиями в середине мела и современной ситуацией (Родендорф, Жерихин, 1974), В.В. Жерихин пытается также анализировать современную ситуацию с точки зрения её соответствия своему представлению о биоценотическом кризисе. Он действительно обнаруживает некоторые общие тенденции, в том числе расширение на наших глазах роли некоторых древних реликтовых групп животных, аналогичное таковому в конце раннемеловой эпохи. Из всего этого делается вывод, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому биоценотическому кризису, причём опасность такого кризиса для человека состоит не в гибели окружающего нас зелёного мира, а в непредсказуемости некогерентной эволюции, которая должна последовать за нескомпенсированным вымиранием множества видов по вине человека. В результате этой эволюции могут возникать всё новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать наше хозяйство и отвлекать столь же непредсказуемую массу сил и средств на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах.

Изложенная гипотеза биоценотического кризиса представляется важной и достаточно правдоподобной. Необходимость новою анализа связана с актуальностью её следствий и прогнозов, и в то же время недостаточной аргументированностью ряда положений, а также с возникшими у некоторых исследователей сомнениями в деталях стратиграфической последовательности палеонтологических материалов, на которые опирается обсуждаемая гипотеза (подробнее см. ниже).

В соответствии с изложенным целью настоящей работы было: 1) свести и обработать накопленные новые материалы по юрскому и раннемеловому отрезкам истории насекомых, для которых данные, собранные В.В. Жерихиным, были не вполне достаточны для их однозначной интерпретации (данные по последующим интервалам не пересматривались, поскольку прогресс в изучении их энтомофауны за прошедшие годы не был значительным); 2) расширить арсенал количественных показателей, чтобы более полно отразить особенности наблюдаемых процессов; 3) попытаться выяснить, могли ли полученные В.В. Жерихиным результаты быть следствием стратиграфической ошибки.

Конечно, было бы крайне желательно обработать теми же методами другие группы организмов, входившие в те же биоценозы, и прежде всего растения, однако подходящие для этой цели сводки первичных палеонтологических данных обнаружить не удалось, а самостоятельный сбор такого материала выходит за рамки наших возможностей.

Материал

Материалом этого исследования послужили данные по изменениям состава семейств насекомых в течение юрского, мелового и начала палеогенового периодов. Выбор материала отчасти обусловлен тем, что насекомые представляют основной объект наших исследований, отчего этот материал было легче свести, оценить его достоинства и недостатки и затем интерпретировать полученные результаты. Однако главное

состоит в том, что насекомые с их колоссальным, хотя ещё далеко не полно известным разнообразием наиболее пригодны для количественного анализа изменений таксономического состава континентальных организмов в позднем мезозое–раннем кайнозое. Остальные животные суши и пресных водоемов, как правило, дают слишком мало таксонов подходящего ранга (в меру широко распространённых стратиграфически и географически) или такие данные оказались либо недоступны без проведения специальных исследований, либо сведены неподходящим для наших целей образом. Известные подсчеты Сепкоского (Sepkoski, 1982) и Алексеева (1984) проведены практически целиком на морских животных, в известной серии монографий (Развитие флор..., 1977; Развитие и смена.., 1978–1981) данные по континентальной биоте почти не характеризуют важные для нас процессы в середине мела, а материалы "Основ палеонтологии", уже суммированные В.В. Жерихиным (1979), не всегда положены на достаточно дробную стратиграфическую основу, чтобы дать возможность анализа событий более чем по двум последовательным отрезкам мелового периода. В результате не столько специализация авторского коллектива определила выбор материала, сколько, наоборот, специфика материала предопределила специализацию исследователей, готовых взяться за решение поставленной задачи.

Конкретным материалом для расчётов послужили данные по составу семейств насекомых в фаунистических комплексах возрастом от конца ранней юры до плиоцена. Исходные данные для второй половины позднего мела и всего кайнозоя заимствованы у В.В. Жерихина (1978, табл. 3), для ранней, средней и отчасти поздней юры — из другой его работы (Жерихин, 1985). Данные по концу юры, раннему и началу позднего мела подготовлены в ходе этого исследования сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР: В.Н. Вишняковой — по отряду Blattida (тараканы), В.В. Жерихиным — по отрядам Termitida (термиты), Mantida (богомолы), Gryllida (прямокрылые) и Phasmatida (палочники), Н.С. Калугиной — по двукрылым (Muscida) инфраотрядов Psychodomorpha, Tipulomorpha и Culicomorpha, В.Г. Ковалёвым — по остальным двукрылым, А.Г. Пономаренко — по жукам (Scarabaeida) и сетчатокрылым (отряды Myrmeleontida, Corydalida и Raphidiida), Ю.А. Поповым — по полужесткокрылым (Cimicida) подотрядов Cimicina (клопы) и Peloridiina, Л.Н. Притыкиной — по отряду Libellulida (стрекозы), А.П. Расницыным — по перепончатокрылым (Vespida), Н.Д. Синиченковой — по поденкам (Ephemerida) и веснянкам (Perlida), И.Д. Сукачёвой — по отрядам скорпионниц (Panorpida) и ручейников (Phryganeida) и Д.Е. Щербаковым — по равнокрылым (отряд Cimicida, подотряды Cicadina и Aphidina). Эти данные (по состоянию на октябрь 1985 г.) были сведены А.П. Расницыным и частично В.В. Жерихиным. Для комплексов Агапа и Кзыл-Джар, относящихся к началу позднего мела, использованы данные В.В. Жерихина (1978), откорректированные им же по состоянию на ту же дату.

Юрский и меловой отрезки анализируемого интервала охарактеризованы в основном конкретными локальными или узко региональными фаунистическими комплексами, в некоторых случаях дублированными суммарными комплексами для отдельных интервалов геохронологической шкалы (поздняя юра). Упор на локальные и узко региональные комплексы сделан отчасти из-за географически недостаточно равномерной изученности насекомых соответствующих возрастов, но в основном из-за серьёзных разногласий по поводу стратиграфического положения ряда комплексов. Эти разногласия связаны с неблагополучным положением в стратиграфии мезозойских континентальных отложений, особенно в Забайкалье и Монголии, откуда происходит большинство раннемеловых и часть юрских материалов этой работы.

Стратиграфические проблемы не только затрудняют интерпретацию результатов, но и существенно осложняют их получение, поскольку большинство использованных

показателей (все, учитывающие долю семейств, в первый и в последний раз появляющихся в палеонтологической летописи в данном комплексе) сильно зависят от выбора стратиграфической последовательности. Чтобы учесть влияние этих расхождений, были выбраны две наиболее полярные стратиграфические схемы, принадлежащие В.В. Жерихину и С.М. Синице (Политехнический ин-т, г. Чита), и для каждой из них был сделан полный объем вычислений.

Соответствующие двум схемам последовательности комплексов даны на рис. 1–3 и в примечаниях к табл. 1; более подробные сведения о большинстве использованных в расчётах комплексах можно найти у Жерихина (1978, 1980а, 1985), и книге "Насекомые..." (1986).

Методы расчёта

Для расчётов выбран единый таксономический уровень семейства, хорошо зарекомендовавший себя в других исследованиях как на насекомых (Жерихин, 1978, 1980б), так и на других группах организмов (Алексеев, 1984; Raup, Sepkoski, 1984). В случае насекомых этот уровень особенно удобен из-за того, что здесь семейства чаще многих других таксонов имеют более устойчивые, общепризнанные границы, палеонтологическая их история известна относительно неплохо, и в отличие от родов и видов они часто фиксируются на сравнительно больших территориях и временных интервалах, но не слишком больших, как отряды. При этом семейства насекомых во многих комплексах достаточно многочисленны, чтобы применение к ним математических методов было осмысленным.

Набор показателей, используемых для оценки изменений в составе комплексов, нами расширен и частично изменён по сравнению с предложенным В.В. Жерихиным (1978). В частности, модифицирован индекс когерентности

$$K = \frac{n^+ - n^-}{n^+ + n^-} \cdot 100$$

(обозначения изменены: n^+ — число семейств, в первый раз, n^- — в последний раз в их палеонтологической истории фиксирующихся в данном комплексе, т. е. соответственно ранее и позднее неизвестных). Дело в том, что первое появление таксона в палеонтологической летописи важно для нас как отражение события, имевшего место ранее этого появления и состоявшего если не в возникновении семейства, то в увеличении его численности [или (и) размера ареала] до уровня, обеспечивающего достаточную вероятность попадания в палеонтологическую летопись. Точно так же последняя находка таксона нужна нам как свидетельство того, что вскоре после этой находки наступит угасание группы, сокращение её численности и ареала, определяющее её исчезновение из палеонтологической летописи (точное время появления и вымирания группы нам почти никогда не известно, что хорошо демонстрируется сохранением доныне многих давно исчезнувших из летописи групп — "практически вымерших" по терминологии Жерихина, 1978). Эти соображения показывают, что индекс когерентности сравнивает число семейств, испытавших подъём до анализируемого момента, с числом семейств, пришедших в упадок после этого момента. Возникающие здесь искажения не слишком велики, когда сравнивается фауна последовательных соприкасающихся отрезков геологического времени, так что появление и исчезновение семейств приходится фактически на разные моменты одного и того же отрезка. Поэтому использование столь несовершенного показателя всё же позволило В.В. Жерихину получить правдоподобные результаты. В других случаях, особенно при анализе локальных фаун, искажения могут становиться уже недопустимо большими. Это заставляет отказаться от индекса когерентности в его первоначальном виде и предложить следующую его модификацию:

$$I_k = \frac{n_t^+/N_t - n_{t-1}^-/N_{t-1}}{n_t^+/N_t + n_{t-1}^-/N_{t-1}} \cdot 100, \quad (1)$$

где N_{t-1} и N_t — полное число семейств в сравниваемых, последовательных во времени комплексах, n_t^+ и n_{t-1}^- — соответственно число семейств, в первый раз найденных в более молодом и в последний раз найденных в более древнем из этих же комплексов.

В результате, сопоставляя долю последних находок в первом из двух смежных комплексов с долей первых находок во втором, мы определяем направленность событий, происходивших в одном и том же интервале времени, разделяющем сравниваемые комплексы (на графиках этот показатель мы условно относим к середине интервала).

Модифицированный индекс когерентности теоретически более корректен, чем исходный, но практически более уязвим. Он отражает различия в составе комплексов, но эти различия обусловлены отличием не только самих исходных фаун, но и отличием степени их изученности и их тафономии. Поэтому в расчётах пришлось опираться на наиболее крупные и по возможности тафономически однородные комплексы (см. примечание к табл. 2).

Другая неблагоприятная черта индекса когерентности, присущая обоим его вариантам, состоит в том, что он отражает векторизованность изменений независимо от их масштаба. В результате, если при переходе от одного комплекса к другому всё изменение состояло в появлении или исчезновении единственного семейства, индекс примет такое же крайнее значение (соответственно +100 или –100), как и в случае массового вымирания или столь же массового появления семейств. Чтобы учесть это обстоятельство, был рассчитан ещё один показатель — индекс оборота фауны

$$I_t = \frac{n_t^+/N_t + n_{t-1}^-/N_{t-1}}{2 \cdot \Delta t} \cdot 100 \quad (2)$$

(Δt — интервал между t и t–1 в десятках миллионов лет, в остальном обозначения те же), интерпретируемый как оценка масштаба изменений на данном интервале в единицу времени независимо от их направленности. Учитывая значения обоих показателей, мы можем более полно судить о характере наблюдаемых процессов.

Еще один показатель — вариант Лайелевой кривой (Stanley et al., 1980), именно доля вымерших семейств в комплексе:

$$I_e \quad \frac{n_e}{N} 100, \quad (3)$$

где n_e — число вымерших семейств в комплексе, включающем N семейств, взят из работы В.В. Жерихина (1978) без изменений. В частности, в n_e включены и так называемые практически вымершие семейства — семейства, сохранившиеся в современной фауне, но из палеонтологической летописи исчезнувшие до начала кайнозоя (или известные в кайнозое только в комплексе насекомых балтийского янтаря). Как уже упоминалось выше и как следует из самого факта существования "практически вымерших" групп, исчезновение из летописи нельзя приравнивать к вымиранию, а поскольку в палеонтологии мы имеем дело именно с исчезновением из летописи, приравнивать группы, сохранившиеся в современной фауне в качестве реликтов, к группам, дожившим доныне без серьезных признаков угасания и не исчезавшим из кайнозойских комплексов, неразумно. Поскольку исчезновение из летописи происходило и после начала кайнозоя, разумнее всего было бы, конечно, считать практически вымершими все семейства, которые не представлены на более коротком последнем отрезке истории Земли, например в неогене или только в плиоцене. Однако этому препятствует недостаточная изученность неогеновых насекомых (огромный миоценовый материал изучался давно и требует ревизии, а по плиоцену

данных просто очень мало). Что же касается отказа учитывать в данном контексте находки в балтийском янтаре, то это решение связано с изученностью насекомых балтийского янтаря, далеко превышающей таковую других палеонтологических комплексов и на уровне семейства приближающейся к изученности современной фауны.

Распространение семейств насекомых в юрское и раннемеловое время

В соответствии со сказанным в предыдущем разделе ниже приводятся данные по распространению семейств насекомых в местонахождениях конца ранней, средней и поздней юры, раннего и самого начала позднего мела. Семейства перечислены по системе. Цифры соответствуют номерам местонахождений и их комплексов в табл. 1. В скобках дано полное распространение семейства с помощью общепринятых символов: $P_{1,2}$ — ранняя и поздняя пермь, $T_{1,2,3}$ — ранний, средний и поздний триас, $J_{1,2,3}$ — ранняя, средняя и поздняя юра, $K_{1,2}$ — ранний и поздний мел, Р — палеоген (Р* — находки только в позднеэоценовом балтийском янтаре), N — неоген, R — современная фауна.

Отряд EPHEMEMDA: Aenigmephemeridae — 6 (J_3); Hexagenitidae — 1, 2, 7–10, 12 (J_1–K_1); Siphlonuridae — 1, 2, ?3, 4, 13 (J_1–Р, R); Epeoromimidae — 1, 2, 13 (J_1–K_1); Behningiidae — 4 (J_3, R); Palingeniidae — 4 (J_3–K, R); Leptophlebiidae — 1, 2, ?3, 4, 5, 13, 16 (J_1– Р, R).

Отряд PSOCIDA: Archipsyllidae — 6, 10 (P_2, K_1); Trogiidae — 16 (K_2, R); Amphientomidae — 16 (K_2–Р, R); Sphaeropsocidae — 16 (K_2, R).

Отряд CIMICIDA (= Hemiptera): Progonocimicidae — 1–7, 9–11, 14, 15 (P_2–K_2); Karabasiidae — 3, 6, ?9, 10–13, 15 (T_3–K_2); Nepidae — 6, 10 (J_3–N, R); Belostomatidae — 3, 6, 10, 11 (J_1–N, R); Shurabellidae — 1 (J_1–J_2); Corixidae — 1–10, 14 (J_1–N, R); Naucoridae — 1, 3, 6–8, 10–12, 14 (T_3–N, R); Scaphocoridae — 6 (J_3); Mesotrephidae — 17 (K_2); Notonectidae — 1, 6, 10, 11 (J_3–N, R); Archegocimicidae — 2–4, 10, 11, 13 (J_1–K_1); Enicocoridae — 5, 8, 11, 12 (J_3–K_1); Cimicomorpha fam.nov. — 6 (J_3); Tingidae — 10, 11, 17 (K_1–N, R); Miridae — 6, 9, 10, 15, 16 (J_3–N, R); Reduviidae — 10, 11 (K_1–N, R); Aradidae — 11, ?14, 15 (K_1–N, R); Kobdocoridae — 8 (K_1); Lygaeidae — 5–10, 12–14, 17, 19 (J_3–N, R); Pachymeridiidae –8 (J_1–K_1); Coreidae — 4, 6, 8–10, 12–14 (J_3–N, R); Alydidae — 6, 9, 10, 14–15 (J_3–N,R); Coreoidea fam.nov. — 2, 3(J_1–J_2); Cydnidae — 6–8, 10–12, 14, 15 (J_3–N, R); Mesopentacoridae — 6 (J_3); Pentatomidae — 10, 12, 14, 17 (K_1–N, R); Margarodidae s.l. — 10, 16 (K_1– Р, R); Protopsyllidiidae — 1–6, 11 (P_2–K_1); Liadopsyllidae — 6, 10, 11 (J_1–K_2); Malmopsyllidae (+Neopsylloididae) — 6 (J_3); Psyllomorpha fam. nov. — 6, 13 (J_3–K_1); Aleyrodoidea fam. nov — 6, 7 ((J_3–K_1); Dysmorphoptilidae — 6 (P_2–J_3); Ipsviciidae — 11 (T_3–K_1); Dunstaniidae — 1, 3, 5 (P_2–J_3); Palaeontinidae — 1–3, 5, 6, 10–13 (J_1–K_1); Hylicellidae — 1, 3, 5–7, 10, 11, 14, 15 (T_3–K_2); Cicadelloidea fam. nov. — 3, ?4, ?5, 6, 8, 10, 11 (J_2–K_1); Cicadellidae — 7, ?8, 9, 10–12, 14, 15 (K_1–N, R); Tettigarctidae — 1, 3, ?5, 6–8, 10–12, 17 (T_3?, J_1–K_2, R); Procercopidae — 2–8, 10–15, 17 (J_1–K_2); Aphrophoridae — 14, 15, 17 (K_1–N, R); Fulgoridiidae — 1, 5, 6 (J_1–J_3); Cixiidae — 6, 10, 11, ?15, ?17 (J_3–N, R); Achilidae — 10, 11, ?15, 17 (K_1– Р*, R); Fulgoroidea fam. nov. 1–6, 9–12, 14, 15, 17 (J_3–K_2); Fulgoroidea fam.nov. 2–?6, 11 (?J_3–K_2).

Отряд THRIPIDA (= Thysanoptera): Karataothripidae — 6 (J_3); Heterothriphidae — ?7, ?9, ?10, ?11, 17 (K_1–N, R); Lophioneuridae — 2–4, 6, 10, 11, 13 (P_1–K_2).

Отряд SCARABAEIDA (= Coleoptera): Cupedidae — 2, 3, 5–8, 10–14, 17 (T_3–N, R); Ademosynidae — 6, 10 (T_3–K_1); Catiniidae — 6, 10 (T_3–K_1); Schizophoridae — 5, 6, 8 (T_3–K_1); Gyrinidae — 1, 3, 6–11, 13, 17 (J_3–N, R); Parahygrobiidae — 4 (J_3); Dytiscidae — 10, 13, 17 (K_1–N, R); Liadytidae — 1, 13 (J_1–K_1); Coptoclavidae — 1–13 (J_1–K_1); Jurodidae — 2, ?7, 13 (J_1–K_1); Trachypacheidae — ?1, 2, ?3, ?4, 5–8, 10, 11, 13, 14 (T_3–N, R); Carabidae — 6–11, 17 (J_1–N, R); Heteroceridae — 8 (K_1– Р*, R); Scirtidae — 10 (K_1–N, R); Eucinetidae — 6–8, 10 (J_1– Р*, R); Byrrhidae — ?3, 6, 7, 10, 13, 14 (J_3–N, R); Elateridae — 6–11, 14, 17 (J_1–N, R); Cerophytidae — 10, 16 (K_1, R); Throscidae — ?7, 10, 16, ?17 (K_1– Р. R); Buprestidae —

6, 8–12, 14, 15, 17 (J_2–N, R); Passalidae — 17 (K_2–P, R); Scarabaeidae — 6–12, 14, 15, 17 (J_2–N, R); Anobiidae — 10 (K_1–N, R); Silphidae — 2, 9, 10 (J_1–N, R); Staphylinidae — 2, 3, 6–14 (J_1–N, R); Scydmaenidae — 10 (K_1–N, R); Hydraenidae — 2, 6 (J_1–P*, R); Hydrophilidae — 1–3, 6, 8–11, 13, 14, 17 (J_1–N, R); ?Lophocateridae — 6, 8, 9, 13 (J_3–K_1, ?P*, ?R); Peltidae — 6, 17 (J_3–P, R); Melyridae — 17 (K_2–N, R); Trogossitidae — 6, 10 (J_3–N, R); Protocucujidae — 6 (J_3, R); Cucujidae — 17 (K_2–N, R); Coccinellidae — 10 (K_1–N, R); Colydiidae — 10, 16 (K_1–P, R); Scaraptiidae — 6, 9, 10 (J_3–N, R); Mordellidae — 6 (J_3–N, R); Alleculidae — 6 (J_3–N, R); Chrysomelidae — 6, 10, 15 (J_3–N, R); Cerambycidae — 10 (K_1–N, R); Nemonychidae — 6, 8, 10, 11, 14 (J_3–K_1, R); Anthribidae — 14 (K_1–N, R); Attelabidae — 10, 11, 17 (K_1–P, R); Curculionidae — 10, 11, 17 (K_1–N, R).

Отряд RAPHIDIIDA: Mesoraphidiidae — 5, 6 (J_1–K_1); Inocellidae — 17 (K_2–P, R); Baissoraphidiidae — 6, 10, 11 (J_1–K_1); Alloraphidiidae — 6, 10, 11 (J_3–K_1).

Отряд CORYDALIDA: Corydalidae — 10, 15 (K_1–P, R).

Отряд MYRMELEONTIDA (= Neuroptera): Mesithonidae — 2, 3, 6, ?9, 10 (J_1–K_1); Prohemerobiidae — 1, 3, 5–7, 10, 11, ?13 (J_1–K_1); Osmylopsychopsidae — 5, 6, 8–11 (J_3–P); Kalligrammatidae — ?4, 5, 6, 10, 11 (J_3–K_2); Psychopsidae — 17 (K_2–P, R); Hemerobiidae — 15, 17 (K_2–N, R); Osmylidae — 1, 3, 6, 10, 11, ?14 (J_1–P, R); Mesochrysopidae — 4, 6, 10 (J_3–K_1); Nymphitidae — 6, 10, 17 (J_3–K_2); Ascalaphidae — 17 (K_2–P, R); Coniopterygidae — 6, 16 (J_3–P*, R).

Отряд PANORPIDA (= Mecoptera): Mesopanorpodidae — 3, 13 (P_2–K_1); Panorpidae — 1–6, 10, 11, 13 (T_2–N, R); Bittacidae — 1, 3, 5–7, 10, 11, 13 (T_3–N, R); Boreidae — 5 (J_3, R); Nannochoristidae — 2 (P_2–K_1, R); Mesopsychidae — 3 (T_3–J_2); Mesopsychina fam.nov. 1–10 (K_1); Mesopsychina fam. nov. 2 10 (K_1); Mesopsychina fam.nov. 3–13 (K_1); Liassophilidae — 1 (T_1–J_1); Pseudopolycentropodidae — 5, 6 (J_3); ?Panorpida fam.nov. — 6, 7 (J_3–K_1); Saurophthiriidae — 8, 10 (K_1).

Отряд PHRYGANEIDA (= Trichoptera): Necrotauliidae — 3, ?4, 6, 13 (T_3–K_1); Philopotamidae — 3, 11, 17 (T_3–N_1, R); Rhyacophilidae — 4 (J_3–P*, R); Polycentropodidae — 7 (K_1–P, R); Dysoneuridae — 6 (J_3–K_1, R); Baissoferidae — 4, 10–12 (J_3–K_1); Vitimotaulidae — 5, 10–13 (J_3–K_1); Phryganeidae — 10–12 (K_1–N, R).

Отряд PAPILIONIDA (= Lepidoptera): Eolepidopterygidae — 4, 6, 13 (J_3–K_1); Micropterygidae — 10 (K_1–P, R); Undopterygidae — 13 (K_1); Nepticulidae — 17 (K_1–N, R).

Отряд MUSCIDA (= Diptera): Tanyderidae — 2, 6, 7 (?T_3–P*, R); Eoptychopteridae — 2–6, 10, 13 (?T_3–K_1); Psychodidae — 4, 16 (J_3–N, R); Trichoceridae — 2–4, ?5, 6, 8, 10, 13 ((J_1–P*, R); Limoniidae — 1–8, 10–13, 15, 16 (J_1–N, R); Chaoboridae — 2–13, ?14, 15, 16 (J_1–N, R); Chironomidae — 2–10, 12, 13, ?14, 15, 16 (J_1–N, R); Ceratopogonidae — 16 (K_2–P*, R); Simuliidae — 6, 8, 10, 13 (K_1–P, R); Perissommatidae — 3, 8, 9, 11, 13 (J_2–K_1, R); Pachyneuridae — 6, 7 (J_3–K_1, R); Thaumalaeidae — 13 (K_1, R); Protorhyphidae — 3, ?5, 6, 13 (J_1–K_1); Procramptonomyiidae — 2, 4, 6 (J_1–J_3); Cramptonomyiidae — 10 (K_1, R); Anisopodidae — 3, 5, 6, 8, 13, 15 (J_1–N, R); Siberhyphidae — 3 (J_2); Eopleciidae — 6, 13 (J_1–K_1); Paraxymyiidae — 6 (J_1–J_3); Crosaphididae — 3, 6 (T_3–J_3); Tipulopleciidae — 6 (J_3); Bibionoidea fam. nov. — 15 (K_1); Protopleciidae — 2, 3, 6, 13 (J_1–K_1); Pleciofungivoridae — 2–7, 10, 11, 13 (J_1–K_1); Pleciomimidae — 2–6, 9–11, 13 (J_1–K_1, ?R); Bolitophilidae — 8, 10, 11 (K_1–P*, R); Arachnocampidae — 15 (K_2, R); Mesosciophilidae — 3, 5–8, ?9 (J_2–K_1); Mycetophilidae — 10–12, 15, 16 (K_1–N, R); Archizelmiridae — 6 (J_3); Keroplatidae — 10, 11, 15 (K_1–N, R); Sciaridae — 7, 11, ?13, 16 (K_1–N, R); Canthyloscelidae — 3, 6, 10 (J_2–K_1, R); Protoscatopsidae — 2, 6, 8 (J_2–K_1); Scatopsoidea fam. nov. — 16 (K_2); Scatopsidae — 16 (K_2–N, R); Cecidomyiidae — 10, 13, 16 (K_1–N, R); Pleciidae — 10, 11, 15 (K_1–N, R); Bohlodoyidae — 2, 6, 9 (J_1–K_1); Blephariceridae — 15 (K_2, R); Rhagionidae — 1–8, 10, 11, 13, 15, 16 (J_1–N, R); Eomyiidae — 5, 6 (J_3); Xylophagidae — 16 (K_2–P*, R); Asilomorpha fam. nov. — 16 (K_2); Archisargidae — 6 (J_3); Vermileonidae — 3, 6 (J_1–P*, R); Eremochaetidae — 6, 8, 9 (J_3–K_1); Asilidae — 10, 11 (K_1–N, R); Nemestrinidae — 6, 10, 11 (J_3–P, R); Acroceridae —

6 (J_3–P, R); Bombyliidae — 3, 8 (J_2–N, R); Protempididae — 6 (J_3); Empididae — 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15, 16 (J_3–N, R); Hybotidae — 8, ?13, 15, 16 (K_1–P, R); Platypezidae — 9, 10, 15, 16 (K_1–P, R); Opetiidae — 9, 10 (K_1–P, R); Sciadoceridae — 16 (K_2–P, R); Ironomyiidae — 9–11, 15, 16 (K_1–K_2, R); Phoridae — 16 (K_2–N, R).

Отряд VESPIDA (= Hymenoptera): Xyelidae — 1, 2, ?3, 4–6, 9–15 (T_3–N, R); Xyelotomidae — 5–7, 9, 11, 13 (J_2–K_1); Tenthredinidae — 10, 11, 15 (K_1–N, R); Xyelydidae — 4, 6, 12 (J_1–K_1); Praesiricidae — ?5, 6, 9–11 (J_3–K_1); Pamphilidae — 4 (J_3–N, R); Gigasiricidae — 6, ?13 (J_1–J_3, ?K_1); Anaxyelidae — 5, 6, 9–11, 15 (J_3–K_2, R); Siricidae — 6, 10, 14 (J_1–N, R); Sepulcidae — 5, 6, 10–12, 14, 15 (J_1–K_2); Cephidae — 8, 10, 11, 15 (K_1–P, R); Pararchexyelidae — 6 (J_3); Paroryssidae — 6, 11 (J_3–K_1); Orussidae — 16 (K_2, R); Karatavitidae — 5, 6 (J_1–J_3); Ephialtitidae — 3, 6, 9, 11 (J_2–K_1); Preaulacidae — 5, 6 (J_3); Aulacidae — 7–12, 15, 16 (K_1–P, R); Cretevaniidae — 11, 16 (K_1–K_2); Trigonalidae — ?8–11, 15, 16 (K_1–N, R); Megalyridae — 2, 5, 6, 8–11, 13 (J_1–P*, R); Megaspilidae — 10, 11 (K_1–P, R); Stigmaphoronidae — 10, 11, 16 (K_1–K_2); Praeichneumonidae — 7, 9 (K_1); Ichneumonidae — 10, 11, 14–16 (K_1–N, R); Braconidae — 7, 10, 15, 16 (K_1–N, R); Mesoserphidae — 4–6, 8–10 (J_1–K_1); Roproniidae — 9–11, 15 (J_2–K_2, R); Proctotrupidae — 7–11, 15 (K_1–P, R); Pelecinidae — 7, 10, 11 (K_1–P, R); Austroniidae — 7, 10, 15, 16 (K_1–K_2, R); Diapriidae — 15, 16 (K_2–N, R); Jurapriidae — 4 (J_3); Scelionidae — 16 (K_2–N, R); Serphitidae — 10, 11, 16 (K_1–K_2); Archaeocynipidae — 9, 10 (K_1); Cynipidae — 15 (K_2–N, R); Mymarommatidae — 10, 11, 16 (K_1–P, R); Tetracampidae — 16 (K_2, R); Bethylonymidae — 4, 6 (J_3); Chrysididae — 9–11, 15, 16 (K_1–N, R); Bethylidae — 10, 11, ?15, 16 (K_1–N, R); Dryinidae — 10, 11, 15, 16 (K_1–N, R); Pompilidae — 10, 11 (K_1–N, R); Baissodidae — ?8, 10 (K_1); Sphecidae — 7–12, 15, 16 (K_1–N, R); Falsiformicidae — 16 (K_2); Scoliidae — 11, 15 (K_1–N, R); Masaridae — 10–12, 17 (K_1–K_2, R); Armanidae — 14, 15, 17 (K_1–K_2).

Отряд LIBELLULIDA (= Odonata): Protomyrmeleontidae — 6, 10 (T_3–K_1); Aeshinidae — 6, 7, 10, 11, 15 (J_3–N, R); Petaluridae — ?6, 12 (J_3–P, R); Gomphidae — 6, 10 (J_3–N, R); Sonidae — 8 (K_1); Aktassiidae — 6 (J_3–K_1); Aeschnidiidae — 6, 7, 9–12, ?14 (J_3–K_2); Hemeroscopidae — 10, 11 (K_1); Corduliidae — 8 (K_1–N, R); Libellulidae — 17 (K_1–N, R); Heterophlebiidae — 6 (J_1–K_1); Campterophlebiidae — 1, 3 (J_1–J_3); Isophlebiidae — 2, 4–6, 10, 13 (J_1–K_1); Karatawiidae — 1, 3, 6 (J_1–J_3); Tarsophlebiidae — 1, 6, 10, 11 (J_1–K_1); Archithemistidae — 1, 6 (J_1–J_3); Oreopteridae — 3, 6, 10 (J_1–K_1); Stenophlebiidae — 6, 11 (J_3–K_1); Coenagrionidae — 6, 17 (J_3–N, R); Steleopteridae — 6 (J_3).

Отряд BLATTIDA: Mesoblattinidae — 1–3, 5, 6, 8, 10, 11, ?12, ?13, 14 (C_3–K_2); Latiblattidae — 6 (J_3); Raphidiomimidae — 6 (J_3); Blattulidae — 1–6, 10, 11, 17 (J_1–K_2); Blattidae — 10, 11, 15, 17 (K_1–N, R); Blattellidae — 17 (K_2, R).

Отряд MANTIDA: Chaeteessidae — 10, 17 (K_1–P, R).

Отряд GRYLLOBLATTIDA: Geinitziidae — 1, 6 (T_3–J_3); Blattogryllidae — 6 (T_3–J_3).

Отряд PERLIDA (= Plecoptera): Mesoleuctridae — 1, 2 (T_3–J_1); Perlariopseidae — 1–6, 10, 11 (T_3–K_1); Siberioperlidae — 2, 4, 7, 8, 13 (T_3–K_1); Platyperlidae — 1, 3 (J_1–K_1); Baleyopterygidae — 1, 3, 4, 10 (J_1–K_1); Taeniopterygidae — 8, 13 (K_1–N, R); Nemouridae — 13 (K_1–P, R); Leuctridae — 13 (K_1–N, R); Chloroperlidae — 13 (K_1, R).

Отряд TERMITIDA (= Isoptera): Hodotermitidae — 10, 11, 15 (K_1–N, R).

Отряд FORFICULIDA (= Dermaptera): Protodiplatyidae — 3, 6 (J_2–J_3); Pygidicranidae — 6 (J_3, R).

Отряд GRYLLIDA (= Orthoptera): Elcanidae — 1, 5–8, 10, 11, 13 (J_1–K_1); Vitimiidae — 10 (T_3–K_1); Haglidae — 1, 3–6, 9–13 (T_3–P, R); Phasmomimidae — 1, 6, 10–12, 14, 15 (J_1–P); Protogryllidae — 1, 3, 6 (J_1–J_3); Baissogryllidae — 10, 11 (K_1); Gryllidae — 11, 17 (K_1–N, R); Locustopseidae — 1, 3, 6, 17 (T_3–K_2); Eumastacidae — 6, 10 (J_3–N, R); Tetrigidae — 10 (K_1–P, R); Tridactylidae — 10 (K_1–?P, R).

Отряд PHASMATIDA: Prochresmodidae — 10 (T_3–K_1); Cretophasmatidae — 17 (K_2); Aerophasmatidae — 6 (J_3); Necrophasmatidae — 6 (J_3).

Результаты

Полученные результаты сведены в таблицы 1, 2 и показаны на рисунках 1–3. Кривые доли вымерших семейств (рис. 1) показывают отсутствие заметных изменений на изученном отрезке юры, в целом сильное падение этой доли (до 5%) к кайнозою и более

Таблица 1.

Показатели таксономического состава комплексов насекомых.

Показатель / Комплекс	N	n_e	(n^+_z)	n^+	(n^+_s)	(n^-_z)	n^-	(n^-_s)
1	43,5	29/67		18/44			3/7	
2	44	30/68		18/41			1/2	
3	62,5	41/66		7,5/12			3/5	
4	42	28,5/68		12,5/30			7/17	
5	51,5	37,5/73		9,5/18			7/4	
6	154,5	107/69		64,5/42			37/24	
7	48,5	21,5/44	11/23		7,5/16	5/10		4,5/9
8	57,5	27/48	13,5/23		12/21	6/10		6/10
9	53	24/45	11,5/22		8/1,5	2,5/5		5/9
10	158,5	70/44	41,5/26		48,5/31	19/12		22/14
11	108,5	52,5/48	4,5/4		4,5/4	17,5/16		25/23
12	36,5	16,5/45	0/0		0/0	4/11		8/22
13	61,5	33/54	6/10		8/13	26/42		12/20
14	34,5	9,5/28		2/6			1/3	
15	58,5	15,5/26		6/10			8/14	
16	47,5	15,5/33		12/25			3/6	
17	44	12/27		10/23			9/21	
18	96	21/22		35/36			16/16	
19	34	3/9		5/15			3/9	
20	87	4/5		18/21			3/3	
21	105	2/2		47/44			2/2	
22	225	1/0,5		81/36			1/0,5	
23	159	0/0		37/23			0/0	
24	116	0/0		14/22			0/0	
25	84	0/0		8/9			0/0	

Примечание:

1. Комплексы: 1 — *Mesoleuctra–Mesoneta*, 2 — *Mesoleuctroides–Dinosamarura*, 3 — *Memptus–Dzeregia*, 4 — *Stackelbergica–Siberioperla*, 5 — Хоутийн-Хотгор, 6 — Каратау, 7 — Хутэл-Хара, 8 — гурванэрэнская свита, 9 — Турга, 10 — Байса, 11 — *Folindusia ponomarenkoi—Ostacindusia popovi*, 12 — Семен, 13 — *Proameletus–Sinitsia*, 14 — Хетана, 15 — Обещающий, 16 — Н. Агапа, 17 — Кзыл-Джар, 18 — Янтардах, 19 — Чемавинит, 20 — палеоцен (суммарно), 21 — балтийский янтарь, 22–25 — суммарные комплексы: 22 — олигоцен, 23 — аквитан (начало миоцена), 24 — прочий миоцен, 25 — плиоцен; подробнее об этих комплексах см. Жерихин (1978, 1980а, 1985), Насекомые… (1986), при этом следует учитывать, что комплекс №11, названный здесь впервые, объединяет насекомых из монгольских местонахождений Бон-Цаган, Холботу, Хурилт, Шар-Тологой, и что комплекс № 13 ранее именовался Proameletus–Dinosamarura.

2. Семейства, идентифицированные предположительно или условно, при суммировании оценивались как 0,5 семейств.

3. N — общее число семейств в комплексе, n_e — число и процент вымерших семейств (включая "практически вымершие" по В.В. Жерихину, 1978, т.е. семейства, исчезающие из палеонтологической летописи в кайнозое, не считая находок в балтийском янтаре), n^+ — семейства, найденные в первый раз, n^- — в последний раз в их палеонтологической истории (не считая балтийского янтаря), в том числе (только для комплексов 7–13), n^+_z, n^-_z — первые и последние находки в стратиграфической последовательности комплексов по В.В. Жерихину (7, 8? 9 → 10 → 11, 12 → 13), n^+_s, n^-_s — то же самое по С.М. Синице (13 → 8 → 7, 9, 10 → 11, 12).

4. Во всех случаях косая черта разделяет абсолютное число (слева) и процент (справа) семейств соответствующей категории; все проценты округлены до целых чисел.

Таблица 2.

Динамика состава насекомых в интервалах между последовательными комплексами.

интервал между комплексами / показатель	версия В.В.Жерихина							версия С.М.Синицы				
	1,2	3	6	7–9	10	11	13	15	6	13	8	10	11	15
Δt (10^7 лет)	0,7	3	2,4	0,9	0,7	0,9	1,2		2,0	0,4	0,9	0,7	2,1	
I_k	45	79	–2	53	–50	–23	–62		–30	2	51	–56	–39	
I_t	12	8	10	19	11	14	22		9	50	22	13	8	

интервал между комплексами / показатель	15	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Δt (10^7 лет)	0,3	0,4	0,9	2,0	1,6	1,1	0,5	1,3	0,9	
I_k	24	26	–3	40	87	89	96	100	100	
I_t	54	65	17	8	14	17	24	8	4	

Примечание:

1. Номера комплексов расшифрованы в примечании к табл. 1, показатели расшифрованы в тексте.
2. Из одновозрастных комплексов (4–6) в расчёт включен только последний как более крупный; не включены в расчёт комплексы 12 и 14, включающие менее 40 семейств, и комплекс 16 (Н. Агапа) — первый богатый комплекс из ископаемых смол, в котором доля впервые появляющихся семейств завышена по тафономическим причинам; в случае нескольких одновозрастных комплексов близкого объема (1–2 и 7–9) для расчёта использовались средние значения соответствующих величин.

медленное, но уже до нуля — к началу неогена. Это подтверждает, что меловой период является ключевым в формировании современной фауны насекомых на уровне семейств и что вымирание семейств в основном завершилось к началу кайнозоя. Нас, однако, интересуют более тонкие детали этого процесса, в частности повышение доли вымерших семейств в течение второй половины раннемеловой эпохи, выраженное на графиках для обоих вариантов стратиграфической последовательности, но особенно в варианте В.В. Жерихина. Дополнительный пересчёт кривой после исключения семейств, эндемичных для мелового периода, дал по существу ту же картину для обоих вариантов, что не позволяет интерпретировать этот подъем кривой как результат возникновения многочисленных короткоживущих семейств. Вероятно, здесь действительно обнаружилось ещё одно наряду с описанным Жерихиным "всплыванием" реликтов проявление роста роли древних групп в биоценозах кризисного периода. Правда, это свидетельство начала биоценотического кризиса датируется существенно более ранним временем (приблизительно серединой раннего мела), чем по крайней мере некоторые другие (богатый древними реликтами комплекс из Лабрадора, датируемый концом раннего или началом позднего мела) и, таким образом, указывает на значительную длительность кризисной ситуации.

Следующий показатель, модифицированный индекс когерентности (рис. 2), рисует существенно иную картину — в целом высоко положительный баланс в юре и первой половине раннего мела, отрицательный во второй половине раннего мела, снова положительный в позднем мелу, с подъёмом до максимальных значений в течение палеогена. На эту общую картину, опять-таки прослеживающуюся в обоих вариантах стратиграфической последовательности, накладываются менее глубокие и менее продолжительные провалы кривой, приходящиеся на окрестности юрско–меловой границы и на середину по-

зднего мела, но в их реальности нет полной уверенности. Дело в том, что в обоих случаях низкие значения индекса когерентности возникают при расчёте его для интервала, разделяющего богатый древний и относительно бедный молодой комплекс. Но семейства, находящиеся на границе исчезновения из летописи, равно как и впервые попадающие в летопись, обычно относительно редки и имеют шансы быть обнаруженными лишь в луч-

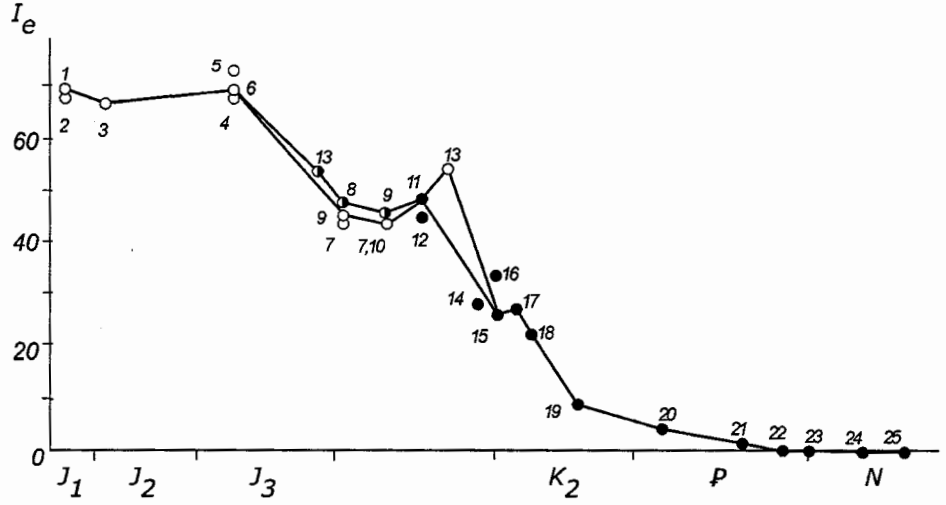


Рис. 1. Доля вымерших семейств насекомых (I_e) в последовательных мезокайнозойских комплексах. По оси абсцисс геологическое время (J_1, J_2, J_3 — ранняя, средняя и поздняя юра, K_1, K_2 — ранний и поздний мел, P — палеоген, N — неоген); цифры на кривой — номера комплексов (расшифрованы в табл. 1); белыми кружками обозначено положение комплексов по В.В. Жерихину, наполовину залитыми — по С.М. Синице; остальные пояснения см в тексте.

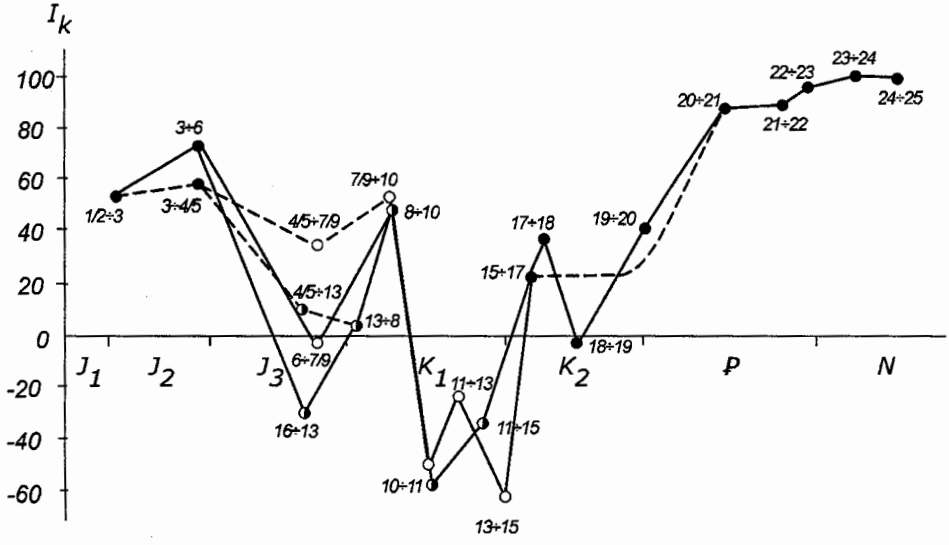


Рис. 2. Изменения модифицированного индекса когерентности (I_k) в позднем мезозое–кайнозое. Цифры на кривых обозначают интервалы между соответствующими комплексами, остальные обозначения как на рис. 1.

ше изученных фаунах. Поэтому доля первых и последних находок в крупных комплексах будет в среднем выше, а это должно вести к завышению значений индекса когерентности, если в выражение (1) подставляется доля первых появлений в более крупном, а доля последних появлений в менее крупном комплексе (т. е. если анализируется переход от хуже изученной фауны к лучше изученной) и к их занижению в обратном случае (когда лучше изученный комплекс более древний). Действительно, если для расчёта изменений в окрестностях юрско–меловой границы большой комплекс 6 заменить на сопоставимые с ним по возрасту и объёму комплексы 4–5 (пунктир на рис. 2), то провал на кривой в зависимости от принятой стратиграфии почти исчезает или по крайней мере не уйдёт глубоко в область отрицательных значений. Поэтому реальность этого провала вызывает сомнения и в дальнейшем мы его обсуждать не будем. То же самое, вероятно, справедливо и по отношению к провалу кривой на уровне середины позднего мела, но продемонстрировать это значительно труднее, поскольку чередование лучше и хуже изученных комплексов охватывает здесь бóльший интервал (комплексы 17–20), а дублирующих комплексов сравнимого объема здесь нет. Поэтому мы можем только предполагать, что действительный ход кривой на этом участке более плавный (рис. 2, пунктир). Что же касается периода негативного баланса во второй половине раннего мела, то в его реальности усомниться значительно труднее.

Форма кривой оборота фауны (рис. 3) существенно проще. На ней ясно выделяется мощный пик около середины мела и два более слабых в конце юры–начале мела и в окрестностях палеоген–неогеновой границы, причём первый из них отчетливо выражен лишь в рамках схемы С.М. Синицы, а в альтернативной едва намечен.

Обсуждение

Итак, все три кривые единодушно свидетельствуют, что юрский и кайнозойский этапы истории насекомых были относительно спокойными, а основные преобразования пришлись на меловой этап. Здесь можно выделить четыре последовательные фазы, характеризующиеся разной направленностью изученных процессов. К сожалению, состояние континентальной стратиграфии мезозоя в районах исследования не позволяет точно датировать эти фазы, но важно, что даже значительные различия конкурирующих стратиграфических схем не влияют на выводы о характере и периодизации динамики таксономического состава энтомофаун.

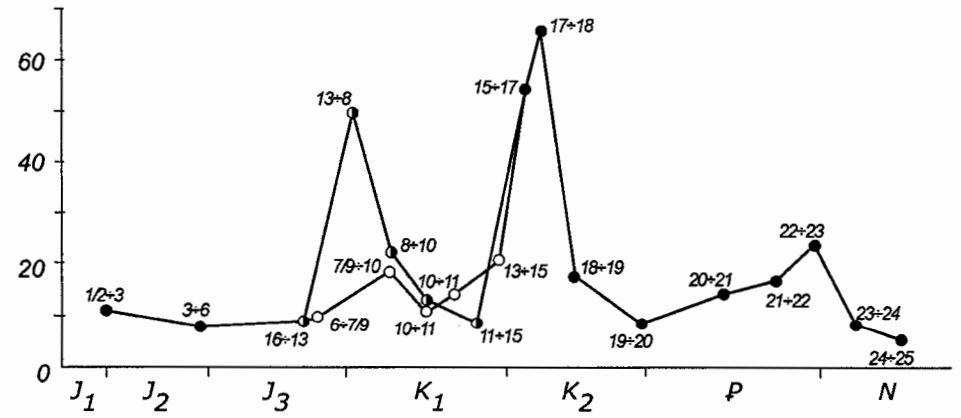


Рис. 3. Изменения индекса оборота фауны насекомых (*It*) в позднем мезозое–кайнозое. Обозначения как на рис. 2.

Первая, подготовительная фаза, охватывающая приблизительно конец юры–начало раннего мела (интервал, ограниченный комплексами 4/6 ÷ 10), характеризуется сравнительно интенсивным вымиранием (рис. 1), но при опережающих темпах появления новых семейств (рис. 2) и, возможно, некоторым повышением общей скорости изменений (рис. 3); в начале фазы (интервал 4/6 ÷ 8) не исключён приблизительный баланс позитивных и негативных процессов (рис. 2, версия С.М. Синицы). Следующая, парадоксальная фаза приходится приблизительно на середину–вторую половину раннемеловой эпохи (интервал 10 ÷ 15), когда вымирание замедляется (доля вымерших семейств не уменьшается, а даже растёт — рис. 1), и в то же время общий баланс смен резко негативный (рис. 2), т. е. темпы возникновения семейств замедляются ещё значительно сильнее, чем темпы вымирания. Затем следует драматическая фаза, захватывающая, видимо, конец раннего и начало позднего мела (интервал 15 ÷ 18). Это время бурных смен (рис. 3), период интенсификации как вымирания, так и появления новых семейств, но с определённым, хотя и умеренным преобладанием второго процесса (рис. 2, пунктир), Наконец, наступает фаза успокоения, приходящаяся на конец позднего мела и первую половину палеогена (интервал 18 ÷ 21). Здесь темпы изменений резко падают (рис. 3) за счёт снижения как положительной, так и в особенности отрицательной их составляющей, что ведёт к новому подъёму соответствующей кривой (рис. 2); с середины фазы (начало палеогена; рис. 1, точка 20) вымирание семейств практически прекращается. Далее наблюдается только одно заметное событие — усиление динамики состава комплексов за счёт возникновения новых семейств во второй половине палеогена (рис. 2, 3, интервал 21 ÷ 23).

Полученная картина в общих чертах неплохо согласуется с гипотезой биоценотического кризиса, поскольку этап особенно резких перестроек состава комплексов (интервал 15 ÷18) действительно был относительно кратковременным (порядка 7 млн. лет, табл. 1) и датируется приблизительно серединой мела. Кроме того, в динамике таксономического состава насекомых действительно был период определённо негативных смен (преобладания вымирания над возникновением новых групп), приходящийся, как и писал В.В. Жерихин, на конец раннего мела, и при этом единственный уверенно фиксируемый в течение всего позднего мезозоя и кайнозоя. Однако обнаруживаются и некоторые неожиданные моменты. Прежде всего, негативный баланс смен приходится на парадоксальную фазу процесса, характеризующуюся спадом общей динамики, и обусловлен не усилением вымирания, а замедлением процесса возникновения новых семейств. Существенно также, что пыльца и в гораздо меньшем числе макроостатки предполагаемых виновников кризиса — покрытосеменных растений, довольно регулярно присутствуя в отложениях конца подготовительной фазы (уровень нашего комплекса 10; Братцева, Новодворская, 1975, 1979; Вахрамеев, Котова, 1977; Krassilov, 1982; А.А. Сиротенко, личн. сообщ., 1984 г.), полностью исчезают на парадоксальной фазе (уровень комплексов 11 и 13), чтобы вновь появиться, но уже в значительно большем обилии, в драматическую фазу анализируемого процесса. По-видимому, парадоксальная фаза — это ещё не сам кризис, а лишь его преддверие, когда возникновение новых групп уже почти прекратилось, а вымирание по непонятной пока причине ещё продолжается, освобождая экологическое пространство — первоначально для реликтов прежних биот, а затем, с наступлением драматической фазы процесса, — для бурного процесса смены, описанного Жерихиным. Что же касается предсказанного этим автором доминирования негативных процессов в ходе собственно кризиса, то отсутствие его явных следов на наших графиках может свидетельствовать не о его отсутствии, а о его кратковременности, о том, что первоначальный негативный баланс процесса сменяется нейтральным и далее положительным настолько быстро, что разрешающая способность наших методов оказывается недостаточной для обнаружения таких явлений.

Литература

Алексеев А.С. 1984. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. геол. Т.59. № 2. С.87–102.

Братцева Г.М., Новодворская И.М. 1975. Споры и пыльца из нижнемеловых отложений местонахождения Хурэн-Дух, МНР. // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып.2. М.: Наука. С.205–209.

Братцева Г.М., Новодворская И.М. 1979. Палинологическая характеристика нижнемеловых отложений Буйлясутуинхудук и Анда-Худук, Баян-Хонгорский аймак, МНР // Тр. ССМПЭ. Вып.8. М.: Наука. С.98–99.

Вахрамеев В.А. 1973. Покрытосеменные и граница нижнего нижнего и верхнего мела. // Палинология мезофита. Тр. 3-й Межд. палинол. конф. М.: Наука. С.131–135.

Вахрамеев В.А., Котова И.З. 1977. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. № 4. С.101–109.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. М.: Наука. 198 с.

Жерихин В.В. 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Н.Н.Смирнов (ред.). Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С.113–132.

Жерихин В.В. 1980а. Насекомые в экосистемах суши // Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын (ред.). Историческое развитие класса насекомых / Тр. Палентол. ин-та АН СССР. Т.175. С.189–224.

Жерихин В.В. 1980б. Класс Insecta. Насекомые // В.В. Меннер и др. (ред.). Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука. С.40–97.

Жерихин В.В. 1985. Насекомые // А.П. Расницын (ред.). Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий / Труды Палентол. ин-та АН СССР. Т.213. С.100–131.

Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюции // К.Л. Паавер (ред.). Микро- и макроэволюция. Матриалы симпозиума, Кяэрику, 2–5 сент. 1980. Тарту. С.77–81.

Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток. С.12–30.

Красилов В.А. 1987. Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. №3. С.9–15.

Насекомые в раннемеловых биоценозах Западной Монголии / Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып.28. М.: Наука. 1986. 215. с

Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: мшанки, членистоногие, иглокожие. А.Н. Соловьёв, В.Н. Шиманский (ред.). М.: Наука. 1980. 176 с.

Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. Л.А. Невесская, А.Н. Соловьёв (ред.). М.: Наука. 1981. 142 с.

Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. А.Н. Соловьёв, В.Н. Шиманский (ред.). М.: Наука. 1978. 136 с.

Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. А.Н. Соловьёв, В.Н. Шиманский (ред.). М.: Наука. 1981. 83 с.

Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. В.А. Вахрамеев (ред.). М.: Наука. 1977. 130 с.

Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики фитоценозов. М.: Наука. 231 с.

Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы // Палеонтол. журн. № 5. С.82–91.

Татаринов Л.П. 1985. Палеонтология и эволюционное учение // Сер. Биология. М.: Знание. № 9. 64 с.

Doyle J.A., Hickey L. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution // Origin and early evolution of angiosperm. New York: Columbia Univ. Press. P.139–206.

Krassilov V. 1982. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica. Abt.A. Bd.181. Hf.1–3. S.1–43.

Niklas K.J., Tiffney B.H., Knoll A.H. 1983. Patterns in vascular land plant diversification // Nature. Vol.303. No.5918. P.614–616.

Raup D.M., Sepkoski J.J. jr. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Biol. Sci. Vol.81. No.3. P.801–805.

Sepkoski J.J. jr. 1982. Compendium of fossil marine families // Milwaukee Publ. Mus., Contr. Biol. Geol. №51. 125 p.

StanleyS.M., Addicott W.O., Chinzei K. 1980. Lyellian curves in paleontology: possibilites and limitations // Geology. Vol.8. P.422–426.

4.6. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса

Исследование динамики таксономического состава, особенно на уровне семейства, надёжно зарекомендовало себя как эффективный метод познания эволюционного процесса. Приложение этого метода к анализу истории насекомых в позднем мезозое и кайнозое позволило В.В. Жерихину (1978) обосновать концепцию мелового биоценотического кризиса. Согласно этой гипотезе изменение состава растений в середине мела, оцененное палеоботаниками как рубеж первостепенной важности, маркирующий границу мезофита и кайнофита, отражает специфику эволюции не только растений, а всей биоты континентов в отличие от морской биоты, испытавшей основную смену состава на эпоху позже — на рубеже мела и палеогена, который выступает в качества границы мезозойской и кайнозойской эр. Действительно, проведённый В.В. Жерихиным анализ показал серьезные изменения в составе рассмотренных им групп животных — различных членистоногих, моллюсков и позвоночных. Насекомые, как самая разнообразная и богатая таксонами группа, позволили уточнить важные детали процесса. Оказалось, в частности, что обновление состава группы в основном произошло в течение позднего мела, а предшествовал ему во второй половине раннего мела этап вымирания, не скомпенсированного появлением новых семейств. Эта последовательность событий позволила сопоставить фазы кризиса со схемой В.А. Красилова (1969), согласно которой нормальные условия заполненных биоценозов тормозят эволюционный процесс, оставляя возможность лишь медленной когерентной (согласованной между членами ценоза) эволюции. Основные же эволюционные преобразования совершаются на кратковременном этапе быстрой некогерентной эволюции, наступающем после опустошения биоценозов в результате массового вымирания. Этап не скомпенсированного вымирания в конце раннего мела был сопоставлен В.В. Жерихиным с массовым вымиранием, спровоцировавшим некогерентную эволюцию на позднемеловом этапе, которая и восполнила потери, нанесённые вымиранием.

Прошедшее десятилетие принесло обширные новые сборы юрских и раннемеловых насекомых, но одновременно и сомнения в бесспорности принятой В.В. Жерихиным стратиграфической последовательности энтомокомплексов. Поэтому была предпринята проверка концепции биоценотического кризиса на более богатом материале, с использованием более широкого набора методов расчёта и с учётом стратиграфических разночтений. Изложение материала и обоснование методов расчёта дано в другой работе (Меловой биоценотический кризис..., 1988 — см. раздел 4.5 настоящего сборника — *Ред.*), здесь отметим только, что всего учтено распространение 540 семейств. При этом из-за недостаточной изученности мезозойских энтомофаун для юры и мела анализировались не полные фауны последовательных интервалов этих периодов, а конкретные локальные комплексы, в основном азиатские, а для раннего мела почти исключительно территории Забайкалья и Монголии. Соответственно этому подбирались методы расчеёта. Что касается стратиграфических разночтений, то на соответствующем интервале (конец верхней юры–нижний мел) показатели были рассчитаны для двух наиболее полярных версий стратиграфической последовательности. Это нашло отражение в расщеплении кривых на соответствующих участках графиков (рис. 1–3).

Первый график (см. рис. 1) отражает изменение доли вымерших семейств в составе последовательных комплексов. Этот показатель, использованный здесь вслед за

Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Б.С. Соколов (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука. С.35–40.

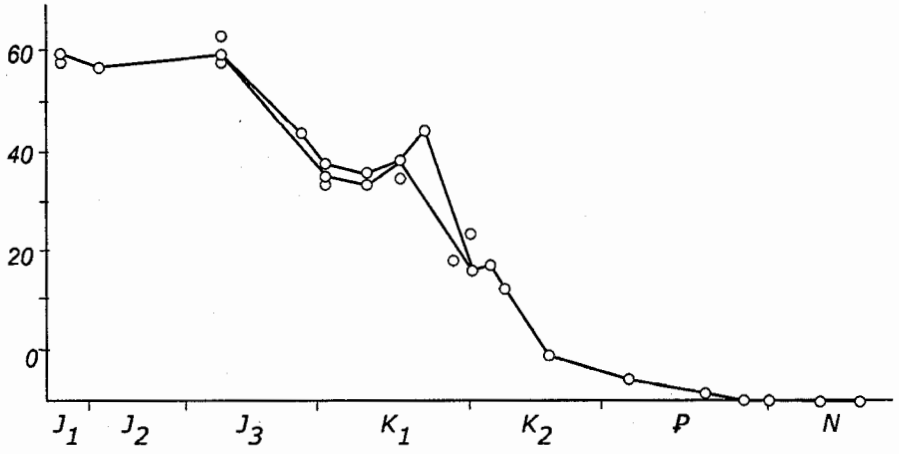


Рис. 1. Изменение доли вымерших семейств в мезозое и кайнозое. Точки, соответствующие комплексам насекомых, описаны в работе (Меловой биоценотический кризис..., 1988, рис. 1 — здесь и далее см. раздел 4.5 настоящено сборника — *Ред.*), остальные объяснения в тексте.

В.В. Жерихиным, по существу представляет вариант лайелевых процентов (Stanley et al., 1980), отличающийся от классического лишь заменой доли современных таксонов в фауне долей таксонов вымерших. График демонстрирует устойчиво высокую (около 2/3) долю вымерших семейств в юре, быстрое её падение почти до нуля в мелу и вновь устойчивое сохранение уровня, близкого к нулевому, в течение всего кайнозоя[1]. Эту схему осложняет неожиданный подъём доли вымерших семейств в конце раннего мела, чётко выраженный в обоих вариантах стратиграфической последовательности, где он различается только количественно. Объяснить этот подъём помогает пример покрытосеменных растений (именно их В.В. Жерихин считал виновниками мелового кризиса, но эта сторона его гипотезы здесь не анализируется). Покрытосеменные регулярно, хотя и в очень небольшом количестве, обнаруживаются в насекомоносных отложениях первой половины раннего мела, а позже, в отложениях с повышенной долей вымерших семейств насекомых не найдено ни одного их отпечатка и ни одного пыльцевого зерна (Меловой биоценотический кризис..., 1988). Очевидно, в этот период как покрытосеменные, так и многие из семейств насекомых, которым предстояло просуществовать в течение всего мела и кайнозоя, почему-то временно снизили свою численность или (и) перешли в условия, не благоприятствующие захоронению. Напротив, некоторые древние группы, в том числе явные реликты, вновь вошли в число регулярно обнаруживающихся в ископаемом состоянии. Таким образом, описанное В.В. Жерихиным "всплывание реликтов" в конце раннего мела оказалось лишь одним из проявлений общей архаизации фауны этого времени.

Следующая кривая когерентности (см. рис. 2) отражает баланс смен, т.е. относительную роль вымираний и появлений новых семейств насекомых на соответствующих этапах их истории. Индекс когерентности, введенный В.В. Жерихиным, здесь модифицирован таким образом, чтобы характеризовать изменения на интервалах, разделяющих последовательные локальные комплексы:

$$I_k = (n^+_t/N_t - n^-_{t-1}/N_{t-1}) / (n^+_t/N_t + n^-_{t-1}/N_{t-1}),$$

[1] Здесь и далее намеренно даются приближённые датировки обсуждаемых событий, поскольку состояние стратиграфии многих наиболее важных из использованных насекомоносных отложений, особенно раннемеловых, позволяет сколько-нибудь уверенно судить лишь об их последовательности, но не об их корреляции со стандартной морской шкалой.

где n^{+}_{t} — число семейств, найденных впервые в их истории в комплексе, отнесённом к моменту геологического времени t; N_t — общее число семейств в том же комплексе; n^{-}_{t-1} — число семейств, найденных в последний раз в их истории в комплексе, отнесённом к предыдущему (в рамках данной последовательности) моменту времени t–1; N_{t-1} — общее число семейств в том же комплексе. Таким образом, индекс равен +1 (+ 100%), если в течение интервала, разделяющего сравниваемые комплексы, фиксируются только появления (только первые находки в комплексе N_t); равен –1 (–100%), если фиксируются только вымирания (последние находки в комплексе N_t); равен нулю, если роль первых находок в комплексе N_t и последних находок в комплексе N_{t-1} одинакова. На рис. 2 значения индекса отнесены к середине интервала, разделяющего сравниваемые комплексы. Ввиду того, что значение индекса когерентности зависит не только от реальной роли вымираний и возникновений семейств на исследуемом интервале, но и от соотношения объёмов последовательных комплексов (поскольку шансы обнаружить представителей группы, только возникшей или, наоборот, находящейся на грани вымирания, быстро растут с увеличением размера выборки), кривая когерентности проводилась там, где это было возможно, по комплексам близкого объёма, а не по самым крупным из известных для данного временного среза; если же это было невозможно, в ряде случаев проводилась сглаживающая кривая.

Полученный график когерентности также рисует достаточно чёткую картину. В юре и, по-видимому, в значительной части раннего мела (здесь судить труднее из-за стратиграфических неясностей) возникает гораздо больше семейств, чем вымирает. В конце раннего мела положительный баланс резко сменяется ещё более выраженным отрицательным — в соответствии с выводами В.В. Жерихина, если только не учитывать, что сейчас этот этап рисуется гораздо более длительным, чем представлялось ранее. Далее следует подъём в течение мела и палеогена к абсолютно положительным значениям индекса (в соответствии с прекращением вымирании к концу палеогена, см. рис. 1), причём на более или менее значительную часть позднего мела приходится временная приостановка этого процесса с фиксацией индекса в области низких положительных значений, лишь затем начинается новый подъём кривой.

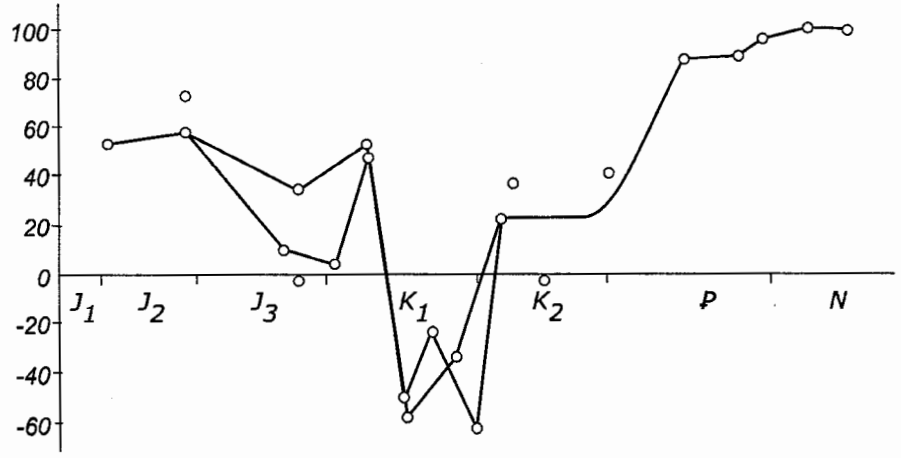


Рис. 2. Изменение индекса когерентности (ордината) на интервалах между последовательными комплексами насекомых (абсцисса). Точки, отражающие значения индекса на соответствующих интервалах, расшифрованы в работе (Меловой биоценотический кризис..., 1988, рис. 2), остальные объяснения в тексте.

График когерентности показателен, но обладает существенным недостатком, фиксируя только направленность процесса, но не его интенсивность. Поэтому был рассчитан ещё один показатель — индекс оборота фауны $I_t = (n^+_t/N_t + n^-_{t-1}/N_{t-1}) / 2dt$, где dt — интервал времени между t–1 и t в десятках миллионов лет, остальные обозначения те же, отражающий интенсивность обновления комплексов (см. рис. 3). Этот график показывает фоновый уровень смен, над которым возвышается небольшой, но явственный подъём приблизительно на рубеже палеогена и неогена и гораздо более высокий пик в начале позднего мела. Правда, в одной из конкурирующих стратиграфических последовательностей этот пик расщепляется на два, но признание реальности двух пиков требует, видимо, дополнительного подтверждения.

Теперь проанализируем три графика совместно. Юра характеризуется, по-видимому, фоновым типом эволюции с умеренным темпом изменений, преобладанием появления новых семейств и медленным уменьшением доли вымерших семейств. На начало мела и, возможно, конец поздней юры (повторю, что все временны́е привязки здесь довольно условны) приходится более резкое снижение доли вымерших семейств в комплексах. Возможно, меняются и другие параметры, но из-за стратиграфических разночтений об этом трудно говорить с уверенностью. Во всяком случае, это вряд ли фоновая эволюция, скорее — подготовительная фаза кризиса. Следующий интервал, возможно в какой-то мере соответствующий "среднему мелу" (апт и альб), представляет парадоксальную фазу кризиса, когда наблюдается архаизация фауны и одновременно преимущественное вымирание семейств, и в то же время темп оборота фауны остаётся на фоновом уровне, если не снижается. Это парадоксальное сочетание тенденций, по-видимому, объяснимо лишь в предположении, что негативный баланс создается не столько интенсификацией вымираний, сколько затуханием процесса возникновения новых семейств. Вероятно, это период эволюционного застоя, когда экологическое пространство существенно заполнено и происходит в основном исчезновение уже обречённых групп, а не возникновение новых. Сопоставление парадоксального этапа с массовым вымиранием, провоцирующим некогерентную эволюцию, не кажется оправданным.

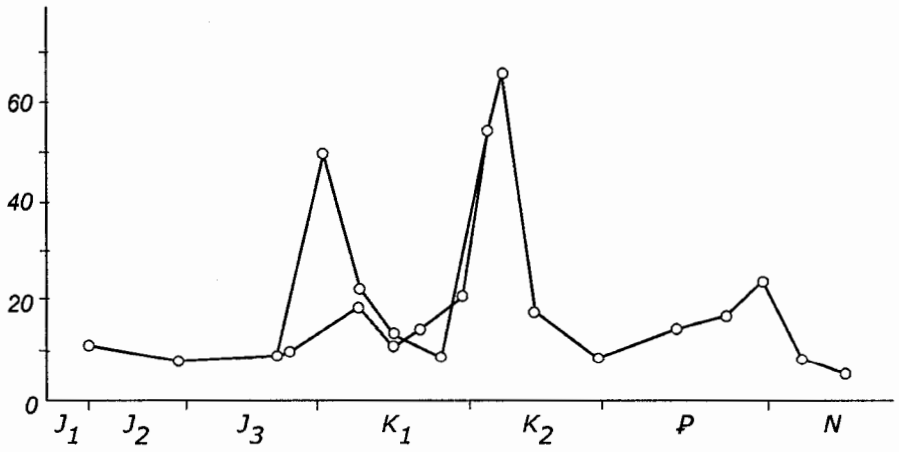


Рис. 3. Изменение темпа оборота фаун (ордината) на интервалах между последовательными комплексами насекомых (абсцисса). Значение точек см. (Меловой биоценотический кризис..., 1988, рис. 3), остальные объяснения в тексте.

Следующая драматическая фаза кризиса (собственно кризис) характеризуется ускоренным обновлением состава комплексов при некотором преобладании появления новых семейств и приходится на первую половину позднего мела. Таким образом, никакого опустошения ценозов на время, сопоставимое с длительностью периода бурной компенсаторной эволюции, не наблюдается, что указывает на необходимость уточнения гипотезы В.А. Красилова. По-видимому, потенциальный темп компенсаторного формообразования, по крайней мере у насекомых (в целом не отличающихся особенно высокими темпами эволюции — Расницын, 1987), настолько высок, что не допускает сколько-нибудь длительного опустошения сообществ, а ценотический вакуум, провоцирующий некогерентную эволюцию, возникает как следствие не массового вымирания, а поспешного заполнения образующихся лакун несбалансированными (инадаптивными — Расницын, 1987) группами, легко вытесняемыми новыми претендентами на место под солнцем. Подтверждением этой гипотезы должно служить обнаружение повышенного числа короткоживущих семейств в драматической фазе кризиса; такая проверка планируется в дальнейшем.

Наконец, успокоительная фаза кризиса приходится на вторую половину позднего мела и, может быть, часть палеогена. Для неё характерно снижение темпа оборота фауны до фонового уровня, а доли вымерших семейств — почти до нуля. Существенно, что и после кризиса эволюция не приобретает вполне фонового характера, поскольку вымирание быстро прекращается, а появление продолжается, временами даже усиливаясь. Очевидно, в результате кризиса возникли сообщества гораздо более ёмкие, чем прежде. Их заполнение продолжается уже 100 млн. лет, и конца этому пока не видно.

В целом можно сделать вывод, что концепция мелового биоценотического кризиса успешно выдержала первую серьёзную попытку её опровержения.

Литература

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. М.: Наука. 198 с.

Красилов В.А. 1969. Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. Владивосток. С.12–30.

Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. 1988. // А.Г. Пономаренко (ред.). М.: Наука. 236 с.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Stanley S.M., Addicott W.O., Chinzei K. 1980. Lyellian curves in paleontology: Possibilities and limitation // Geology. Vol.8. P.422–426.

4.7. Динамика таксономического разнообразия: послесловие 2004 г.

Материалы и результаты двух последних статей этого раздела, а в каком-то смысле и всех моих работ по биоразнообразию, находятся в очевидном методическом и методологическом противоречии с публикациями последних лет В.Ю. Дмитриева (сведено в: Алексеев и др., 2001), выполненных частично на том же или почти том же материале и иногда вышедших под моей редакцией. Такое противоречие требует объяснения.

Наши расхождения касаются как теории, так и конкретных результатов анализа данных. Среди последних наиболее важно отсутствие на его кривых (Алексеев и др., 2001, рис. 32–36, 38), чего-либо подобного событиям первой половины и середины мела, обнаружившихся на моих кривых и интерпретированных мною как подготовительная и парадоксальная фазы биоценотического кризиса (Расницын, 1988, рис. 309–311, 1989, рис. 1–3).

Работы Дмитриева, помимо их гораздо более высокого математического уровня и использования некоторых мало доступных мне методов (особенно продуктивен его метод накопленных появлений), отличаются прежде всего глобальным характером анализа и опорой на "мгновенное разнообразие", или разнообразие на границах стратонов. Этим термином Дмитриев обозначает совокупность таксонов соответствующего ранга, зафиксированных выше и ниже данной стратиграфической границы, т. е. то, что палеонтологи называют проходящими группами. Напротив, в моих работах, особенно в двух последних, анализируется состав локальных комплексов, которые и воспринимаются как геологически мгновенный срез фауны. Следует подчеркнуть, что геологическая мгновенность по обычным меркам весьма длительна и охватывает (суммирует) относительно кратковременные климатические колебания и геоморфологические процессы и соответствующие движения ландшафтов и их биоты. В результате палеонтологические данные по локальной биоте отражают скорее (узко)региональную биоту в понимании неонтолога (Расницын, Хованов, 1972).

Конечно, проще всего принять, что математическая безупречность методов и глобальность подхода Дмитриева даёт его результатам неоспоримые преимущества, заставляющие просто отбросить наши несовершенные методы и ограниченный материал. Однако наши результаты оказались достаточно интересно интерпретируемы (ср., например, Каландадзе, Раутиан, 1993; Бугдаева, Маркевич, 2001), чтобы от них так легко отказаться, а методы Дмитриева тоже не кажутся безукоризненными с биологической точки зрения. Прежде всего, "мгновенное разнообразие" по Дмитриеву игнорирует таксоны, не пересекающие границы используемых стратиграфических подразделений (стратонов). В результате в такой чудовищно разнообразной и, соответственно, палеонтологически крайне фрагментарно изученной группе как насекомые выпадает из анализа слишком большая часть материала. Причём это не обязательно только мало интересные эфемеры. Палеонтологическая летопись отражает лишь часть, и может быть, небольшую часть времени существования даже старших таксонов. Свидетельство этому — многочисленные так называемые практически вымершие группы, известные в современной фауне, но в палеонтологической летописи последних эпох не представленные. Сюда входят не только "живые ископаемые", но и многие другие, преимущественно реликтовые группы, которые при анализе динамики биоразнообразия следует рассматривать среди вымерших, а не доживших доныне (Жерихин, 1978; см. также Расницын, 1988).

Проблема в том, что мы не всегда отдаём себе отчёт в том, что изучаем не само прошлое биоразнообразие, а его более или менее искажённый образ, видимый сквозь то, что можно назвать тафономическим окном. Тафономия — наука о закономерностях захоронения организмов. Само существование и высокая востребованность этой науки под-

чёркивает, что захоранивается и достается палеонтологам лишь немногое из того, что жило, особенно у плохо сохраняющихся групп, к которым относятся и насекомые. В наши руки попадают далеко не все даже из тех организмов, строение и образ жизни которых благоприятствуют захоронению (подробнее об этом см. Zherikhin, 2002), а лишь те, кому обстоятельства способствовали достижению высокой численности в обстановке, благоприятствующей захоронению. То есть, мы изучаем не динамику биоразнообразия как таковую, а её экологическое искажение (или преломление) — динамику таксономического разнообразия в тафономически благоприятных обстоятельствах. Именно эти ограничения я имею в виду, говоря о тафономическом окне, и именно поэтому я считаю недостаточным анализ, который игнорирует экологическую обусловленность летописи.

Действительно, странно сомневаться в том, что некоторая группа, известная, скажем, из верхнего триаса и нижнего мела, существовала и во всех трёх отделах юры независимо от того, найдены или нет соответствующие ископаемые. Однако сравнивать фауны, учитывая только проходящие таксоны и не делая различий между теми, кто "засветился" в тафономическом окне, и теми, кто незримо присутствовал на данном стратиграфическом интервале, я считаю возможным, но недостаточным. Точно так же при всех бесспорных достоинствах глобального подхода нельзя исключить, что некоторые важные аспекты динамики биоразнообразия ему мало доступны. Таковы локальные и региональные процессы, и даже глобальные, но относительно краткосрочные и происходящие не строго одновременно. Действительно, при глобальном подходе разные фазы такого процесса, одновременно проходящие в разных фаунах, будет накладываться и гасить одна другую. В результате события останутся не замеченными, пока не будет использован локальный подход. Мне кажется, что именно это могло произойти с симптомами подготовительной и парадоксальной фаз биоценотического кризиса первой половины мела и с кратковременным ростом доли вымерших таксонов на этом же интервале (Расницын, 1989, рис. 1–3). В последнем случае особое значение может иметь проблема учёта "практически вымерших" групп: от того, считают ли их вымершими или дожившими доныне, форма графика может заметно меняться.

Прав я или нет, могут показать дальнейшие исследования. Пока же представляется, что использовавшиеся мною подходы отражают несколько иной аспект динамики таксономического разнообразия прошлых биот, чем глобальный подход В.Ю. Дмитриева, и тоже имеют право на существование.

Литература

Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. 2001. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.5. М.: Геос. 126 с.

Бугдаева Е.В., Маркевич В.С. 2001. Проблема вымирания на границе мела и палеогена // Е.В. Бугдаева (ред.) Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Бурейского бассейна. Владивосток, Дальнаука. С.108–112.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. М.: Наука. 200 с.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993. Симптоматика экологических кризисов. Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.1. № 5. С.3–8.

Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.191–207.

Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Б.С. Соколов (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука. С.35–40.

Zherikhin V.V. 2002. Pattern of insect burial and conservation // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke (eds.). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. P.17–63

5. Особенности эволюции насекомых и эволюционная теория

5.1. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых

Морфогенез и рост, составляющие содержание онтогенеза, связаны между собой сложными и противоречивыми, часто антагонистическими отношениями (Шмальгаузен, 1935а). Эти отношения нередко оказываются объектом важнейших эволюционных изменений, так что изучение соответствующих этапов эволюции без их анализа оказывается очень трудным. К сожалению, анализ взаимоотношений процессов морфогенеза и роста обычно проводится лишь в самой общей форме и мало используется при изучении конкретных филогенезов, где его применение может быть очень полезным. В частности, нам кажется очень перспективным такой подход к анализу эволюции онтогенеза насекомых, так как отношения между морфогенезом и ростом здесь меняются особенно сильно.

Настоящая статья представляет собой попытку анализа эволюции онтогенеза насекомых (главным образом на уровне становления надотрядовых группировок) с точки зрения филогенетических изменений во взаимоотношениях между морфогенезом и ростом. При этом особенностям самих процессов морфогенеза и роста уделяется меньшее внимание — лишь в тех пределах, в которых это необходимо для анализа их взаимоотношений.

Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю признательность С.П. Маслову за большую помощь в обсуждении возникавших в ходе работы проблем, Б.Б. Родендорфу и А.Г. Шарову за ценные советы.

Рост

Понятие "рост" определяется разными авторами по-разному. Так, Шмальгаузен (1935б: 8) понимает под ростом "увеличение массы активных частей организма, при котором количество свободной энергии в организме возрастает... Отложение резервных веществ, продуктов выделения, простое всасывание воды (набухание)... не есть рост организма. С другой стороны, увеличение массы живых частей организма за счёт внутренних запасов (например, желтка в яйце) следует называть ростом". Однако в примечании редакции сборника говорится: "Положение о том, что отложение резервных веществ (жиров) не представляет собой процессов роста,... весьма спорно. Поскольку резервные жиры легко при изменении условий могут превратиться в активные вещества, используемые в организме как источник энергии и материал для синтеза других соединений, нет принципиальных оснований для того, чтобы не считать увеличение их массы процессом роста" (стр. 9).

Не вдаваясь в детальный анализ этого вопроса, мы условно приняли здесь следующее определение роста: рост есть увеличение массы организма за счёт внешних источников, т. е. в результате питания, ассимиляции. Соответственно этому увеличение массы организма в результате накопления резервных веществ понимается как рост. Увеличение массы зародыша за счёт желтка, так же как и другие случаи превращения резервных веществ в активные, не считается ростом.

Расницын А.П. 1965. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых // Энтомол. обозр. Т.44. № 3. С.548–553.

Такая трактовка роста обусловлена тем, что почти все данные по росту насекомых относятся к увеличению массы всего организма. Достаточных данных по интенсивности роста активных тканей ни в эмбриональный, ни в постэмбриональный период мы не имеем, тем более, что активные и пассивные ткани организма вообще с трудом поддаются разграничению.

Морфогенез

Под морфогенезом мы понимаем качественные онтогенетические изменения строения организма, появление и исчезновение органов (исключая патологические изменения).

Стадии онтогенеза насекомых

В современной литературе многие работы посвящены употреблению терминов "личинка", "нимфа" и т. д. (Davies, 1958; Popham, 1958). Поэтому нам казалось полезным пояснить, в каком объёме эти понятия использованы в настоящей работе.

Преимагинальные возрасты Thysanura, ранние возрасты Palaeoptera и активные предкуколочные возрасты Oligoneoptera, согласно ряду авторов (Захваткин, 1953а; Шаров, 1957а, и др.), обозначены как личинки, а преимагинальные возрасты Polyneoptera и Paraneoptera и поздние возрасты Palaeoptera как нимфы. Для личинки характерны мириаподный тип тагматизации (грудной отдел не обособлен), в то время как у нимф ясно выражена тагма груди.

Термин "куколка" здесь используется для обозначения покоящихся преимагинальных стадий Oligoneoptera, Thysanura, Aleurodoidea, Coccoidea, в том числе и предкуколок (стадии перестройки: Гиляров, 1949), т. е. скорее в смысле Хинтона (Hinton, 1948).

Стадии, на которых насекомые достигают дефинитивного состояния независимо от степени развития половых желёз, обозначены как имаго. Таким образом, сюда включаются ложнозрелые возрасты Thysanura, субимаго подёнок и все крылатые возрасты *Atactophlebia* (Шаров, 1957а).

Примитивный тип онтогенеза насекомых

Наиболее примитивный тип развития современных насекомых (протометаболия) описан Шаровым (1953) для Thysanura. У чешуйницы (*Lepisma saccharinum* L.) значительная часть процессов морфогенеза проходит в яйце. Вылупляющаяся личинка отличается от имаго относительно слабо, если не считать отсутствия гениталий. Личинка I возраста обладает почти червеобразной формой тела в связи с гомономной сегментацией, хетом очень бедный, чешуйчатый покров отсутствует, антенны и хвостовые нити с неполным числом члеников. Лапки трёхчленистые, как у имаго, но сочленение не действует и личинка опирается на претарзус, как многоножки и ископаемые Monura (Шаров, 1958). Пищеварительная система 1-й личинки развита слабо и не функционирует. После начала питания экология личинки чешуйницы почти не отличается от экологии имаго.

В результате сходства молодой личинки Thysanura с имаго постэмбриональное развитие характеризуется преимущественным ростом, не останавливающимся и по достижении половозрелого состояния (имаго чешуйницы неоднократно линяет и растет). Морфогенетические процессы растянуты на длительный период и не сопровождаются сколько-нибудь значительным гистолизом.

Таким образом, тип развития Thysanura (рис. 1) является относительно очень простым. Процессы морфогенеза сосредоточены в основном в яйце, рост приходится на постэмбриональный период.

Примитивный тип онтогенеза крылатых насекомых.

Стадии развития Thysanura, по-видимому, соответствуют ранним этапам онтогенеза крылатых насекомых (Börner, 1909; Гиляров, 1949, 1957; Захваткин, 1953а; Шаров, 1958). Дальнейшее развитие связано прежде всего с появлением крыльев.

Примитивный тип развития крылатых насекомых сильно усложнён. После периода эмбрионального морфогенеза и личиночного периода преимущественного роста произошла надставка нового, нимфального периода более интенсивного морфогенеза, связанного с развитием крыльев[1]. Нимфальный период, так же как и личиночный, первично сильно растянут, а морфогенез и рост, сопровождаемые линьками, не прекращаются даже после того, как крыло принимает функцию полёта (*Atactophlebia termitoides* Mart., Шаров, 1957б).

Этот тип развития — археметаболия (Захваткин, 1953б) — характеризуется тем, что морфогенез здесь разбит на два периода. Рост происходит во время всего постэмбрионального периода и захватывает, во всяком случае у *A. termitoides*, летающее имаго (рис. 2).

Такой тип развития адаптивно весьма несовершенен. Прежде всего при имагинальном росте с линьками крылатого организма крыло должно нести живую гиподерму и быть поэтому толстым и тяжёлым (Шаров, 1957а). Кроме того, само строение лётного крыла тесно координировано с размерами насекомого (Родендорф, 1951). Поэтому рост летающего насекомого возможен только при условии соответствующих изменений формы крыла, что и отмечено для *A. termitoides* (Шаров, 1957б)[2]. Всё это крайне осложняет имагинальный рост, в связи с чем огромное большинство современных крылатых насекомых развивается без имагинальных линек. Только имаго подёнок линяют, но и они не питаются и не растут.

Однако даже и без имагинального роста археметаболия несовершенна адаптивно. Это связано с противоречием между различным строением и сходным образом жизни имаго и преимагинальных стадий, о котором писал Чен (Chen, 1955). Действительно, важнейшей функцией полёта насекомых является не только расселение, как это подчёркивает Гиляров (1945–1957), не только размножение и питание, часто связанные с полётом, но и бегство от опасности. Более того, спасение от бегающих хищников — многоножек и паукообразных, по нашему мнению, могло быть первичной функцией полёта (и в особенности предшествовавших полёту планирующих прыжков). Другие функции, в частности расселение, были ещё не под силу слабым и маленьким крыльям первых Pterygota, слишком тяжёлых и не выносливых к высыханию, чтобы распространяться с ветром[3].

Слабое развитие личиночных приспособлений, компенсирующих отсутствие крыльев, ставит бескрылые стадии Archaemetabola в невыгодные условия по сравнению с крылатыми. Длительное постэмбриональное развитие ещё более усугубляет отрицательный эффект меньшей приспособленности бескрылых стадий; не удивительно, что

[1] Точнее, конечно, расщепление последней части личиночного периода развития с превращением её конца в нимфальный период (Шаров, 1957а).

[2] Большинство птиц также начинает летать только по достижении полного роста. Лишь у более примитивных отрядов (например, куриные) рост продолжается и после начала полёта. В этом случае неравномерный рост маховых перьев (у глухаря — Семенов-Тян-Шанский, 1959) обеспечивает постепенное изменение формы крыла — его относительное удлинение. По нашим наблюдениям, внутри отдельных групп насекомых, в частности перепончатокрылых, проявляется та же закономерность: крупные виды несут, как правило, более узкие крылья.

[3] Уигглсуорс (Wigglesworth, 1963), правда, предполагает возникновение полёта именно у очень мелких насекомых, пассивно переносимых ветром. Такой путь мало вероятен прежде всего потому, что соответствующее уменьшение размеров насекомого обычно связано с узкой специализацией. Против гипотезы Уигглсуорса свидетельствует и тот факт, что наиболее примитивные из известных Pterygota отличаются сравнительно крупными размерами.

этот тип развития оказался неустойчивым. Сближение экологии и морфологии бескрылых стадий с имагинальными оказалось очень полезным. Противоположный процесс максимальной адаптации всех стадий развития с их морфологической и экологической дивергенцией также давал большой адаптивный эффект. В результате археметаболия в чистом виде не сохранилась, даже подёнки перешли к развитию в воде и в связи с этим приобрели значительные ценогенезы.

Возникновение неполного превращения

Эволюция Polyneoptera и Paraneoptera (Paurometabola typica, Ёжиков, 1929) сопровождалась накоплением большого количества желтка в яйце и поздним вылуплением, т. е., по Шмальгаузену (1942), эмбрионализацией развития. Личиночная стадия Paurometabola, ушедшая под защиту яйцевых оболочек, приобрела многие черты зародыша, т. е. эмбрионизовалась[4]. Зародыш при этом деспециализировался вследствие редукции многих органов тизануроидной личинки, потерявших у эмбриона свои функции и не сохранившихся у нимф (опорные брюшные придатки, очень часто хвостовые нити, брюшные параноталии). Нимфы насекомых с неполным превращением по своему строению и экологии сильно приближены к имаго (имагинизированы; Мартынов, 1937; Шаров, 1957а). Они отличаются от взрослых насекомых почти исключительно недоразвитием крыльев и гениталий и неполной сегментацией антенн (у части Paraneoptera нимфы вторично оличинены, Ланге, Развязкина, 1953).

Таким образом, неполное превращение (рис. 2) является типичным скрытым развитием, криптометаболией (Ёжиков, 1939). По сравнению с Archaemetabola произошло значительное разделение процессов роста и морфогенеза: бóльшая часть морфогенеза проходит в яйце, дальнейшее развитие сопровождается преимущественным ростом. Постэмбриональный морфогенез во многих отношениях даже меньше, чем у Thysanura.

Возникновение полного превращения

Для эволюции современных Palaeoptera и особенно Oligoneoptera и некоторых Paraneoptera характерны интенсивные ценогенезы. Экологическая дивергенция имаго и преимагинальных стадий вызвала их морфологическую дивергенцию.

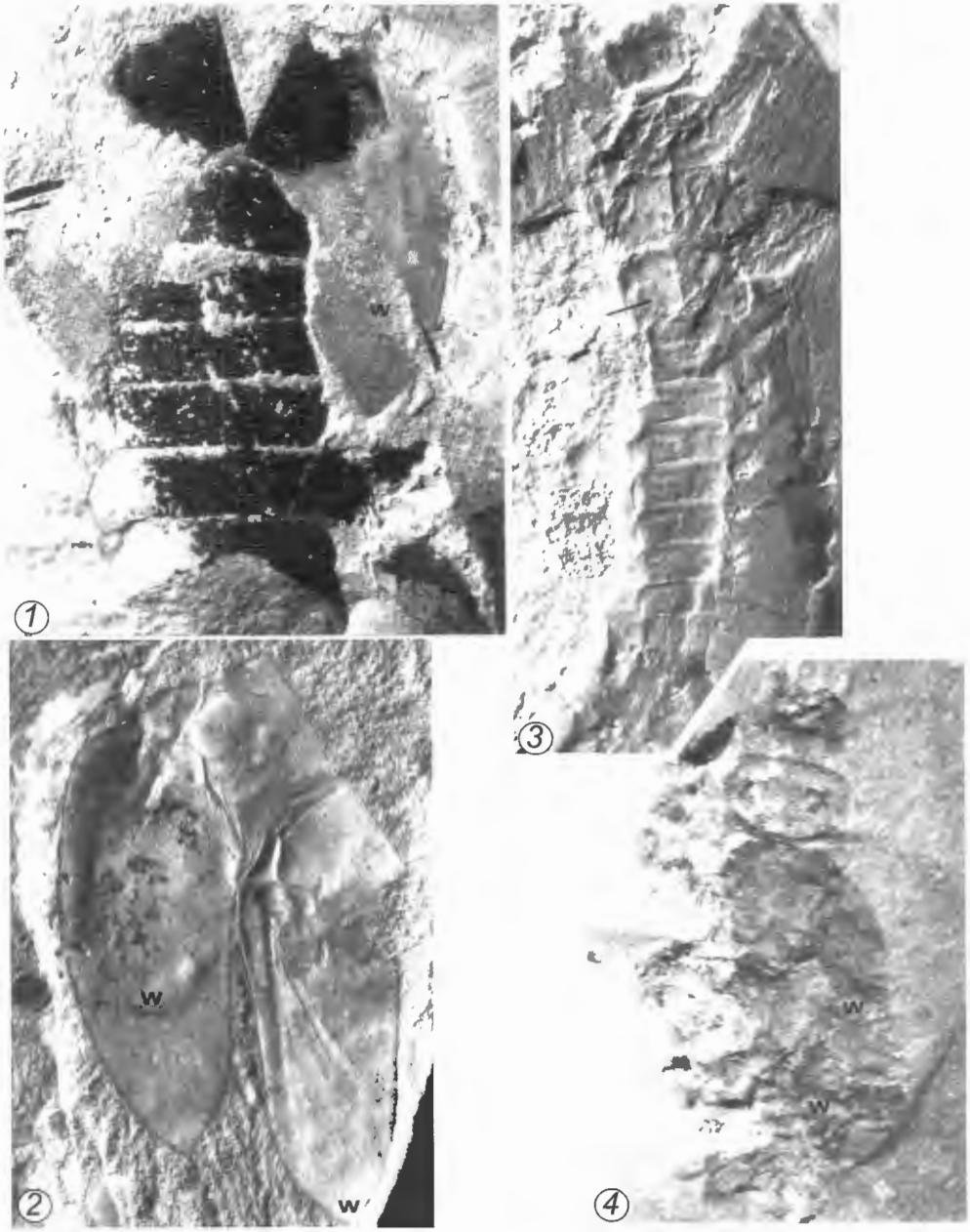
Гиляров связывает происхождение насекомых с полным превращением с активным выбором мест яйцекладки, с откладкой яиц в субстрат, обеспеченный пищей. Но по утверждению этого же автора, развитие в пищевом субстрате быстро приводит к формированию малоподвижных, даже безногих личинок, в то время как наиболее примитивным типом личинок Holometabola являются "тизануроидные" личинки (Гиляров, 1949, 1957). Вероятно, первичным для Holometabola было всё же более или менее случайное распределение яиц и активные поиски пищи личинками. Приспособление к такому образу жизни, требующее глубокой дифференцировки тканей уже у молодой личинки, затрудняло постепенное превращение её в имаго, отодвигало метаморфоз на самый конец преимагинального периода. Многие специализированные органы личинки, ведущей, как правило, иной образ жизни, чем имаго, не могли быть использованы в организме последнего. Интенсивный гистолиз этих органов в метаморфозе невозможно совместить с активным питанием, и нимфальные стадии, в течение которых первично происходил преимагинальный морфогенез, потеряли функцию питания, и в конце концов превратились в покоящуюся стадию куколки (Ёжиков, 1929; Гиляров, 1949; Шаров, 1957а).

[4] Захваткин (1953б) использует термин "эмбрионизация развития", что неправильно этимологически; эмбрионизуется (превращается в эмбриона) не развитие, а какая-либо его стадия. "Эмбрионизация" по смыслу аналогична скорее "имагинизации". Поскольку "эмбрионизация развития" является младшим синонимом более правильного термина "эмбрионализация развития" (увеличение эмбриональной части развития), мы сочли возможным использовать понятие эмбрионизации в его истинном значении (превращение постэмбриональной стадии развития в эмбриональную).

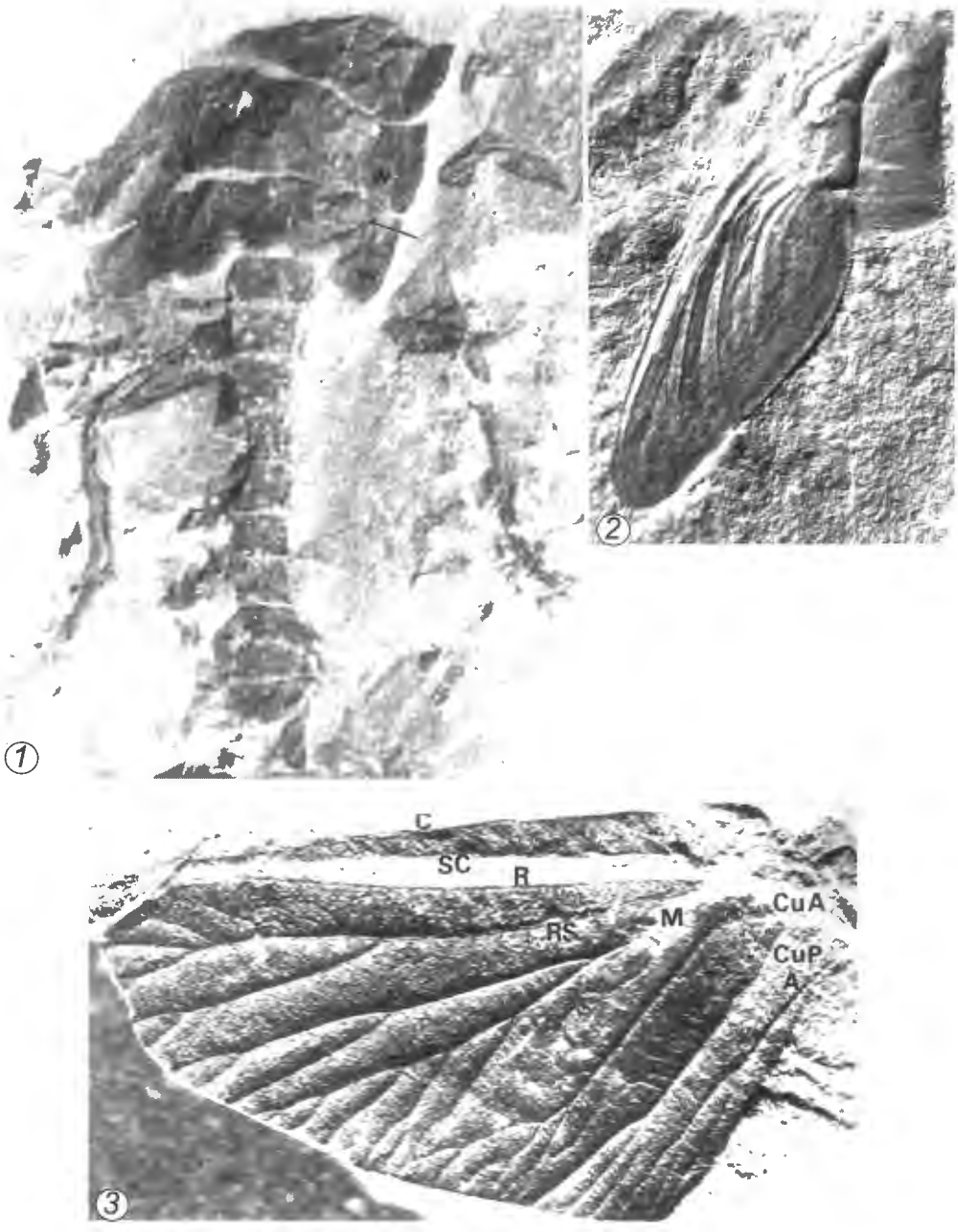


А.П. Расницын.

Рис. А.Д.Расницыной, 2004.

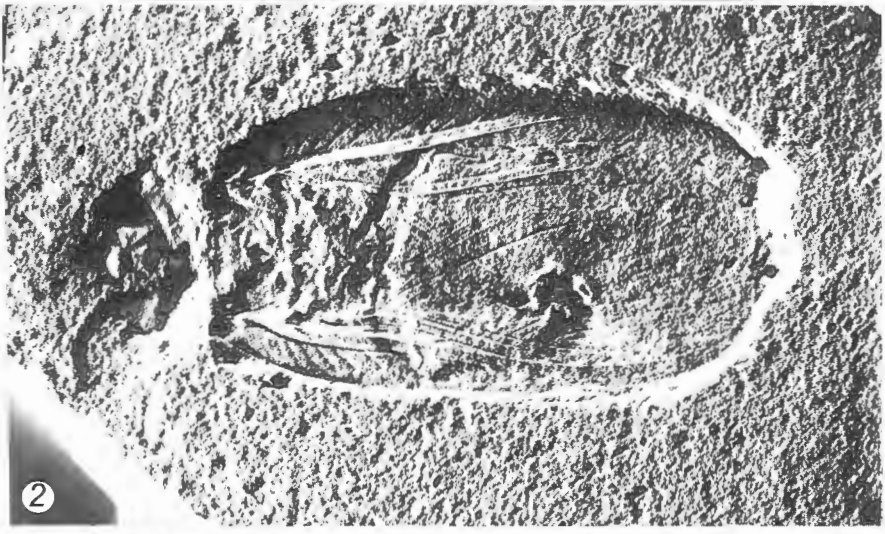


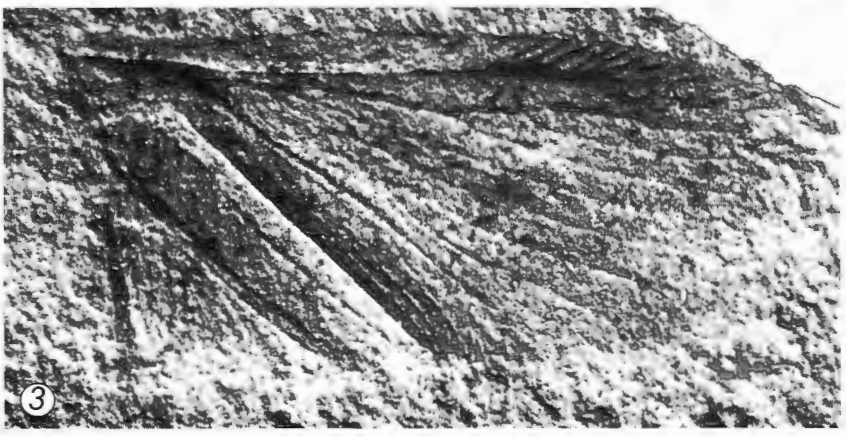
1 — молодая нимфа *Narkemina angustata* Martynov (Grylloblattida) с неподвижными крыловыми зачатками (w), верхний карбон, Тунгусский бассейн, р. Чуня, ПИН №3115/280, ×6,1; *2* — зрелая нимфа *Narkemina angustata* Martynov (Grylloblattida), отпечаток птероторакса с подвижными крыловыми зачатками (w), то же местонахождение, ПИН № 3115/264, ×6,1; *3* — нимфа *Liomopterites* (?) *gracilis* Sharov (Grylloblattida) с неподвижными крыловыми зачатками (рудиментарное сочленение отмечено стрелкой), верхняя пермь, Кузнецкий бассейн, п. Калтан, ПИН №1193/853 (голотип), × 11,4; *4* — нимфа *Liomopterites* (?) sp. с подвижными крыловыми зачатками (w), там же, ПИН № 1196/846, × 13,0.



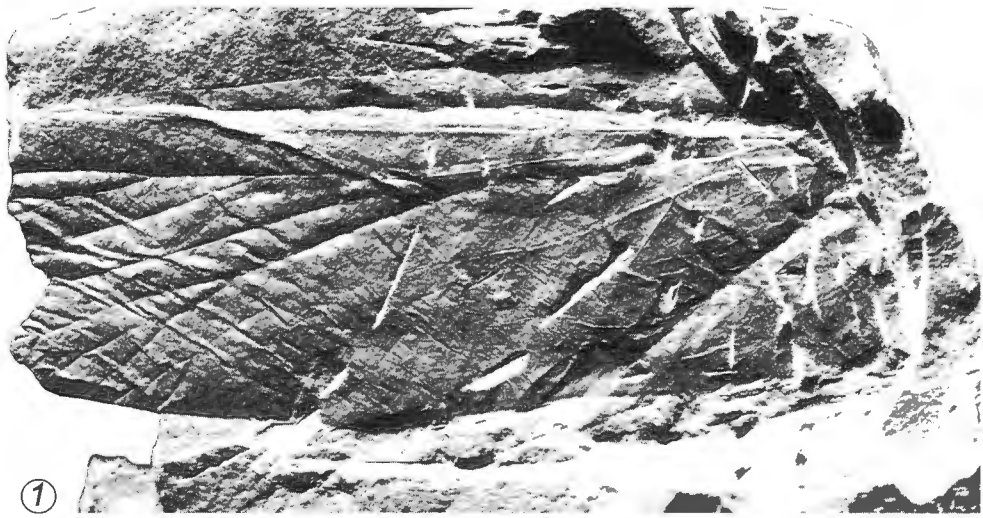
1 — нимфа *Kaltanympha thysanuroides* Sharov (Grylloblattida) с неподвижными крыловыми зачатками (w, рудиментарное сочленение отмечено стрелкой), то же место сбора, что на вклейке I, *3*, ПИН №966/85 (голотип), × 10,7; *2* — нимфа *Paimbia fenestrata* Sinitshenkova (Dictioneurida), отпечаток среднегруди с крыловым зачатком, Тунгусский бассейн, р. Паимбу, ПИН №2993/7 (по Шарову, 1973), × 4,4; *3* — заднее крыло *Zdenekia* cf. *grandis* Kukalová (Paoliidae), верхний карбон (намюр), Чехословакия (по Kukalová, 1958), × 2,3.





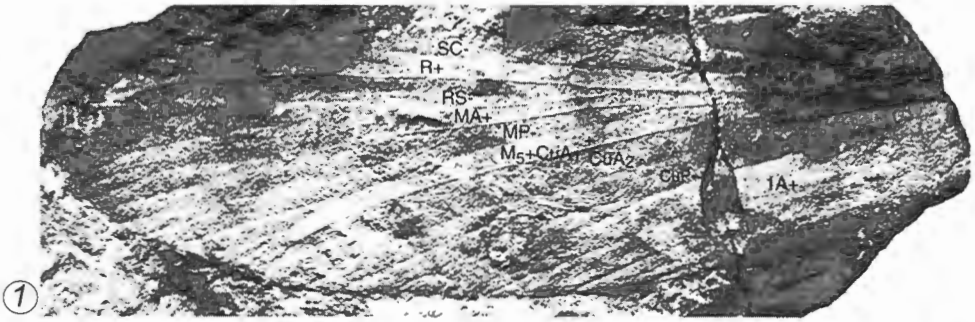


1 — заднее крыло *Dunbaria quinquefasciata* (Martynov) (Dictyoneurida) из нижней перми (кунгура) Чекарды (Урал); *2* — *Sylvaphlebia tuberculata* Martynov (Grylloblattida) из нижней перми (кунгура) Чекарды (Урал); *3* — *Glaphyrophlebia subcostalis* Martynov (Blattinopseida), заднее крыло с не сложенной югальной лопастью, из верхней перми (казань) Сояны (Архангельская обл.) (Расницын, 1980).





1 — переднее крыло *Holasicia vetula* Kukalová (Paoliida) из низов среднего карбона (намюр С) Чехии) (Kukalová, 1958); *2* — грудные сегменты нимфы *Tchirkovaea guttata* G. Zalessky (Dictyoneurida) из верхнего карбона Сибири (сдвинутые фотографии прямого и обратного отпечатка) (Расницын, 1980).



1

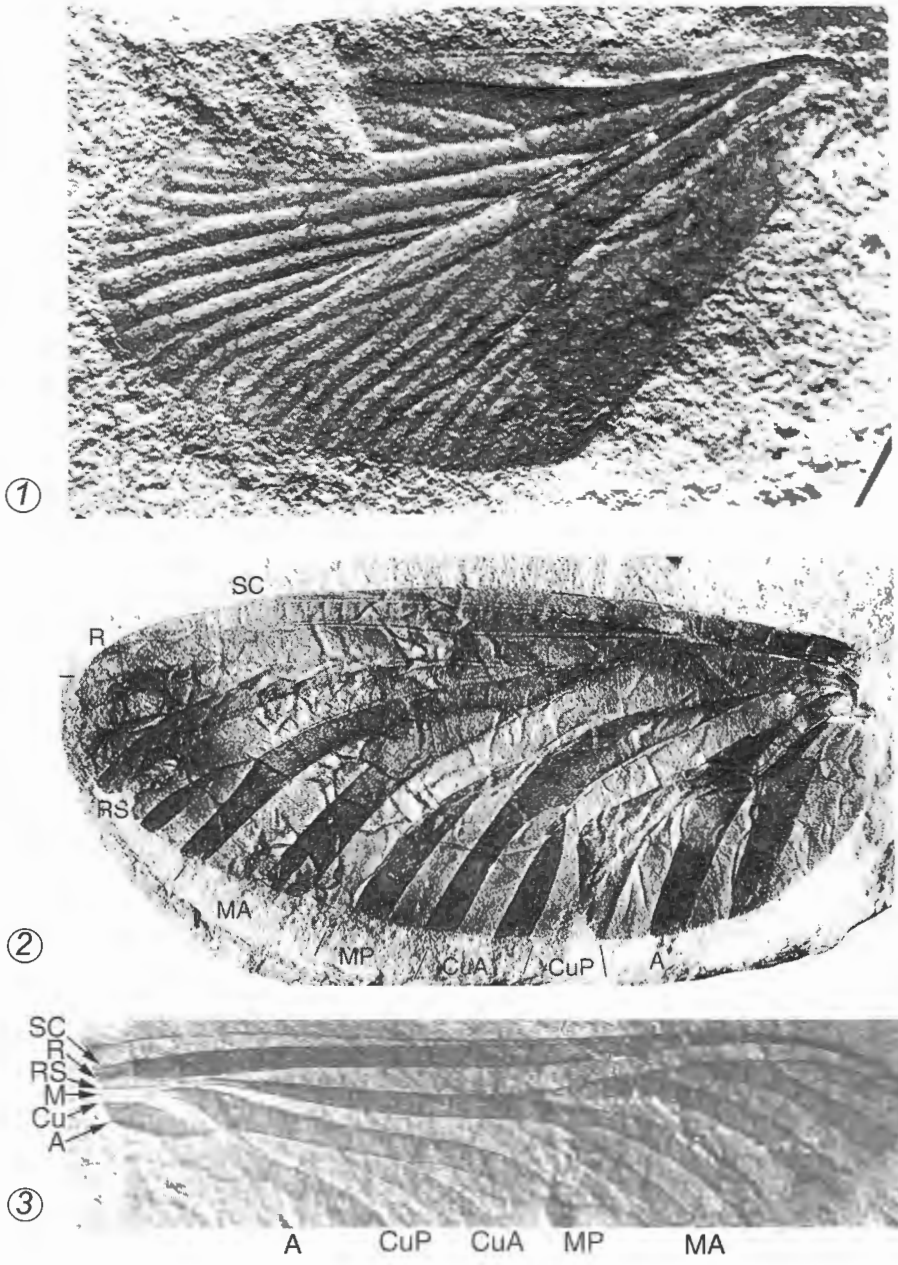


2

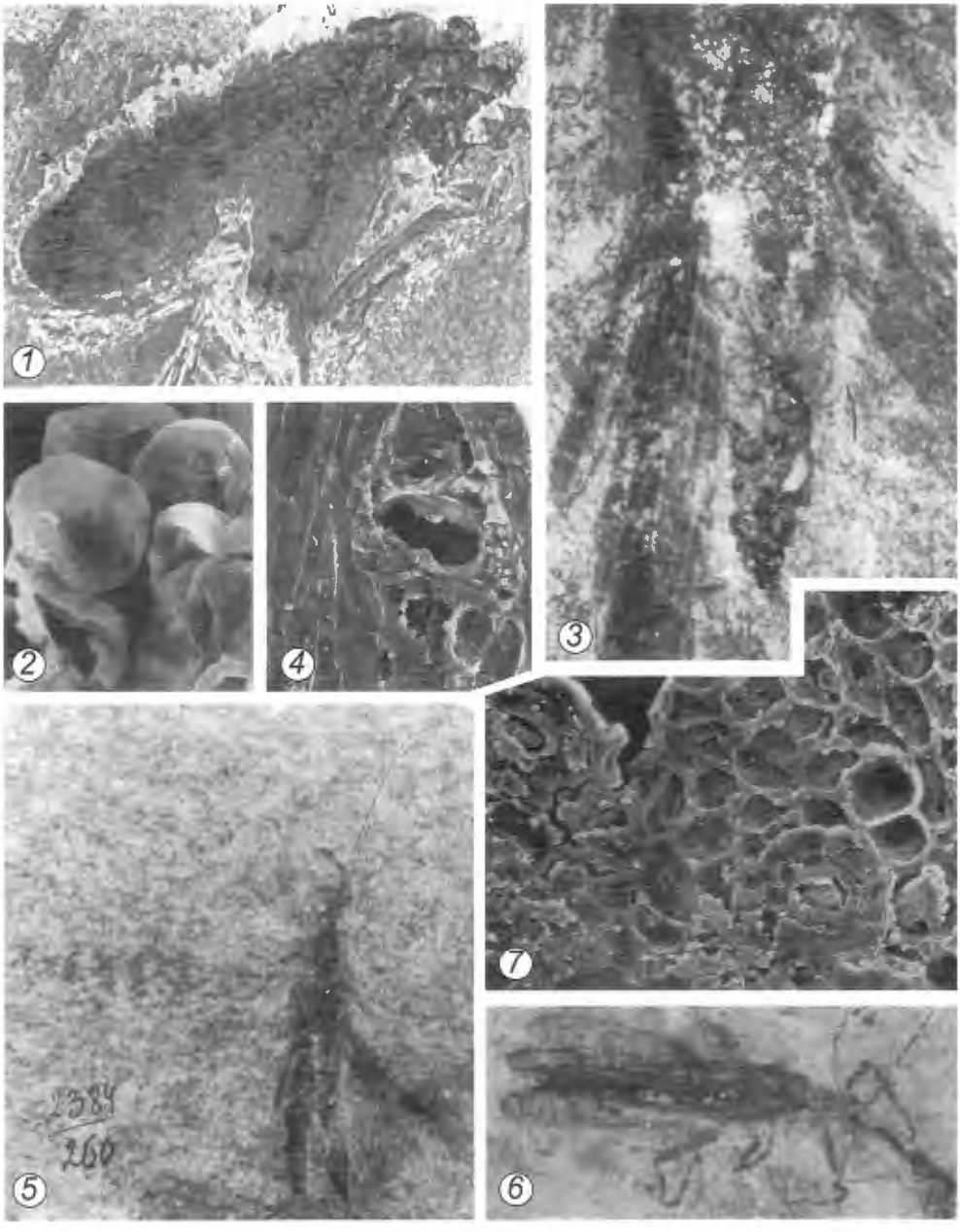


3

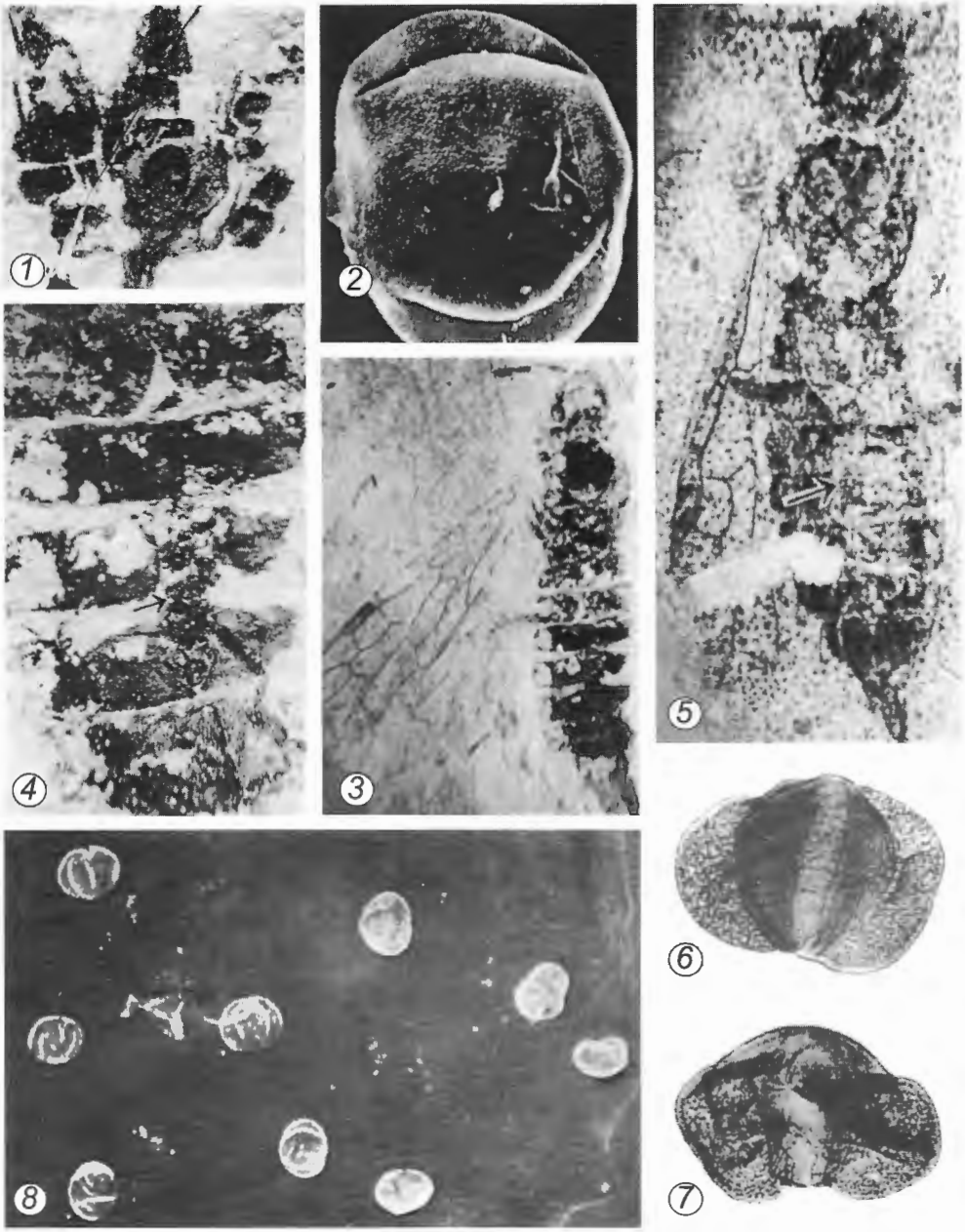
1 — переднее крыло *Homoeodictyon elongatum* Martynov (?Hyporerlida) с выпуклым стволом MA из верхней перми (татар) Каргалы (Юж. Урал); *2* — переднее крыло скорпионницы *Neorthophlrbia robusta* Martynov (Bittacidae) с выпуклой задней ветвью *MA* (= RS_4) из нижней или средней юры Шураба (Киргизия) (Мартынов, 1937); *3* — *Heterologopsis ruhrensis* Brauckmann et Koch (?Paoliida) из среднего карбона (намюр В) Германии (Brauckmann, Koch, Kemper, 1985). Стрелками показаны хоботок и переднегрудные крылышки.



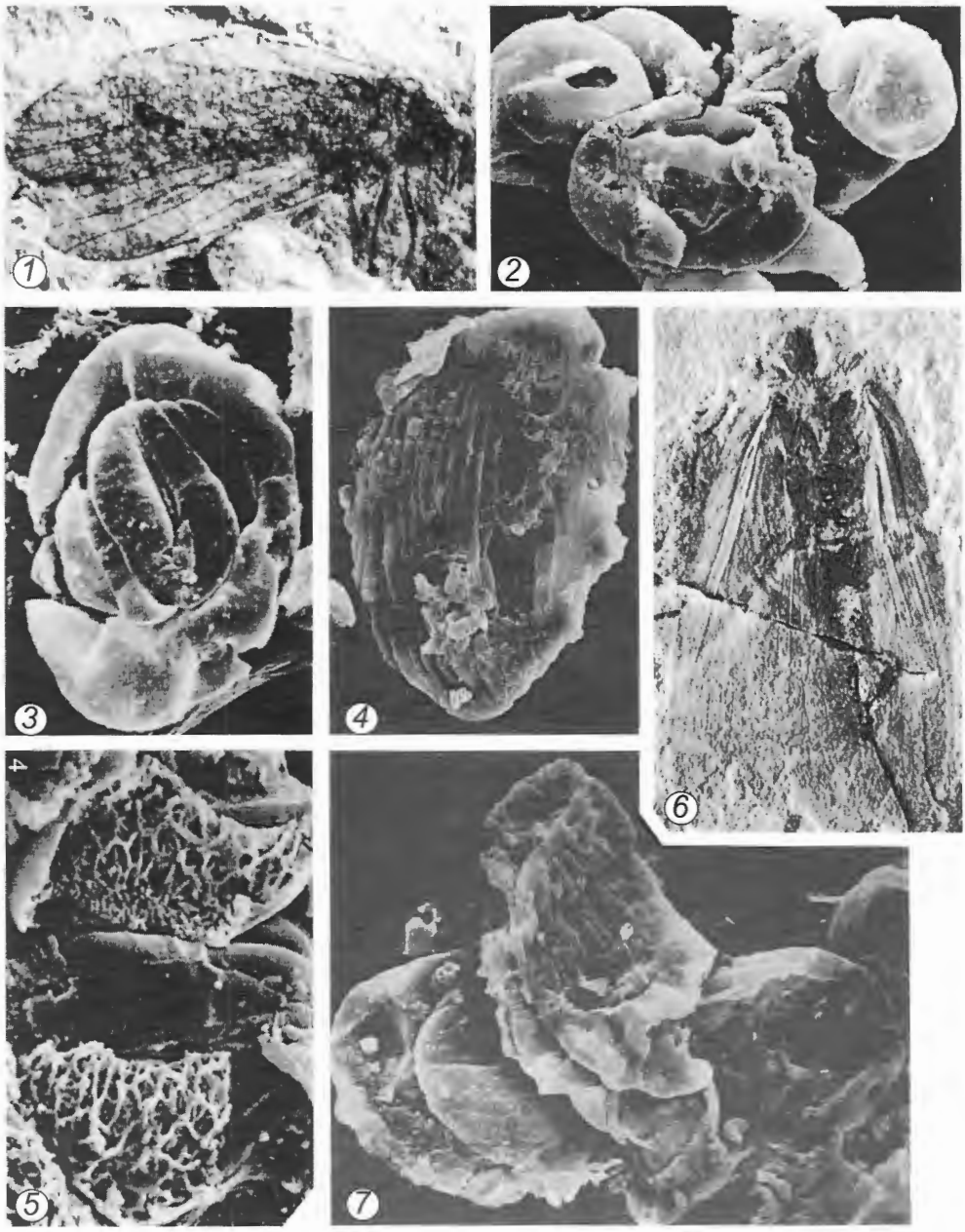
1 — заднее крыло таракана *Phyloblatta*? sp. (Blattida) с полукруглой югальной лопастью, подогнутой позади *1A*, из верхней перми (казань) Сояны (Архангельская обл.); *2* — переднее крыло архаичной подёнки *Lithoneura mirificum* Carpenter (Syntonopterida) из нижней перми (арти) Эльмо (США) (Carpenter, 1944); *3* — переднее крыло архаичной стрекозы *Eogeropteron arcuatum* Riek (Meganeurida) из карбона Аргентины (Malanzán Formation, Paganzo Basin; Riek, Kukalová-Peck, 1984). Обратный отпечаток, поэтому выпуклые жилки выглядят вогнутыми, и наоборот.



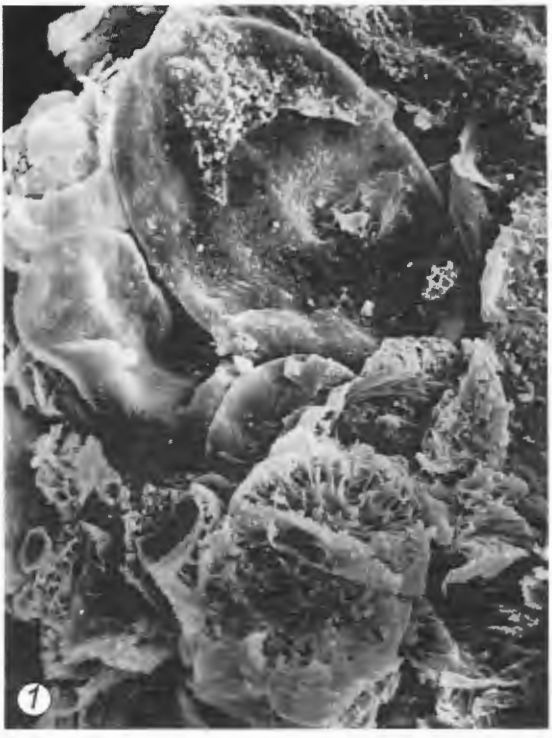
Пыльца и фрагменты листьев в кишечнике насекомых из верхней юры Каратау (Юж. Казахстан): *1*, *2* — кузнечик *Aboilus* cf. *dilutus* Gorochov (*1*, × 1) и пыльца Classopollis из его кишечника (*2*, SEM, × 1600); *3–5* — *Brachyphyllophagus phantasus* Rasn., возможный родственник эмбий (*5*, × 1) с фрагментами чешуевидных листьев типа *Brachyphyllum* в задней части брюшка (*3*, × 5), и кутикула листьев с поперечно ориентированными устьицами в устьичных полосках (*4*, SEM, × 550); *6–7* — палочник *Phasmomimoides minutus* Gorochov с фрагментами чешуевидных листьев типа Brachyphyllum в брюшке (*6*, × 1) и кутикула листьев с рассеянными устьицами (*7*).



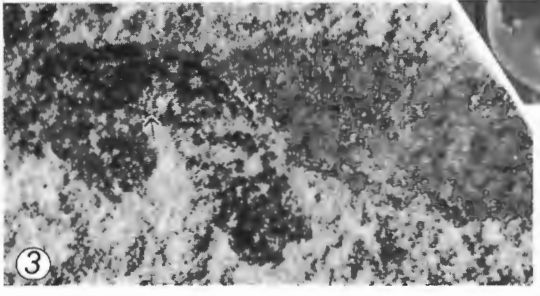
Раннемеловые пыльцеядные насекомые из Байсы в Забайкалье: *1* — цветкоподобная репродуктивная структура, продуцировавшая мешковую пыльцу типа той, что найдена в кишечнике перепончатокрылых семейства Xyelidae из тех же отложений (× 6); *2–3*, *8* — перепончатокрылое *Ceroxyela dolichocera* Rasn. (Xyelidae) с комком пыльцы *Vitimipollis edulis* Krassil. (стрелка) (*3*, × 4), и извлечённая пыльца (*2*, SEM, × 1440; *8*, SEM, × 150); *4–7* — *Anthoxyela anthophaga* Rasn. (Xyelidae) (*5*, × 2,5) с пыльцевым комком в задней кишке (*4*, стрелка, × 10), и извлечённая двумешковая пыльца *Alisporites alimentosus* Krassil. (*6*, *7*; SEM, × 500).

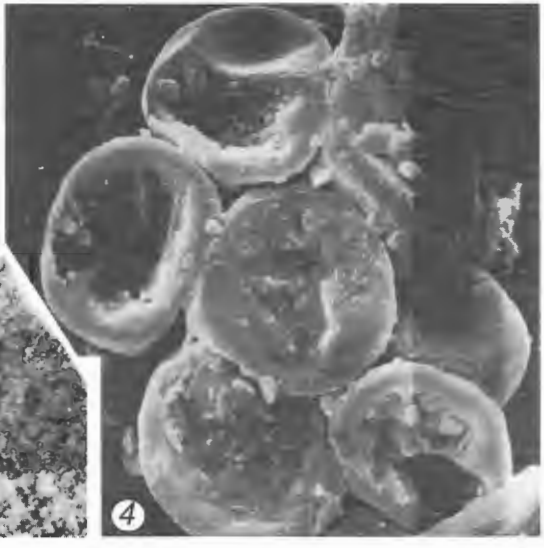


Раннепермские пыльцеядные насекомые из Чекарды на Урале: *1–4* — *Idelopsocus diradiatus* Rasn. (Hyporerlidae, отряд гипоперлидовые), насекомое с пыльцевым комком в конце задней кишки (*1*, × 6), извлечённая пыльца *Lunatisporites* (*2*, SEM, × 1000), вид пылинки с проксимальной стороны (3, SEM, × 1500), и расщеплённая пылинка, демонстрирующая протосаккатную инфраструктуру мешков (4, SEM, × 2000); *5–7* — гриллоблаттидовое насекомое *Sojanidelia floralis* Rasn. (Ideliidae) с пыльцой в кишечнике (*7*, × 2.5), и извлечённая пыльца *Lunatisporites* и *Protohaploxypinus* (*5*, SEM, × 800) и *Vittatina* (*6*, SEM, × 1800).









Раннепермские пыльцеядные насекомые из Чекарды на Урале: *1–2* — Пыльца *Lunatisporites* (мелкие пылинки) и *Protohaploxypinus* (1, SEM, × 800), извлечённая из кишечника сеноеда *Parapsocidium uralicum* G. Zalessky (2, × 20; скопление пыльцы показано стрелкой); *3–4* — грилloблаттидовое *Tillyadrembia antennaeplana* G. Zalessky (3, × 5) с пыльцой в кишечнике (стрелка), и извлечённая пыльца *Cladaitina* (4, SEM, × 1180, из Афонин, 2000).



①



②



③



④

Великие универсалы палеоэнтомологии: *1* — Эрнст Фридрих Гермар (1786-1859); *2* — Антон Гатдлирш (1865–1935); *3* — Теодор Дрю Элисон Коккерелл (1866–1948); *4* — Робин Джон Тильярд (1881–1937).



①



②

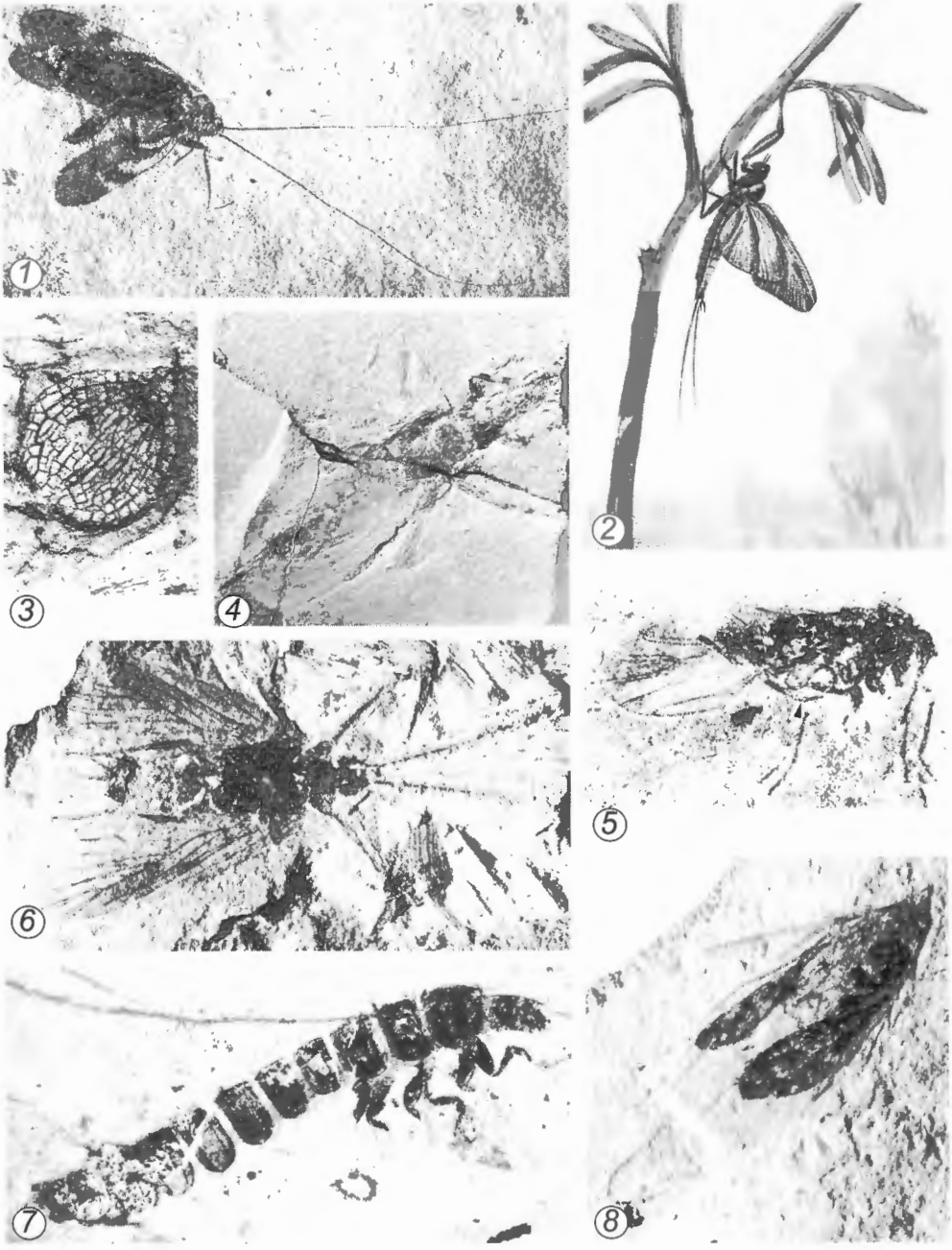


③

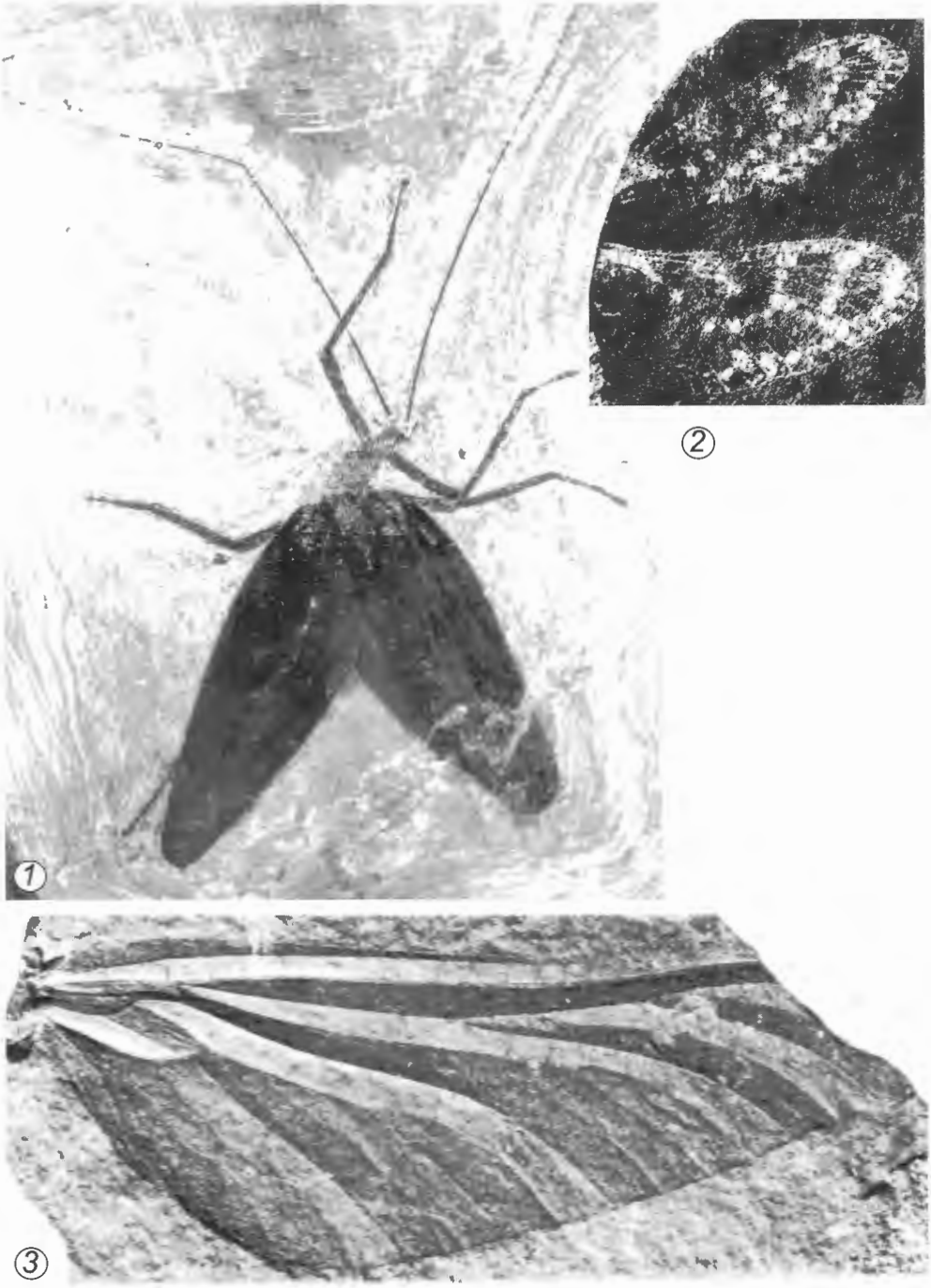


④

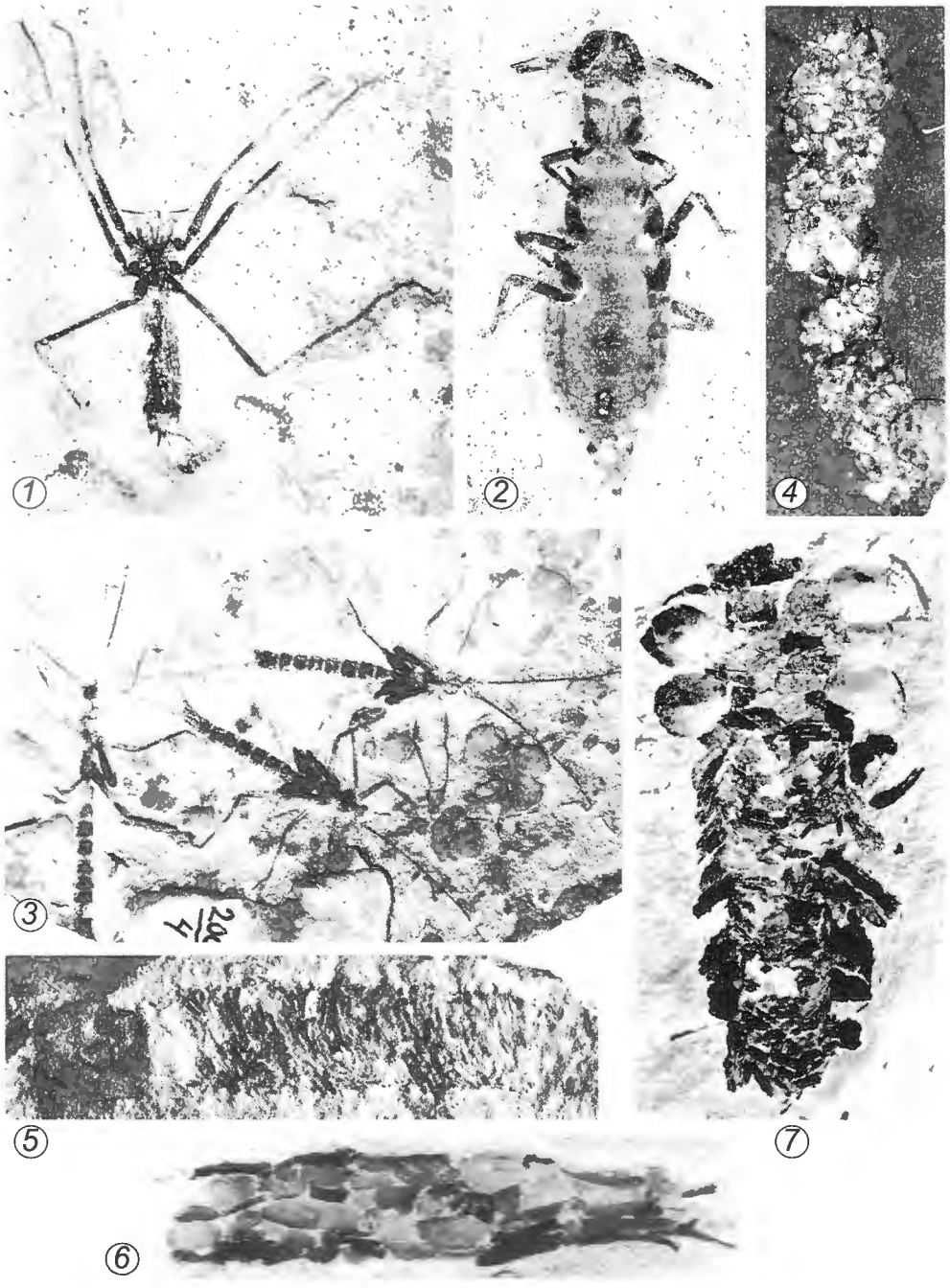
Последние великие универсалы и первые узкие специалисты: *1* — Френк Мортон Карпентер (1902–1994); *2* — Андрей Васильевич Мартынов (1879–1938); *3* — Борис Борисович Родендорф (1904–1977); *4* — Александр Григорьевич Шаров (1922–1973), Ольга Михайловна Мартынова (1900–1997) и Елена Эрнестовна Беккер-Мигдисова (1909–1989).



Главные направления дивергенции насекомых: *1* — гриллоновые — уход в укрытия (таракан из юры Каратау); *2* — стрекозы и поденки — вся ставка на полет, крылья можно оставить торчащими (гигантская поденка из нижнего мела Сибири); *3–5* — колюще-сосущий хоботок (*3* — семечко кордаита, высосанное палеодиктиоптерой, *4* — миктероптила из перми Урала сделала только первые шаги к развитию хоботка, *5* — архесцитина, первое настоящее полужесткокрылое, тоже из перми Урала); *6–8* — полное превращение (*6* — миомоптеры — первые голометаболы, *7–8* — личинка жука и куколка ручейника из нижнего мела Забайкалья).



Первые крылатые насекомые (карбон: намюр Германии и Аргентины): *1* — протоптер кемперала; *2* — палеодиктиоптер делицшала; *3* — стрекоза героптерон.



Паразиты птерозавров (*1–2*) и обитатели древних озер (*3–7*): заврофтирус (*1*) был близок к предкам блох, а завродектес (*2*) — к предкам пухоедов и вшей (оба из нижнего мела Забайкалья); *3* — нимфы веснянки мезолевктра из юры Сибири; *4–7* — примеры постепенного совершенствования домиков личинок ручейников (разные уровни мелового периода, Сибирь и Монголия).

Появление куколки явилось очень выгодным приспособлением, так как позволило защитить организм в течение самого уязвимого периода развития — во время метаморфоза. Это дало возможность интенсифицировать морфогенез, а при глубокой специализации личиночных тканей подвергать их гистолизу.

Личинка, выходящая из яйца вполне приспособленной к специфическим условиям среды, часто освобожденная от функции морфогенеза, стала стадией почти исключительного роста. В результате оказалось возможным интенсифицировать и рост, сократив число личиночных возрастов часто до 3–5.

В эволюции Oligoneoptera (а также Thysanoptera, Aleurodoidea и Coccoidea) произошло почти полное разделение процессов роста и морфогенеза (рис. 4).

Тенденция дальнейшей эволюции онтогенеза

Сравнивая адаптивную ценность двух основных типов онтогенеза насекомых — полного и неполного превращения, можно предположить, что слабое, как правило, развитие специальных приспособлений бескрылых стадий насекомых с неполным превращением должно было вызвать несколько меньшую их приспособленность. Действительно, как показывает палеонтологическая история насекомых (Родендорф и др., 1961),

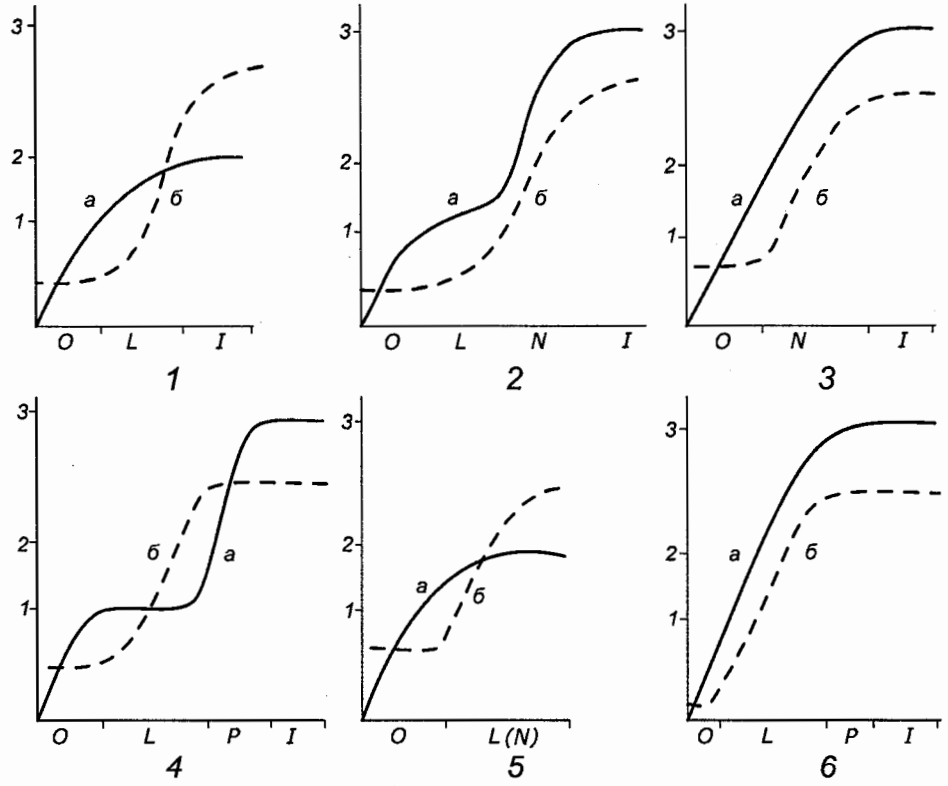


Рис. 1–6. *1* — протометаболия; *2* — археметаболия; *3* — неполное превращение; *4* — полное превращение; *5* — неотения, педоморфоз, педогенез; *6* — развитие *Prestwichia aquatica* Lubb. Условные обозначения: *а* — уровень организации; *б* — величина насекомого; *O* — яйцо; *L* — личинка; *N* — нимфа; *I* — имаго, *P* — куколка; *1* — уровень организации Monura; *2* — уровень организации имаго Thysanura; *3* — уровень организации крылатого насекомого.

начиная с мезозоя, Paurometabola typica резко сократили свой объём по сравнению с Holometabola, а более трети всех отрядов этой группы вымерло, тогда как среди Holometabola вымерших отрядов не найдено. В настоящее время Holometabola содержат в 10 раз больше видов насекомых, чем Paurometabola (по Grassé, соответственно 700 000 и 70 000 видов). Те из крупных групп Paurometabola, которые всё же сохранили и увеличили своё разнообразие, в общем характеризуются приспособлениями, сглаживающими адаптивные различия разных стадий онтогенеза. Это защитные приспособления, развитые на всех постэмбриональных стадиях развития и не связанные с утратой полёта: прыгательные ноги прямокрылых и цикадообразных и пахучие железы клопов. Отношения морфогенеза и роста при этом не меняются.

Адаптации других, мелких групп Paurometabola более разнообразны: экологическая и морфологическая дивергенция нимф и имаго (веснянки, Coccoidea и др.), общественный (термиты) и скрытый образ жизни (тараканы, уховертки, эмбии и т. д.), эктопаразитизм на растениях (Sternorrhyncha) и животных (вши, пухоеды) и т. д. Эти приспособления часто накладываются друг на друга, многие из них связаны с разной степенью редукции крыльев и, следовательно, с сокращением постэмбрионального морфогенеза и дальнейшим разобщением морфогенеза и роста. Эти приспособления, конечно, имеют определённый положительный эффект, однако во многих случаях они ограничивают дальнейшие возможности эволюции, являясь примерами узкой специализации. Особенно яркими примерами узкой специализации являются редукция крыльев и паразитизм.

Holometabola представляют собой в общем более высоко приспособленную группу насекомых, чем Paurometabola. Однако само полное превращение, позволившее им развить соответствующие адаптации всех стадий онтогенеза, несёт в себе очень серьёзное противоречие. Объём морфогенеза Holometabola, разорванный надвое периодом питания и роста, оказался очень сильно увеличенным, так как в течение онтогенеза строятся фактически два организма, из которых первый часто подвергается почти полному гистолизу, и только второй способен к размножению. Полное превращение, почти вдвое менее экономичное, чем неполное, хотя и даёт больший адаптивный эффект, всё же не является лучшим способом развития. Об этом говорят прежде всего многочисленные попытки изменить установившееся соотношение процессов морфогенеза и роста, наблюдающееся в эволюции многих Holometabola.

Чаще всего происходит сокращение объёма постэмбрионального морфогенеза при педоморфозе, особенно ярко у самок некоторых жуков (*Lampyris*, *Thelydrias*), мух (*Ascodipteron*), у веерокрылых и т. д. Иногда наблюдается даже полное исчезновение второго этапа морфогенеза, когда вследствие педогенеза (у ряда поколений двукрылых — *Miastor*, *Oligarces* и жука *Micromalthus*) стадии куколки и имаго вообще выпадают. Эти изменения аналогичны случаям сокращения преимагинального морфогенеза Paurometabola и так же, как и последние, мало перспективны.

Более интересны попытки сокращения объёма первого этапа морфогенеза за счёт деспециализации личинки, которая часто сопровождает развитие последней в условиях полной обеспеченности пищей. Это возможно, например, при глубокой эмбрионализации развития, особенно при живорождении взрослых личинок, готовых к окуклению (Pupipara, *Glossina*) или даже имаго (Termitoxeniidae). Действительно, личинки куклородных мух сильно редуцированы, с упрощённой пищеварительной системой и ротовым аппаратом. Однако такой способ развития требует, по-видимому, необычайной интенсивности питания самки, которое во всех известных нам случаях обеспечивается или гематофилией (у Pupipara и *Glossina*) или термитофилией (у Termitoxeniidae). Эмбрионализация развития представляет собой, очевидно, мало перспективный для насекомых путь рационализации развития, что связано, вероятно, с удваиванием веса взрослого насекомого, затрудняющим полёт, и малой плодовитостью.

Другой способ сокращения эмбрионального морфогенеза демонстрируют перепончатокрылые. Эволюцию онтогенеза этих насекомых полезно рассмотреть подробнее. У более примитивных пилильщиков с открыто живущими личинками последние обладают большим количеством специальных личиночных органов и тканей, которые при метаморфозе подвергаются глубокой перестройке или (реже) исчезают (Иванова-Казас, 1964). У эндофитных форм, особенно у Siricoidea и Cephoidea, близких к предкам Apocrita, многие из таких органов редуцируются в большей или меньшей степени. Исчезают глазки и брюшные ножки, грудные ноги, ротовой аппарат (кроме мандибул), покровы и туловищная мускулатура сильно упрощаются.

Ещё дальше этот процесс пошёл у стебельчатобрюхих. Грудные ноги исчезли полностью, сильно упрощён ротовой аппарат, покровы и мускулатура очень слабые. В результате этого объём эмбрионального морфогенеза сильно уменьшен. Однако некоторые из сохранившихся у личинок органов стали более специализированными и потеряли способность к прямой перестройке в органы имаго, которые возникают у них заново из имагинальных дисков. Такая специализация, усложняющая преимагинальный морфогенез, ещё слабо развита у Aculeata, их метаморфоз изменён относительно слабо по сравнению с наездниками (по крайней мере с изученными их представителями, Иванова-Казас, 1964). По-видимому, на первых этапах эволюции Apocrita в результате упрощения строения личинки, её деспециализации, происходило всё же заметное уменьшение общего объёма морфогенеза. Условием такой деспециализации было существование личинок в весьма благоприятных условиях. Как известно, они развиваются в хорошо защищённых условиях на высоко питательном субстрате (первично это живые ткани насекомого-хозяина).

Дальнейшая эволюция паразитизма вызвала ещё большее упрощение личинки. Особенно далеко зашли в этом направлении эндопаразиты. Это понятно — существование внутри тела хозяина позволяет личинке избавиться от собственных приспособлений механической защиты и защиты от высыхания. Нахождение прямо в пищевой среде делает возможным крайнее упрощение и пищеварительного аппарата. Развитие *Prestwichia aquatica* Lubb., демонстрирующее последствия обитания в таких условиях, подробно изучено Ивановой-Казас (1961).

Вследствие крайней дезэмбрионизации питание и рост личинки *P. aquatica* обнаруживаются очень рано. Морфогенез протекает одновременно с этими процессами, и никакого ослабления формообразовательных процессов в личиночный период не заметно. Имагинальные диски ног и крыльев появляются лишь немного позже брюшной нервной цепочки и развиваются непрерывно. Личиночные органы, в частности, мускулатура, эпителий средней кишки, лабиальные железы и мальпигиевы сосуды, а также, особенно к концу личиночного развития, ларвальная гиподерма, развиты слабо[5]. Ткани, подлежащие гистолизу в метаморфозе (гиподерма, мускулатура, эпителий средней кишки, лабиальные железы, мальпигиевы сосуды) развиты очень слабо, так что объём гистолиза оказывается небольшим, по-видимому, значительно меньше, чем у жалоносных, несмотря на то, что у Aculeata гистолиз не захватывает некоторые из перечисленных тканей полностью (Иванова-Казас, 1964). К сожалению, данные по метаморфозу внутренних органов пилильщика *Pontania capreae* L., вероятно, уже полученные О.М. Ивановой-Казас, ещё не опубликованы, так что сравнить объём гистолиза в развитии *Prestwichia* и *Pontania* не удаётся. Тем не менее, очень большой объём перестроек организма пилильщика, хотя бы и не гистолитических, кажется нам несомненным. Поэтому можно сказать, что в эволюции наиболее специализированных наездников от своих предков — пилильщиков, произошло сильное сокращение общего объёма морфогенеза. Морфогенетические процессы при этом широко распространились на пери-

[5] У *P. aquatica* кутикула настолько слабо развита, что отсутствуют даже личиночные линьки.

од роста (рис. 6); в меньшей степени, чем для *Prestwichia*, это характерно, например, для *Brachistes atricornis* Ratz. (Haeselbarth, 1962).

Однако этот путь рационализации развития принципиально мало отличается от того, что мы наблюдали у куклородных мух и термитоксений, не только из-за необычайно благоприятных условий развития личинок, но и из-за связанной с этим узкой специализации. Трудно считать случайным совпадением паразитизм (или комменсализм) всех таких насекомых.

Существует ещё один путь достижения того же результата, не связанный с узкой специализацией, — забота о потомстве, особенно в этой форме, как она развита у перепончатокрылых. Личинки этих насекомых развиваются в закрытой ячейке прямо на пищевом субстрате, и большинство обычных функций личинки — передвижение, механическая защита, защита от высыхания — постепенно теряют своё значение. Жалящие перепончатокрылые в общем значительно моложе, чем наездники (Мартынова, 1962) и ещё далеко не использовали всех возможностей развития в таких условиях. Однако в развитии пчелы (*Apis mellifera* L.) уже можно заметить некоторые черты, общие с развитием, например *P. aquatica*.

По-видимому, у многих стебельчатобрюхих (например, у наездника *Banchus femoralis* Thoms. — Bledowsky, Krainska, 1926), так же как у большинства Oligoneoptera, развитие сопровождается личиночной приостановкой дифференцировки имагинальных органов. Личинка пчелы развивается в оптимальных условиях — в восковой ячейке улья, при постоянной температуре и влажности, плавая в питательном "молочке". При этом, как показал Майзер (Myser, 1958), никакого перерыва или ослабления морфогенеза в этот период роста не происходит[6]. Развитие имагинальных дисков ног и крыльев у рабочей пчелы начинается с 1-го дня личиночной жизни. На 2-й день уже намечается сегментация личиночных ног, крылья и гонапофизы представлены в виде гиподермальных карманов. На 6–8-й день, после прекращения питания, под личиночной кутикулой формируется тело куколки. Общая схема развития довольно сходна с такой у *P. aquatica* (рис. 6), во всяком случае, морфогенез и здесь идёт одновременно с ростом. Этот результат достигнут здесь на основе развития заботы о потомстве. Возможно, для этого не обязателен даже общественный образ жизни, так как строение и условия развития личинок одиночных и общественных перепончатокрылых весьма сходны между собой. В отличие от эндопаразитизма, забота о потомстве у жалоносных не связана с узкой специализацией (ср. Гиляров, 1945). Более того, эта адаптация, как нам кажется, имеет ароморфный характер и может явиться основой для дальнейшей прогрессивной эволюции.

Итак, в эволюции насекомых неоднократно изменялся общий характер онтогенеза. У первичнобескрылых основной объём морфогенеза сосредоточен в яйце, а в постэмбриональный период происходят лишь относительно небольшие изменения. Взрослое насекомое, по сравнению с крылатыми, построено довольно просто, в связи с чем общий объём морфогенетических процессов невелик.

У примитивных крылатых насекомых появляется второй, преимагинальный период интенсивного морфогенеза, а общий объём морфогенеза увеличивается. У насекомых с неполным превращением благодаря эмбрионализации (или имагинизации) развития происходит концентрация основных морфогенетических процессов в яйце, а на постэмбриональный период приходится лишь небольшая их часть, даже меньше, чем у Thysanura. Поскольку уровень организации Archaemetabola и Paurometabola приблизительно одинаков, общий объём морфогенеза последних несколько сокращён за счёт специальных приспособлений личинок, утраченных в результате эмбрионизации этой

[6] Иванова-Казас (1961) пишет, что развитие имагинальных дисков ног пчелы задерживается до метаморфоза, но это, по-видимому, не вполне точно.

стадии. У некоторых насекомых с неполным превращением происходит ещё более сильное уменьшение объёма морфогенеза из-за сокращения постэмбриональной его части.

Насекомые с полным превращением пошли по пути дальнейшего расчленения морфогенеза на два периода, каждый из которых сосредоточен в двух покоящихся стадиях — яйце и куколке. Промежуточная стадия личинки, стадия преимущественного роста, приобрела различные ценогенетические приспособления. В результате этого была достигнута высокая степень приспособленности всех стадий онтогенеза, но общий объём морфогенетических процессов резко увеличился, несмотря на то, что уровень организации существенно не изменился по сравнению с примитивными крылатыми насекомыми. Увеличение морфогенеза насекомых с полным превращением вызвано двукратным построением организма в онтогенезе, поскольку почти все личиночные органы разрушаются в метаморфозе, а имагинальные строятся заново.

В разных группах Oligoneoptera наблюдаются попытки сокращения общего объёма морфогенеза (и часто совмещения последнего с ростом) за счёт упрощения строения личинки. В некоторых случаях это достигается ценой узкой специализации, обычно паразитизма личинок или имаго. Однако у ряда перепончатокрылых тот же эффект достигается в условиях заботы о потомстве и не сопровождается узкой специализацией.

Таким образом, мы видим, что насекомые на первых этапах своей эволюции обладали онтогенезом, в котором процессы морфогенеза и роста были в значительной степени разобщены. Развитие крыльев привело к появлению нового морфогенетического периода, который наложился на конец периода роста. Дальнейшая эволюция крылатых насекомых почти всегда сопровождалась разобщением роста и морфогенеза, достигавшимися самыми различными способами. Это, казалось бы, подтверждает общепринятое мнение, что "в периоды усиленного роста явления дифференцировки отступают на задний план, а в период усиленной дифференцировки рост оказывается заторможенным...", потому что "интенсивный рост оказывается несовместимым со значительной дифференцировкой" (Шмальгаузен, 1935а: 76–78). Однако в некоторых случаях наблюдается обратный процесс совмещения морфогенеза и роста, причём необходимым для этого оказывается лишь значительное упрощение условий, в которых они протекают. По-видимому, собственный антагонизм морфогенеза и роста, если он и существует, в большинстве случаев заслоняется антагонизмом между морфогенезом и активными функциями организма (добывание пищи, защита и т. д.), которые действительно едва ли могут быть совмещены с интенсивным морфогенезом.

Литература

Гиляров М.С. 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых // Журн. общ. биол. Т.6. Вып.1. С.26–36.

Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М.-Л.: изд-во АН СССР. 280 с.

Гиляров М.С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // Зоол. журн. Т.36. Вып.11. С.1683–1697.

Ёжиков И.И. 1929. Метаморфоз насекомых. М.: изд. Тимирязевск. инст. 52 с.

Ёжиков И.И. 1939. О типах развития многоклеточных из яйца // Сб. памяти акад. А.Н. Северцова. М.: изд-во АН СССР. Т.1. С.261–279.

Захваткин А.А. 1953а. К вопросу о происхождении личинки Holometabola // А.А. Захваткин. Сб. научн. работ. М.: изд-во МГУ. С.195–204.

Захваткин А.А. 1953б. Конспект курса "Эмбриология членистоногих" // А.А. Захваткин. Сб. научн. работ. М.: изд-во МГУ. С.335–378.

Иванова-Казас О.М. 1961. Очерки по эмбриологии перепончатокрылых. Л.: изд-во ЛГУ. 266 с.

Иванова-Казас О.М., Иванова Н.А. 1964. Метаморфоз ивового пилильщика *Pontania capreae* L. I. Гиподерма // Энтом. обозр. Т.43. Вып.2. С.309–326.

Ланге А.Б., Развязкина Г.М. 1953. Морфология и развитие табачного трипса // Зоол. журн. Т.32. Вып.12. С.1819–1834.

Мартынов А.В. 1937. Крылья термитов в связи с вопросом о филогении насекомых // Сб. в честь Н.В. Насонова. М.: изд-во АН СССР. С.83–150.

Мартынова О.М. 1962. Перепончатокрылые // Б.Б. Родендорф (ред.). Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: изд-во АН СССР. С.345–354.

Махотин А.А. 1953. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология их яйцеклада // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР. Т.8. С.5–62.

Родендорф Б.Б. 1951. Органы движения двукрылых и их происхождение // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.35. 180 с.

Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. 1961. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.85. 705 с.

Семенов-Тян-Шанский О.И. 1959. Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландск. зап. Т.5. 317 с.

Шаров А.Г. 1953. Развитие щетинохвосток в связи с проблемой филогении насекомых // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР. Т.8. С.63–127.

Шаров А.Г. 1957а. Сравнительноонтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых) // Зоол. журн. Т.36. Вып.1. С.64–84.

Шаров А.Г. 1957б. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // Энтомол. обозр. Т.36. Вып.3. С.369–376.

Шаров А.Г. 1958. О структуре конечностей и способе передвижения Monura и Thysanura // Докл. АН СССР. Т.122. Вып.4. С.733–736.

Шаров А.Г. 1959. О системе первичнобескрылых насекомых // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР. Т.27. С.175–186.

Шмальгаузен И.И. 1935б. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.–Л.: Биомедгиз. С.8–60.

Шмальгаузен И.И. 1935а. Рост и дифференцировка // Рост животных. М.–Л.: Биомедгиз. С.74–84.

Шмальгаузен И.И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. 2-е изд. М.–Л.: изд-во АН СССР. 211 с.

Bledowsky R., Krainska M.K. 1926. Die Entwicklung von *Banchus femoralis* Thoms. // Bibl. Univers. Liberae Poloniae. Vol.16. P.1–50.

Börner E. 1909. Die Verwandlung der Insekten // Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin. S.290–311.

Chen Sicien H. 1955. The origin and evolution of the class Insecta // Acta Entom. Sinica. Vol.1. P.1–43.

Davies R.G. 1958. The terminology of the juvenile phases of insects // Trans. Soc. Brit. Ent. Vol.13. No.2. P.25–36.

Grassé P.P. 1949. Traité de Zoologie. Paris. T.9. 1117 p.

Grassé P.P. 1951. Traité de Zoologie. Paris. T.10. 1948 p.

Haeselbarth E. 1962. Zur Biologie, Entwicklungsgeschichte und Ökologie von *Brachistes atricornis* Ratz. (Hym., Brac.) als eines Parasiten von *Pissodes piceae* (III.) // Zeitschr. angew. Entomol. Bd.49. H.3. S.233–289.

Hinton H.E. 1948. On the origin and function of the pupal stage // Trans. Roy. entom. Soc. Lond. Vol.99. P.395–409.

Myser W.S. 1958. The external and internal morphological changes during metamorphosis in work honeybees *Apis mellifera* L. // Diss. Abstr. Vol.18. No.2. P.703–705.

Popham E.G. 1958. The terms "larva" and "nympha" in entomology // Trans. Soc. Brit. Ent. Vol.13. No.2. P.17–24.

Wigglesworth V.B. 1963. Origin of wings in insects // Nature. Vol.97. No.4862. P.97–98.

5.2. О несоблюдении закона Долло в эволюции перепончатокрылых насекомых подотряда Symphyta

Семейство Xyelidae выделяется среди других Symphyta своей необычайной древностью и большим количеством примитивных признаков. В то же время Xyelidae обладают своеобразными антеннами со слитыми в массивный "3-й" членик базальными члениками жгутика и маленьким треугольным мезостернумом. Многие же другие Symphyta обладают гомономными антеннами и широким трапециевидным мезостернумом, т.е. кажутся более примитивными, чем Xyelidae. Тем не менее, существуют основания считать эту примитивность вторичной. Прежде всего, во всех основных эволюционных ветвях Symphyta существуют представители с более или менее увеличенным "3-м" члеником антенн, часто даже подразделённым на первичные членики. Трудно предполагать многократное конвергентное возникновение столь своеобразной, нигде, кроме Symphyta, не встречающейся формы антенн, тем более что в этом случае даже виды одного рода должны были бы приобрести такие антенны независимо и совершенно разными путями (в одних случаях в результате слияния первичных члеников, в других же вследствие увеличения размеров истинного "3-го" членика). Видимо, здесь действительно имело место вторичное восстановление гомономности антенн, отдельные этапы которого мы и наблюдаем: распадение сложного членика на первичные или же простое уменьшение его размеров.

Треугольный мезостернум также встречается у представителей всех надсемейств Symphyta. Это не может быть результатом множества конвергенций — уменьшение мезостернума и превращение его в треугольник связаны с усилением прямой крыловой мускулатуры за счёт непрямой, тогда как общая направленность эволюции мускулатуры перепончатокрылых явно обратная. Преимущественное развитие прямой мускулатуры могло произойти однажды, в самом начале эволюции отряда, многократное же нарушение основного направления прогрессивной эволюции полёта на более поздних этапах филогенеза Symphyta крайне мало вероятно. Видимо, предки всех Symphyta когда-то обладали треугольным мезостернумом, а возврат многих из них к трапециевидной его форме произошел вторично.

Таким образом, необратимость эволюции многих перепончатокрылых должны была быть нарушена минимум дважды. В случае уменьшения размеров сложного "3-го" членика восстановление первичной гомономности формально следует считать кажущимся, но при далеко зашедшем процессе редуцированный сложный членик действительно неотличим от первично простого. В остальных случаях (распадение сложного членика и расширение мезостернума) восстановление первичной структуры может быть полным. Возможность такого восстановления обеспечивается рекапитуляцией примитивного состояния, утраченного имаго, в онтогенезе. У ранней куколки *Xyela* "3-й" членик сегментирован, а мезостернум вначале намечается трапециевидным. Сохранение куколочного строения до конца развития (фетализация имаго, педоморфоз), видимо, и привело к восстановлению примитивного состояния, ранее утраченного взрослым насекомым, т. е. к видимому нарушению закона Долло.

Расницын А.П. 1966. О несоблюдении закона Долло в эволюции перепончатокрылых насекомых подотряда Symphyta // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т.39. № 6. С.139–140. Автореферат доклада, прочитанного 14.04.1966 г.

5.3. Происхождение социальности муравьёв

Муравьи — далеко не единственная группа социальных жалоносных. Уникальность данного случая, заставляющая обратить на него особое внимание, состоит, прежде всего, в том, что только у них социальность характеризует целое надсемейство и, следовательно, выходит на принятый здесь уровень филогенетического анализа. Кроме того, пути и условия формирования социальности муравьёв далеко не столь ясны, как у других насекомых.

Прежде всего, необходимо привести определение социальности. Вопрос этот весьма сложен, если его рассматривать в общебиологическом масштабе, но в энтомологии дело обстоит сравнительно просто: общественными здесь обычно называют таких насекомых, у которых некоторые особи регулярно занимаются воспитанием потомства, вышедшего из яиц, отложенных другими особями. Существует и более точная и дробная классификация насекомых по степени их социальности (Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972), но обращаться к ней пока нет необходимости.

Наиболее понятна причина возникновения общественного образа жизни у термитов — необходимость постоянного контакта для обмена кишечными симбионтами, а также защита от врагов (Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972). Реализации социальности здесь способствовало прежде всего неполное превращение термитов, вернее, причинно связанные с ним особенности, благоприятные для социальности. К ним относятся:

1. Сходный образ жизни нимф и имаго, позволяющий использовать нимф в качестве рабочих особей. Преимущество нимф в этом плане состоит, прежде всего, в их естественной неспособности к размножению, а также в том, что их использование снимает трудности, связанные с необходимостью сокращения численности самцов. Если, как у перепончатокрылых, использование преимагинальных стадий невозможно, то рабочими могут стать только самки, так как именно им свойственна гнездовая деятельность (строительство гнезда и уход за потомством). Произвольное (по выбору самки) определение пола у термитов, как и у большинства насекомых, невозможно, поэтому увеличение численности самок у них автоматически будет сопровождаться производством избыточного числа самцов, бесполезных в гнезде. Использование нимф в качестве рабочих позволяет избежать этой трудности. Конечно, такое решение имеет и свои неблагоприятные последствия: ограниченный срок нимфальной стадии и последующее превращение её в имаго должны приводить к постоянному появлению "лишних" имаго. Но эти последствия легко блокируются задержкой метаморфоза, например путём сохранения высокой продукции ювенильного гормона.
2. Неполное превращение исключает период куколочного покоя, который у перепончатокрылых, например, обычно прерывает контакт между самкой и её потомством — кроме тех случаев, когда куколки не изолированы ни коконом, ни индивидуальной ячейкой, но этого практически не бывает у одиночных и примитивно социальных Aculeata s. str., той группы перепончатокрылых, где только и развивается социальность. Конечно, вынужденный перерыв во взаимодействии матери с её детьми не представляет непреодолимого препятствия и не исключает восстановления его по достижению потомством имагинальной стадии, но при одиночном образе жизни это происходит, по-видимому, очень редко, например, у *Cerceris rubida* Jur. (Grandi, 1961; цит. по: Wilson, 1971).

Парадоксальный случай "социальных тлей" ещё ожидает своего детального исследования. Согласно Аоки (Aoki, 1977a, b), у некоторых тлей личинки первого возраста диморфны, и одна форма выполняет функцию касты солдат.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. С.135–142

Переходя к жалоносным, необходимо прежде всего разделить причины и условия формирования общественного поведения. К причинам относятся факторы, вызывающие (стимулирующие) переход к социальности, т. е. те, которые повышают адаптивность кооперации особей и разделения труда в воспитании потомства. Под условиями понимаются факторы, облегчающие или по крайней мере не препятствующие такому переходу.

Наиболее очевидная на первый взгляд причина социальности — общая закономерность повышения производительности в результате разделения труда. Однако это не объясняет первого этапа эволюции — перехода к совместному гнездованию, когда разделение труда ещё не имеет места. Здесь нужно искать другие объяснения. Их приводят, в частности, Уилсон (Wilson, 1971), Лин и Миченер (Lin, Michener, 1972). Согласно этим авторам, большое значение имеет, во-первых, охрана гнезда от паразитов и комменсалов, наиболее важная для тех жалоносных, гнёзда которых расположены скоплениями и имеют хорошо заметные входные отверстия; во-вторых, ускорение процесса постройки и снабжения гнезда, что позволяет сократить продолжительность генерации и увеличить число поколений в единицу времени. Это естественно, даёт наибольший эффект при длительном сезоне размножения и заставляет связывать происхождение общественных жалоносных с тёплым климатом[1].

Большое значение упомянутые авторы придают и так называемому "эффекту Гамильтона", т. е. побочному результату гаплодиплоидного определения пола, из-за которого сёстры оказываются генетически более сходны друг с другом, чем каждая из них со своими дочерьми. Точнее, в простейшем случае у сестёр общими оказываются в среднем три четверти генов, а у матери с дочерьми только половина (если генотип самки по данному локусу — *ab*, самца — *c*, то половина дочерей будет иметь генотип *bc*, половина — *ac*, мать с любой своей дочерью имеет только один идентичный аллель из двух, а из её дочерей половина будет идентична также по одному аллелю, половина же — по обоим). Представим себе, что самка присоединяется к своей матери и, помогая ей в гнездовании, увеличивает её потомство (т. е. количество своих сестёр) на то же число, какое она могла бы воспитать самостоятельно. Тем самым она обеспечивает репродукцию своих генов (точнее генов, идентичных собственным) и соответственно свой вклад в генофонд следующего поколения в полтора раза эффективнее, чем при воспитании своих детей. Естественно, что в таких условиях отбор будет направлен против самостоятельного гнездования молодых самок, способствуя их кооперации с матерью.

В ослабленном виде действие эффекта Гамильтона распространяется и на случай присоединения самки не к матери, а к сестре, способствуя тем самым увеличению числа своих племянниц (и племянников). При диплоидности обоих полов генетическое сходство с племянницами равно одной четверти, здесь же трём восьмым, т. е. опять-таки в полтора раза больше. Правда, сходство со своими дочерьми ещё больше (половина генов общие), поэтому в данном случае эффект Гамильтона превращается из причины развития социальности в одно из благоприятных условий (по сравнению с насекомыми, лишёнными гаплодиплоидного определения пола; ср. также Wilson, 1971: 333).

Итак, к числу вероятных причин становления социальности у жалоносных можно отнести возможность охраны гнезда, ускорение строительства и снабжения и эффект Гамильтона.

---

[1] Для муравьёв это требование заведомо справедливо: они возникли в меловое время, не раньше неокома и не позднее середины мелового периода (альб–сеноман), когда на всей территории Евразии не было районов со значительными колебаниями среднемесячных температур. Синицын (1966) выделяет здесь всего два термических типа климата: тропический и бореальный, с интервалами среднемесячных температур соответственно +28 ... +25° и +18 ... +15°. Говорнть об ограниченном сезоне размноженія здесь не приходится.

Условием для реализации эффекта первого фактора является опасность заражения гнезда паразитами, проникающими через открытое входное отверстие (или возможность отказаться от закрывания гнезда, несмотря на присутствие паразитов), благодаря тому, что объединение самок в одном гнезде обеспечивает более эффективную охрану последнего. Это предполагает, во-первых, длительное снабжение гнезда (массовое снабжение ячеек, а при однократном — многоячейковое гнездо), во-вторых, гнездо с открытым, легко доступным входом, особенно в случае гнездовых скоплений, наиболее привлекающих паразитов.

Развитие социальности под действием отбора на ускорение строительства и снабжения гнезда, казалось бы, требует только длительного гнездового периода и не фиксированного числа генераций. Однако сверх того он, как и любой другой, предполагает существование функций, доступных для их разделения между объединяющимися самками — помимо откладки яйца хотя бы транспорт добычи в гнездо. Одного строительства гнезда недостаточно, так как если добыча не доставляется в гнездо многократно, нет необходимости и в постоянной строительной активности.

Наконец, для реализации эффекта Гамильтона необходимо, во-первых, многократное снабжение гнезда (массовое снабжение или, при однократном, развитие многих личинок в одном гнезде), иначе трудно представить себе, какую помощь молодые самки могут оказывать матери в воспитании своих сестёр; во-вторых, образование "материнской семьи", т. е. объединение молодых самок со своей матерью. До этого он не действует, и этапы, предшествующие возникновению материнской семьи, должны быть пройдены под действием иных факторов.

Предпосылками развития материнской семьи общественных насекомых обычно считают два явления: прогрессивное снабжение гнёзд одиночными осами и пчёлами и семейный паразитизм. Прогрессивное снабжение, при котором мать регулярно проверяет положение дел в ячейке и снабжает личинку пищей по мере необходимости, действительно обеспечивает длительный контакт самки со своим потомством, оставляя ей возможность выкармливать одновременно несколько личинок. Однако в действительности роль прогрессивного снабжения сильно преувеличена. Такое снабжение широко распространено у Sphecidae, но при всём поведенческом, морфологическом и таксономическом богатстве этой группы нам известен только один пример социальности (*Microstigmus comes* Krombein: Matthews, 1968). Несмотря на наличие в этом же роде видов с прогрессивным снабжением, *M. comes* практикует массовое снабжение (Richards, 1972), так же как и те роющие осы, которые обнаруживают признаки менее развитой социальности (объединение нескольких самок в одном гнезде, часто с определённым разделением труда, но с воспитанием каждой из них своих собственных детей; подробнее см. Bohart, Menke, 1976, и цитированную там литературу, а также Miller, Kurczewski, 1973; Peters, 1973). Массовое снабжение характерно, по-видимому, также для большинства пчёл, обнаруживающих черты развивающейся социальности, и иногда сохраняется даже у высоко социальных форм, например, у Meliponini (Wilson, 1971; Michener, 1974). По-видимому, только у пчёл трибы Ceratinini и у складчатокрылых ос становление социальности происходило на фоне прогрессивного снабжения.

Из сказанного следует, что прогрессивное снабжение нужно исключить из числа важных условий становления социальности. Прогрессивное снабжение обычно рассматривается как предпосылка для развития социальности по типу материнской семьи (объединение дочерей с матерью), но распространить сделанный выше вывод на само это направление развития социальности, может быть, преждевременно, учитывая случай с *Cerceris rubida* (см. выше). Тем не менее, бесспорных примеров развития социальности через материнскую семью мы знаем очень мало (согласно Lin, Michener, 1972, существует только один такой случай — "allodapine bees" из Ceratinini, но согласно

Wilson, 1971, и этот пример не бесспорен). Уилсон (Wilson, 1971) в противоположность Лину и Миченеру (Lin, Michener, 1972) считает что и Vespidae прошли стадию материнской семьи, а Эванс и Вест Эберхард (Evans, West Eberhard, 1970) вообще не склонны отводить сестринской семье сколько-нибудь важной роли в эволюции социальности. Однако широкое распространение случаев основания гнезда несколькими самками одной генерации, преимущественно сёстрами (см. цит. работы), не позволяет согласиться с этими взглядами. Становление социальности через сестринскую семью (или, менее категорично, — через объединение самок одной генерации) представляется лучше документированной, чем в случае материнской семьи (Zucchi et al., 1969, 1976; последняя работа особенно интересна тем, что демонстрирует возможность объединения самок одной генерации даже в случае прогрессивного снабжения гнезда). Тем не менее, наиболее справедливо, по-видимому, общее заключение Уилсона, что социальность возникала обоими способами и что границу между ними далеко не всегда удаётся провести. Но так или иначе, материнский путь распространён во всяком случае не более широко, чем сестринский. Это очень странно, поскольку эффект Гамильтона должен способствовать развитию именно материнской семьи. Можно было бы предположить, что дело здесь в том, что при материнской семье социальная организация возникает только во втором поколении, а при сестринской — в первом (Lin, Michener, 1972), но этому противоречит строго материнский (часто, вероятно, вторичный) способ основания колонии многими высоко социальными перепончатокрылыми (особенно в умеренной зоне). По-видимому, потери в адаптивности, связанные с задержкой в реализации социальности в случае материнской семьи, не слишком велики. Может быть, дело здесь именно в наличии куколочного периода, прерывающего контакт поколений и затрудняющего становление материнской семьи, но данных для оценки роли этого фактора пока ещё слишком мало.

К семейному паразитизму, как к предшественнику социальности особое внимание привлёк Малышев (1966 и указанные там более ранние его работы) своей гипотезой происхождения муравьёв. Предположение Малышева о таксономической принадлежности предков муравьёв (бетилиды рода *Scleroderma* Latr.), конечно, неприемлемо (муравьи вообще не имеют отношения к хризидоидам, тем более к таким специализированным их представителям, как упомянутый род). Однако даже если отвлечься от этого, семейный паразитизм, предполагающий развитие нескольких поколений паразита на одной жертве, едва ли может развиться в общественный образ жизни, несмотря на очевидный контакт поколений (вплоть до спаривания матери с сыновьями) и определённое разделение функций. Дело в том, что разделение функций здесь идёт по тому же принципу, что, например, у тлей (вполне развитые самки-расселительницы и недоразвитые самки, обеспечивающие максимально быстрое размножение на обильном источнике пищи), и совершенно непохоже на то, что характерно для общественных насекомых. Это естественно, потому что функции, которые делят особи в последнем случае, у семейных паразитов после основания семьи или отсутствуют (охота, транспорт добычи, строительная деятельность) или едва развиты и, во всяком случае, не отличаются трудоёмкостью. Бесплодные рабочие особи при семейном паразитизме бесполезны, и отбор не будет способствовать их появлению.

Теперь можно сформулировать основные факторы, послужившие причинами и условиями становления социальности сфекоидов и веспоидов. Причинами были эффективность (адаптивная ценность) кооперации самок в защите гнезда (уменьшение смертности потомства), в охотничьей и строительной деятельности (уменьшение длительности генерации), а в случае материнской семьи также полный эффект Гамильтона (адаптивное преимущество увеличения численности сестёр по сравнению с дочерьми). Условиями перехода к социальности служили: 1) наличие функций, доступных

разделению таким образом, чтобы собственно репродуктивная функция у части особей была подавлена (постоянная строительная и охотничья деятельность, т. е. многократное массовое либо прогрессивное снабжение, а часто также сложное гнездо, всегда содержащее несколько особей расплода); 2) произвольное определение пола; 3) при большом удельном весе первой причины социальности (защита гнезда) — колониальность гнездования, 4) в случае сестринской семьи — ослабленный эффект Гамильтона (сравнительно небольшой отрицательный адаптивный эффект увеличения численности племянниц по сравнению с дочерьми).

Важным фактором является также различие самок по эффективности выполнения ими гнездовых функций; в зависимости от масштаба различий они могут служить благоприятным условием и даже причиной кооперации и разделения функций. Такие различия вполне реальны (Lin, Michener, 1972 — для жалоносных, Dowell, 1976 — для паразитических перепончатокрылых).

Подробный анализ конкретных путей эволюции социальности под действием этих факторов (в том числе и в различных аспектах, здесь совершенно не затронутых) можно найти в других работах (прежде всего, Evans, West Eberhard, 1970; Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972; Michener, 1974; а также цитированная там литература).

Сказанное касается преимущественно ос и пчёл, с муравьями дело обстоит гораздо сложнее. У них не сохранились ни одиночные стадии, ни промежуточные между ними и настоящей социальностью. Биология современных муравьёв не позволяет установить исходную пищевую специализацию. Многие из примитивных муравьёв трибы Amblyoponini специализированы на многоножках-геофиломорфах, но их добыча слишком необычна для жалоносных, чтобы принять её в качестве исходного типа жертвы без дополнительной аргументации; другие муравьи либо полифаги, либо обладают пищевой специализацией явно вторичного характера. Исходный способ снабжения — однократный, массовый или прогрессивный — тоже неясен. Такие особенности муравьёв, как отсутствие индивидуальных ячеек (расплод всегда помещается в общих камерах) и "няньчанье" расплода (облизывание, перемещение в гнезде и т. д.) не имеют ясных аналогов у других собственно жалоносных, и понять пути их возникновения нелегко. Однако самое главное состоит в том, что далеко не очевидно, соблюдались ли у предков муравьёв многие из причин и условий становления социальности. Поэтому попытки реконструировать эволюцию социальности в этой группе дают, как будет видно из дальнейшего, не слишком определённые результаты.

Чтобы яснее представить себе гиатус между образом жизни одиночных ос и муравьёв, сформулируем прежде всего самые важные для обсуждаемой проблемы особенности биологии муравьёв, наиболее примитивных в этом отношении, а именно мирмециин и амблиопонин (по данным Haskins, Haskins, 1951, 1955; Haskins, Whelden, 1954; Brown, 1960; Brown, Gothwald, Levieux, 1970, 1972; Wilson, 1971). В обеих группах самка, оплодотворённая после выхода из родительского гнезда, обосновывается в ячейке в почве (чаще под камнями, стволами деревьев и т. д.) или в гнилой древесине. Самка мирмециин сама изготовляет ячейку, но у амблиопонин даже зрелые колонии иногда помещаются, видимо, в естественных полостях (иногда — в одной полости, отходящие от которой туннели могут быть просто каналами от отмерших корней); это кажется более примитивным состоянием. У мирмециин гнёзда закладываются одиночными молодыми самками, у амблиопонин иногда несколькими, что может указывать на то, что муравьиная семья возникла как сестринская. Кроме того, молодые самки могут здесь присоединяться к уже развитым колониям, причём у *A.* (*Stigmatomma*) *pallipes* Hald. иначе, видимо, и не бывает, а новые колонии возникают в результате деления. Самки *Amblyopone* могут начинать гнездование (включая охоту, откладку яиц и уход за личинками) без оплодотворения. Гнездо закладывается по так называемому частично

замкнутому типу — самка выходит за пищей из гнезда (у *Myrmecia* регулярно за нектаром, а за насекомыми — только при наличии личинок, но не яиц или коконов; у *Amblyopone*, облигатных или почти облигатных зоофагов — менее часто, но независимо от присутствия расплода или стадии его развития). При этом фуражировочная активность самки продолжается и после выхода рабочих, у амблиопонин — в течение весьма долгого времени, у мирмециин недолго. Поведение амблиопонин, по-видимому, более примитивно, исключая утрату углеводного питания, однако чрезвычайно высокая (ежедневная!) потребность мирмеций в нектаре также вряд ли первична. Яйца у мирмеций откладываются поодиночке, у амблиопонин — пакетами, как у большинства муравьёв (вторичное состояние). Мирмеции охотятся на поверхности, обычно полифаги, амблиопонины исключительно или почти исключительно подземные охотники, полифаги или чаще олигофаги (на многоножках-геофиломорфах; проблема первичности подземной или наземной фуражировки обсуждается ниже). Амблиопонины часто не только не расчленяют добычу, но и не убивают её, а парализуют и не кормят личинок индивидуально, а лишь подтаскивают добычу ближе к личинкам. Последние сами добираются до добычи, обычно используют отверстия в её покровах, проделанные питавшимися ранее рабочими, но могут прогрызать их и сами — поведение гораздо более примитивное, чем у мирмеций, расчленяющих добычу и кормящих личинок индивидуально. У амблиопонин, кроме того, широко распространена транспортировка личинок к крупной добыче, что Малышев (1966) считает указанием на генетическую связь с семейным паразитизмом. Уилсон (1971), однако, считает, что такое поведение не могло быть исходным по крайней мере для мирмециоидного ствола муравьёв (т. е. для Formicidae s. str.), поэтому допускает возможность дифилетического возникновения социальности муравьёв. Сказанное выше об отношении семейного паразитизма к социальности позволяет считать последнее предположение излишним, а транспортировку личинок к добыче рассматривать как боковой, вероятно, тупиковый путь эволюции поведения муравьёв. Далее, в обеих группах рабочие охотятся и транспортируют добычу обычно поодиночке. Обмен отрыжкой между взрослыми особями и между ними и личинками у мирмеций развит значительно сильнее, чем у амблиопонин, где последний вариант вообще не обнаружен. С другой стороны, мирмеции более примитивны в том отношении, что самки не съедают часть яиц и личинок даже при крайнем недостатке пищи, а у амблиопонин эта характерная для муравьёв особенность уже развита. У мирмеций, по крайней мере, некоторых, развита другая характерная для муравьёв черта — превращение крыловых мышц оплодотворённых самок в жировое тело (пищевой резерв); амблиопонины в этом отношении не изучены. Имаго у амблиопонин выходят из кокона самостоятельно в отличие от мирмеций и других муравьёв, у которых выход невозможен без помощи взрослых особей.

Таким образом, у примитивных муравьёв сохраняются многие из особенностей, характерных для одиночных ос и, в частности, сколиоидов: смешанное имагинальное питание (нектаром и животной пищей; у сколиоидов последнее тоже широко распространено, но наиболее развито, по-видимому, у тиннин — Clausen, 1962), одиночная подземная охота и парализация добычи (в том числе и самкой после появления рабочих), несовершенная строительная деятельность (гнездо с единственной и весьма примитивно устроенной камерой), высокая степень самостоятельности личинок и выводящихся имаго (отсутствие индивидуального кормления, самостоятельный выход из кокона).

Среди признаков, отличающих муравьёв от предполагаемых предков, то или иное отношение к происхождению социальности имеют, по-видимому, следующие. 1. Совместное обитание в гнезде и выполнение функций, связанных с размножением, несколькими взрослыми особями, дифференцированными как морфологически (первично крылатые, но легко сбрасывающие крылья самки с нормально расчленённой гру-

дью, и бескрылые, с редуцированным расчленением груди, рабочие — генетически тоже самки), так и функционально (самки первично обладают теми же функциями, что и рабочие, но функция яйцекладки у них более или менее гипертрофирована, а у рабочих подавлена; последние, кроме того, в норме остаются неоплодотворёнными). 2. Постоянное (кроме времени фуражировки) пребывание взрослых особей в гнезде. 3. Транспортировка добычи в заранее приготовленную ячейку (включая и добычу, предназначенную для питания имаго). 4. Откладка яиц в пустую ячейку. 5. Развитие расплода в одной ячейке. 6. Отсутствие индивидуального комплекта корма у каждой личинки. 7. Изменение пищевой специализации; характер этого изменения остаётся неясным, несомненен пока лишь сам факт изменения диеты личинок, так как муравьи, специализированные, подобно сколиоидам, на скрытоживуших личинках жуков, неизвестны. 8. Постоянный уход за расплодом (поддержание чистоты в камере, облизывание и перетаскивание расплода). 9. Последующие поколения рабочих присоединяются к материнскому гнезду и приступают к гнездовой деятельности без спаривания, что иногда наблюдается и у нормальных самок. 10. По-видимому, хотя бы слабо выраженный трофаллаксис между взрослыми особями (наличие его у всех примитивных муравьёв не доказано). 11. Появление метаплевральных желёз, секрет которых обеспечивает антисептическую среду в гнезде.

Кроме того, возможно, что у всех, даже наиболее примитивных муравьёв в отличие от сколиоидов крыловые мышцы самок после оплодотворения превращаются в жировое тело, служащее пищевым ресурсом. Правда, в отсутствие кормления расплода отрыжкой и при регулярной охотничьей деятельности самки особой нужды в этом, видимо, нет, и дальнейшие исследования вполне могут показать, что, например, амблиопоны к этому не способны.

Перечисленные признаки позволяют восстановить некоторые обстоятельства становления социальности у муравьёв. Прежде всего, бескрылость рабочих свидетельствует о том, что морфологическая дифференциация первичных колоний протекала в условиях подземной охоты. В противном случае в отсутствие индивидуальных ячеек и индивидуального запаса корма, по-видимому, в наибольшей степени способствующих консерватизму в выборе жертв, наземная транспортировка добычи почти неизбежно превратилась бы в воздушную: переход этот требует лишь уменьшения веса добычи до уровня, несколько меньшего собственного веса осы (что легко осуществимо при многократном снабжении гнезда), и даёт очень большие преимущества в скорости доставки добычи и в размере охотничьего участка. Не случайно у ос, не практикующих подземную транспортировку, редукция крыльев наблюдается крайне редко (Малышев, 1966). Отсюда следует, в частности, что подземная транспортировка амблиопонин скорее всего первична. Довольно глубокая специализация амблиопонин к почвенному образу жизни (сильно редуцированные глаза, короткие ноги) едва ли может свидетельствовать против первичности для муравьёв подземной транспортировки добычи. Специализация амблиопонин обусловлена не только этим фактором, но и полным отказом от нектарофагии, что, судя по мирмециям, вряд ли имело место у первичных муравьёв. А регулярные выходы на поверхность в поисках источников углеводного питания представляются вполне достаточными для того, чтобы предотвратить подобную специализацию.

Несовершенная строительная деятельность амблиопонин, их охота на относительно очень крупную добычу, а также отсутствие у муравьёв всяких следов индивидуальных ячеек и индивидуального запаса корма для личинок свидетельствует о том, что в своей эволюции муравьи скорее всего миновали этап массового снабжения и в отличие от других жалоносных перешли от однократного снабжения непосредственно к прогрессивному.

Поскольку при однократном снабжении подземная транспортировка тяжёлой добычи на далёкое расстояние невозможна, первые этапы развития социальности у предков муравьёв должны были происходить в условиях высокой плотности самих этих насекомых и их добычи. Скорее всего, это были локальные скопления добычи, временные, но существовавшие достаточно долго для развития нескольких последовательных генераций ос. В таких условиях легко могла создаваться высокая плотность ос, часто генетически очень сходных из-за происхождения данного скопления от единичных основателей с последующим инбридингом (а перепончатокрылые, как уже упоминалось, из-за особенностей своей генетики иммунны к инбридингу). В таких условиях при развитой, хотя бы и в небольшой мере, транспортировке добычи, гнёзда могут оказываться в непосредственном соседстве, а при несовершенной строительной деятельности предков муравьёв — и не полностью изолированными. Если же самки охотно использовали для гнездования естественные полости субстрата, в одной камере особенно часто оказывалось несколько самок с добычей. Учитывая вероятный уровень генетического сходства самок (предпосылка для реализации ослабленного эффекта Гамильтона при образовании сестринской семьи), разновозрастность самок и их разнокачественность в отношении гнездовой деятельности (примеры такой разнокачественности у ос и пчёл приведены Lin, Michener, 1972; Michener, 1974), можно предположить, что отбор будет способствовать совместному гнездованию и координации деятельности самок. Эта координация может вести, с одной стороны, к замене жёсткой связи "одна жертва – одно яйцо" доставкой добычи по мере необходимости (переход к прогрессивному не индивидуализированному снабжению), с другой — к становлению социальности через сестринскую семью.

Если же мы предположим, что в последовательных циклах размножения самка транспортирует свою добычу в одно и то же место (что кажется наиболее вероятным при использовании естественных полостей субстрата, особенно расположенных в непосредственной близости от скопления жертв), то условия и здесь окажутся благоприятными как для перехода к прогрессивному снабжению, так и для возникновения в следующем поколении сестринской семьи (из-за характерной для многих жалоносных склонности возвращаться в родительское гнездо). А если предположить, что циклы гнездования были длительными, растянутыми, то молодые самки смогут, выводясь, встречать в гнезде мать и личинок — сестер и братьев, требующих корма и ухода. Предполагая далее наличие у предков муравьёв свойственной некоторым амблиопонинам способности начинать гнездовую деятельность без оплодотворения и дополнительного питания углеводами, легко увидеть возможность дальнейшей эволюции социальности под действием эффекта Гамильтона в его полной форме (через материнскую семью).

Действительно, в таких условиях молодые самки должны сразу же приступать к уходу за имеющимся расплодом, к охотничьей деятельности и т. д., но откладка яиц у них будет в той или иной мере подавлена, во-первых, их девственностью, во-вторых, конкуренцией старой и уже давно размножающейся самки — их матери. В результате молодые самки становятся рабочими, сначала, вероятно, временными и впоследствии переходящими к самостоятельному гнездованию (как описано у складчатокрылых ос рода *Belonogaster* Sauss.: Wilson, 1971), а затем и постоянными. Те же самые процессы возникновения рабочих могут иметь место и при возникновении сообществ по методу сестринской семьи. Независимо от способа развития, результат будет в главном одинаковый — возникновение настоящей социальности, а с нею и возникновение муравьёв. Такие изменения, как появление морфологических различий между самками и рабочими, трофаллаксиса и т. д., кажется более логичным отнести не к процессу возникновения муравьёв, а к их дальнейшей эволюции, что уже выходит за рамки настоящей работы.

Литература

Малышев С.И. 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.– Л.: Наука. 329 с.
Синицын В.М. 1966. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ. Ч.2. Мезозой. 168 с.
Aoki Sh. 1977a. *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae) an aphid species with "soldiers" // Kontyu. Vol.45. No.2. P.276–282.
Aoki Sh. 1977b. A new species of *Colophina* (Homoptera, Aphidoidea) with Soldiers // Kontyu. Vol.45. No.3. P.333–337.
Bohart R.M., Menke A.S. 1976. Sphecid wasps of the world. A generic revision. Berkeley; Los Angelos; London: Univ. Calif. Press. 696 p.
Brothers D.J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. Vol.50. No.11. P.483–648.
Brown W.L., Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera) // Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard. Univ. Vol.122. P.145–230.
Brown W.L., Jr., Gotwald W.H., Levieux J. 1970. A new genus of Ponerine ant from West Africa (Hym.: Formicidae) with ecological notes // Psyche. Vol.77. No.3. P.259–272.
Clausen C.P. 1962. Entomophagous insects. N.Y. 688 p.
Dowell R.V. 1976. Non-functional ovaries in *Bathyplectes* spp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), larval parasitoids of the alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae) // J. N.Y. Entomol. Soc. Vol.84. No.4. P.283–284.
Evans H.E., West Eberhard M.J. 1970. The wasps. Ann Arbor: Univ. Michigan Press. 266 p.
Gotwald W.H., Jr., Levieux J. 1972. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera: Formicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol.65. No.2. P.383–396.
Haskins C.P., Haskins E.F. 1951. Notes on the method of colony foundation of the ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson // Amer. Midland Natur. Vol.45. No.2. P.432–445.
Haskins C.P., Haskins E.F. 1955. The pattern of colony foundation in the archaic ant *Myrmecia regularis* // Insect. soc. T.2. P.115–126.
Haskins C.P., Whelden R. 1954. Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia* // Insect. soc. T.1. P.34–37.
Lin N., Michener Ch.D. 1972. Evolution of sociality in insects // Quart. Rev. Biol. Vol.47. No.2. P.131–159.
Matthews R.W. 1968. *Microstigmus* comes: sociality in a sphecid wasp // Science. Vol.160. No.3829. P.787–788.
Michener Ch.D. 1974. The social behavior of the bees: a comparative study. Cambridge: Belknap Press. 404 p.
Miller R.C., Kurczewski F. 1973. Intraspecific interaction in aggregation of *Lindenius* (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) // Insect. soc. T.20. P.365–378.
Peters D.S. 1973. *Crossocerus dimidiatus* (Fabricius, 1781), eine sociale Crabroninen Art // Insect. soc. T.20. P.103–107.
Richards O.W. 1972. The species of the South American wasps of the genus *Microstigmus* Ducke (Hymenoptera, Sphecoidea, Pemphredoninae) // Trans. Roy Entomol. Soc. Lond. Vol.124. Pt 2. P.123–148.
Wilson E.O. 1971. The insect societies. Cambridge (Mass.): Belknap Press. 548 p.
Zucchi R., Jamane S., Sakagami Sh.F. 1976. Preliminary notes on the habits of *Trimeria howardi*, a neotropical communal masarid wasp, with description of the mature larva (Hymenoptera: Vespoidea). Studies on the vespoid larvae. II // Insecta Matsumurana. New Ser. No.8. P.47–57.
Zucchi R., Sakagami Sh.F., de Camargo M.F. 1969. Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser.6, Zool. Vol.17. P.271–380.

5.4. Рекапитуляции в онтогенезе *Dolichovespa saxonica* (Hymenoptera, Vespidae)

Настоящая работа продолжает серию исследований авторов (Расницын, 1965; Тихомирова, 1974, 1976 [сведено Тихомировой, 1991]) по проблеме перестроек индивидуального развития насекомых как одного из главных механизмов их филогенеза. Критерий общего прогресса в этой группе животных — не только совершенствование приспособлений отдельных стадий развития к их специфическим условиям существования, но и рационализация онтогенеза в целом, т. е. наиболее эффективная перекомбинация в развитии этапов интенсивного морфогенеза и периодов активного существования, связанных с питанием и ростом, с одной стороны, и с расселением и размножением, — с другой (в свете концепции Гилярова, 1945 о дифференциации функций в онтогенезе). Она осуществляется преимущественно путём смещения на морфогенетически более ранние или, напротив, более поздние стадии моментов выхода из яйца или куколки — эмбрионизации или дезэмбрионизации развития (Berlese, 1913). Это предполагает существование единого, в общих чертах сходного внутри отряда, морфогенетического процесса, в котором основные пути эволюции группы и главные тенденции в её развитии зафиксированы в морфологии свободных стадий, а также стадий, проходящих в ускоренном виде в эмбриогенезе, предкуколочном и куколочном развитии. Эти замаскированные стадии могут проявляться вновь в свободном состоянии в результате ювенилизации и адультизации (Тихомирова, 1976) личинок и имаго, конечно, не в прежнем виде, а обогащённые рядом новых приспособительных структур, формированию которых способствует развитие из сравнительно мало дифференцированных (в покоящихся стадиях) зачатков. Рекапитуляции, подтверждающие эту точку зрения, обнаружены ранее в эмбриональном, предкуколочном и куколочном развитии жуков. Здесь мы пытаемся обнаружить их в онтогенезе высших перепончатокрылых, для которых характерны более резкие по сравнению с большинством жуков морфологические различия личинок и имаго и бóльшая глубина перестроек при метаморфозе, что обычно рассматривается как препятствие для проявления рекапитуляций у голометабол.

Работа проведена на массовом материале — более 1 000 экз. зрелого расплода, а также около 300 эмбрионов и молодых личинок из одного гнезда *Dolichovespa saxonica F.* Часть этого материала подвергнута действию аналога ювенильного гормона (АЮГ) Altozar 4E (ZR-512), любезно предоставленного нам Е.Н. Приданцевой, которой мы пользуемся случаем выразить глубокую признательность. Как и в аналогичных опытах с жуками *Tenebrio molitor* L. (Тихомирова, 1976), воздействие АЮГ на преимагинальные стадии ос лишь иногда вызывало появление резких морфологических уродств, которые у ос встречались ещё реже, чем у *Tenebrio* (и преимущественно у куколок), выражаясь больше всего в неравномерности дифференцировки клеток и пигментации. Наиболее типичная реакция на воздействие АЮГ — остановка морфогенеза, чаще всего на определённых стадиях, названных далее пронимфоидной, нимфоидной и супранимфоидной. Эти стадии легко обнаруживаются и в нормальном онтогенезе (без АЮГ), однако они сравнительно кратковременны и менее удобны для наблюдений из-за лёгкой повреждаемости. Для сравнения были использованы личинки, предкуколки и куколки пилильщика *Tomostethus nigritus* F., не подвергавшиеся воздействию АЮГ.

Поскольку рассматриваемые далее скрытые стадии онтогенеза ос и сам ход морфогенеза внешних признаков в этой группе до сих пор детально не прослеживались, мы приводим здесь их краткое описание, начиная с позднего эмбриогенеза (образование длинной зародышевой полоски и её полной сегментации).

Тихомирова А.Л., Расницын А.П. 1981. Рекапитуляции в онтогенезе *Dolichovespa saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) // Зоол. журн. Т.60. № 7. С.1010–1023. См. тж. Тихомирова А.Л., 1991: 63–67.

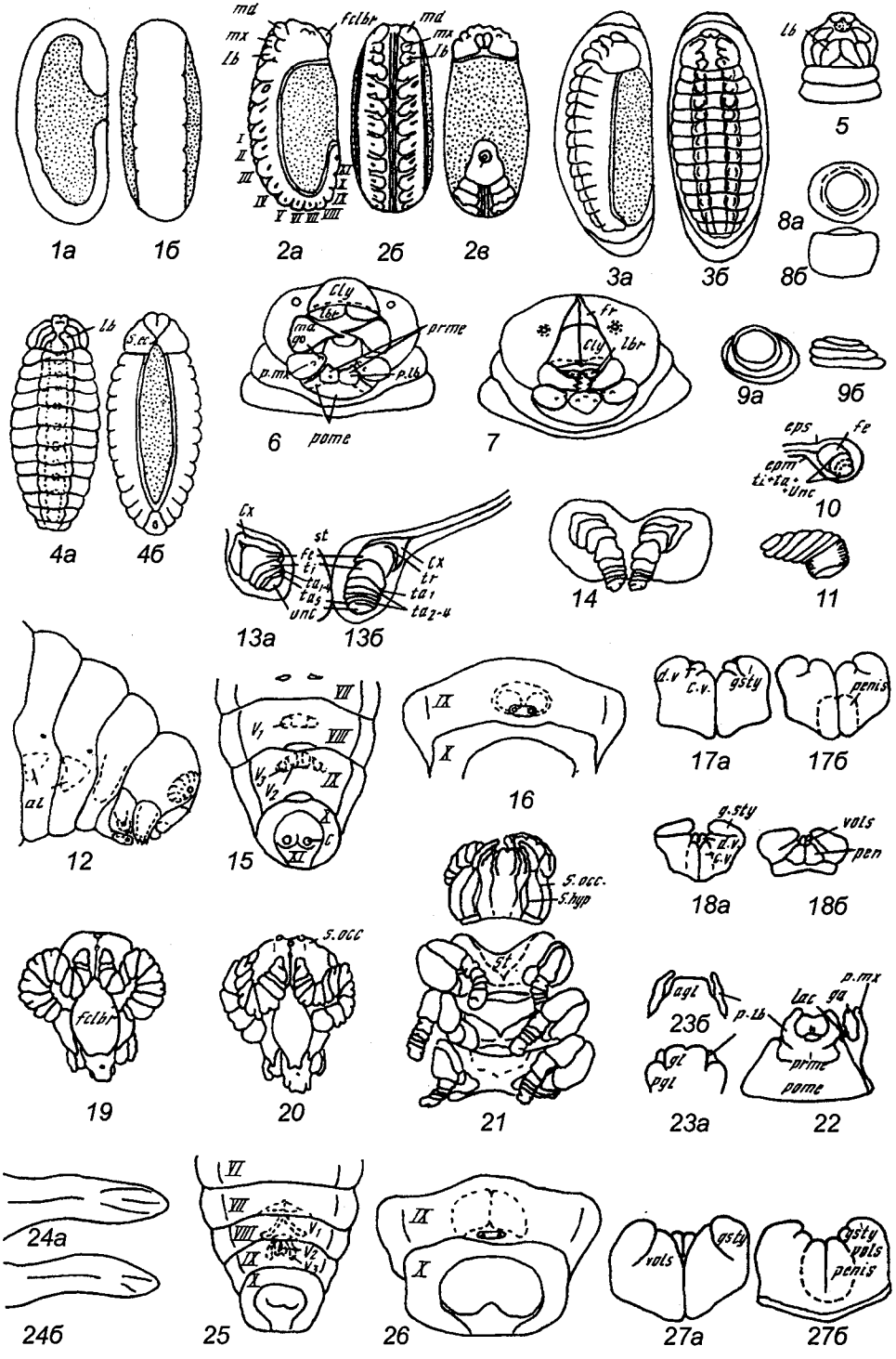
На стадии наиболее длинной зародышевой полоски она охватывает почти все яйцо (рис 1, *1*). Сегментация тела полная, но, как и продольное разделение сегментов, слабо заметна, зачатки придатков неразличимы. Ширина и толщина зародышевой полоски небольшие, и количество желтка не слишком мало, примерно как на аналогичной стадии долгоносика *Sitophilus* (Тихомирова, 1974), но здесь менее развиты бластокинезы, состоящие лишь в смещении головного конца к переднему, а вершины брюшка — к заднему полюсу яйца в результате укорочения зародышевой полоски.

Полиподная стадия. На этой первой стадии позднего эмбриогенеза осы, выделенной по аналогии с соответствующей стадией развития жуков, передний и задний концы тела эмбриона ещё довольно сильно отогнуты дорсально (рис. 1, *2*). XI сегмент очень крупный, несёт большой округлый анус (рис. 1, *2, в*). Все остальные сегменты разделены продольной более прозрачной зоной, внутри которой различима формирующаяся нервная цепочка. На II и III грудных и первых восьми брюшных сегментах по бокам имеются углубления, возможно, зачатки формирующихся трахей. В начале стадии головная тагма не выражена, из придатков имеются лишь головные. Зачаток фронтоклипеолабрума (рис. 1, *2, а, в*) целиком парный, явственно отделён от остальных частей головы бороздками, доходящими раздельно до границы с желтком. Мандибулы (наиболее развитые из придатков — рис. 1, *2*), небольшие максиллы и более крупные, широко раздвинутые зачатки нижней губы простые, бугорковидные.

В конце стадии эмбрион расположен почти целиком на вентральной поверхности яйца (рис. 1, *3*), X и XI сегменты, разделение которых уже менее заметно, направлены прямо назад. Начинает дифференцироваться головная тагма, хотя границы головных сегментов ещё различимы. Зачатки фронтоклипеолабрума сливаются друг с другом в основании. В области антенн различимы по два маленьких бугорка, сильно сдвинутых в стороны относительно других головных придатков. Мандибулы и максиллы увеличиваются, становясь лопастевидными. В конце стадии появляются бугорковидные зачатки грудных ног и едва заметные зачатки брюшных (рис. 1, *3, б*).

Аподная стадия характеризуется окончательной дифференцировкой головной тагмы и туловищных стернитов (рис. 1, *4*), исчезновением зачатков ног и завершением обрастания эмбрионом желтка. Придатки головы кольцеобразно группируются вокруг рта, зачатки фронтоклипеолабума отделяются от края головы всё удлиняющимся в ходе стадии эпикраниальным швом, максиллы лопастевидны, до конца эмбриогенеза так и не приобретают характерной для эмбрионов большинства жуков трёхлопастной формы. Зачатки нижней губы смыкаются в передней части, сзади остаются широко разделёнными (рис. 1, *4*). Зачатки брюшных ног исчезают, грудных — едва заметны. В конце стадии (рис. 1, *5*) эмбрион полностью обрастает желток, зачатки ног исчезают, но рото-

Рис. 1. Эмбриогенез, личиночное и начало предкуколочного развития *Dolichovespa saxonica*: *1* — эмбрион на стадии длинной зародышевой полоски (*а* — сбоку, *б* — снизу); *2* — то же в начале полиподной стадии (*а* — сбоку, *б* — снизу, *в* — сверху); *3* — то же в её конце; *4* — то же в начале аподной стадии (*а* — снизу, *б* — сверху); *5* — передняя часть эмбриона в её конце; *6* — голова личинки I возраста; *7* — то же взрослой личинки; *8* — антенна в начале сильфоидной стадии; *9* — то же, в конце её; *10* — ноги в начале пронимфоидной стадии; *11* — пронимфоидная стадия, антенна; *12* — то же, голова и грудь сбоку; *13* — то же, нога (*а* — в начале, *б* — в середине стадии); *14* — то же, ноги в конце стадии; *15* — вершина брюшка самки в начале пронимфоидной стадии; *16* — то же, самца; *17* — то же, гоноподии самца (*а* — спереди, *б* — сзади); *18* — гоноподии самца пилильщика *Tomostethus nigritus* на супранимфоидной стадии; *19* — нимфоидная стадия *D. saxonica*, голова в начале стадии; *20* — то же, в конце; *21* — то же, голова и грудь снизу; *22* — то же, нижняя губа и максилла; *23* — то же, вершина нижней губы (*а, б* — последовательные стадии); *24* — то же, крыло (*а* — переднее, *б* — заднее); *25* — то же, вершина брюшка самки; *26* — то же, самца; *27* — гоноподии самца на нимфоидной стадии (*а* — спереди, *б* — сзади): *I—XI* — порядковые номера брюшных сегментов.


1а
1б
md
mx
lb
fclbr
2а
2б
2в
3а
3б
lb
5
8а
8б
lb
S.cc.
4а
4б
cly
lbr
md
gn
prme
p.mx
p.lb
6
pome
fr
cly
lbr
7
9а
9б
eps
fe
epm
ti+ta
Unc
10
Cx
st
fe
ti
ta1
ta2
unc
Cx
tr
ta1
ta2-4
13а
13б
14
11
12
aL
VII
VIII
IX
X
15
IX
X
16
d.v
C.v.
gsty
penis
17а
17б
g.sty
d.v
C.v.
vols
pen
18а
18б
S. occ.
S.hyp
fclbr
19
S.occ
20
gt
21
agl
p.lb
23б
gl
pgl
23а
p.mx
lac
ga
prme
pome
22
VI
VII
VIII
IX
X
24а
24б
25
IX
X
26
vols
gsty
27а
gsty
vols
penis
27б

вые части ещё не смыкаются в центре головы, занятом крупным гипофаринксом, лишь перед выходом личинки в передней части этого пространства появляется широкое ротовое отверстие. Мандибулы приострённые, максиллы цельные, передняя часть нижней губы (будущие прементум, жевательные доли и щупики) уже цельная, лишь с продольной бороздкой, однако её задние участки — зачатки постментума широко раздвинуты и соединены прозрачной мембраной. В передней части фронтоклипеолабрума появляется слабая поперечная складка, отчленяющая двулопастную личиночную верхнюю губу. Этот период завершает эмбриогенез, так что выходящая из яйца личинка сохраняет некоторые эмбриональные черты, и морфогенез продолжается и в I личиночном возрасте.

В это время (рис. 1, *б*) становится более резким отчленение верхней губы и образование между ней и клипеусом глубокой складки; оттянутые вершины мандибул превращаются в острые склеротизованные зубцы, на максиллах появляются два склеротизованных бугорка, гомологичные щупику и галее. Передние слившиеся между собой участки нижней губы дают прементум с зачатками щупиков и резко отчленяются от задних. Последние в свою очередь сливаются с соединяющей их мембраной, образуя вначале полупрозрачный постментум (рис.1, *б*). При последующем формировании личиночной головы (рис.1, *7*) глубокая складка, отделявшая ранее верхнюю губу от наличника, распрямляется, верхняя губа и наличник относительно уменьшается, последний становиться менее выпуклым, появляется фронто-клипеальный шов. Мандибулы становятся трёхзубцовыми, основания ротовых частей сближаются и гипофаринкс погружается в предротовую полость. Зачатки грудных ног, крыльев и гоноподий заметны как утолщения гиподермы. Гоноподии самца располагаются в средней части IX сегмента, сближенные. Зачатки гоноподий самки (3 пары) располагаются на вершинах VII и VIII сегментов, латеральнее нервных узлов и в середине IX сегмента, где они сближенные, и у только что сформированных личинок II возраста разделяются на более прозрачную внутреннюю и более плотную наружную части. Интересна закладка гоноподий VII сегмента (как и муравьёв — Ёжиков, 1925), которые у взрослых насекомых не выражены, но в онтогенезе *Lepisma* с ними связаны гонодукты (Шаров, 1953).

В целом эмбриогенез (и начало личиночного развития) у осы обнаруживает значительное сходство с началом позднего эмбриогенеза (полиподной и брухоидной стадиями) жуков. В обоих случаях отсутствует подгибание головного и хвостового концов зародыша на вентральную сторону, характерное для более поздних (сильфоидной и последующих, если они имеются) стадий развития жуков. В конце же их брухоидной стадии эмбрион располагается вдоль длинной оси яйца, как и на последней аподной стадии эмбриогенеза ос. Сходны время и характер формирования головной тагмы, малая степень дифференцировки придатков, время слияния свободных зачатков нижней губы и, наконец, появление и последующая редукция бугорковых зачатков брюшных ног. Важно, что дифференцировка жевательных долей и щупиков только начинается в самом конце эмбриогенеза, так что их малое развитие у личинок не может рассматриваться как результат вторичного упрощения. Особенно сходно развитие ос с эмбриогенезом долгоносиков, отличаясь чуть менее интенсивными бластокинезами, меньшей дифференцировкой максилл и нижней губы и грудных ног, а также тем, что окончательная дифференцировка головной тагмы, происходящая у долгоносика ещё в яйце, у осы завершается уже в начале личиночной стадии. Таким образом, выход из яйца личинок осы происходит на весьма ранней морфогенетической стадии, и простота их строения (как и у личинок долгоносиков, но в ещё большей степени) эмбриональна.

В ходе дальнейшего личиночного развития морфогенезы (по крайней мере, внешних органов) незначительны, и новый этап интенсивной дифференцировки наступает лишь в последнем возрасте, когда личинка почти достигает полного роста, хотя и продолжает питаться.

С и л ь ф о и д н а я с т а д и я — первая из условно выделенных стадий предкуколочного развития ос (названная по аналогии с онтогенезом жуков) включает самое начало видимого роста и расчленения имагинальных дисков.

Вначале антенны (рис. 1, *8*) неявственно 3-члениковые, в конце стадии выглядят 4-члениковыми (рис. 1, *9*). Дальнейшая дифференцировка ротовых частей на этой стадии незаметна, так как животное продолжает питаться, и гиподерма формирующихся куколочных ротовых частей не отделяется от их личиночной кутикулы. Лишь у части особей заметно уплотнение тканей (образование "имагинального диска" клипеолабрума) в пределах верхней губы и передней части клипеуса личинки (рис. 1, *7*, пунктир). Ноги в начале стадии 2-члениcтые, их 1-й видимый членик (рис. 1, *10, fe*) крупный, резко отличен от периподальной мембраны и от следующего членика. Этот последний округлённый, в конце стадии намечаются следы отделения круглого вершинного членика (видимо, претарзуса) и ещё одного, менее чёткого расчленения, по-видимому, на голень и лапку. Вертлуг незаметен, кокса имеет форму плоского кольца на дне и внутренней стенке периподального углубления, лежащего ещё в задней части сегмента. Его передняя и задняя стенки продолжаются вбок от диска ноги двумя тонкими полосками, впоследствии образующими плейриты груди (рис. 1, *10 eps, epm*). Они резко отличны друг от друга и от лежащей впереди и между ногами стернальной области. Явственно видны маленькие треугольные полупогруженные в толстую складку по бокам тела зачатки крыльев, а также зачатки гоноподий, сходных с таковыми предыдущей стадии, но более крупных.

Таким образом, описываемая стадия развития ос по уровню дифференцировки антенн и ног сопоставима с сильфоидной (а в конце стадии — с карабоидной) стадией развития жуков. Отличается наличием зачатков крыльев и гоноподий, подобно выделенной из предкуколки *Tenebrio* стадии крылатой личинки (Тихомирова, 1976), однако резко отстаёт от этих стадий по степени дифференцировки ротовых частей, что связано с продолжением активного питания.

П р о н и м ф о и д н а я с т а д и я наступает, по-видимому, после окончание периода активного питания, так как все личинки, зафиксированные на этой стадии, достигли полного роста, и у них наблюдалось начало гистолиза личиночной мускулатуры и жирового тела.

На этой стадии быстро увеличивается число члеников антенн (рис. 1, *11*), видимо, до полного их набора. Клипеолабрум ещё не отделён от покровов личинки, выглядит как общее не разделённое поперёк уплотнение в пределах верхней губы и вершины клипеуса личинки (рис. 1, *12*, пунктир). Остальные ротовые части помещаются внутри соответствующих придатков личинки, прочно соединены с их кутикулой и, по-видимому, в начале стадии аналогичны им по форме.

В самом конце стадии под склеротизованными бугорками на кутикуле максилл и нижней губы появляются соединённые с ними выступы, соответствующие по положению лабильным щупикам и галеям максилл (рис. 1, *12*) и впоследствии их образующие. Тергиты не отличаются от личиночных и соединены с их кутикулой, крылья в виде коротких лопастей, стерниты груди очень малы, плейриты относительно очень велики (рис. 1, *13, б*). Развитие ног этой стадии в основном выражается в расчленении лапки и росте в длину (рис. 1, *13, а, б; 14*). Существенно, что трохантер, явственный уже в середине стадии (рис. 1, *13, б*) к концу её сравним по длине с бедром, как у личинок (но в отличие от имаго) других Oligoneoptera и Machilidae. Брюшко сохраняет личиночную форму и расчленение. X сегмент крупный, цельный, с выраженной стернальной частью, XI явственно отделён от него, особенно по бокам, несёт трёхлучевой анус и бугорковидные церки, отчленённые кольцевыми бороздками (рис. 1, *15*).

Зачатки гоноподий самки расположены в середине VIII и в передней половине IX сегментов, а также в виде очень слабо различимых полупрозрачных ампул, отделённых

друг от друга, в середине VII сегмента (рис.1, *15*). Гоноподии самца (рис. 1, *16*) быстро растут, погружаясь основаниями внутрь тела и оттесняя посередине IX стернит, собирающийся складками. Вначале, как и у личинки, они расставлены, затем сближаются и выглядят как округлые образования с подогнутым внутрь бугорком на внешнем крае, видимо, гомологом гоностилуса. Позднее (рис. 1, *17*) на каждом зачатке различимы три доли — задняя (валикообразный зачаток вальвы пениса, на рисунке отграниченный точками), наружная (гоностилус) и внутренняя (вользелла), ещё раз подразделённая на передний и задний бугорки, возможные гомологи кусписа и дигитуса (ср. рис. 1, *18* — гоноподии супранимфы пилильщика *Tomostethus*).

Таким образом, пронимфоидная стадия осы обнаруживает значительное сходство с пронимфоидной и отчасти нимфоидной стадиями жуков в способе и порядке дифференцировки основных структур, несмотря на значительное различие в уровне дифференцировки их свободной личиночной стадии и разную степень перестройки при метаморфозе. При этом придатки, отсутствующие у личинки осы в свободном состоянии и развивающиеся в предкуколке из имагинальных дисков, проходят в основном те же этапы дифференцировки, что и в онтогенезе жуков (отчасти, как и у осы, в предкуколке, отчасти в эмбриогенезе). Характерна сходная последовательность дифференцировки антенн и конечностей. Правда, дифференцировка лапки опережает здесь отчленение первого трохантера; однако известно, что отчленение трохантера временно исчезает перед концом преимагинального морфогенеза жуков (Тихомирова, 1976), а также некоторых Rhynchota (Weber, 1930, 1931) и вновь появляется у имаго. Сходны с пронимфоидной стадией жуков и расчленение груди (отсутствие криптостернии) и способ закладки мужских гениталий.

Нимфоидная стадия. Эта средняя стадия предкуколочного морфогенеза условно охватывает период от момента полной дифференцировки антенн и ног до выхода головы формирующейся куколки из покровов личиночной головной капсулы, которую занимают разрастающиеся антенны.

Голова меньше личиночной, помещается в нижней половине её головной капсулы (верхняя занята антеннами). Она слабо сужена к шее, почти прогнатная. В конце стадии появляются крупные бугорковидные оцелли и намечается граница сложных глаз, меньших, чем у имаго, и без фасеточной структуры. Швы на поверхности головы незаметны, кроме глубокой продольной серединной бороздки с ямкой над основаниями антенн. Эта бороздка, по-видимому, представляет собой ветви эпикраниального шва, слившиеся в результате инвагинации лобной области личинки. Действительно, основания антенн расположены гораздо ближе друг к другу, чем у личинки (ср. рис. 1, *7* и *19*). В самом конце стадии появляются очень слабо намеченные бороздки, идущие от задних глазков к основаниям антенн (рис. 1, *20*) — вероятные гомологи окципитального шва (см. далее).

Верхняя губа, в отличие как от личинки, так и от имаго, не отделена от наличника, а последний — от лба, так что все они вместе образуют единую пластинку (рис. 1, *19, 20*). Это — характерный момент передифференцировки головы, уже отмечавшийся ранее для жуков на близких морфологических стадиях. Мандибулы с широким основанием и узкой вершиной, которая в начале стадии обрублена, а в конце в её нижней части начинает формироваться тупой зубец, независимый (как и другие зубцы, формирующиеся позднее) от зубцов мандибул личинки. Максиллы с треугольной лацинией и отчленённой, но не расчленённой галеей в виде широкого цилиндра, перегнутого посредине. Щупики 4-, а затем и 5-члениковые. Нижняя губа (рис. 1, *21, 22*) с широким постментумом, который прирастает прямо к груди без посредства гипостом (заметных лишь по бокам максилл) или постген. Вначале (рис. 1, *22*) постментум ещё довольно явственно отделен от прементума, несущего общую концевую лопастинку (видимо, алаглос-

су), губные щупики неявственно 3-члениковые. К концу стадии (рис. 1, *21*) нижняя губа суживается, её поперечное разделение исчезает, алаглосса начинает раздваиваться, а по бокам её формируются все удлиняющиеся параглоссы (рис.1, *23, а, б,*).

Тергиты всех грудных сегментов сходны по величине, с прямым задним краем, без швов, кроме продольной срединной бороздки. Крылья образуют продолжение тергитов без швов и складок в основании. Расчленение нижней стороны груди (рис. 1, *21*) плохо различимо (для этой и начала следующей супранимфоидной стадии вообще характерна редукция швов и складок). Однако на переднегруди различим более плотный широкотреугольный участок позади головы, заходящий между передними коксами, который видимо, гомологичен стерниту, и более тонкие стенки постепенно расправляющихся периподальных мешков, видимо, образующих плейриты. На среднегруди продольный шов (дискримен) заметен лишь в задней части, где сходятся границы плейритов. Однако последние нечётко отграничены от непарной передней части, которая, как мы предполагаем, гомологична базистернуму. Небольшой непарный участок позади сомкнутых плейритов, возможно, соответствует фуркастернуму.

На заднегруди слабо намечен поперечный участок, подстилающий снизу нервный узел (возможно, гомолог метастернума). Предполагаемые эпистерны довольно длинны и широки, эпимерам могут соответствовать отделенные складкой узкие полоски позади кокс. Возможно, мы наблюдаем здесь ранний этап становления криптостернии, характерной для Oligoneoptera. Однако это трудно утверждать с уверенностью из-за слабой выраженности всех швов на этой стадии. Поэтому трудно проследить и форму грудных плейритов, образующих очень крупные из-за малой ширины кокс бочки груди. Дыхальца явственные, расположены как у имаго. Ноги резко удлиняются, приобретая в общем имагинальный вид, хотя отличаются пропорциями отдельных члеников (рис. 1, *21*). Крылья в виде узких длинных лопастей без жилкования, лишь в вершинной части видны очень слабо намеченные продольные лакуны, 3 на передних и 2 на задних крыльях (рис. 1, *24*).

Брюшко продолжает сохранять личиночную форму и расчленение, хотя уже по всей поверхности отделено от покровов личинки. VIII сегмент самки с длинными зачатками гонапофизов (первых вальв) в передней части на границе с VII сегментом. Задний край IX сегмента впячен под VIII, несёт зачатки вторых вальв, а по бокам от них — зачатки третьих (рис. 1, *25*). Гоноподии разных брюшных колец вполне разделены и их сегментарная принадлежность несомненна. У самца гоноподии по сравнению с предыдущей стадией сильно увеличиваются (рис. 1, *26, 27*), зачатки пениса срастаются между собой на небольшом протяжении в основании и начинают отделяться от остальных частей гоноподий всё более глубокой бороздкой, которая, однако, ещё значительно мельче, чем щель, отделяющая вальвы пениса друг от друга. В целом зачатки гоноподий самца осы близко напоминают таковые *Tenebrio* на нимфоидной стадии (Тихомирова, 1975).

В общем нимфоидная стадия развития ос более сходна с нимфами насекомых с неполным превращением, чем с имаго своего вида по ряду существенных признаков. Это отсутствие шейного сужения, швов на тергитах (кроме продольного срединного), отчленения оснований крыльев; присутствие свободных грудных стернитов, не видоизменённое основание брюшка, малое развитие и строго сериальное (у самки) расположение зачатков гоноподий. Характерно сходство этой стадии ос с описанной ранее нимфоидной стадией жуков *Tenebrio*, проявляющееся не только в перечисленных общих признаках, но и в ряде более частных. Таковы, например, исчезновение фронто-клипеального и клипео-лабрального швов в момент передифференцировки головы, расчленение щупиков. Очень интересно развитие в обоих случаях удлинённой цилиндрической галеи максилл, которая никак не может рассматриваться как необходимая ступень перехода от бугорковидной личиночной галеи ос (или её отсутствия у *Tenebrio*) к листовидной имагиналь-

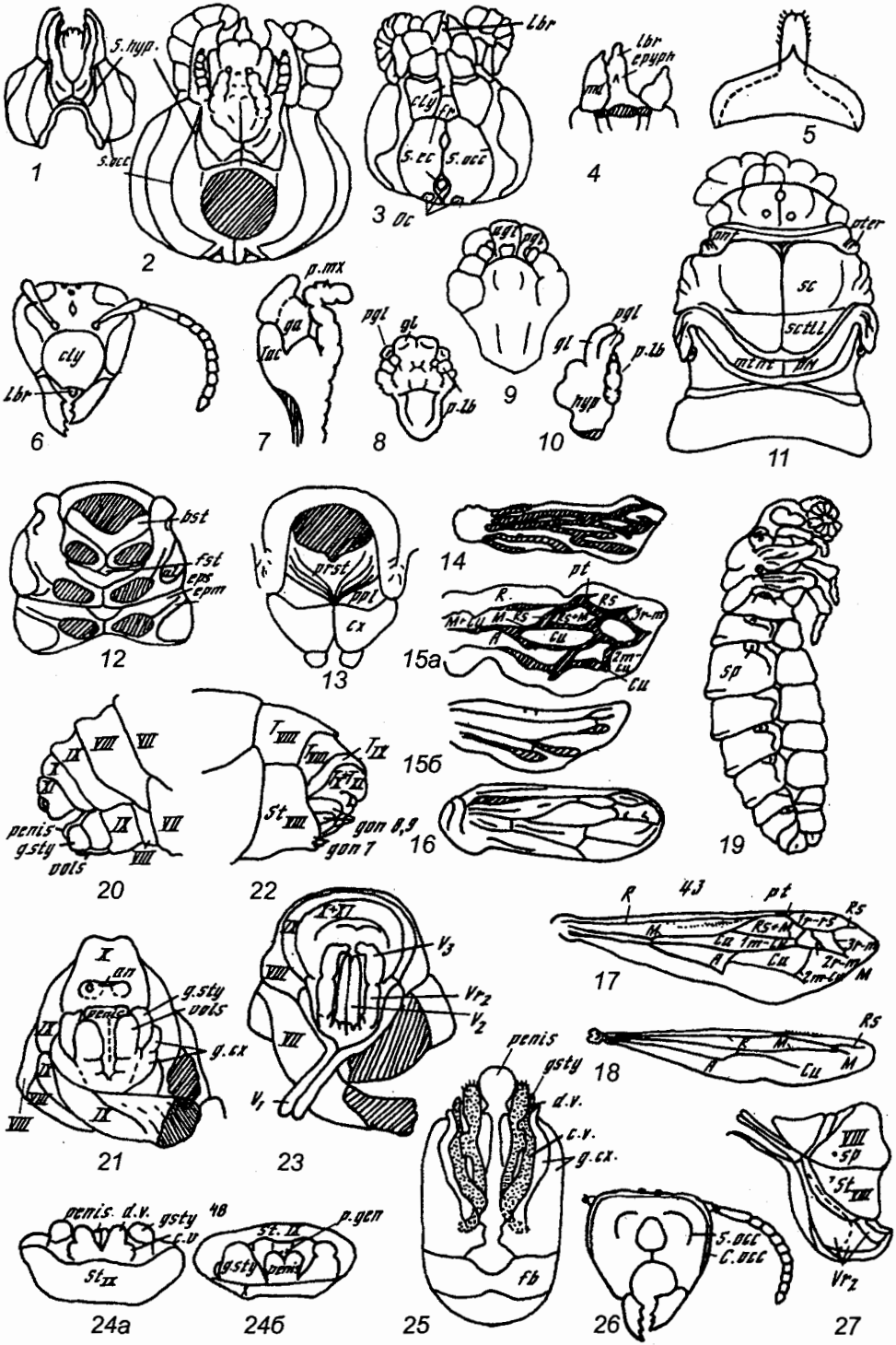
ной, а значит, её появление в онтогенезе может объясниться только рекапитуляцией. Велико и сходство мужских гениталий, очень различных у имаго этих групп.

Супранимфоидная стадия включает последний период предкуколочного морфогенеза с момента выхода головы из шкурки головной капсулы личинки, замыкания головы позади ротовой ямы и начала обособления грудной и брюшной тагм и до куколочной линьки.

Голова, как у имаго, гипогнатная, с выраженными щеками и плоской задней поверхностью, несущей углубленные швы от мандибул к задним глазкам (рис. 2, *1, 2, s. occ.*) и далее на переднюю поверхность головы к наружным углам антенн (рис. 2, *3*). По расположению они соответствуют затылочному шву пилильщиков (Расницын, 1969, рис.132, 136, 137) и некоторых других насекомых, например вислокрылок. В начале стадии голова снизу замкнута треугольным складчатым участком (вероятно, гулярного происхождения), по бокам отчленённым и от гипостом и от постген (рис. 2, *1*); позднее (рис. 2, *2*) постгены смыкаются позади него, как у имаго. Передняя поверхность головы, как и на нимфоидной стадии, с эпикраниальным швом, модифицированным характерным образом (рис 2, *3*). Здесь вновь обособляется верхняя губа с всё удлиняющейся вершиной (рис. 2, *4, 3*), но ещё более узким, чем у имаго (рис. 2, *5*) основанием, а также наличник. Мандибулы в отличие от имагинальных (рис. 2, *6*) вначале имеют широкое основание, более узкую вершину и треугольный бугорок на месте молы (рис. 2, *4*). Максиллы (рис. 2, *7*) с широкими лопастевидными лацинией и галеей, следы разделения галеи заметны в виде поперечной бороздки. Нижняя губа (рис. 2, *8*) короткая, округлённо-треугольная, с крупными, глубоко разделёнными глоссами (при воздействии АЮГ была получена особь с цельной алаглоссой — рис. 2, 9) и очень резко отделенными от неё параглоссами, без следов поперечного разделения, кроме очень слабо приподнятого киля на дистальном крае прементума. Последний уже не отделён от постментума. Гипофаринкс небольшой, седловидный (рис. 2, *10*).

Переднеспинка (рис. 2, *11*) очень короткая, хотя и длиннее имагинальной, с продольной серединной бороздкой и выемчатым задним краем. Её заднебоковые участки с сильно складчатыми лопастями (рис. 2, *11, pter*) над среднегрудными дыхальцами — гомологами "птеритов" нимфоидной стадии *Tenebrio*, т. е. крыльев переднегруди предков. Тергит среднегруди с полным продольным швом в отличие от имаго и подобно раннемеловым Baissodidae (Расницын, 1975). Мезо- и метапостнотум наружные, как у низших перепончатокрылых (метапостнотум бывает наружным и у высших, но не у Vespoidea). Стернальная часть груди вначале, как на рис. 2, *12*, все швы очень слабо выражены. Позже (рис. 2, *13*) простернум сильно разрастается и собирается складками, посредине его образуется широкий желобок, впоследствии превращающийся в продольный шов. Треугольные проплевры чётко отделены от простернума (рис. 2, *13*).

Рис. 2. Конец предкуколочного развития и имаго *Dolichovespa saxonica*: *1* — голова снизу в начале супранимфоидной стадии; 2 — то же, в её конце; *3* — конец супранимфоидной стадии, голова сверху; *4* — то же, мандибулы и верхняя губа (снизу); *5* — верхняя губа имаго (снизу); *6* — имаго, голова сверху; *7* — супранимфоидная стадия, максилла; *8* — то же, нижняя губа снизу; *9* — то же, ювенилизированной особи; *10* — то же, нормальной особи сбоку; *11* — грудь супранимфоидной стадии сверху; *12* — то же, снизу в начале стадии; *13* — переднегрудь в конце стадии; *14* — переднее крыло в начале стадии; *15* — крылья в середине стадии (*а* — переднее, *б* — заднее); *16* — переднее крыло в конце стадии; *17* — имаго, переднее крыло; *18* — то же, заднее; *19* — супранимфоидная стадия, общий вид сбоку; *20* — то же, вершина брюшка самца; *21* — то же, снизу (IX стернит отогнут); *22* — то же, самки сбоку; *23* — то же, самки снизу (VII стернит отогнут); *24* — гоноподии самца в самом начале супранимфоидной стадии (*а* — снизу, *б* — сверху); *25* — имаго, гениталии самца снизу; *26* — то же, голова снизу; *27* — то же, вершина брюшка и гоноподии самки сбоку.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15a
15б
16
17
18
19
20
21
22
23
24a
24б
25
26
27
S.hyp.
S.occ
Lbr
Oc
S.ec
S.occ
cly
Lbr
epyph
md
p.mx
ga
lac
pgl
gl
p.lb
hyp
ocer
pn
sc
sctll
mtnt
pht
bst
fst
eps
epm
prst
ppl
cx
pt
R
RS
M
Cu
sp
penis
g.sty
vols
g.cx
an
Vr2
V2
V3
V1
d.v.
c.v.
fb
S.occ
C.occ

Среднегрудь поздней супранимфы по всей длине разделена продольным швом (дискременом), разделяющим мезоплевры. Наружный стернит среднегруди в начале стадии сохраняется у их переднего края, в конце её не различим. Расчленение ног почти полное (кроме второго трохантера).

Крылья плотные, с более прозрачными лакунами на местах будущих жилок (рис. 2, *14–16*), вначале преимущественно продольных, в том числе *Sc* и A_2, отсутствующих у имаго (рис. 2, *17*), но характерных для низших перепончатокрылых. К концу стадии появляются слабые лакуны (рис. 2, *16*) на месте затемнённых складок на мембране имагинального крыла. Лакуны, соответствующие поперечным 2–3 *r–m* и 2 *m–cu*, соединены только с *M* и выглядят её ответвлениями. Они расположены гораздо дистальнее, чем у имаго, так что рост крыла в дальнейшем идёт преимущественно за счёт его вершины и заднего края. В середине стадии расположение лакун у некоторых особей напоминает жилкование Masaridae, древнейшего семейства складчатокрылых ос (Расницын, 1980): ячейка 1 *mcu* слабо удлинённая, ячейки 2–3 *rm* слиты, поперечные жилки 1–2 *m–cu* сильно скошены, как у Euparagiinae. В заднем крыле (рис. 2, *25, б*) ход жилок *Cu* и *A* менее изменён, чем у имаго, где свободное окончание *A* редуцировано, а вершина *Cu* кажется отходящей от *A* (рис. 2, *18*). В этом отношении супранимфоидное крыло сходно с задними крыльями более примитивных *Vespa* L. и *Polistes* Latr.

Брюшко ещё сидячее (рис. 2, *11, 19*), хотя I сегмент уже определённо ассоциирован с грудью, его задняя часть постепенно суживается в ходе стадии. Этот сегмент представлен, по-видимому, только тергитом, стернит плохо заметен уже у личинок последнего возраста. Брюшко с 10 явственными сегментами, у самца в начале стадии (рис. 2, *20*) заметно разделение между X и XI. Позднее эти сегменты объединяются (рис. 2, *21*), как и у жуков. Объединения X сегмента с IX, описанного Андо и Окада (Ando, Okada, 1958) для пилильщика *Aglaostigma* Kby, мы не наблюдаем. Все брюшные сегменты на спинной стороне имеют продольное вдавление с тонкой гиподермой, как у имаго некоторых примитивных пилильщиков (Расницын, 1969). Брюшные дыхальца включены в общие терго-плейральные полукольца (рис. 2; *19*).

У самки последний наружный стернит — VII, его двураздельный выступ, прикрывающий снизу гоноподии (рис. 2, *22*), по-видимому образуется, за счёт материала имагинальных дисков, сериально гомологичных гоноподиям (ср. рис. 1, *25*). VIII тергит самки невелик, VIII стернит в виде узкой полоски, смыкающейся с основаниями первых вальв и прерванной ими посередине (рис. 2, *23*). Вторые вальвы (гонапофизы IX сегмента) уже слиты между собой на дорсальной стороне, а у вершины — также и на вентральной. Третьи вальвы (ножны яйцеклада), в отличие от имагинальных, длиннее своих вальвиферов и имеют на вершине отчленённый бугорок, видимо, гомологичный стилусу, отчленённому у имаго жуков и некоторых пилильщиков. У самца VIII стернит укорочен (рис. 2, *20*), а IX сильно удлинён, частично прикрывая гениталии. Последние в начале стадии как на рис. 2, *24*, в конце её — как на рис. 2, *21*. Куспис вользеллы вначале в виде бугорка в её основании (рис. 2, *24*), позднее неразличим, по-видимому, сливаясь с внутренней частью гонококсы, что видно у имаго (рис. 2, *25*).

Таким образом, по целому ряду признаков (незамкнутая снизу головная капсула с полными окципитальным и эпикраниальным швами, цельная алаглосса, короткая поперечная переднеспинка, полный шов на мезонотуме, наружные мезо- и метапостнотум, сидячее брюшко, продольное расчленение брюшных тергитов, не втянутые и слабо изменённые апикальные сегменты брюшка, наружное положение гениталий, сохраняющих у самки гоностили третьих вальв) супранимфоидная стадия осы сходна с имаго низших и отчасти паразитических перепончатокрылых, а позднее низших жалоносных. Однако в некоторых отношениях она обнаруживает, особенно к концу, специфические признаки Aculeata и, в частности, складчатокрылых ос. Характерно, что у жуков

признаки такого ранга (подотрядов, семейств) появляются только на субимагиодной стадии, выделенной уже из куколки.

Субимагиодная стадия соответствует начальному периоду куколочного морфогенеза с момента окукливания до появления под покровами куколки оформленных структур последующей имагинальной стадии. Её гиподерма и кутикула остаются собственно куколочными, а не образуют самостоятельной морфогенетической стадии с потенциальной линькой (реализующейся при воздействии АЮГ, как у *Tenebrio*). Основные её признаки формируются ещё в предкуколке на супранимфоидной стадии, и при куколочной линьке происходит лишь расправление придатков. В результате субимагоидная стадия мало отличается от супранимфоидной (её выделение обусловлено только традицией, оставляющей за окуклением роль важного морфогенетического рубежа) и одновременно весьма сходна с имаго. Среди её особенностей для рассматриваемых вопросов наиболее важны следующие. Головная капсула ещё лишена киля, отделяющего у имаго её заднюю поверхность от боковых (рис. 2, *26*, *c. occ*) и именуемую там, как и у большинства перепончатокрылых, затылочным килем. Никакой связи этого киля с затылочным швом данной и предыдущих стадий (*s. occ* — рис. 2, *1, 2, 26*) не наблюдается ни здесь, ни у *Vespa* и *Tomostethus*. Очевидно, затылочный киль представляет собой вторичное образование. Граница проплевр и пробазистернума исчезает, а продольный желобок простернума превращается в шов, разделяющий склериты, которые у имаго обычно именуют проплеврами (имеющие, таким образом, сложную стерно-плевральную природу). I тергит брюшка ассоциирован с грудью, но перетяжка на его вершине (признак высших перепончатокрылых) ещё слабая, развивается лишь при формировании имаго. Брюшко остаётся сильно удлинённым с мало дифференцированными по длине сегментами. Гоноподии наружные и мало отличаются от супранимфоидных. Прослежено, что боковые части VIII стернита самки (рис. 2, *27*) входят в состав склеритов, обычно гомологизируемых только с VIII тергитом (Oeser, 1961; Расницын, 1980).

Формирование имаго. Начало этой стадии условно определяется моментом появления под шкуркой куколки оформленных имагинальных структур, кутикула которых отделена от куколочной.

Головная капсула уплощается в передне-заднем направлении за счёт перехода материала, ранее составлявшего теменную (верхнюю) поверхность, на заднюю стенку. При этом задние глазки приближаются к границе задней поверхности головы, а задние ветви затылочного шва смещаются ближе к затылочному отверстию, образуя две изогнутые складки (рис. 2, *26*). Лобная поверхность несколько расширяется, отчасти, возможно, за счёт расправления продольной серединной бороздки, т. е. участия материала бывшего личиночного лба. Антенны превращаются из чётковидных в шнуровидные. Галея максилл отчётливо разделяется на два членика, резко различные по структуре и по опушению. Щупики удлиняются, особенно за счёт вершинного членика, который из самого короткого превращается в самый длинный. Нижняя губа не разделена на прементум, ментум, и субментум. На переднегруди образуется мембранозная складка, отделяющая стерноплевры вместе с причленяющимися к ним ногами и головой от тергита и от среднегруди, так что голова и передние ноги приобретают дополнительную подвижность относительно остального тела. Швы тергальной поверхности груди исчезают, кроме поперечного, отделяющего щиток, и боковых продольных швов. Расчленение вентральной стороны груди не меняется, мезоплевры (как и среднеспинка) удлиняются. Отчленение второго трохантера становится явственным лишь при склеротизации ног. Брюшко становится висячим, сегменты резко дифференцируются по длине. IX тергит самца срастается с X сегментом, погружаясь под разрастающийся VIII тергит. VIII стернит прирастает к IX, образуя выступающий киль в его основании. У самки (рабочей) VIII–X сегменты и гоноподии образуют

полушаровидную капсулу, скрывающуюся внутри конического VII сегмента. Гоноподии самца очень сильно разрастаются (в основном за счёт гонококситов) и становятся целиком внутренними.

Итак, онтогенез *Dolichovespa*, несмотря на очень резкое морфологическое несходство имагинальной и личиночной стадии и развития придатков взрослого насекомого из имагинальных дисков, представляет собой единый однонаправленный процесс органной дифференцировки. Он не сопровождается уничтожением личиночный и возникновением новых не преемственных им имагинальных придатков. Те из них, которые присутствуют у личинки, постепенно усложняются в ходе онтогенеза, а крылья и гоноподии, развивающиеся целиком из имагинальных дисков, — онтогенетически более поздние образования. На стадии онтогенеза предков, соответствующей по уровню дифференцировки личинкам осы, этих органов ещё не существовало.

Онтогенез *Dolichovespa* разделяется на стадии, сопоставимые как с выделенными ранее стадиями онтогенеза жуков, так и со свободными стадиями других отрядов насекомых и более примитивных групп перепончатокрылых. Так, полиподная и аподная стадии эмбриогенеза осы вполне сравнимы с аналогичными стадиями долгоносиков, а также с началом позднего эмбриогенеза других групп жесткокрылых. Сильфоидная стадия, выражающаяся во внутренней дифференцировке имагинальных дисков, вполне сопоставима с сильфоидной стадией эмбриогенеза адефаг и стафилинид, с личиночной стадией целого ряда групп жуков, а особенно (благодаря наличию зачатков крыльев) — со стадией крылатой личинки, выделенной из предкуколки *Tenebrio*.

Пронимфоидная стадия сравнима с карабоидной личиночной стадией жуков и Neuroptera (её начало), с пронимфоидной и (по некоторым признакам) нимфоидной стадиями, выделенными из предкуколки *Tenebrio*. Нимфоидная стадия *Dolichovespa* очень сходна с аналогичной предкуколочной стадией *Tenebrio* и, как эта последняя, вполне сопоставима с нимфами насекомых с неполным превращением. Наконец, супранимфоидная и субимагоидная стадии онтогенеза *Dolichovespa* (как и субимагоидная стадия *Tenebrio*) имеют мало аналогий (кроме признаков, общих для большинства насекомых) с какими-либо стадиями онтогенеза других отрядов. Они отражают в основном этапы формирование признаков отряда перепончатокрылых (супранимфоидная стадия по целому ряду признаков сходна с имагинальной стадией некоторых, особенно более примитивных пилильщиков), подотряда Apocrita и последующих более мелких таксонов вплоть до вида.

Большинство перечисленных выше признаков онтогенетических стадий осы, сопоставимых с признаками скрытых или свободных стадий других групп насекомых, не может рассматриваться как необходимый этап формирования имагинальных структур из личиночных или эмбриональных, их появление в онтогенезе *Dolichovespa* может объясняться только рекапитуляцией. Таковы цилиндрическая галея максилл, большое число вначале появляющихся, а затем исчезающих швов на голове и груди, зачаток второй шпоры на передних голенях и многие другие. Особенно интересно в этом смысле аналогии в числе и порядке появления члеников придатков, поскольку понятно, что более быстрым и экономичным было бы (в случае, если бы развитие из имагинальных дисков было новообразованием, не имеющим филогенетических предшественников) их появление сразу в полностью расчленённом виде в результате очень быстрого деления зоны роста. Как мы видим, в некоторых случаях такой способ расчленения (например, антенн) уже появляется здесь (а также, в меньшей степени, у *Tenebrio*) в ходе рационализации онтогенеза, однако все-таки сохраняются в стадии 3-, а затем 4-члениковых антенн, соответствующих антеннам более примитивных групп на стадии, предшествовавшей периоду деления зоны роста на вершине 3-го членика (меристона *Gryllones* — Davies, 1966).

Иными словами, и у высших перепончатокрылых появляются достаточно определённые рекапитуляции признаков самого разного ранга, в том числе низших перепончатокрылых, как самых наглядных. Признаки личинок *Dolichovespa* сопоставимы лишь с эмбриональным состоянием жуков и других менее продвинутых отрядов насекомых. Появление таких форм в свободном личиночном состоянии несомненно связано с дезембрионизацией развития (ювенилизацией личинок). Действительно, трудно предположить, что столь мало дифференцированные и мало защищённые формы могли вести свободное существование до появления специализированной формы защиты о потомстве. Уменьшение активных функций личинок ос, сводящихся в основном к захвату и усвоению приносимого взрослыми насекомыми корма, позволило этой группе перейти к следующему этапу рационализации онтогенеза (Расницын, 1965), состоящему в том, что часть морфогенетических перестроек начинает происходить на свободной личиночной стадии. Они уже не вступают в противоречие с активными функциями личинки в силу резкого упрощения последних.

Как мы видим, у *Dolichovespa* в первом личиночном возрасте наблюдаются некоторые дифференцировки, не завершённые в эмбриогенезе. Начальный этап куколочной дифференцировки (сильфоидная стадия) также проходит в течение свободной личиночной фазы, хотя и в конце её, но ещё до окончания питания. Таким образом, наблюдается своеобразная редукция собственно личиночной фазы, характеризующейся резким преобладанием процессов роста над морфогенезом, что ещё ярче выражено у некоторых паразитических перепончатокрылых (Расницин, 1965). С этой акселерацией морфогенеза у поздней личинки связана существенная частная гетерохрония в онтогенезе ос — отставание дифференцировки активно функционирующих ротовых частей на сильфоидной и отчасти пронимфоидной стадиях по сравнению с другими органами, не имеющими в это период активных функций (антеннами, конечностями, крыльями, гоноподиями), что делает возможной их свободную дифференцировку из имагинальных дисков. С этим же может быть связано отставание дифференцировки брюшка (кроме гоноподий), особенно сильно увеличивающего при росте и накоплении запасных веществ, что вообще характерно для олигонеоптер, как и акселерация закладки крыльев.

Литература

Гиляров М.С. 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых // Журн. общ. биол. Т.6. № 1. С.26–36.

Ёжиков И.И. 1925. К вопросу о морфологическом строении яйцеклада и жала насекомых // Тр. Н.-и. ин-та зоол. 1-го МГУ. Т.1. С.141–153.

Расницын А.П. 1965. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых // Энтомол. обозр. Т.44. Вып.3. С.476–485.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука. 196 с.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.147. М.: Наука. 134 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Тихомирова А.Л. 1974. Дезэмбрионизация как механизм филогенетических преобразований в отряде жуков // Журн. общ. биол. Т.35. № 4. С.620–630.

Тихомирова А.Л. 1975. Формирование генитального аппарата в скрытых стадиях онтогенеза *Tenebrio molitor*, выявленных с помощью аналогов ювенильного гормона // Зоол. журн. Т.54. Вып.12. С.1810–1819.

Тихомирова А.Л. 1976. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм эволюционных преобразований // Журн. общ. биол. Т.37. № 4. С.584–599.

Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 169 с.

Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых // Тр. Ин-та морфол. животных. Т.8. С.63–127.

Ando H., Okada M. 1958. Embryology of the butterburstem sawfly *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studied by external observation // Acta hymenopterol. Vol.1. P.55–62.

Berlese A. 1913. Intorno alle metamorphosi negli insetti // Redia. Vol.9. P.121–138.

Davies R.G. 1966. The postembryonic development of *Hemimerus vicinus* Rehn. & Rehn. (Dermaptera: Hemimeridae) // Proc. Roy. Entomol. Soc. London. Ser.A. Vol.41. No.4–6. P.67–77.

Oeser R. 1961. Vergleichen-morphologichen Untersuchungen über der Ovipositor der Hymenopteren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd.37. H.1. S.3–124.

Weber H. 1930. Biologie der Hemipteren. Berlin. 343 S.

Буквенные обозначения на рисунках: *A* — анальная жилка, *agl* — алаглосса, *al* — крыло, *an* — анус, *bst* — базистернум, *c* — церки, *c. occ* — затылочный киль, *c. v* — куспис вользеллы, *cly* — клипеус, *Cu* — кубитальная жилка, *cx* — тазик, *d. v* — дигитус вользеллы, *epm* — эпимер, *eps* — эпистерн, *fb* — фаллобаза, *fclbr* — фронтоклипеолабрум, *fe* — бедро, *fr* — лоб, *fst* — фуркастернум, *gsty* — гоностилус, *ga* — галея, *g.cx* — гонококса, *gl* — глосса, *gon* — гонапофизы, *hyp* — гипофаринкс, *lac* — лациния, *lb* — нижняя губа, *lbr* — верхняя губа, *M* — медиальная жилка, *md* — мандибула, *mtnt* — метанотум, *mx* — максилла, *m-cu, r-m, r-rs* — поперечные жилки, *p. lb* — губной щупик, *p.mx* — челюстной щупик, *pen* — пенис, *pgl* — параглосса, *prme* — прементум, *pome* — постментум, *p. gen* — половое отверстие, *pn* —постнотумы средне- и заднеспинки, *ppl* — проплевра, *prnt* — переднеспинка, *prst* — простернум, *pt* — птеростигма, *pter* — птерит, *R* — радиальная жилка, *RS* — жилка радиус-сектор, *sc* — скутум среднеспинки, *sctll* — скутеллум среднеспинки, *sp* — дыхальце, *s. ec* — эпикраниальный шов, *s. hyp* — гипостомальный шов, *s. occ* — затылочный шов, *st* — стернит, *t* — тергит, ta_{1-5} — членики лапки, *ti* — голень, *tr* — вертлуг, *unc* — претарзус, v_{1-3} — вальвы самки, *vols* — вользелла, Vr_{1-2} — вальвиферы.

5.5. Паранотальная теория происхождения крыльев насекомых: новая версия

Старая и широко принимаемая паранотальная теория происхождения крыла насекомых недавно была подвергнута серьёзной критике (Kukalová-Peck, 1978). Отвергая происхождение крыла из параноты, т. е. свободной краевой складки тергита (точнее, из её заднебоковой части), Кукалова-Пек предлагает свою гипотезу, которую можно кратко сформулировать следующим образом.

Крыло имеет плевральное, а не тергальное происхождение, и является придатком субкоксы, сериально гомологичным жаберным пластинкам нимф подёнок (Ephemerida[1]) и нимф и имаго некоторых Protorthoptera (= Grylloblattida[2]). Подвижные предкрылья со сложным сочленением, развитым жилкованием и явственно гофрированной поверхностью существовали задолго до возникновения полёта и могли быть унаследованы от первично водных членистоногих — предков насекомых. Только много позднее, уже после развития полёта, произошло слияние крыльев с тергитом на преимагинальных стадиях как приспособление к передвижению в укрытиях, среди растений и т. д. Это было ответом на отбор на обтекаемую форму тела. Функция крыльев до приобретения полёта предполагается разнообразной — вентиляция или замыкание дыхалец, удержание воды, необходимой для дыхания, на время нахождения вне воды, защита жабр и их вентиляция в воде, осязательная и локомоторная функция (в качестве плавника). Переход к полёту произошел в конце силура – начале девона в амфибиотических условиях у насекомого, взбиравшегося на деревья для питания, спаривания и расселения. Машущий полёт присутствовал с самого начала, но вероятно одновременно использовалось планирование как способ экономии энергии. Palaeoptera появились первыми и были предками Neoptera. Главные признаки палеоптер (крылья, не складывающиеся в покое назад над брюшком, прямолинейное крыловое сочленение и полный гофр поверхности крыла, первично с 6 выпуклыми и 6 вогнутыми главными жилками) примитивны. Направленное назад положение крыльев и крыловых зачатков появляется независимо у нимф палеоптер, у имаго палеоптер отряда Diaphanopterodea (= Diaphanopterida) и у нимф и имаго неоптер. Это положение достигается разными способами в каждом из этих таксонов путём сгибания основания крыла у нимф палеоптер и поворотом вокруг смещённой третьей аксиллярии у нимф и имаго неоптер. Детали складывания крыла у диафаноптеридовых не известны.

Кукалова-Пек рассматривает также другие вопросы (происхождение метаморфоза, необратимость эволюции, таксономические следствия из её построений), но здесь обсуждаются только происхождение крыльев и полёта. В соответствии с гипотезой Кукаловой-Пек, плевральная природа крыла насекомого представляется хорошо обоснованной тем фактом, что у насекомых из разных отрядов оно появляется над дыхальцем независимо от тергита и только позже сдвигается к его боковому краю и сливается с паранотой. Последняя, таким образом, имеет сложное происхождение (Бочарова-Месс-

---

Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin // Journal of Morphology Vol.168. P.331–338. Перевод автора.

[1] Здесь использована новые, рационализированные названия старших таксонов насекомых, сопровождаемые при необходимости традиционными названиями. Предложенная Б. Б. Родендорфом (1977; Родендорф, Расницын, 1980) номенклатурная реформа состоит в распространении номенклатурных правил, касающихся названий группы семейства, на все высшие таксоны. Преимущества следования этим правилам доказаны всей историей зоологической таксономии.

[2] Недавно описанные юрские ископаемые (Расницын, 1976) заполняют гиатус между современными Grylloblattidae и вымершими Megakhosaridae. Поэтому триллоблаттиды должны быть объединены с Protorthoptera, как их понимают Кукалова-Пек и другие авторы, исключая Paoliidae, Sthenaropodidae и некоторые другие семейства (подробнее см. Родендорф, Расницын, 1980).

нер, 1959, 1965, 1968; Botscharova-Messner, 1971). Эта гипотеза кажется особенно соблазнительной, так как она допускает непрерывную эволюцию крыла насекомого как локомоторного органа: крыло можно рассматривать как полный или частичный гомолог преэпиподита (подвижного придатка субкоксы) водного членистоногого — предка насекомых. Гомология жаберных пластинок подёнок и некоторых водных гриллоблаттидовых крылу, а не ноге, также кажется хорошо обоснованной.

Сохранение мобильности предкрыльев на ранних этапах эволюции насекомых Кукалова-Пек считает адаптацией к водному образу жизни, что не подтверждается палеонтологическими данными. Ископаемые насекомые известны, помимо ископаемых смол, практически только из водных отложений, поэтому шансы на захоронение наиболее высоки у водных и амфибиотических насекомых. В то же время водные насекомые появляются в летописи гораздо позже (в перми), чем наземные (в намюре, т. е. в самом начале позднего карбона по американской шкале).

Образ жизни предка крылатых насекомых, реконструированный Кукаловой-Пек (1978), а ранее Мамаевым (1975), также свидетельствует против воды как местообитания предптеригот. Если последние взбирались на деревья для питания, спаривания и расселения, почему они возвращались в воду — биотоп, гораздо гуще заселённый хищниками, паразитами и патогенами, чем суша?

Представляется, что насекомые, напротив, эволюционировали как наземная группа. Водные местообитания вероятно были заселены позднее, после приобретения полёта. Подвижные брюшные предкрылья (жаберные пластинки), развитые у нимф подёнок и Lemmatophoridae (Grylloblattida), следует считать вторично обособившимися. Такое повторное обособление структур, ранее слитых или иным образом внешне утраченных, обычно в эволюции насекомых, поскольку рудименты этих структур обычно сохраняются в морфогенезе (Тихомирова, 1976 [подробнее см. Тихомирова, 1991]).

Дорзальный сдвиг зачатка предкрыльев (жаберных пластинок) в онтогенезе представляет ещё один контраргумент. Кукалова-Пек постулирует этот сдвиг функционально необходимым для крепления крыла к тергиту. Это рассуждение едва ли приложимо к жаберным пластинкам, которые на нуждаются в столь же прочной связи с тергитом, как функционирующее крыло. Такой характер развития жаберных пластинок заставляет искать общую причину дорзального сдвига зачатка в обоих случаях. Предложенное объяснение — отбор на обтекаемую форму тела, вызвавший слияние крылового зачатка с паранотой. Но отбор на обтекаемую форму тела и свободу движений в воде и везде, где насекомое встречает препятствия своему движению, всегда существовал в эволюции насекомых, а не только после возникновения полёта. Поэтому можно ожидать такого слияния, как только предкрылья потеряли свою первичную функцию (дыхание и/или плавание), т. е. в момент или вскоре после того, как предок насекомого покинул водную среду.

Предположение сложной природы паранот, включающих тергальный и плевральный материал, позволяет примирить соответствующие гипотезы происхождения крыла. Кукалова-Пек считает это невозможным, полагая, что крылья нимф палеозойских насекомых были подвижны в течение всего их онто- и филогенеза. По её мнению, распростёртое положение крыльев в покое и нимф и имаго первично по сравнению с крыльями, направленными назад.

Подвижные зачатки крыльев действительно существовали у некоторых палеозойских нимф, но доказательства подвижности зачатков у самых ранних нимфальных стадий не кажутся убедительными. У изображённых нимф (Kukalová-Peck, 1978: figs. 6, 22, 24, 28, 30, 31, 33, 35) крыловые зачатки такой же длины или длиннее тергита, что соответствует поздним возрастам у современных насекомых. Эти ископаемые вряд ли соответствуют ранним нимфальным стадиям.

Материал и методика

Ископаемые насекомые разных отрядов в коллекции Палеонтологического ин-та АН СССР в Москве изучались обычными методами: наблюдением в бинокуляре МПС-2 с увеличением 12,5–50 с косым освещением. Для улучшения видимости хитина использовался поляризованный свет или смачивание образца спиртом. Фотографирование производилось на том же микроскопе без использования спирта и поляризованного света.

Результаты и обсуждение

Мы лишены надёжной информации о ранних этапах развития крыла у палеозойских насекомых, но промежуточные стадии развития известны для некоторых форм. Относительно молодые нимфы позднекарбоновой триллоблаттиды *Narkemina angustata* Mart. с короткими крыловыми чехлами (едва длиннее ширины груди) обладали рудиментарным сочленением и, очевидно, неподвижными крыловыми зачатками (фото *II*, *1*). У зрелых нимф (фото *II*, *2*) сочленение лучше выражено и, возможно, подвижное. Сходные этапы развития крыла демонстрируют нимфы позднепермских триллоблаттидовых *Liomopterites* (?) *gracilis* Sharov (фото *II*, *3*) и *L.* (?) sp., паратип предыдущего вида, который не может быть конспецифичен с голотипом, так как при сходных размерах находится на другой стадии развития (фото *II*, *4*). Интересны также короткие и широкие крыловые чехлы *Kaltanympha thysanuriformes* Sharov (фото *III*, *1*): её аксиллярный аппарат и базальная складка хорошо выражены, но занимают малую часть линии контакта тергита с крыловым чехлом, так что последний вероятно был неподвижен. Длинные крыловые чехлы старших нимф триллоблаттидовых во всех известных случаях были подвижны и имели узкое основание и дифференцированные базальные структуры. Эта подвижность должна была быть вторичной онтогенетически и почти несомненно также филогенетически.

Заключение, что на определённом этапе эволюции предкрылья вошли в состав паранот и образовали их заднебоковые расширения, означает, что машущему полёту предшествовал планирующий, который только и возможен с помощью расширенных неподвижных паранот. Кукалова-Пек считает такой переход невозможным, так как соответствующие механизмы существенно различны, и переход от облигатного планирования к машущему полёту не будет поддержан отбором. Однако подвижность планирующей плоскости полезна для контроля планирования, и её приобретение открывает путь к машущему полёту. Такие примеры известны: старая гипотеза планирующего полёта птичьего предка недавно получила подтверждение (Раутиан, 1978), и близкое родство между шерстокрылами и рукокрылыми указывает на происхождение летучих мышей от планирующего предка.

Кукалова-Пек утверждает, что палеоптеры примитивнее неоптер, поскольку 1) латеральное положение зачатков крыльев у развивающегося насекомого соответствует положению крыльев у взрослых палеоптер, 2) крыловое сочленение неоптер модифицировано, 3) складывание крыла различно у неоптер и у диафаноптеридовых, и 4) организация крылового сочленения и самого крыла у палеоптер более правильна (регулярна). Эта точка зрения упускает те трудности, с которыми должны встречаться насекомые с постоянно распростёртыми крыльями на поверхности растений и почвы, если только полёт не стал единственным способом их локомоции. Свобода передвижения доступна только для очень хороших летунов, которые могут позволить себе не складывать крылья. Это было недоступно для первых летающих насекомых, обладавших слабым полётом и вынужденных складывать крылья (Расницын, 1976б, 1980).

Кукалова-Пек не обсуждает следствий из её гипотезы, что исходно распростёртые крылья и постоянная их подвижность исключают друг друга. Структуры, подоб-

ные жаберным пластинкам подёнок, указывают на наличие сочленовного аппарате предкрыльев, допускающего определённую горизонтальную подвижность. Такое сочленение легко могло быть усовершенствовано настолько, чтобы обеспечить складывание крыла назад.

Доказательства различных способов достижения обтекаемости у нимф палеоптер (изгиб основания крылового зачатка) и неоптер (поворот вокруг третьей аксиллярии, смещённой к осевому положению, как у имаго), не кажутся убедительными. Из нескольких примеров, приведённых Кукаловой-Пек, только своеобразные нимфы Mischopterida (= Megasecoptera) обнаруживают ясные следы изгиба. В других случаях изгиб зачатка, если судить о нём по ходу жилок, у палеозойских палеоптер и неоптер приблизительно одинаков.

Различия в строении сочленовного аппарата у нимф палеоптер и неоптер также не очевидны. Кукалова-Пек пишет, что "глубокая борозда в основании крыла у нимф палеодиктиоптер является паранотальной бороздкой", тогда как "поверхностная бороздка в основании неоптерного крылового зачатка ... представляет либо медиальную границу подвижного крыла, либо линию слияния крыла с тергитом вдоль анальной области" (с. 61–62). Я не в состоянии найти различия между этими вариантами (ср. фото *2*, *4* на вклейке *II* и фото *III*, *2*). Идентификация сочленовных склеритов и их расположение обсуждаются далее.

Боковое положение зачатка крыла в развитии современных насекомых не есть бесспорная идентификация исходного положения крыла. Оно вполне может быть рекапитуляцией, но не обязательно рекапитуляцией исходного положения крыла. Это может быть, например, рекапитуляция положения преэпиподита у водного членистоногого — отдалённого предка насекомых.

Представления Кукаловой-Пек об эволюции крылового сочленения также уязвимы для критики. Строение и форма сочленовной области крыла варьирует столь сильно, что идентификация склеритов бывает трудна и для современных насекомых. Реконструируя основание крыла у двух не описанных палеодиктиоптер семейства Homoioptreidae, уникальных по сохранности, сложности и упорядоченности структурных элементов (Kukalová-Peck, 1978: fig. 45A), Кукалова-Пек приходит к выводу о резких отличиях палеоптер и неоптер в строении основания крыла. Этот вывод резко контрастирует с данными Бродского (1970, 1974), обнаружившего типично неоптерный характер строения, сочленовного и мускульного аппарата поденок. Кукалова-Пек считает интерпретацию Бродского ошибочной и в частности утверждает, что его третья аксиллярия (A_3) это базикубиталия, а настоящую третью аксиллярию он принял за отчленённую вершину заднего нотального отростка. Интерпретация Бродского (рис. 1) основана на тщательном морфологическом и функциональном анализе крылового сочленения подёнки, обнаружившем типичную для третьей аксиллярии мускулатуру этого склерита.

В основе построений Кукаловой-Пек лежит прямо не сформулированная гипотеза об исходно регулярном (метамерном) расположении аксиллярий и других компонентов крылового сочленения, а равно и жилок крыла, так что крылья с наиболее полной и регулярной организацией сочленения наиболее примитивны. Однако нам не известны основания считать крыло возникшим в результате слияния метамерных элементов, поэтому регулярную организацию крыла приходится рассматривать как возникающую вторично в результате более или менее длительной эволюции. Гипотеза Кукаловой-Пек базируется на предположении, что регулярность крылового сочленения была уже приобретена ко времени радиации крылатых насекомых, но свидетельств этого не известно. Поэтому интерпретация Ax_3 по Бродскому остается приемлемой. Если же он прав, то доказательства дистального смещения этого склерита у неоптер и различия способов складывания крыльев у них и у диафаноптеридовых теряют силу. Действительно,

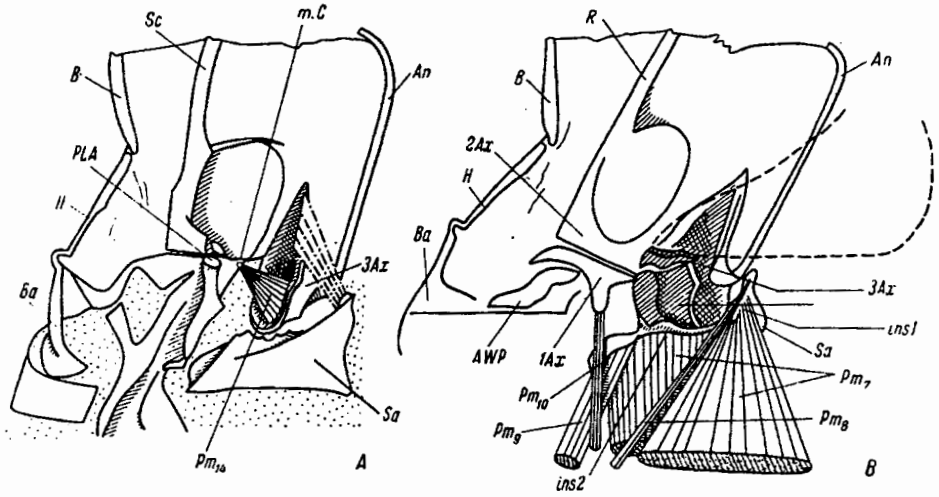


Рис. 1. Схема строения основания крыла *Ephemera vulgata* L. (Ephemerida): A — снаружи, B — изнутри. *1-3Ax* — 1-й, 2-й и 3-й аксиллярные склериты, *An* — 1-я анальная жилка, *AWP* — передний крыловой отросток, *B* — костальная связка, *BA* — базалярия, *H* — плечевая пластинка, *ins.1–2* — места прикрепления долей мышцы *Pm7*, *m.C.* — задний крыловой отросток, *PLA* — колумелла, *Pm7–9* — субалярные мышцы, *Pm10* — мышца 1-го аксиллярного склерита, *Pm14* — плевроалярная мышца, *SA* — субалярия, *Sc* — субкостальная жилка.. По Бродскому, 1970.

сложная пластинка, окруженная базальной складкой (линией сгиба крыла при складывании) у *Permodiapha carpenteri* Kuk. и идентифицированная Кукаловой-Пек как сложная базивеналия (рис. 2), в крыле веснянки (рис. 3) вполне соответствует сложной пластинке, включающей Ax_3. Основное отличие состоит в отсутствии узкого основания Ax_3 (возможно, из-за неполной сохранности) и в том, что основание *R+M* здесь пересечено базальной складкой. Это различие не представляется принципиальным.

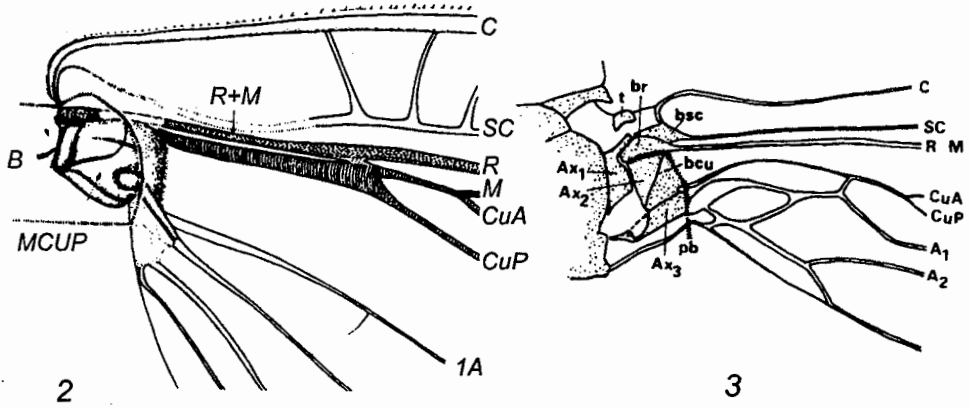


Рис. 2–3 Схема строения основания крыла: 2 — *Permodiaphana carpenteri* Kukalová-Peck (Diaphanopetrida) нижняя пермь, Чехословакия (по Kukalová-Peck, 1974); 3 — схема основания крыла *Taeniopteryx nebulosa* L. (Perlida). *MCUP* — слившиеся медиокубитальные базивеналии, *B* — базальная складка, *t* — тегула, *bsc*, *br*, *bcu* — базивеналии Ax_{1-3} — аксиллярии *pb* — базальная складка.

Гипотезу глубокой регулярности жилкования и гофра предкового крыла (шесть пар выпуклых (+) и вогнутых (–) жилок: *C*+, *C*–, *SC*+, *SC*–, *R*+, *RS*–, *MA*+, *MP*–, *CuA*+, *CuP*–, *1A*+, *2A*–) трудно обсуждать в деталях, пока не опубликована значительная часть аргументации. Ограничусь лишь некоторыми соображениями. Строение переднегрудного крылышка *Stenodictya pygmea* (Kukalová-Peck, 1978, fig. 14), по её мнению близкое к архетипу, соответствует этому архетипу только по числу элементов гофра, но не по типу жилкования и не по числу главных жилок. Крылья Permothemistida (= Archodonata) также важны для интерпретации строения примитивного крыла (рис. 4). Эти высоко специализированные потомки диафаноптеридовых [по современным представлениям, потомки родственной группы Mischopterida (= Megasecoptera; см. Rasnitsyn, Quicke, 2002: 121), но это не меняет суть дела] обнаруживают существенно иной тип гофра (*C*+, *SC*–, *R*+, *RS*–, *MA*+, *MP*–, *CuA*+, *CuP*–, *1A*+, *2A*–, *3A*+, *4A*–, *5A*+, *6A*–). План жилкования у палеоптер в типе тот же, что у пермотемистдовых, исключая анальные жилки, которые там все выпуклые, но изменчивые по числу. О других модификациях см. Расницын (1980).

Крыловой гофр несомненно древнее приспособление. Однако неясно, был ли первичный гофр универсальным и регулярным, или же он не охватывал части жилок, например, область пассивной деформации в середине крыла (Wootton, 1972). Палеонтологические данные не поддерживают первое предположение. Древнейшие насекомые Paoliidae, доминировавшие в намюре, обладали типично неоптерными крыльями. В их задних крыльях, например, все жилки позади *R* были единообразно слабо вогнуты, так что гофр почти не был выражен (фото *III*, *3*). Прослеживая палеонтологическую историю отдельных жилок, можно видеть различные пути усиления и ослабления гофра. Наблюдаются довольно ясные, хотя и неполные ряды усиления гофра от слабого у паолиидовых (отряд Paoliida = Protoptera) к регулярному гофру различных палеоптер (Расницын, 1980; Родендорф, Расницын, 1980). Почти идентичный гофр у палеодиктиоптер и их родичей, подёнок, стрекоз и некоторых других насекомых (например, у *Homoeodictyon* Martynov) скорее всего был приобретён независимо [в действительности гофр стрекоз и подёнок в деталях существенно отличен от такового палеодиктиоптероидов и гомеодиктиона; Rasnitsyn, Quicke, 2002: 77]. Такой параллелизм не удивителен: если гофр усиливается, *RS* и задняя ветвь *M*, прилегающие, соответственно, к выпуклым *R* и *CuA*, становятся вогнутыми, а зажатая между ними *MA* — выпуклой.

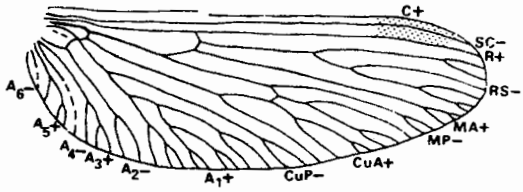


Рис. 4. Схема строения переднего крыла *Permothemis libelluloides* (Martynov) (Permothemistida). Верхняя пермь, Архангельская обл., р. Сояна. та же коллекция, №2334/7 (голотип), × 5,6.

Из сказанного следует, что свидетельства единства и примитивности палеоптер остаются уязвимыми для критики, а многочисленные контраргументы (Расницын, 1969, 1976б, 1980; Родендорф, Расницын, 1980) сохраняет своё значение, поддерживая участие паранот в эволюции крыла насекомых. Представляется правдоподобным, что параноты участвовали в возникновении крыла как образования сложной (тергальной и плевральной) природы.

Литература

Бочарова-Месснер О.М. 1959. Развитие крыла на ранних постэмбриональных стадиях развития стрекоз (отряд Odonata) // Тр. Ин-та морфол. животн. Т.27. С.187–199.

Бочарова-Месснер О.М. 1965. Онтогенез скелета и мускулатуры грудного отдела у *Baetis* sp. (Baetidae, Ephemeroptera) // Зоол. журн. Т.44. Вып.12. С.1790–1800.

Бочарова-Месснер О.М. 1969. Закономерности онтогенеза птероторакса у полинеоптера в связи с проблемой происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых // Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М.: Наука. С.3–26.

Бродский А.К. 1970. Организация полётной системы подёнки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera) // Энтомол. обозр. Т.49. Вып.2. С.307–315.

Бродский А.К. 1974. Эволюция крылового аппарата подёнок (Ephemeroptera) // Энтомол. обозр. Т.53. Вып.2. С.291–303.

Мамаев Б.М. 1975. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомол. обозр. Т.54. Вып.3. С.499—506.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Расницын А.П. 1976а. Гриллоблаттиды — современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea) // Докл. АН СССР. Т.228. № 2. С. 502–504.

Расницын А.П. 1976б. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общей биол. Т.37. № 4. С. 543–555.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Раутиан А.С. 1978. Уникальное перо птицы из отложений юрского озера в хребте Каратау // палеонтол. журн. № 4. С.106–114.

Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. № 2. С.14–22.

Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). 1980. Историческое развитие класса насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. М.: Наука. 270 с.

Тихомирова А.Л. 1976. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм филогенетических преобразований // Журн. общ. биол. Т.37. № 4. С.584–599.

Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука: 168 с.

Шаров А.Г. 1973. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Э.П. Нарчук (ред.). Вопросы палеонтологии насекомых. Доклады на 24-м Ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского (1–2 апреля 1971). Л.: Наука. С.49–63.

Botscharova-Messner O.M. 1971. On the origin of flight apparatus of insects // Тр. XIII Межд. энтомол. конгр. Л.: Наука. Т.1. С.232.

Kukalová J. 1958. Paoliidae Handlirsch (Insecta – Protorthoptera) aus dem obeschlesische Steinkohlenbecken // Geologie. Bd.7. S.939–959.

Kukalová J. 1974. Pteralia of the Paleozoic insect orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopterodea (Palaeoptera) // Psyche. Vol.81. P.416–430.

Kukalová J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis as they documented by the fossil record // J. Morphol. Vol.156. P.53–125.

Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.). 2002. History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. 517 p.

Wootton R.J. 1979. Function, homology and terminology in insect wings // Systematic Entomology. Vol.4. P.81–93.

5.6. Проблема базальной дихотомии крылатых насекомых

Одна из двух главных конкурирующих гипотез базального деления крылатых насекомых была предложена А.В. Мартыновым (Martynov, 1925) и получила широкую поддержку (см., например, Родендорф, 1962, Boudreaux, 1979, Kristensen, 1981, Carpenter, 1992, The insects ..., 1992, Arnett, 1993). Сейчас её наиболее жёстким пропонентом является Я. Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1978–1992). Альтернативная гипотеза принадле-

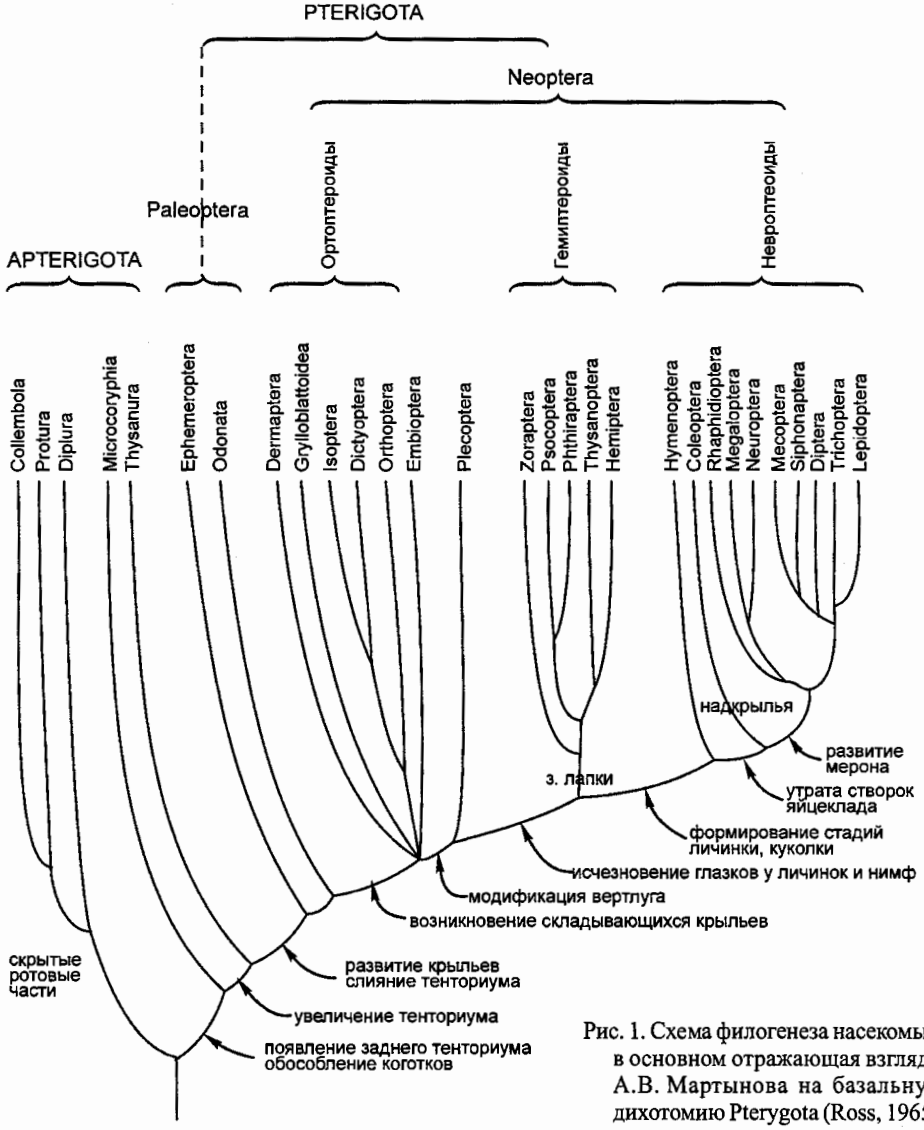


Рис. 1. Схема филогенеза насекомых, в основном отражающая взгляды А.В. Мартынова на базальную дихотомию Pterygota (Ross, 1965).

Rasnitsyn A.P. 1998. Problem of the basal dichotomy of the winged insects // R.A. Fortey and R.H. Thomas (eds.). Arthropod relationships. Systematic Association London etc., Chapman and Hall. Spec.Vol.55. P.237–248. — *Пер. автора.*

жит мне (Расницын, 1980; Историческое развитие ..., 1980). Она предлагает делить подкласс Scarabaeona (= Pterygota) на инфраклассы Scarabaeones и Gryllones [причины использования типифицированных названий старших таксонов объяснены Родендорфом, 1977 (см. также Расницын, 2002)].

Согласно гипотезе Мартынова (рис. 1), палеодиктиоптероиды (надотряд Dictyoneuridea), подёнки (надотряд Ephemeridea) и стрекозы (надотряд Libellulidea) симплезиоморфны по не складывающимся крыльям (рис. 2), отсутствию югальной области крыла, и обладают продвинутой гофрировкой крыла, включающей выпуклую *MA* (фото *IV*, *1*). Неоптеры синапоморфны по альтернативному набору признаков: крылья в покое складываются назад над брюшком (фото *IV*, *2*), несут дифференцированную югальную область, подгибающуюся при складывании крыла (фото *IV*, *3*); *MA*, если обособлена, нейтральная (не приподнята, как у палеоптер, над окружающей мембраной, фото *V*, *1*).

Эти выводы находятся в противоречии с различными морфологическими и функциональными наблюдениями. Наиболее важно, что постоянно распростёртые предкрылья и крыловые зачатки резко ограничивают подвижность, особенно при постепенном развитии крыла у древних насекомых, где поздние преимагинальные стадии обладали

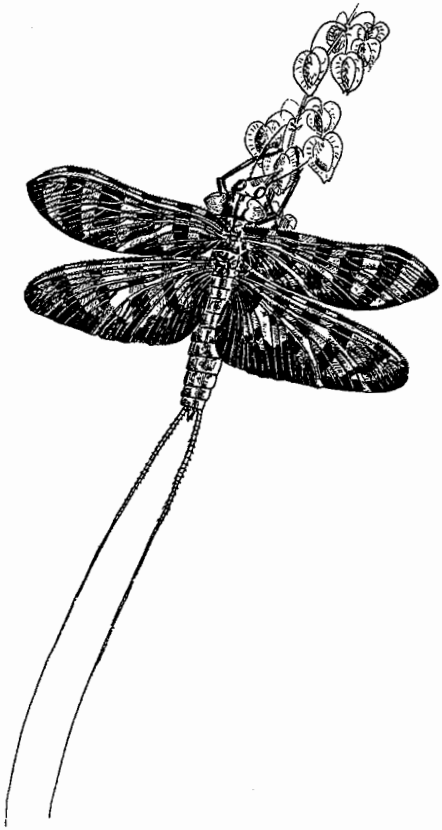


Рис. 2. *Goldenbergia* sp. (Dictyoneurida) из верхнего карбона Сибири. Реконструкция А.Г. Пономаренко (Родендорф, Расницын, 1980).

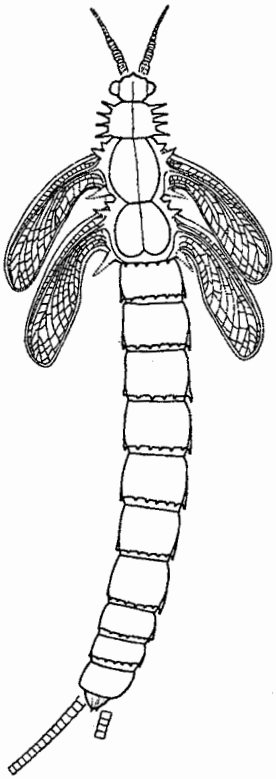


Рис. 3. Нимфа *Mischoptera douglassi* Carpenter et Richardson (Mischopterida) из нижней перми (арти) Эльмо (США) (Carpenter, Richardson, 1968).

весьма длинными крыловыми зачатками. Чтобы справиться с этой проблемой, у нимф некоторых палеоптер крыловые зачатки изогнуты в основании (рис. 3), тогда как другие приобрели складывающиеся зачатки (фото *V, 2*). У взрослых летающих насекомых постоянно распростёртые крылья также затрудняют их проникновение в узкие пространства и оставляют их владельцев открытыми действию хищников, ветра и дождя. Эти трудности не составляют проблемы для сильного летуна, но предполагать такой образ жизни рискованно для первичных крылатых насекомых, чей полёт был по необходимости слабым.

Позднее Я. Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1992) смягчила гипотезу (рис. 4), приняв распростёртое положение крыльев синапоморфией палеоптер, а не исходным состоянием всех крылатых насекомых. Эта конструкция также доступна критике. Во-первых, предполагаемые синапоморфии палеоптер весьма склонны к независимому развитию. Неспособность складывать крылья в покое характерна для многих чешуекрылых (Alucitidae, Geometridae, Rhopalocera, etc.), двукрылых (например, Bombyliidae), перепончатокрылых (Cephidae), и т. д. Выпуклая *MA* независимо появляется, например, у примитивного пермского насекомого *Homoeodictyon* (фото *VI, 1*), у скорпионниц Bittacidae (фото *VI, 2*) и у всех двукрылых (Shcherbakov et al., 1995). У Bittacidae и двукрылых эта жилка именуется RS_4, но представляет ветвь *MA*, поскольку у всех скорпионнице- и сетчатокрылообразных "*RS*"

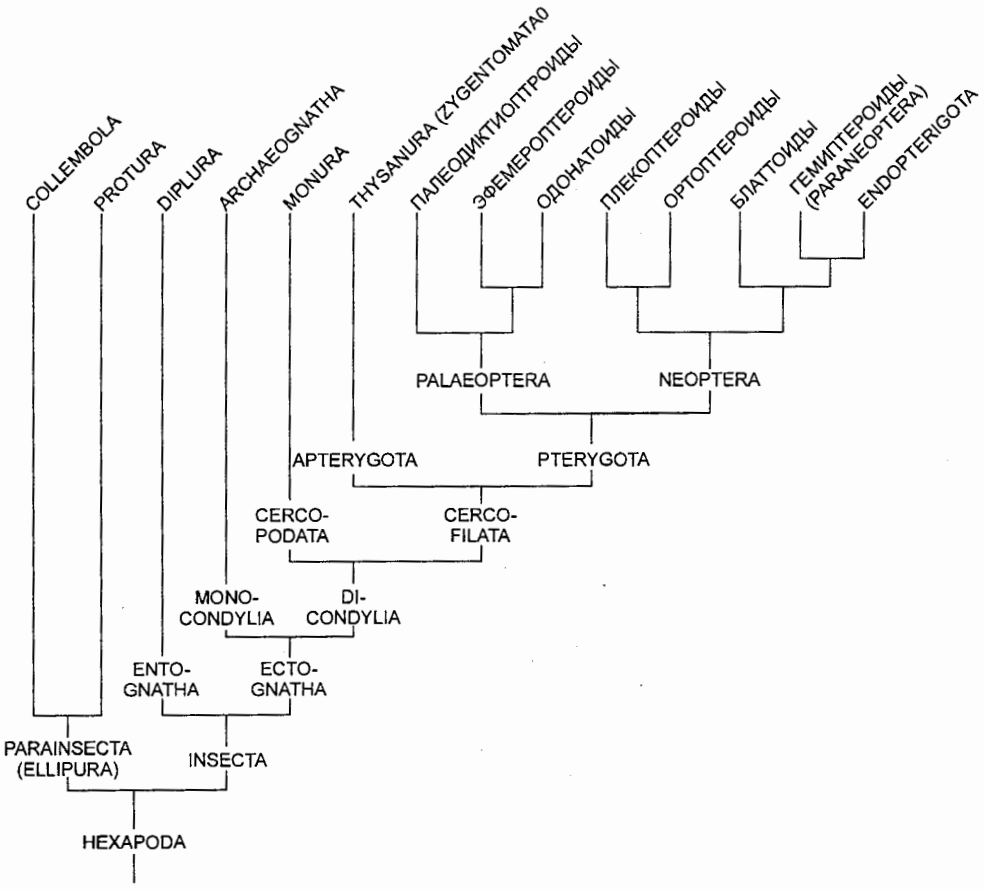


Рис. 4. Схема филогенеза насекомых (Kukalová-Peck, 1992).

объединяет истинный *RS* и *MA* (рис. 5). Дополнительным свидетельством этого является наблюдение Щербакова с соавторами (Shcherbakov et al., 1995), что у архаичных триасовых двукрылых семейства Vladipteridae выпуклы оба гомолога *MA* (RS_3 и RS_4).

Еще важнее существование переходных форм, связывающих палеодиктиоптероидов (рис. 2, фото *IV*, *1*) с Paoliidae, обладателей наиболее примитивных крыльев среди Pterygota (рис. 6). Переход образуют палеодиктиоптероиды отряда Diaphanopterida, в отличие от дру-

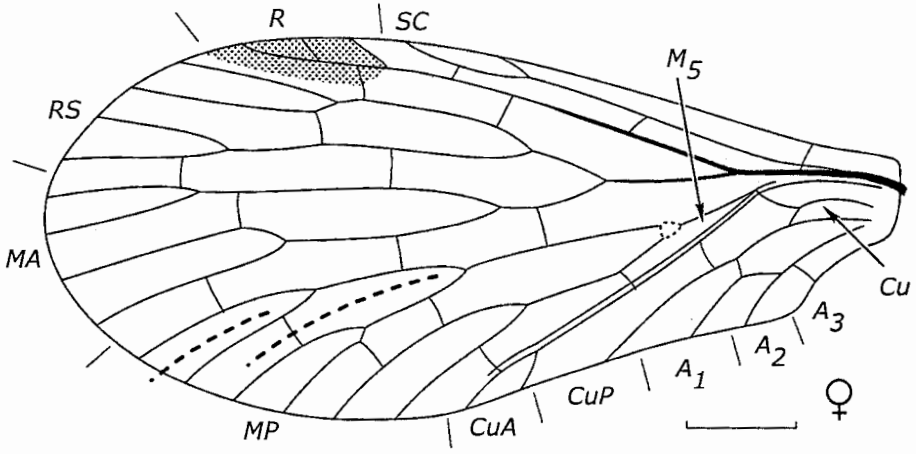


Рис. 5. Заднее крыло скорпионницы *Altajopanorpa pilosa* O. Martynova (Kaltanidae) с сохранившимся основанием MA из верхней перми Кузбасса (Новокшонов, 1992).

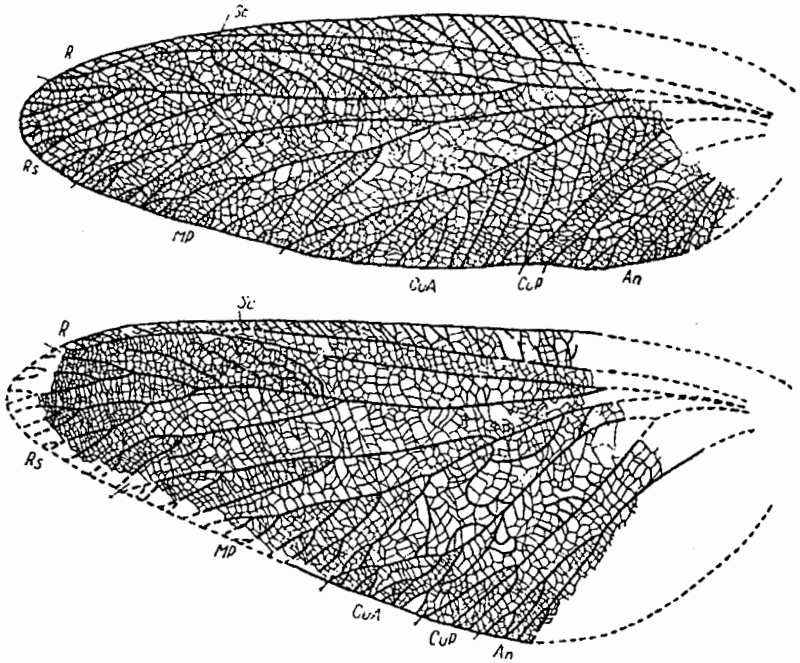


Рис. 6. Крылья *Zdenekia grandis* Kukalová (Paoliida) из низов среднего карбона (намюр С) Чехии (Kukalová, 1958).

гих членов надотряда способные складывать крылья в покое (рис. 7), и далее *Heterologopsis* Brauckmann, на первый взгляд, обычный представитель диафаноптеридовых с типичными для палеодиктиоптероидов сосущим хоботком и переднегрудными крылышками, но со складывающимися крыльями (фото *VI, 3*). Крылья, однако, по строению сходны с Cacurgidae — группой, родственной Paoliidae и следующей за паолиидами по примитивности (рис. 8).

Указанная последовательность групп может служить моделью перехода от базальных птеригот к палеодиктиоптероидам. Правда, остаётся проблема возникновения хоботка уже на какургидной стадии эволюции (фото *VI, 3*), т. е. задолго до появления палеодиктиоптероидных синапоморфий в жилковании крыльев. Напротив, в подёночно-стрекозиной ветви ротовой аппарат сохраняется исходный план строения крылатых насекомых. Очевидно, подёнки и стрекозы приобрели палеоптерные апоморфии независимо от палеодиктиоптероидов.



Рис. 7. *Permuralia maculata* Kukalová-Peck et Sinitshenkova (Diaphanopterida) из нижней перми (кунгура) Чекарды (Урал). Реконструкция А.Г. Пономаренко (Родендорф, Расницын, 1980).

Альтернативная гипотеза принимает в качестве базальной дихотомии крылатых насекомых отделение инфракласса Gryllones (= Polyneoptera) от предкового для них (парафилетического) инфракласса Scarabaeones. Он включает всех остальных крылатых насекомых, т. е. Oligoneoptera и Paraneoptera Мартынова. Первый их этих двух, также именуемый Holometabola (насекомые с полным превращением) имеет типифицированное название Scarabaeiformes. Paraneoptera объединяет отряд Hemiptera и надотряд Psocopteroidea и вместе с несколькими мелкими группами типифицирован под именем когорты Cimiciformes (Расницын, 1980; Историчес-

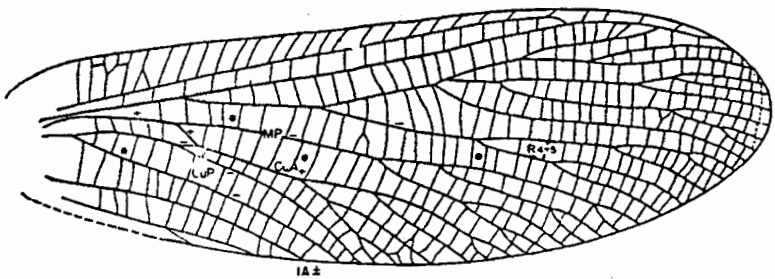


Рис. 8. Переднее крыло *Heterologus langfordorum* Carpenter (?Paoliida) из нижней перми (арти) Эльмо (США) (Carpenter, 1944).

кое развитие ..., 1980). Согласно этой гипотезе скарабеоновые симплезиоморфны по крышевидному положению крыльев в покое (рис. 9) и по небольшому размеру югальной (подворачивающейся) области заднего крыла (фото *IV, 3*), с линией сгиба, проходящей позади (часто далеко позади) жилки *2A* (пользуясь традиционной номенклатурой жилок: если принять обозначение *1A* как *PCu*, то это будет *1A*). Гриллоновые, напротив, синапоморфны по плоскому складыванию крыльев в покое (фото *IV, 2*) с увеличенной югальной областью заднего крыла, подгибающейся по линии впереди *2A* (фото *VII, 1*).

С этой точки зрения палеоптерные апоморфии оказываются возникшими независимо в нескольких группах скарабеоновых. Один такой случай имел место в эволюции палеодиктиоптероидов (надотряд Dictyoneuridea), именно при появлении ветви, сестринской к Diaphanopterida. Эта ветвь предполагается в составе отрядов Dictyoneurida (= Palaeodictyoptera, рис. 2) и Mischopterida (= Megasecoptera, рис. 10).

Второй главный пример независимого приобретения палеоптерных апоморфий представляет когорта Libelluliformes, объединяющая стрекоз и подёнок. Вопреки моим предыдущим представлениям (Расницын, 1980; Историческое развитие..., 1980) я принимаю сестринские отношения надотрядов Libellulidea и Ephemeridea на основании глубокого синапоморфного сходства их крыльев. Я имею в виду очень раннее расхождение *R* и *RS* и сильно развитый гофр, когда в обильно ветвящихся системах выпуклых жилок (*MA*, *CuA*) интеркалярные жилки (имеющие двойное, вильчатое основание) занимают вогнутое положение, и наоборот, в вогнутых системах (*RS*, *MP*) интеркалярии выпуклые. Это сходство подкрепляет общее сходство строения крыльев наиболее примитивных карбоновых представителей обоих надотрядов, ещё лишённых многих апоморфий стрекоз и подёнок (фото *VII, 2, 3*).

Стрекозы и подёнки обладают наиболее примитивным строением груди среди известных в этом отношении скарабеоновых: стерниты их птероторакса не инвагинирова-

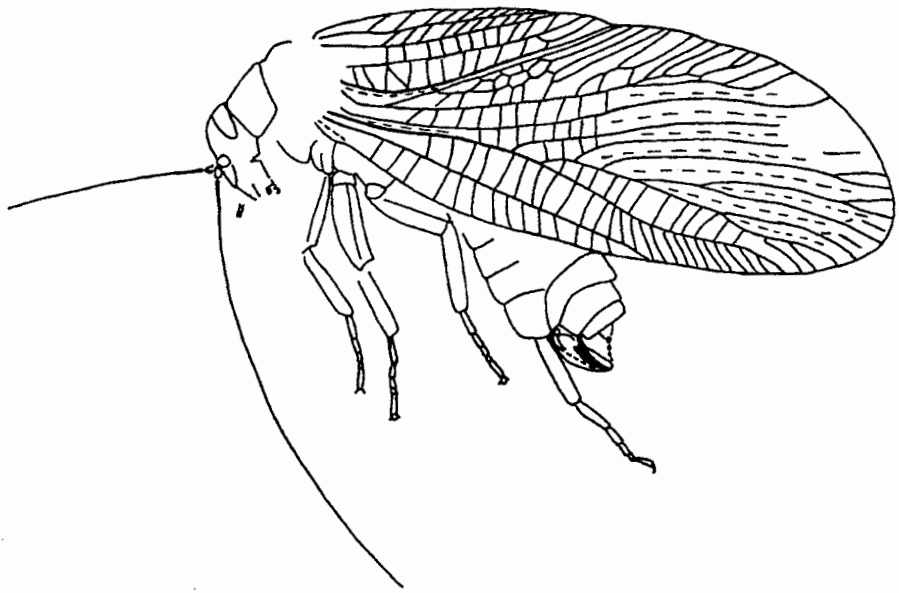


Рис. 9. *Glaphyrophlebia uralensis* (Martynov) (Blattinopseida) из нижней перми (кунгура) Чекарды (Урал): общий вид насекомого с крышевидно сложенными крыльями (Расницын, 1980).

ны, так что срединного продольного шва (дискримена) у них нет. Поэтому их следовало бы считать сестринской группой по отношению ко всем другим скарабеоновым. Однако это заключение довольно шаткое, так как строение груди не известно у некоторых древних скарабеоновых, весьма примитивных в других отношениях. Прежде всего я имею в виду Paoliidae, практически лишённых собственных апоморфий, но к сожалению известных только по крыльям (рис. 6). О паолиидах уже писали как о предковой группе крыла-

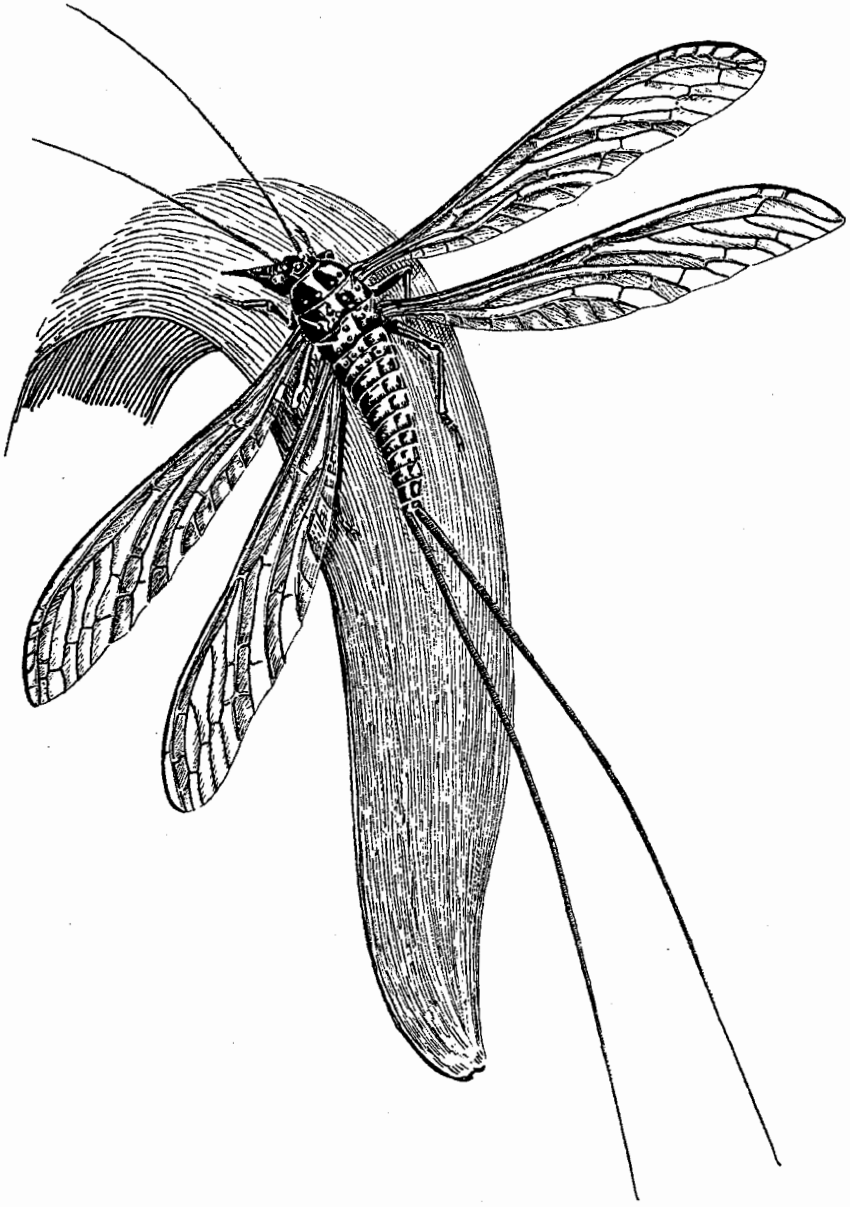


Рис. 10. *Sylvohymen* sp. (Mischopterida) из нижней перми (кунгура) Чекарды (Урал). Реконструкция А.Г. Пономаренко (Родендорф, Расницын, 1980).

тых насекомых (отряд Protoptera: Sharov, 1966; отряд Paoliida: Историческое развитие..., 1980). Однако, как уже упоминалось, существует плавный переход от диафаноптеридовых к какургидам (через *Heterologopsis*). Диафаноптеридовые уже обладали инвагинированными стернитами птероторакса (Rasnitsyn, Novokshonov, 1997), то же самое можно было бы предположить и для *Heterologopsis*, сходного с ними по строению тела, и соответственно для Cacurgidae. Какургиды же в свою очередь по жилкованию достаточно сходны с паолиидами для включения их в один отряд (Paoliida). Поэтому нам следовало бы распространить это заключение и на Paoliidae, по крайней мере до тех пор, пока не показано обратное. Но следует быть готовым и к тому, что первые же находки тела паолиид покажут именно "обратное", и тогда за ними придется оставить место либо потомков предка птеригот, занимающих сестринское положение по отношению ко всем другим крылатым насекомым, либо самой этой предковой группы[1].

Литература

Мартынов А.В. 1937. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.7. Вып.1. М.–Л.: изд-во АН СССР. С.1–231.

Новокшонов В.Г. 1992. Ранняя эволюция ручейников (Trichoptera) // Зоол. журн. Т.71. С.58–68.

Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые. 1962. // Б.Б. Родендорф (ред.). М.: изд-во АН СССР. 560 с.

Расницын А.П. 1976. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общ. биол. Т.37. №4. С.543–555.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т.73. СПб. С.1–107.

Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. № 2. С.14–22.

Историческое развитие класса насекомых. 1980. // Б.Б.Родендорф, А.П. Расницын (ред.). Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. М.: Наука. 270 с.

Arnett R.H. 1993. American insects. A handbook of the insects of America north of Mexico. Gainesville, Florida: The Sandhill Crane Press, Inc. 850 p.

Boudreaux H.B. 1979. Arthropod phylogeny with special references to insects. New York etc: J. Wiley. 320 p.

Brauckmann C., Koch L., Kemper M. 1985. Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland) // Geologie und Paläontologie in Westfalen. Bd.3. S.1–132.

Carpenter F.M. 1944. Carboniferous insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // Illinois State Museum, Scientific Papers. Vol.3. P.1–20.

Carpenter F.M., Richardson E.S. 1968. Megasecopterous nymphs from the Pennsylvanian concretions of Illinois // Psyche. Vol.75. 295–309.

Carpenter F.M. 1992. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. R. Arthropoda 4. Vol. 3–4. Superclass Hexapoda. Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas, Lawrence, Kansas. 655 p.

Kristensen N.P. 1981. Phylogeny of insect orders // Annual Review of Entomology. Vol.26. P.135–157.

Kukalová J. 1958. Paoliidae Handlirsch (Insecta — Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbecken // Geologie. Bd.7. S.935–59.

Kukalová-Peck J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. Journal of Morphology, 15, 53–126.

Kukalová-Peck J. 1983. Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // Can. J. Zool. Vol.61. P.1618–69.

[1] Позднее тела паолиид были найдены и действительно оказались примитивными, с наружными стернитами птераторакса: Rasnitsyn, Quicke, 2002).

Kukalová-Peck J. 1992. Fossil history and the evolution of hexapod structure // CSIRO (ed.) The insects of Australia, 2nd edn. Melbourne: Melbourne Univ. Press. P.144–82.

Martynov A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution // Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere. Bd.4. S.465–501.

Rasnitsyn A.P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contributions to Zoology. Vol.66. P.3–41.

Rasnitsyn A.P., Novokshonov V.G. 1997. On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanipterida) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // Entomologica Scandinavica. Vol.28. P.27–38.

Riek E.F., Kukalová-Peck J. 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings // Can. J. Zool. Vol.62. P.1150–66.

Sharov A.G. 1966. Basic Arthropodan stock. Pergamon Press. 272 p.

Shcherbakov D.E., Lukashevich E.D., Blagoderov V.A. 1995. Triassic Diptera and initial radiation of the order // Dipterological Research. Vol.3. P.75–115.

The insects of Australia, 2nd ed. 1992. // CSIRO (ed.) Melbourne: Melbourne Univ. Press. 1137 p.

5.7. Остатки растений в кишечнике ископаемых насекомых: эволюционное и палеоэкологическое значение

Введение

Палеоэкология и эволюция системы растение-насекомое сейчас изучается во многих аспектах, включая следы питания на ископаемых остатках растений и состав копролитов (обзор см. Labandeira, 1998–2002). Использованный здесь подход, начатый находкой пыльцы, съеденной меловыми представителями перепончатокрылых Xyelidae (Красилов, Расницын, 1982), основан на структурно сохранившемся растительном материале, извлечённом из органического вещества, обнаруженного в кишечнике ископаемого насекомого. Его преимуществом является возможность прямого доказательства взаимодействия между определимым насекомым и определимым растением. Просмотр энтомологических коллекций показал, что материал такого рода не так редок, как это казалось. Ниже дан обзор полученных данных по питанию листьями и пыльцой пермских, юрских и меловых насекомых.

Поедание листьев юрскими насекомыми

Погрызы на листьях известны с позднего карбона, но эти следы скорее могли быть оставлены многоножками или ракообразными, чем насекомыми. Мы нашли определимые остатки листьев в кишечнике трёх видов насекомых — одного палочника (фото *VIII*, *6*) и двух насекомых неясного положения, возможно, родственного эмбиям (фото *VIII*, *5*), из знаменитого верхнеюрского местонахождения растений и насекомых в хр. Каратау в Ю. Казахстане (Расницын, Красилов, 2000). Сохранившиеся остатки растений, представляющие собой фрагменты чешуевидных листьев размером около 0,25 мм^2 (фото *VIII*, *3*), мацерировались и изучались под сканирующим электронным микроскопом. Кутикулы обнаружили толстостенные эпидермальные клетки с устьицами, рассеянными или собранными в короткие продольные ряды (фото *VIII*, 4, 7). Клеточная картина и морфология устьиц типична для широко распространённого мезозойского семейства Hirmerellaceae, облиственные побеги которого с толстыми чешуевидными листьями с прочной кутикулой относят к формальным родам *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Пыльца Classopollis, продуцируемая Hirmerellaceae, также была найдена прилипшей к кутикуле.

Гирмереллиды обычно описываются как хвойные, но их репродуктивная морфология указывает на родство с гнетовыми и некоторые черты покрытосеменных (Krassilov, 1997). Их остатки особенно обильны в дельтовых и эстуариевых фациях, указывая на доминирование в прибрежных сообществах. Гирмерелловые сообщества могли населять различные группы мезозойских насекомых, которые питались не только их листьями, но и пыльцой (см. ниже).

Мезозойские пыльцеядные насекомые

Помимо листогрызов, каратауский материал подтверждает питание пыльцой кузнечиков *Aboilus* из архаичного подсемейства Aboilinae, широко распространённого в юре и раннем мелу (Красилов и др., 1997; Krassilov et al., 1997). У двух видов *Aboilus* содержимое кишечника включало большой объём пыльцы (фото *VIII*, *1–2*), легко опреде-

---

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: Evolutionary and Paleoecological inferences // Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow 1998. Bratislava, AMBA projects. P.65–72. Перевод автора.

лимой как Classopollis, широко распространённый мезозойский морфотип пыльцы, продуцировавшейся гирмерелловыми (см. выше). Абоилины считаются предками современных кузнечиков Tettigonioidea, впервые появившихся в раннем мелу, но редких до палеогена (Горохов, 1995). Э.К. Гринфельд (1962) предполагал питание пыльцой первичным для кузнечиков, появившимся уже у их предковых форм, и считал длинноусых прямокрылых более вероятными, чем жуки, древнейшими неспециализированными опылителями. Здесь это предположение получает фактическое подтверждение.

Тот факт, что такие крупные насекомые, как абоилы, потребляли исключительно большое количество пыльцы Classopollis, указывает, что продуцировавшие её гирмерелловые были если не единственным, то наиболее обильным источником пыльцы в их биотопе. Не вызывает больших сомнений, что эти местообитания были недалеко от места захоронения насекомых — в противном случае, при дальнем переносе водой или ветром, эти насекомые не могли бы столь хорошо сохраниться. Ранее среди палинологов была популярна идея обитания гирмерелловых в сухих биотопах. Экваториальный поясок и римула зёрен Classopollis интерпретировались как климатически обусловленные гармомегатные структуры. Однако они могут также смягчать эффект длительной экспозиции пыльцы, переносимой такими медленными летунами, как *Aboilus*. Мы склонны считать ксероморфные признаки Brachyphyllum и Pagiophyllum, облиственных побегов гирмерелловых, адаптацией к литоральным, а не аридным условиям.

Хотя питание пыльцой не обязательно связано с энтомофилией растений, оно всё же поддерживает уже предполагавшееся участие животных в переносе зёрен Classopollis с их своеобразной морфологией и сохранением пыльцы в тетрадах. На первый взгляд обилие дисперсной пыльцы Classopollis скорее соответствует ветро-, чем насекомоопылению. Однако растения, опыляемые насекомыми, поедающими пыльцу, известны её избыточным производством для привлечения опылителей. Поскольку облиственные побеги гирмерелловых также объедают сравнительно крупные насекомые, общее давление на эти растения должно быть значительным, возможно, стимулирующим характерные для покрытосеменных приспособления, как замыкание пространства вокруг семезачатка.

Разнообразие насекомых-палинофагов в знаменитом раннемеловом местонахождении Байса в Забайкалье (Красилов, Расницын, 1982; Krassilov et al., 2003) также указывает на роль поллинивории в становлении покрытосеменных растений. Это местонахождение особенно богато гнетофитами и другими проангиоспермами (Krassilov, 1997), обнаруживающими параллельные изменения в направлении покрытосемянности. Пыльцевая масса была найдена в содержимом кишечника четырёх видов перепончатокрылых архаичного семейства Xyelidae. *Spathoxyela* sp. питалась безмешковой пыльцой недавно описанного гнетофита *Baisianthus*. У трёх других видов из родов *Anthoxyela* (фото *IX*, *4–7*), *Ceroxyela* (фото *IX*, *2*, *3*, *8*) и *Chaetoxyela* обнаружена мешковая пыльца, первоначально отнесённая к хвойным. Однако новейшие находки показывают, что такая пыльца продуцировалась и растениями, которые могли быть близки к предкам покрытосеменных. Мешковый морфотип пыльцы, описанный из кишечника ксиелид, был найден в цветкоподобной репродуктивной структуре (фото *IX*, *1*) со спорангиями в пельтатных пучках как у пельтаспермовых птеридоспермов. Ранее уже предполагалось, что некоторые морфотипы пыльцы покрытосеменных действительно могли бы быть дериватами мешковой пыльцы. Подобные пыльцевые зёрна поедались насекомыми ещё с пермского времени.

Пермские потребители пыльцы и растительные сообщества

Питание пыльцой оказалось широко распространённым у раннепермских насекомых. В кунгуре Урала пыльца была обнаружена в кишечнике насекомых из несколь-

ких отрядов, включая Hyporerlida, Psocida, Palaeomanteida и Grylloblattida (Расницын, Красилов, 1996; Rasnitsyn, Krassilov, 1996; Krassilov, Rasnitsyn, 1997; Krassilov et al., 1999). Существуют данные о безвыборочном питании пыльцой и о специализации, когда пищевой комок состоит из пыльцы одного вида растения. В первом случае насекомое посещало близко расположенные растения: эти данные могут нести информацию о составе древних растительных сообществ. Специализация насекомого к источнику пищи может вести к облигатной связи растения-продуцента пыльцы с данным видом насекомых, что может способствовать диверсификации обоих партнеров.

Большинство пермских насекомых с сохранившимся содержимым кишечника (все они происходят из кунгура Чекарды на Среднем Урале) питались мешковой тениатной пыльцой; не тениатная пыльца в пищевых комках редка. Обнаружены следующие морфотипы:

1. Lunatisporites (фото *X*, *2–4*), предположительно продуцируемый *Ullmannia*-подобными хвойными (Balme, 1995). Этот морфотип доминирует в кишечнике *Idelopsocus diradiatus* Rasnitsyn (Hyporerlida; Расницын, Красилов, 1996 — фото *X*, *1*) и *Parapsocidium uralicum* Zalessky (Psocida; Krassilov et al., 1999). Интересно, что Lunatisporites сравнительно редок в нижней перми Урала в качестве дисперсной пыльцы.
2. Protohaploxypinus, продуцируемый глоссоптеридовыми и некоторыми родственными или конвергентными северными группами (Balme, 1995). Дисперсная пыльца этого типа обильна в перми Урала и других районов. Как у *Idelopsocus diradiatus*, так и у *Parapsocidium uralicum* (фото *XI*, *1–2*) эта пыльца ассоциирует с Lunatisporites, что может указывать но близкое соседство растений-продуцентов.
3. Пыльца из группы Vittatina, продуцировавшаяся филладодермовыми птеридоспермами (Мейен, 1987), доминировавшая в пище *Sojanidelia floralis* Rasnitsyn (Grylloblattida; Расницын, Красилов, 1996) в ассоциации с пыльцой из группы Lunatisporites–Protohaploxypinus (фото *X*, *5–7*).
4. Пыльца группы Florinites–Potoniesporites, которую продуцировали кордаиты и вальхиевые хвойные, найденные в виде отдельных зёрен в кишечнике *Parapsocidium uralicum* (Krassilov et al., 1999).
5. Cladaitinda, пыльца руфлориевых гимноспермов, составляющая пищевое содержимое кишечника *Tillyardembia antennaeplana* Zalessky (Grylloblattida; Афонин, 2000 — фото *XI*, *3–4*).

Приведённые данные могут иметь определённое экологическое значение, возможно, указывающее на ульманиево-птеридоспермо-руфлориевое сообщество как основной источник для изученных насекомых-палинофагов. Филладодермы (Vittatina) могли бы представлять подчинённый или маргинальный элемент сообщества, а более удалённое кордаито-вальхиевое (Florinites–Potoniesporites) сообщество лишь от случая к случаю посещалось насекомыми-палинофагами с более широкой территорией питания.

В содержимом кишечника изученных пермских насекомых доминирует тениатная пыльца, широко распространённая по всему миру и продуцировавшаяся несколькими группами пермских голосеменных. Поскольку они появляются одновременно в нескольких эволюционных линиях, было предположено, что поллинивория насекомых могла играть определённую роль как фактор параллельной эволюции, может быть, через распространение микроорганизмов, осуществляющих генетическую трансдукцию (Krassilov, 1997). Новообразования в морфологии пыльцевых зёрен могли влиять на несущие семезачаток структуры через изменение пыльцевой нагрузки микропиле и, соответственно, отношение пыльца/семезачаток. Этим путем поллинивория могла способствовать быстрой диверсификации голосеменных в перми.

Полученные данные по питанию древних насекомых пыльцой способствуют нашему пониманию экологической эволюции и функциональной морфологии филогенетически важных групп насекомых. Питание пыльцой было предсказано для отрядов Hyporerlida, Psocida и Palaeomanteida (Расницын, 1980; Родендорф, Расницын, 1980). Сходство питания сеноеда *Parapsocidium* и гипоперлиды *Idelopsocus*, использующих один и тот же источник пыльцы, особенно важно ввиду того, что их родство уже предсказывалось по их морфологии (Расницын, 1980; Родендорф, Расницын, 1980). *Idelopsocus* представляет линию внутри вымершего отряда гипоперлидовых, ведущую к примитивным сеноедам (отряд Psocida, подотряд Permopsocina). *Parapsocidium* принадлежит семейству Psocidiidae этого отряда, которое предполагается предковым для всех современных Cimiciformes, т. е. для сеноедообразных и полужесткокрылых. Миомоптеры (отряд Palaeomanteida) предполагаются предками всех насекомых с полным превращением (когорта Scarabaeiformes), и само возникновение полного превращения рисовалось возникшим в условиях питания молоди насекомых незрелой пыльцой в спорангии. Древние пыльцеядные гипоперлидовые могли инициировать также переход к питанию семяпочками голосеменных растений на пути становления подотряда Strephocladina, специализировавшегося на таком питании и впоследствии давшего начало палеодиктиоптероидам (надотряд Dictyoneuridea) (Расницын, 1980).

Заключение

Мы видим, что структурно сохранившиеся остатки растений в кишечнике ископаемых насекомых не только документируют их питание листьями и пыльцой различных групп растений, но и дают нам свидетельства коэволюции насекомых и растений и палеоэкологическую информацию. В случае *Parapsocidium–Idelopsocus* сходство диеты добавляет новое, функциональное измерение филогенетическим реконструкциям, основанным на морфологии. Нам удалось обнаружить консервативные пищевые адаптации, как в случае гипоперлидовых и их потомков, и переключение на совершенно иную диету, как у гриллоблаттидовых. Морфология пыльцы доминантных групп пермских и мезозойских голосеменных и проангиоспермов развивалась под сильным воздействием поллинивории, что отчасти объясняет её параллельную эволюцию в разных линиях семенных растений. В целом наши данные по фоливории и поллинивории представляют фактические доказательства взаимодействия насекомых и растений на критических этапах эволюции семенных растений. Состав пыльцы в кишечнике ископаемых насекомых свидетельствует также об ассоциациях посещаемых растений в растительных сообществах того времени.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ № 96–04–11105 и 98–04–48518.

Литература

Афонин С.А. 2000. Пыльцевые зерна Cladaitina из кишечника раннепермского насекомого *Tillyardembia* (Grylloblattida) // Палеонтол. журн. № 4. С.105–109.

Горохов А.В. 1995. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Часть 1, 2 // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.260. СПб: Наука. 260+213 с.

Гринфельд Э.К. 1962. Происхождение антофилии у насекомых. Л.: изд-во ЛГУ. 186 с.

Историческое развитие класса насекомых. 1980. // Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын (ред.). Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. М.: Наука. 270 с.

Красилов В.А., Жерихин В.В., Расницын А.П. 1997. Пыльца в желудке ископаемых насекомых как свидетельство коэволюции // Докл. РАН Т.354. №1. С.135–138.

Красилов В.А., Расницын А.П. 1982. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Палеонтол. журн. № 4. С.83–96.

Мейен С.В. 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 402 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П., Красилов В.А. 1996. Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых // Палеонт. журн. № 3. С.119–124.

Расницын А.П., Красилов В.А. 2000. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Каратау (Казахстан) // Палеонтол. журн. №3. С.73–81

Balme B.E. 1999. Fossil in situ spores and pollen grains: annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol.87. P.81–323.

Krassilov V.A. 1997. Angiosperm origins: morphological and ecological aspects. Sofia: Pensoft. 270 p.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1997. Pollen in the guts of Permian insects: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance // Lethaia. Vol.29. P.369–372.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P., Afonin S.A. 1999. Pollen morphotypes from the intestine of a Permian booklouse // Review of Palaeobotany and Palynology. Vol.106. P.89–96.

Krassilov V., Tekleva M., Meyer-Melikyan M., Rasnitsyn A. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology // Cretaceous Research Vol.24. No.2. P.149–156.

Krassilov V.A., Zherikhin V.V., Rasnitsyn A.P. 1997. *Classopollis* in the gut of Jurassic insects. // Palaeontology Vol.40. Part 4. P.1095–1101.

Labandeira C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. Vol.26. P.329–377.

Labandeira C.C. 2000. The paleobiology of pollination and its precursors // R.A. Gastaldo, W.A. DiMichele (eds.). Phanerozoic Terrestrial Ecosystems. Paleontol. Soc. Papers. Vol.6. P.233–269.

Labandeira C.C. 2002. The history of associations between plants and animals // C.M. Herrera, O. Pellmyr (eds). Plant-animal interactions: an evolutionary approach. London: Blackwell Sciences. P.26–74, 248–261.

Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1996. Pollen in the gut contents of fossil insects as evidence of co-evolution // Paleontol. J. Vol.30. No.6. P.716–722.

5.8. О глиссерной гипотезе происхождения полёта насекомых

Глиссерная (skimming) гипотеза происхождения полёта насекомых (Marden, Kramer, 1994; Marden, 1995, 2001) завоёвывает растущую популярность (Ruffieux et al., 1998; Shcherbakov, 1999; Wootton, Kukalová-Peck, 2000). В то же время её предпосылки и следствия проанализированы недостаточно детально. Восполнению этого пробела и посвящена данная заметка.

Взгляды создателей и пропонентов гипотезы, не идентичные в деталях, сходятся в том, что полёту насекомых предшествовала и была его источником стадия глиссерной локомоции. Под этим понимается, что непосредственный предок птеригот подобно клопам-водомеркам обитал на поверхности воды, удерживаясь на плёнке поверхностного натяжения благодаря гидрофобным свойствам ног. Однако в отличие от водомерок его двигали не ноги, а воздушная тяга, создаваемая, как у некоторых короткокрылых подёнок и веснянок, движениями предкрыльев. Последние были представлены придатками конечности, обычно гомологизируемыми с эпиподитом и унаследованными как свободные подвижные структуры от водного предка. Щербаков (Shcherbakov, 1999), правда, не исключает возможность временного включение эпиподита в состав тергальной параноты с последующим его обособлением и использованием в глиссерной локомоции.

Первая трудность, с которой встречается гипотеза, состоит в том, что насекомые, опирающиеся на поверхностную плёнку воды, по необходимости должны быть маленькими и лёгкими (глиссирующие ручейники бывают более тяжелыми, но они используют крылья в качестве дополнительной опоры). В то же время древнейшие известные (намюрские) крылатые насекомые большие или очень большие (обычно 3–7 см в длину), и даже самый мелкий из них *Metropator pusillus* Handlirsch известен по крылу длиной 8,5 мм. Более мелкие формы появляются позже в карбоне (до 4,6 мм у *Eodelopterum priscum* Schmidt и 5 мм у *Archaemioptera carbonaria* Guthörl) и постепенно становятся всё более и более обычными с перми и доныне. Эти наблюдения согласуются с паранотальной (Wootton, Ellington, 1991), но не с глиссерной гипотезой происхождения крыла.

В рамках глиссерной гипотезы можно сконструировать несколько сценариев происхождения полёта. Первая альтернатива касается процесса выхода бескрылого предка насекомого из воды на поверхностную плёнку: использовался ли или нет твёрдый субстрат для проникновения сквозь плёнку. Переход к такому эпиплейстонному существованию без опоры на твердый субстрат (рис. 1, *1*) означает эволюционно мгновенный и полный переход от водной стадии с гидрофильными покровами к воздушной с гидрофобной кутикулой, как у подёнок и комаров. Развитие гидрофобных покровов под защитой гидрофильных легко достигается постепенно при наличии промежуточной наземной стадии, где различие между гидрофильностью и гидрофобностью не является столь решающим.

Обсуждаемая ситуация носит иной характер, предполагая мгновенный переход, во-первых, от водного образа жизни к амфибиотическому с надставкой эпиплейстонной стадии развития, и во-вторых, от гидрофильных к гидрофобным покровам. Этот двойной переход слишком сложен для моментального возникновения, и в то же время он не может развиться постепенно, так как полностью гидрофобное насекомое не в состоянии преодолеть плёнку поверхностного натяжения и потому обречено на гибель. По одной этой причине прямой переход от водного образа жизни к амфибиотическому с эпиплейстонной стадии развития маловероятен. Существует и другая проблема: Та-

Rasnitsyn A.P. 2003. On skimming hypothesis of the insect flight origin // Acta zoologica cracoviensia. Vol.46. (suppl. — Fossil Insects). P.85–88. — *Перевод автора*.

кой переход представляет случай метаморфоза, пусть даже неполного, как у подёнок, стрекоз и веснянок. Метаморфоз не известен у первичнобескрылых насекомых, и возможность его развития у них по меньшей мере не ясна.

Альтернативный сценарий позволяет предку использовать опору на твердый субстрат, дно водоёма либо полупогружённые растения, при переходе из воды в воздух (рис. 1, *2–3*). Он ведёт нас к более привычной гипотезе выхода из воды в воздух через наземную стадию, и предлагает другую альтернативу: была ли наземная стадия долгой или эфемерной. Естественно, имеется в виду не столько абсолютная длительность этой стадии, сколько глубина адаптации к наземным условиям. Особенно важно, был ли использовавшийся в воде движитель прямо и непосредственно использован на суше для получения воздушной тяги (рис. 1, *2*), или был функциональный перерыв, так что крыло как источник тяги возникло в определённом смысле заново, пусть и как гомолог органа тяги у водного предка (рис. 1, *3*).

Существует достаточно свидетельств гомологии, хотя бы неполной, между крылом насекомого и частью ноги его предка (см., например, Rasnitsyn, 1981). Предшественником крыла часто называют эпиподит, но это придаток коксы, который может соответствовать коксальному грифельку, а не крылу. Скорее речь может идти о преэпиподите. В любом случае в онтогенезе крыло всегда развивается из параноты, развитой уже у первичнобескрылых. Это не противоречит гипотезе происхождения крыла из части ноги предка, так как паранота вполне возможно включает и материал предковой ноги. Однако гипотеза не прерывавшейся подвижности преэпиподита — крыла (рис. 1, *2*) означает минимум трёхкратное независимое возникновение паранот птероторакса — у Archaeognatha, у Zygentoma и у предка всех птеригот, для которых известны личинки или нимфы. И это не последняя проблема: преэпиподит, хотя и подвижный, это дыхательный, а не локомоторный орган. Чтобы стать органом тяги, достаточной для более эффективного, чем с помощью ног, движения насекомого по поверхности воды, необ-

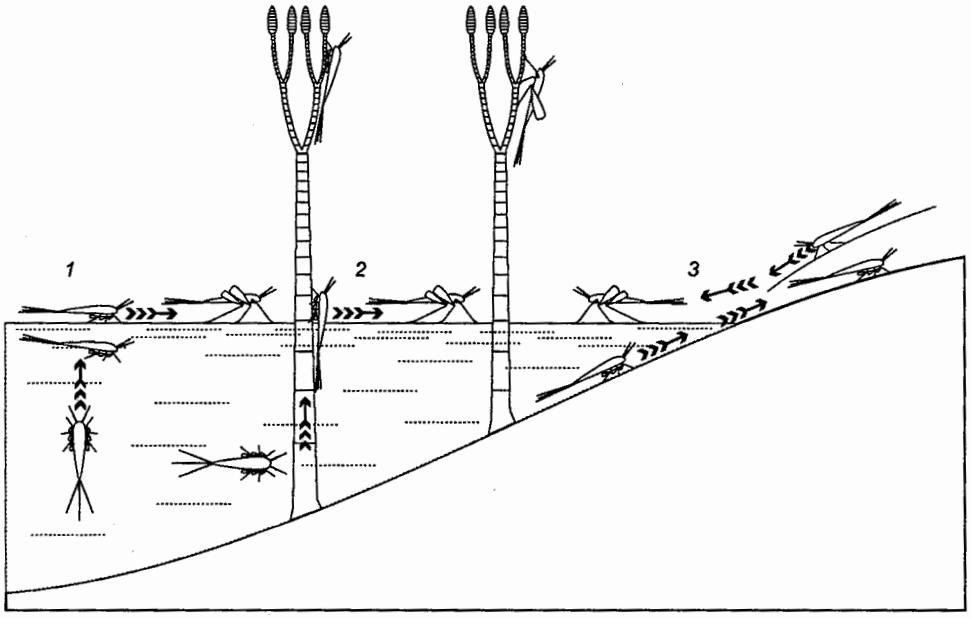


Рис. 1. Три возможных сценария происхождения полёта у насекомых через глиссирование (подробнее см. текст).

ходимо глубокое преобразование не только и не столько его самого, сколько всего сегмента. Не случайно глиссер, т. е. движимое пропеллером судно, мог быть построен только после того, как машина для производства воздушной тяги была создана и отработана на реальном летательном аппарате.

И это ещё не всё. Самый важный, на мой взгляд, вопрос — зачем предку крылатых насекомых (или первым крылатым) было переходить к эпиплейстонному существованию? Что там могло быть для них привлекательного? Я боюсь, не так много: может быть, пространство для брачных игр и/или путь от одного полупогружённого растения к другому. Эти растения могли служить убежищем или источником питания, например, в виде спор в спорангиях. Однако для достижения этих целей вполне достаточна энергетически более экономная локомоция водомерки. Что касается охоты и некрофагии, объекты этих форм деятельности, по-видимому, просто не существовали до того, как крылатые насекомые появились и стали обычны: донамюрская летопись свидетельствует об отсутствии достаточного количества потенциальной добычи на поверхности водоемов.

В те отдалённые времена водная поверхность не была и безопасным убежищем: хотя воздушных хищников не было, а эпиплейстонные могли быть представлены только многоножками и хелицеровыми, подводные хищники были обильны и опасны для эпиплейстона.

Последний важный аргумент даёт тафономия. Наиболее безопасные и благоприятные условия для эпиплейстонных насекомых — поверхность стоячих водоёмов, что благоприятно также и тафономически (Zherikhin, 2002a). Поэтому отсутствие соответствующих ископаемых в течение всего палеозоя представляет серьёзное указание на более позднее возникновение такого образа жизни (Zherikhin, 2002b).

Щербаков (Shcherbakov, 1999) модифицировал гипотезу, предположив, что глиссирование возникло в текучих водах как адаптация, компенсирующая снос водных стадий развития течением. Этот сценарий также не кажется вероятным, потому что снос течением измеряется километрами, и чтобы его компенсировать, глиссирование против течения (и ветра) на такие дистанции должно быть неправдоподобно эффективным.

Последняя альтернатива, также предложенная Щербаковым, представляет частичный возврат к гипотезе о возникновении крыла насекомого путем восстановление подвижного придатка ноги первичноводного предка насекомых, ранее включённого в состав параноты (Rasnitsyn, 1981). Это действительно снимает часть перечисленных выше проблем, но сохраняет большинство их и вводит новый, чисто гипотетический этап эволюции. Действительно, параноты — это наземная адаптация, поэтому предложенная гипотеза означает переход бескрылого амфибиотического предка насекомого от наземного образа жизни к эпиплейстонному. В стоячих водах такой переход маловероятен по тафономическим причинам (должны были остаться его палеонтологические следы, а их нет), а прямая инвазия в текучие воды, менее благоприятные для эпиплейстонного образа жизни, также достаточно проблематична.

Из сказанного следует, что древние первичнобескрылые насекомые, особенно посетители полуводных растений, регулярно переходили из воды в воздух сквозь поверхностную плёнку. Менее очевидно существование специализированных обитателей плёнки в те отдалённые времена, и ещё менее — что такой образ жизни мог дать начало глиссированию. Более правдоподобной кажется гипотеза, что глиссирование возникло из полёта, а не предшествовало ему.

Литература

Marden J.H. 1995. Flying lessons from a flightless insect // Natural History. Vol.104. No.2. P.4–8.

Marden J.H. 2001. The surface-skimming hypothesis for the evolution of insect flight // E. Krzeminska, W. Krzeminski (eds.). Fossil insects. Second International Congress on Palaeoentomology, 5–9 September, 2001, Kraków, Poland. Abstracts volume. Institute for Systematics and evolution of Animals, Polish Academy of Science, Kraków. P.42–43.

Marden J.H., Kramer M.G. 1994. Surface-skimming stoneflies: a possible intermediate stage in insect flight evolution // Science. Vol.266. P.427–430.

Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin // Journal of Morphology. Vol.168. P.331–338.

Ruffieux L., Elouard J.-M., Sartori M. 1998. Flightlessness in mayflies and its relevance to hypotheses on the origin of insect flight // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.265. P.2135–2140.

Shcherbakov D.E. 1999. Controversies over the insect origin revisited // Proceedings of the First Palaeoentomological Conference, Moscow 1998. Bratislava, AMBA projects. P.141–148.

Wootton R.J., Ellington C.P. 1991. Biomechanics and the origin of insect flight // J.M.V. Rayner, R.J. Wootton (eds.). Biomechanics and Evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge. P.99–112.

Wootton R.J., Kukalová-Peck J. 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta) // Biol. Rev. Vol.75. P.129–167.

Zherikhin V.V. 2002a. Pattern of insect burial and taxonomy // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke (eds.). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. P.17–63.

Zherikhin V.V. 2002b. Environments of insect origin and early evolution // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke (eds.). Dordrecht etc.: History of Insects. Kluwer Academic Publishers. P.332–335.

6. Популярные работы

6.1. История палеоэнтомологии и история насекомых

Существование науки об ископаемых насекомых вызовет у читателя, вероятно, только удивление и никаких ассоциаций, а между тем возраст палеоэнтомологии на фоне действительно молодых наук можно назвать даже почтенным: с появления двух статей с описанием массового палеоэнтомологического материала энтомологом из Галле Э. Гермаром (E.Th. Germar, 1786–1851 — фото *XII, 1*) прошло больше 150 лет, с публикации сводки по палеоэнтомологии первым профессиональным палеоэнтомологом А. Гандлиршем (Handlirsch, 1906–1908) — 82 года.

Дело, естественно, не в возрасте науки, а в том, что у палеоэнтомологии за плечами есть достижения, о которых стоит рассказать. Небезразлично и то, что в этой области наша страна, и в частности московская палеоэнтомологическая школа (основанная, правда, ленинградцем А.В. Мартыновым), занимает, бесспорно, лидирующее положение в мире уже почти три десятилетия, и серьёзных конкурентов пока не видно. И не удивительно: лаборатория членистоногих Палеонтологического института АН СССР — за всё время единственный коллектив палеоэнтомологов, все остальные исследователи ископаемых насекомых работали и работают поодиночке. О работах лаборатории и пойдет речь, но начну с истории самой нашей науки.

Фаунистическое направление

Ископаемые насекомые были известны человеку с древности (вспомним муху в янтаре), а первые научные названия они получили в 1776 г. Это были насекомые из четвертичных смол — копалов; более древних впервые поименовали с соблюдением признаваемых ныне правил номенклатуры существенно позже: третичных — в 1810, из балтийского янтаря — в 1813, мезозойских (в знаменитых юрских литографских известняках Зольнгофена) — в 1827 г.

Вначале, от Гермара до Гандлирша, ископаемых насекомых описывали преимущественно геологи и особенно палеоботаники как попутный экзотический материал. Учитывая чудовищное разнообразие насекомых (больше половины числа видов живых организмов) и сложность их идентификации даже по современному материалу, легко понять, что большинство описаний того времени не позволяет установить, чей остаток исследователь держал в руках.

Далее стали задавать тон профессионалы-одиночки, хотя геологи и палеоботаники тоже не прекращали своей деятельности во благо палеоэнтомологии. Профессионалов было немного, около десятка, но они определяли уровень исследований, к которому в большей или меньшей степени подтягивались как непрофессионалы, так и специалисты по разным группам современных насекомых (неонтологи), также начавшие все активней участвовать в изучении ископаемых.

Все профессионалы начинали как энтомологи-неонтологи. Уже первый из них, упоминавшийся Гандлирш (фото *XII, 2*), оставил весьма заметный след в развитии палеоэнтомологии и энтомологии в целом. Его сводки по ископаемым содержат полный каталог, а для палеозоя и мезозоя также описания и рисунки почти всех известных в то время находок. Одновременно он подготовил, помимо других своих трудов, обобщающие разделы по различным областям общей и частной энтомологии для широко известных своей фундаментальностью многотомных руководств по зоологии (В. Кюкента-

Расницын А.П. 1990. История палеоэнтомологии и история насекомых // Природа. № 6. С. 66–80.

ля) и энтомологии (Х. Шредера). Конечно, уровень описаний и изображений ископаемых в книгах Гандлирша нас уже часто не устраивает, но в те времена это был прочный фундамент новой науки, да и нынешнее поколение палеоэнтомологов не выпускает из рук его книг.

Вслед за Гандлиршем вымершими насекомыми всерьез занялись американец Т.Д.Э. Коккерел (T.D.A. Coccerell, 1866–1948), австралиец Р.Дж. Тильярд (R.J. Tillyard, 1881–1937 — фото *XII*, *4*)), наш соотечественник А.В. Мартынов (1879–1938) и последний из классиков, ныне здравствующий профессор Гарвардского университета Ф.М. Карпентер (F.M. Carpenter — фото *XIII*, *1*). Самым плодовитым из них был, бесспорно, Коккерел (фото *XII*, *3*), оставивший фантастическое число публикаций (3904), причём не только по палеоэнтомологии. Однако среди этого изобилия нет обобщений, а качество описаний невысоко.

Другие исследователи работали основательнее, и в 1930-х годах заметно выросло качество описаний и иллюстраций, появились новые обобщающие работы по палеонтологии и эволюции отдельных групп, а иногда и всего класса насекомых. Однако главным направлением палеоэнтомологических исследований оставалось, как и до Гандлирша, фаунистическое: описывались насекомые какого-либо района или отдельного местонахождения, и затем (или попутно) обсуждалось, что это даёт для понимания возраста отложений и условий того времени. Лишь во вторую очередь рассматривались вопросы эволюции насекомых. Такой подход вообще характерен для палеонтологии, особенно палеонтологии беспозвоночных, традиционно ориентированной на нужды геологии, для которой определение возраста и условий образования осадочных пород — одна из первейших обязанностей.

Фаунистическое направление поддерживалось также нехваткой материала для исследований: если имеющиеся коллекции были в основном описаны, то новые сборы из каждого конкретного местонахождения или их группы обрабатывались последовательно, по мере их поступления. Стратегия логичная, опробованная десятилетиями и поныне доминирующая в палеонтологии беспозвоночных и палеоботанике. Но в применении к насекомым её возможности ограничены из-за многообразия этой группы. Дело даже не в том, что невозможно хорошо описать все группы ископаемых насекомых, что нужно ограничиться, скажем, одним отрядом (прямокрылые ли, т. е. кузнечики со сверчками и кобылками, стрекозы ли, бабочки, жуки, и т. д.) или ещё более мелкими группами — подотрядами, семействами — в разных случаях по-разному. Прежде всего, нужно собрать побольше материала по какой-либо группе и хорошо разобраться в нём, выявить естественные группировки, отношения между ними и связи с гораздо лучше известными современными насекомыми. Сравнение ископаемых и современных насекомых задаёт уровень анализа — чем теснее связи, тем тоньше должен быть анализ и богаче арсенал используемых признаков. Именно поэтому большинство профессионалов-одиночек охотнее работали с древними, палеозойскими фаунами, наименее сходными с современными (около половины палеозойских отрядов насекомых и практически все семейства вымерли). Исключением был Коккерел, предпочитавший описывать молодых, кайнозойских насекомых; естественно, в своих описаниях он часто ошибался, несмотря на хорошее знание насекомых. Назревала необходимость специализации палеоэнтомологов.

"Узкая" специализация

Что универсализм в палеоэнтомологии нерационален, по-настоящему понял, видимо, только самый глубокий из исследователей-одиночек, А.В. Мартынов (фото *XIII*, *2*). Признанный специалист по современным насекомым — ручейникам и по ракамбокоплавам, автор быстро завоевавших мировое признание (и сохранявших его мини-

мум полвека) новой классификации насекомых и схемы их эволюции, он пришёл в палеоэнтомологию в середине 1920-х годов, чтобы проверить и уточнить свои схемы. Он настолько глубоко оценил ситуацию, что уже через десять лет, лишь только появилась возможность основать палеоэнтомологическую лабораторию, бросил всё — любимый Ленинград, любимый Зоологический институт — и уже немолодым человеком (далеко за пятьдесят) переехал в Москву, чтобы в Палеонтологическом институте АН СССР принять лабораторию, вначале состоявшую, смешно сказать, из него и лаборантки Е.Э. Беккер-Мигдисовой (специалиста по цикадам и близким группам насекомых), в дальнейшем ставшей одним из ведущих сотрудников лаборатории.

Основав новую лабораторию как коллектив профессионалов — специалистов по разным группам ископаемых насекомых, Мартынов фактически положил начало этапу углублённого биологического анализа материала. На большее ему не было оставлено времени, и после его смерти 29 января 1938 г. первый и поныне единственный коллектив в течение 40 лет развивался и работал под руководством Б.Б. Родендорфа (фото *XIII*, *3*). Вначале коллектив был мал — всего три человека (третьей стала вдова Мартынова, специалист по сетчатокрылым и близким группам насекомых, О.М. Мартынова). И хотя с самого начала лаборатория вела сборы и обработку материала (в военное время — в условиях, порой требовавших подлинного героизма), преимущества коллективной работы стали проявляться лишь после войны, усиливаясь по мере количественного роста лаборатории. В 1955 г. в лабораторию пришел А.Г. Шаров (1922–1973), специалист по прямокрылым насекомым и родственным им группам (фото *XIII*, *4*). Дальнейший и притом солидный прирост начался с 1959 г., но в 1967 он закончился. В лаборатории было 12 палеоэнтомологов (сегодня их десять).

Чем располагала палеоэнтомология, что было в её багаже и активе? Прежде всего — 13 тыс. описанных (преимущественно плохо) видов ископаемых насекомых разного возраста и географического происхождения. Были выявлены наиболее характерные черты последовательных фаун, по которым оценивался и уточнялся геологический возраст вмещающих отложений (правда, чаще с небольшой детальностью). Было сделано довольно много палеоэкологических реконструкций, разработана и получила признание схема классификации и эволюции насекомых. В общем, усилиями непрофессионалов и профессионалов-универсалов сделано было немало. Но не хватало высококачественных описаний и изображений (рисунок в палеоэнтомологии обычно несёт больше информации, чем описание), сведений о насекомых некоторых возрастов (раннего карбона, триаса, мела) и регионов (Африки, Южной Америки, почти всей Азии), а также надёжных реконструкций истории отдельных групп насекомых.

Восполнение этих пробелов и стало основной задачей палеоэнтомологов лаборатории в 1945–1980 гг. Конечно, выполнить её целиком не удалось и нескоро удастся, но многое сделано. Специализация по различным отрядам насекомых позволила реконструировать (с разной детальностью) историю некоторых из них. Но ещё больше групп остались необработанными, а некоторые из сделанных ревизий уже устарели и требуют пересмотра. Эта работа идёт медленно, но иначе и не может быть, пока число палеоэнтомологов меньше числа даже крупных отрядов насекомых.

За этот период собраны большие коллекции из перми Кузбасса и Приуралья, верхнего триаса Ферганы, нижней юры и мела разных районов Азии; в монографиях описаны фауны насекомых из отдельных местонахождений и их комплексов (особого упоминания достойна обработка силами четырёх специалистов обширного комплекса палеозойских насекомых Кузбасса — Родендорф и др., 1961). Большое значение для развития нашей науки имели две крупные сводки по палеоэнтомологии. В одной из них сведены краткие описания и изображения родов ископаемых насекомых, найденных на территории СССР (Насекомые ..., 1962; аналогичную сводку, но уже в мировом масш-

табе, давно готовит Ф.М. Карпентер; по имеющимся сведениям, она вот-вот должна появиться [опубликована в 1992 г.]). Во второй сводке приводятся очерки по истории отрядов насекомых и анализируется изменение той роли, которую они играли в наземных и пресноводных экосистемах прошлого (Историческое развитие..., 1980).

Биоценозы, сообщества, экосистемы

Направления исследований, характерные для последнего периода развития палеоэнтомологии, не потеряли и не скоро потеряют свою актуальность. И всё же со временем стали возникать некоторые новые тенденции, прежде всего в московском коллективе палеоэнтомологов. В связи с чем это происходит? Во-первых, нас слишком мало, чтобы охватить всё разнообразие ископаемых насекомых с нужной детальностью, а на дальнейший рост лаборатории современная кадровая политика Академии надежд не оставляет. Мы пытаемся восполнять недостаток кадров, привлекая энтомологов-неонтологов к описанию ископаемого материала, но даже при хороших результатах существующие проблемы решить этим не можем.

Во-вторых, надёжно обоснованная реконструкция истории даже какой-либо одной избранной группы насекомых трудна из-за пробелов в палеонтологической летописи, которые заполняются недостаточно быстро из-за той же нехватки кадров. Требования к детальности и надёжности палеонтологического фундамента реконструкций постоянно растут (естественно стремление каждую новую работу сделать лучше, чем предыдущие), а возможностей удовлетворить эти претензии не хватает, что приводит нас к неудовлетворённости.

И около 15 лет назад мы решили заняться эволюционно-биоценотической тематикой, тем более что при подготовке "Исторического развития класса насекомых" стали ясны перспективы палеоэкологических реконструкций на материале насекомых. Здесь главное преимущество — материал у нас в руках, и мы вольны выбирать объект реконструкции. Но и трудности велики — надо обработать лабораторные коллекции и составить обзоры, а нередко провести и первичную таксономическую обработку сопутствующих групп животных и растений. Тем не менее выбранная тематика стала основным направлением исследований лаборатории, хотя сохранились, правда, в меньшем объёме, работы по истории отдельных групп насекомых. На сегодня завершены три такие палеобиоценологические реконструкции: для небольшого комплекса ископаемых из отложений озера, существовавшего в начале раннего мела на юго-востоке Монголии (Раннемеловое озеро ..., 1980); обширного комплекса ископаемых из пресноводных отложений трёх последовательных уровней юры с территории от Караганды на западе до Амура на востоке и Западной Монголии на юге (Юрские континентальные ..., 1985); промежуточная по материалу реконструкция экосистем раннемелового озера и окружающей его суши на территории современной Западной Монголии (Насекомые в раннемеловых ..., 1986). Сейчас готовится четвёртая работа по юрским и раннемеловым экосистемам Восточного Забайкалья [проект до конца не доведён, опубликовано только описание насекомых: Позднемезозойские..., 1990 — *Прим. автора*].

Чем же мы сейчас располагаем? Прежде всего, знаем, хотя бы в общих чертах, состав насекомых по последовательным этапам геологической истории и способы определять возраст соответствующих отложений — конечно, с разной точностью в зависимости от уровня изученности стратиграфии и энтомофауны данного возраста и региона. Эта роль насекомых очень существенна, поскольку кроме них в континентальных отложениях чаще всего встречаются растения, моллюски и ракообразные, которые эволюционируют сравнительно медленно и редко допускают дробное расчленение разреза. К тому же, как выяснилось в наших работах, эволюционно обусловленные изменения в составе ископаемых комплексов часто оказываются похожими на изменения, про-

исходившие за счёт экологических преобразований. Чтобы их не спутать, а такие ошибки дорого обходятся геологии, отложения нужно сопоставлять, опираясь на группы организмов, наиболее разнообразные по своей экологии. Легко понять, что в этом отношении насекомые вне конкуренции. Накоплен также опыт экологических реконструкций по насекомым, широко используемый для датировки отложений, в палеобиоценологических построениях и для восстановления истории отдельных групп.

Разработана новая схема эволюции и классификации всего класса насекомых (рис. 1). По этой схеме, насекомые приобрели крылья, приспосабливаясь к питанию содержимым генеративных органов (макро- и микроспорангиев) древних растений (рис. 2, фото *XIV*, *1–2*). Затем часть насекомых ушла в укрытия и дала начало инфраклассу гриллоновых (бывшие полинеоптеры: тараканы (фото *XIV*, *3*), термиты, прямокрылые, веснянки и близкие к ним группы). Другие стали развиваться в воде, утратили, подобно гриллоновым, тесную связь с живыми растениями и потеряли способность складывать крылья домиком на спине (подёнки и стрекозы). Третьи же продолжали питаться растительными соками, и у некоторых из них (полужесткокрылые, т. е. клопы, цикады и близкие группы, и независимо от них древние палеодиктиоптеры и их вымершие родичи) развился колющий хоботок — орудие высасывания содержимого сначала спорангиев, а затем (у большинства полужесткокрылых) и вегетативных тканей растения (фото *XIV*, *3–5*). Иная форма связи с растениями была, по-видимому, характерна для предков насекомых с полным превращением (фото *XIV*, *6–8*). Развитие внутри стробила-шишки могло стать причиной возникновения характерного для них удивительного способа развития,

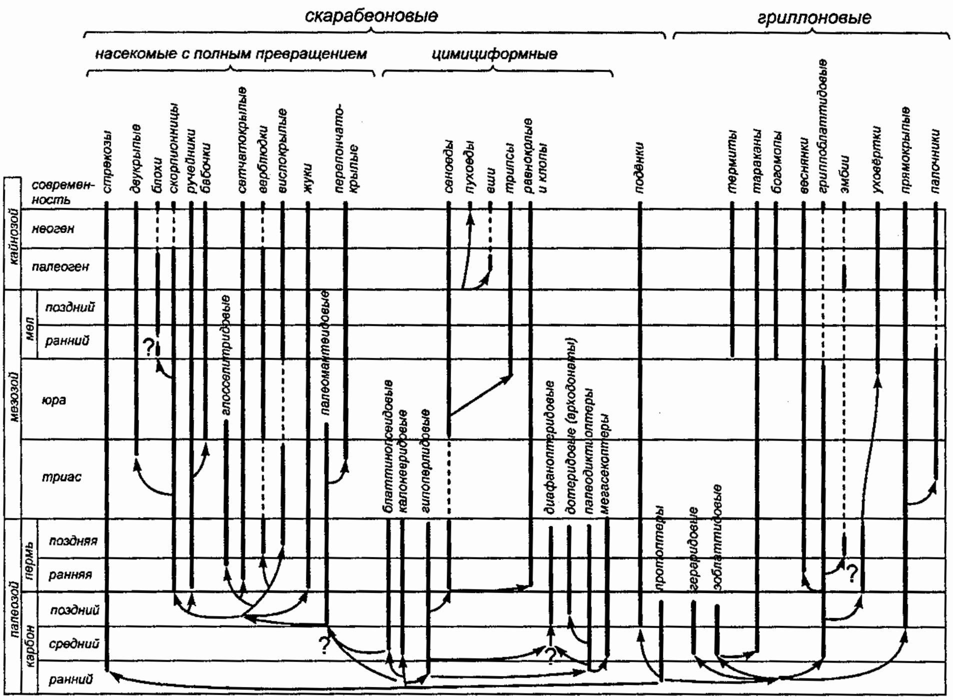


Рис. 1. Палеонтологическая история и родственные связи насекомых (на уровне отрядов). Стрелками указаны родственные отношения, но не время возникновения отрядов. “?” означает либо спорные версии родственных связей, либо предположительную принадлежность находок к соответствующему отряду. Крылатые насекомые произошли от древних щетинохвосток.

в котором чередуются резко разграниченные стадии, каждая со своими специфическими функциями: личинка питается и растёт, взрослое насекомое размножается и расселяется, а их разделяют покоящиеся стадии яйца и куколки, на которых и происходит собственно развитие. По этой схеме подкласс крылатых насекомых разделён на инфраклассы гриллоновых, стрекозообразных и скарабеоновых, последний на когорты, а те уже делятся на надотряды и отряды.

Наконец, палеоэнтомологи лаборатории активно участвовали и участвуют в развитии общебиологических концепций. Эта сторона деятельности могла бы составить предмет особого разговора, а здесь лишь сошлюсь на некоторые публикации (Жерихин, 1979, 1987; Пономаренко, 1984; Расницын, 1987, 1988).

История развития насекомых

Теперь попробую проиллюстрировать нынешний стиль исследований московской палеоэнтомологической школы рядом картин из истории насекомых, как она вырисовывается из результатов наших работ. Речь пойдет преимущественно об экологическом и биоценотическом аспектах эволюции и будет больше касаться водных насекомых, чем наземных. Дело в том, что ископаемые остатки насекомых происходят по

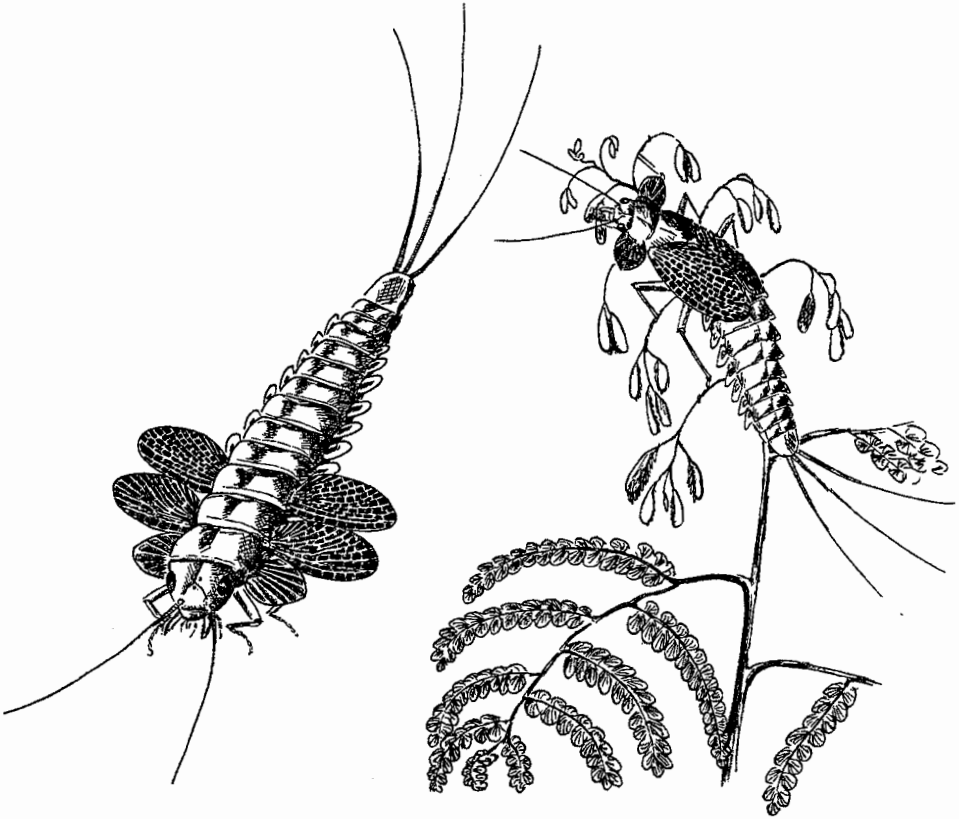


Рис. 2. Вероятно, такое насекомое с подвижными боковыми придатками, превратившимися в короткие крылышки, было переходной формой между бескрылыми чешуйницами и настоящими крылатыми насекомыми. Зачатки крыльев, видимо помогали спасаться от хищных многоножек, пауков и их сородичей, позволяли сокращать путь при кормлении спорангиями голосеменных растений, удерживали от падения. Здесь и далее реконструкции А.Г. Пономаренко.

большей части из озёрных отложений; второй важный их источник — ископаемые смолы, но они, как правило, молоды (датируются в основном поздним мелом и кайнозоем).

О происхождении класса насекомых палеонтология пока не говорит ничего определённого. Из девона достоверно известны лишь ногохвостки, которые скорее являются шестиногими многоножками, чем насекомыми. Другие девонские находки слишком фрагментарны, а потому их идентификация ненадёжна. Первые настоящие насекомые (фото *XV*, *1–3*)найдены лишь в отложениях конца раннего карбона, где они встречаются редко, но уже представлены настоящими крылатыми насекомыми, принадлежащими по крайней мере трём не очень близко родственным отрядам — стрекозам, палеодиктиоптерам (рис. 3) и протоптерам. Лишь первые из них дожили доныне, два других отряда вымерли в палеозое. Это явно не самое начало истории подкласса крылатых насекомых, не говоря уже о всём классе.

В среднем и позднем карбоне появляется ещё около десятка отрядов, из которых ныне существуют только четыре — подёнки, тараканы, прямокрылые и гриллоблаттидовые (последние — в виде реликтов). Водных насекомых в карбоне, видимо, не было или почти не было — карбоновые стрекозы, как и пермские, вероятно, развивались на суше. В пермское время, когда некоторые из самых архаичных отрядов уже исчезли (протоптеры) и появились многие группы, характерные для современной фауны (равнокрылые, жуки, сетчатокрылые, верблюдки, вислокрылые, скорпионницы, ручейники, веснянки), водные насекомые всё ещё были немногочисленны, хотя встречались регулярно. Бедность пресноводной фауны (не только насекомых), возможно, была связана с редкостью устойчивых пресных водоёмов, прежде всего озёр. Растительный покров, способный противостоять эрозии, все ещё отсутствовал, и рельеф суши в значительной мере сводился к двум крайностям — плоской равнине, широко заливаемой после дождей, и горам, где только и были постоянные водотоки, но было мало озёр — основных мест захоронения насекомых. К тому же осадки горных озёр обычно недолговечны и легко разрушаются.

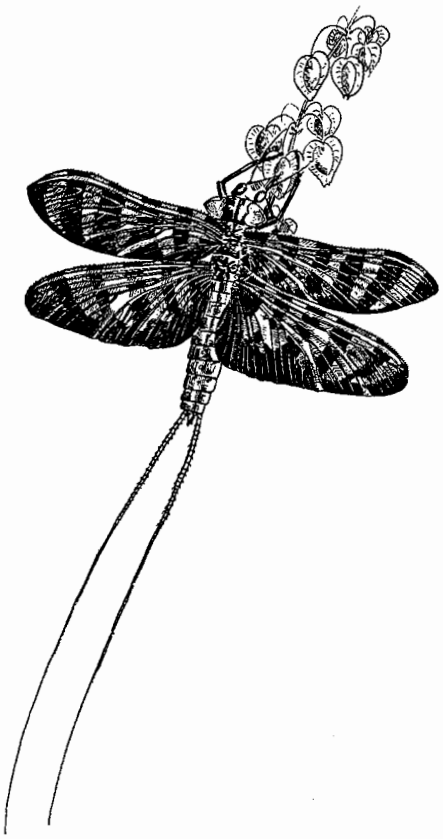


Рис. 3. Палеодиктиоптера — шестикрылое насекомое — уже имела настоящий колющий хоботок и могла высасывать жидкое содержимое молодых семезачатков.

Ранний и средний триас — обширный пробел в палеоэнтомологической летописи. В позднем триасе многих отрядов, существовавших в перми, уже нет, другие становятся более редкими и менее разнообразными. Основу фауны составляли представители отрядов, характерных для современного периода — полужесткокрылые, жуки, сетчатокрылые, скорпионницы, стрекозы, тараканы, прямокрылые. Появились такие типичные для нашего времени группы, как двукрылые и перепончатокрылые; по существу, кроме паразитов теплокровных (вшей, пухоедов, блох), чьи

возможные родичи появляются только в конце юры и в мелу (фото *XVI, 1–2*) не было только бабочек и уховёрток, возникших чуть позже, в начале юрского периода, и термитов с богомолами, известных с раннего мела. Заметную часть довольно разнообразной энтомофауны позднего триаса составляют обитатели текучих вод (точнее, группы, личинки которых развивались в ручьях и реках, а взрослые летали и могли захорониться в озёрных или прибрежных морских отложениях, где мы их и находим). Однако есть и озёрные формы, причём состав их близок к своеобразной юрской озёрной фауне.

В юрских озёрах фауна была очень богатой, но, в отличие от кайнозойской, в ней доминировали насекомые тех групп, которые ныне живут лишь в реках и ручьях (фото *XVI, 3*), а озёра населяют только холодноводные (горные, тундровые и провальные — типа Байкала). В юре же (и позднем триасе) эти оксифильные (требовательные к кислороду) насекомые заселяли явно мелкие тепловодные озёра, но лишь до появления покрытосеменных растений. С середины мела и доныне из-за обильного и быстро разлагающегося опада в тепловодных озёрах стала быстро расти бактериальная флора, перехватывающая растворённый в воде кислород. Таким образом, в триасе и юре существовал особый, вымерший тип озёрных сообществ, который мы предложили назвать сообществом гипотрофного водоёма. Современные водоёмы делятся, грубо говоря, на олиготрофные (бедные биогенами), эвтрофные (богатые биогенами) и дистрофные (в них биогены поступают, но из-за своеобразной химической среды, создаваемой сфагновыми мхами, переходят в неактивное состояние). В вымершие же, гипотрофные, водоёмы биогены, видимо, поступали уже в составе трудно поддающихся разложению остатков голосеменных и споровых растений.

Кроме гипотрофных в юре были олиготрофные горные озёра, богатые насекомыми и другими беспозвоночными. Вероятно, были и дистрофные (сфагновые мхи известны с перми), но их обитатели неизвестны. Типично эвтрофных озёр в юре (и в раннем мелу), скорее всего, не было, ибо их возникновение связано с эвтрофикацией за счёт опада покрытосеменных растений.

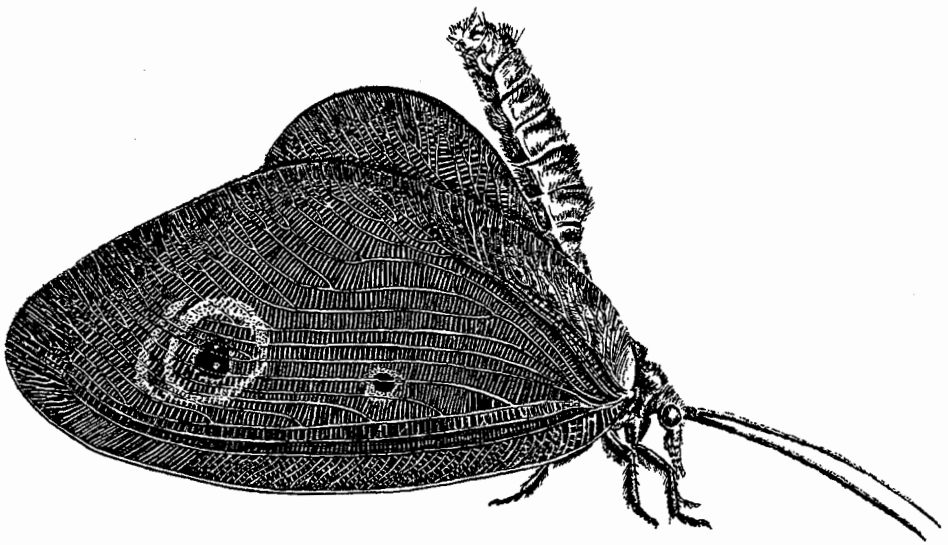


Рис. 4. Каллиграмма — сетчатокрылое насекомое, похожее на бабочку и внешне, и образом жизни. На реконструкции каллиграмма, воспроизведенная с отпечатка, изображена в позе привлечения брачного партнера.

Состав насекомых в юрское время (на уровне отрядов) был уже довольно похож на современный (если не учитывать, что бабочки в юре были крайне редки, перепончатокрылые играли сравнительно скр омную, а скорпионницы и сетчатокрылые (рис. 4), наоборот, значительно более важную роль, чем сейчас). Однако на более низких таксономических уровнях различия были гораздо существеннее, поскольку доныне сохранились только треть юрских семейств, считанное число родов, и не дожил ни один вид.

В раннем мелу продолжалось обновление энтомофауны, увеличилось её сходство с современной. Однако это изменение было ординарным, не более резким, чем, например, на границе триаса и юры. Правда, озёрная фауна изменилась, по-видимому, больше, чем энтомофауна в целом. Появился и широко распространился, по крайней в Центральной Азии (Забайкалье, Монголия, Китай), своеобразный тип сообщества, наиболее характерный для обширных плоских озёр. Наиболее строгих оксифилов (веснянок), доминировавших в юрских гипотрофных и олиготрофных озёрах, в плоских озёрах почти не было. Основная часть насекомых в таких сообществах населяла толщу и поверхность воды, причём приспособления к активному плаванию были хорошо развиты даже в группах, которым это в общем не свойственно (личинки подёнок и стрекоз — рис. 3). В то же время резко обеднился бентос, бывший богатым в юре, его место заняли в основном впервые широко распространившиеся здесь высшие (фриганеиновые) ручейники. Их личинки способны строить переносные домики из "подручного" материала, которые мы находим в ископаемом состоянии. Интересно, что в течение раннего мела закономерно, за семь последовательных этапов, совершенствовалась конструкция домика (фото *XVI, 4–7*) — едва ли не первый палеонтологически подтверждённый пример эволюции сложной формы поведения и одновременно перспективный инструмент для расчленения и корреляции отложений (Сукачёва, 1980).

Одновременно с этими своеобразными сообществами, не имевшими аналогов ни в более древние, ни в более поздние периоды, в раннем мелу сохранялись (например, на юге Австралии) озёрные сообщества оксифильных организмов. Набором жизненных форм эти сообщества похожи на биоценозы юрских озёр (Jell, Duncan, 1986), неясно только, были ли они обитателями олиготрофных или гипотрофных озёр. Рубеж раннего и позднего мела отмечен глобальным кризисом наземных и пресноводных биоценозов (Жерихин, 1978). Принципиальное значение этой границы впервые поняли палеоботаники и даже приняли деление позднего этапа истории Земли на мезофит и кайнофит (взамен мезозоя и кайнозоя) с границей в конце раннего мела. Однако выяснилось, что эти понятия отражают различие в характере эволюции не растений и животных, а населения континентов и морей. Это справедливо и для позвоночных (включая динозавров, претерпевших радикальную смену в середине мела), но лучше всего выявляется на насекомых, разнообразие которых допускает более надежные подсчёты. Анализ событий этого времени позволяет выделить последовательные фазы кризиса (рис. 6) — подготовительную (конец юры – начало мела, когда темп вымирания растёт, но ещё не достигает темпа появления новых семейств), парадоксальную (середина – вторая половина раннего мела; замедляется вымирание, но ещё сильнее — появление, так что общий баланс смен становится отрицательным), драматическую (конец раннего – начало позднего мела; массовое вымирание и возникновение семейств) и, наконец, фазу успокоения (конец позднего мела – первая половина палеогена, когда постепенно снижаются темпы изменений: вымирание семейств довольно быстро, к олигоцену, прекращается, а новые семейства продолжают возникать). В результате кризиса (Меловой биоценотический ..., 1988: 191–215; Расницын, 1989) состав насекомых обновился, на уровне семейств энтомофауна обрела кайнозойский облик уже в начале позднего мела, так что изменения на границе мела и палеогена оказались сравнительно небольшими.

По мнению В.В. Жерихина, кризис был вызван появлением покрытосеменных растений, оказавшихся более сильными конкурентами голосеменных в борьбе за свободные участки земли. Этим они смогли заблокировать первые стадии сукцессии мезофитных сообществ и "опрокинуть" их. Здесь не всё до конца ясно, поскольку в подго-

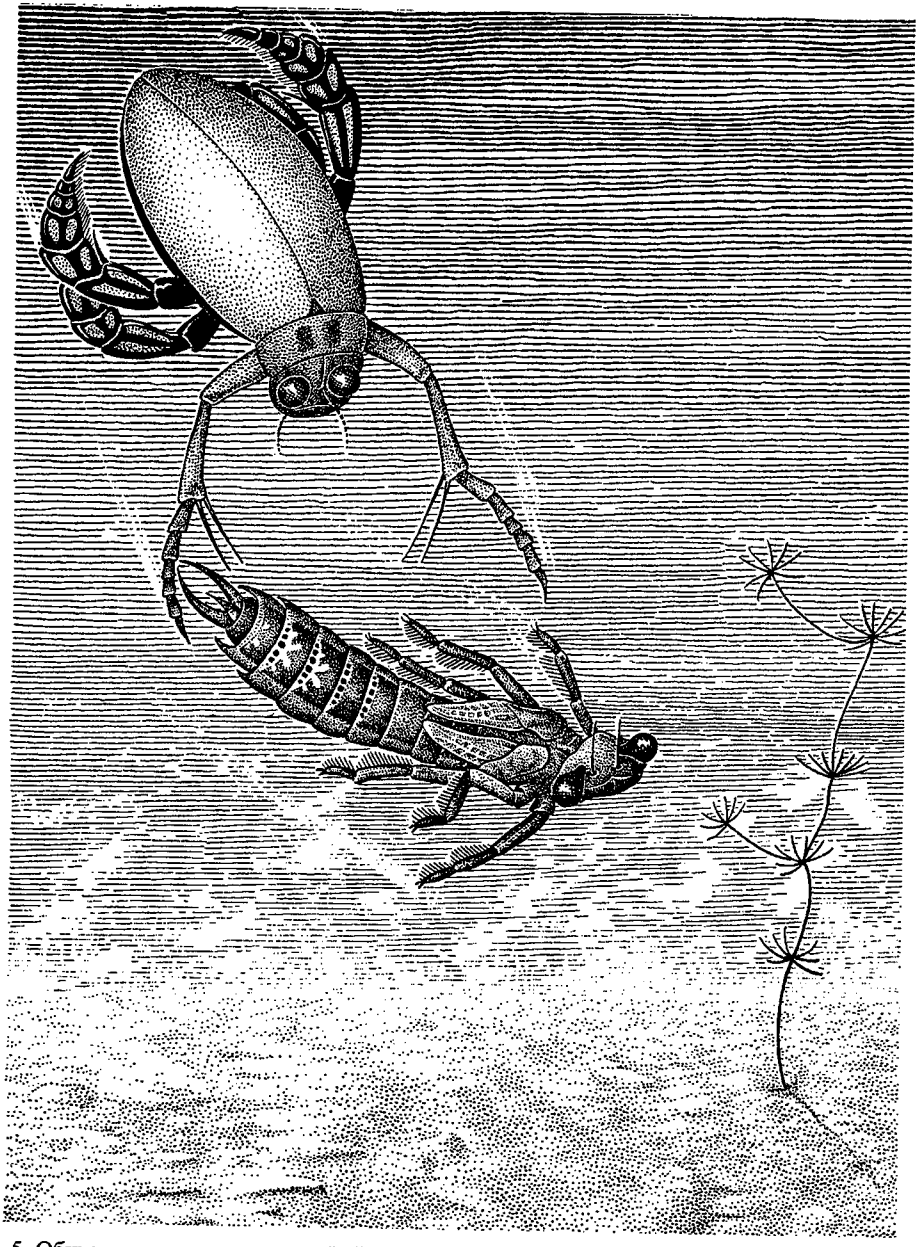


Рис. 5. Обитатели раннемеловых озёр Центральной Азии: четырёхглазый плавунец коптоклава (нижняя пара глаз не видна) преследует не менее опасного хищника — личинку стрекозы (рис. В.И. Дорофеева по эскизу А.Г. Пономаренко).

товительный этап мелового кризиса, видимо, не было покрытосеменных. Однако в пользу выдвинутой гипотезы свидетельствует, вероятно, и исчезновение из палеонтологической летописи с начала позднего мела и почти до конца палеогена едва ли не всех обитавших в озёрах насекомых и ракообразных. Это исчезновение трудно объяснить иначе, как эвтрофирующим действием на водоёмы опада покрытосеменных растений. Новое заселение озёр насекомыми и ракообразными в олигоцене естественно объясняется резким изменением условий в озёрах и улучшением их кислородного режима за счёт распространения зарослей водных макрофитов. Возможно, и состав морской биоты в середине мела менялся из-за процессов, протекающих на континентах, и вот почему. Покрытосеменные растения — гораздо более мощный противоэрозионный фактор, чем споровые и голосеменные, и их расселение должно было заметно сократить поступление в море мелкого взвешенного терригенного материала и тем повлиять на режим морей. Не исключено даже, хотя ещё и не подтверждено сколько-нибудь надёжно, что и катастрофическая смена морской биоты на границе мела и палеогена в той или иной мере обусловлена эвтрофикацией океана — конечно, сильно запоздавшей из-за огромного объёма океанических вод, изменение состава которых требует немало времени. Во всяком случае, модные сейчас гипотезы, связывающие катастрофические вымирания на границе мела — палеогена и на других рубежах с падением на Землю крупных небесных тел, представляются сомнительными. Трудно представить такой ударный фактор, который избирательно уничтожил бы бóльшую часть

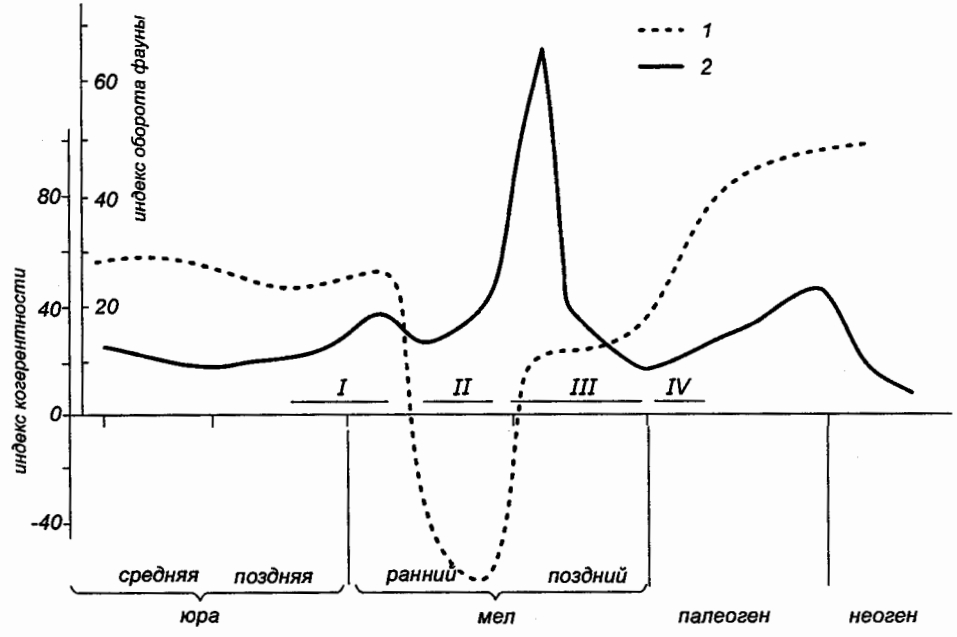


Рис. 6. Динамика биоценотического кризиса суши и пресных вод по материалам палеоэнтомологии (римскими цифрами обозначены фазы кризиса). Кривая *1* отражает баланс между возникновением новых семейств насекомых и их вымиранием: в подготовительной фазе (*I*) новых семейств появлялось больше, чем вымирало старых; в парадоксальной (*II*) — семейства только исчезали; в драматической (*III*) и особенно в фазе успокоения (*IV*) — семейств снова возникало больше, чем вымирало. Кривая *2* характеризует темп изменений (единичный акт — появление или вымирание одного семейства).

обитателей моря и почти не затронул бы сушу. Легче поверить, что просто был достигнут пороговый уровень эвтрофикации океана, превышающий компенсаторные возможности океанических сообществ.

Такими нам рисуются в самых общих чертах палеозойский и мезозойский этапы истории насекомых в сообществах суши и пресных вод. В этой картине ещё много пробелов, а вероятно, и прямых ошибок. Но работа продолжается, и мы надеемся, что сумеем узнать и рассказать ещё много нового.

Литература

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. 198 с.

Жерихин В.В. 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Н.Н. Смирнов (ред.). Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С.113–132.

Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С.3–12.

Историческое развитие класса насекомых. 1980. / Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын (ред.). / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. 256 с.

Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. 1988. // А.Г. Пономаренко (ред.). М. 236 с.

Насекомые. 1962. / Е.Е. Айзенберг, Е.Э. Беккер-Мигдисова, В.Н. Вишнякова, А.С. Данилевский, О.М. Мартынова, Б.Б. Родендорф, А.Г. Шаров, О.А. Чернова // Б.Б. Родендорф (ред.). Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: изд-во АН СССР. С.29–374.

Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. 1986. / А.П. Расницын (ред.). / Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции. Т.28. М. 214 с.

Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. 1990. / А.П. Расницын (ред.). / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.239. 223 с.

Пономаренко А.Г. 1984. Эволюция экосистем, основные события // Палеонтология. Секция С.02. Доклады. Т.2. 27-й Международный геологический конгресс. М. С.71–74.

Раннемеловое озеро Манлай. 1980. // Н.С. Калугина (ред.). / Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. эксп. Т.13. М. 93 с.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М. С.46–64.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т.1. С.480–497.

Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Б.С. Соколов (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука. С.35–40.

Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. 1961. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.85. 705 с.

Сукачева И.Д. 1980. Эволюция строительного поведения личинок ручейников (Trichoptera) // Журн. общ. биол. Т.44. № 3. С.157–469.

Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. 1985. // А.П. Расницын (ред.). / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.213. М. 200 с.

Handlirsch A. 1906–1908.Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig. 1430 S.

Jell P.A., Duncan P.M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria // P.A. Jell, J. Roberts (eds.). Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria / Mem. Ass. Australias. Palaeontos. Vol.3. P.111–205.

6.2. Систематика, филогения, кладистика

Отсчитывающая третий век своей истории систематика в последние десятилетия вступила в новую полосу споров в связи с появлением направления, разработанного немецким энтомологом-эволюционистом В. Геннигом (Hennig, 1950). Это направление, названное кладистикой и претендующее на роль более совершенной систематики, чем традиционная, приобрело популярность на Западе, её приверженцы множатся и у нас в стране. К систематике кладисты и традиционалисты подходят по-разному, поэтому полезно ещё раз определиться и уяснить, что такое систематика вообще; какие цели она перед собой ставит, как и какие задачи решает, а также какое место в ней занимает кладистика. Сначала о систематике в целом.

Что такое биологическая систематика

Систематику обычно определяют как науку о разнообразии организмов. Система представляет собой итог распределения описанных объектов в соответствии с теоретическими представлениями о порядке. Под систематикой часто подразумевают только классификацию и её правила, в действительности же классификация — всего лишь приём и орудие, живой язык систематики и косвенно выраженный её итог.

Со времён К. Линнея индивидуальные единицы классификации — таксономические группы, или таксоны (тогда они так ещё не назывались), объединяются в систему по пирамидально-иерархическому принципу. Такая иерархия имеет определенное фиксированное число основных рангов (вид, род, семейство, отряд или порядок, тип или филум, царство), элементарный таксон — отдельный вид. Чем выше ранг, тем меньше в нём таксонов соответствующего ранга. Царств насчитывают от двух до четырех (например, дробянки, или прокариоты, грибы, растения, животные), как правило, каждое состоит из некоторого количества типов, тип объединяет классы и т. д. — до видов. Существуют также таксоны, содержащие только один таксон более низкого ранга, скажем, семейство селевиниевых состоит из единственного вида селевинии (*Selevinia betpakdalensis*).

Не вдаваясь в детали, можно сказать, что первый принцип обособления таксона в традиционной классификации — объединение организмов по сходству — был выработан на заре развития научной систематики, в XVIII в., и связан с именем Линнея. Тогда классификация воспринималась как отражение гармонии, созданной волей Творца. Второй принцип — единство происхождения (монофилия) входящих в таксон видов — сформулирован Ч. Дарвином через 100 с лишним лет после Линнея и получил признание, когда одержали победу дарвиновские идеи эволюционного развития путем дивергенции. Разгадка замысла Творца сменилась разгадкой хода филогенеза — исторического развития организмов. Замысел Творца оказался филогенией — конкретным описанием филогенеза. Классификация перестала быть равной систематике, стала только её рабочим орудием.

Для эволюционистов классификация освящена филогенией, в идеале поверяется ею. На практике же построение системы идёт впереди филогении, создает ей фундамент. Если обнаруживаются новые, прежде неизвестные объекты классификации, они должны быть тотчас же в неё включены. К филогении отношение совершенно другое — её выяснение не числится в первостепенных задачах. При обособлении таксонов систематик-эволюционист в наше время исходит из того, что таксон, выделенный по сходству составляющих единиц и более или менее полному совпадению многих учтённых признаков

Емельянов А.Ф., Расницын А.П. 1991. Систематика, филогения, кладистика // Природа. № 7. С.26–37.

(так называемый политетический подход), окажется естественным, т. е. монофилетическим: случайное совпадение многих признаков у неродственных форм маловероятно, но легко объяснимо унаследованием от общего непосредственного предка.

Сам по себе политетический подход к выделению таксонов не требует от его сторонников быть эволюционистами, но каждому эволюционисту ясно, что добросовестное его применение не может не привести к результатам, полезным для построения естественной системы, т. е. системы, в которой обоснована монофилетичность всех таксонов. В додарвиновское время естественная система и естественные группировки понимались как воплощение божественной гармонии, эволюционное учение без коренной ломки влило новое содержание в старое понятие и дало более рациональные критерии естественности.

Традиционная биологическая систематика тотальна, т. е. требует учёта и определения места всякому обнаруженному виду; она провизорна — не допускает, а предписывает создание временных, выделенных по единичным признакам и потому заведомо несовершенных таксонов, пока нет возможности их улучшить, открыта для совершенствования; демократична, так как совершенствуется благодаря конкуренции вариантов перед судом сообщества систематиков. Лучше обоснованные варианты имеют больше шансов получить признание не сегодня, так завтра. На "языке" таксонов, пусть вначале и очень несовершенном, специалисты могут объясняться и, помимо прочего, вырабатывать пути совершенствования системы.

Хотя биологическое разнообразие возникло в результате филогенеза, классификация, описывающая органический мир, не может отразить филогенез во всей его полноте. Отношения таксонов определяются их соподчинением, объёмом и рангом. Рангом оценивается уровень различия таксонов, а они объединяются по степени сходства включаемых видов — эти взаимообусловленные мерки выбраны и определены систематиками по традиции и взаимной договоренности, они не остаются неизменными и не поддаются точному определению. Только виды в принципе могут быть определены объективно и однозначно, хотя и здесь есть свои сложности. Даже исчерпывающее знание филогенеза едва ли позволит выбрать единственную наилучшую классификацию, но есть основания полагать, что характер эволюционных процессов поможет найти достаточно узкие рамки оптимальных вариантов системы.

На мыслимом пути совершенствования классификации многое ещё не сделано, а кое-что пока даже недостижимо. Препятствия для повышения объективности и точности таксономических выводов вызваны сложностью биологических объектов и принципиально нешаблонным, творческим характером самой эволюции, крайне затрудняющим отыскание строгих и единых, т. е. годных на все случаи, оценок её результатов. Перечень признаков, по которым можно было бы определить ранг и объём таксонов, выработанный на какой-либо группе, практически не поддаётся сколько-нибудь значительной экстраполяции на соседние группы любого уровня и участка системы — меняются признаки, меняется и их значение. Таксономические операции ещё далеки от объективности, отчасти поэтому систематики часто полагаются на целостное, образное постижение объекта.

Классификация позволяет максимально сконцентрировать информацию об объектах и придать ей предсказательную силу. Определяя таксономическое положение объекта, мы тем самым переносим на него свойства таксона, к которому его причислили. Чем уже определена таксономическая принадлежность объекта, тем больше его свойств можно предвидеть, основываясь на известных данных о других объектах того же таксона. Прогностическое свойство естественной системы определяется судьбой признаков в филогенезе. Эволюцию можно описать как постепенную и поэтапную потерю всеобъемлющего сходства с любым (взятым за начало отсчёта) общим предком. Утрата

идёт по крупицам, а количество преобразующейся информации, т. е. сложность предка, эволюционирующего объекта, как правило, огромна. Общее сходство долго преобладает над частными различиями и начинает размываться почти исключительно с периферии, с концов морфогенетических цепей, в первую очередь за счёт новоприобретений — надстроек и замен.

В индивидуальном развитии организма — онтогенезе — каждый признак формируется постепенно в результате цепи преобразований, т. е. морфогенеза, чаще от простого к сложному (Шишкин, 1988). При этом эволюционные новшества образуются как продолжение развития в том же направлении, как надстройка новых звеньев (анаболия) или как отклонение в развитии промежуточных этапов, замена их на другие (девиация). Дальнейшая эволюция такого признака обычно связана с ускорением его развития в онтогенезе, с более ранним его началом, а не с общим его удлинением. Так, пластинка листа злака в какой-либо эволюционной линии злаков может удлиняться и расширяться, одновременно утолщаясь, чтобы лист стал крепче. Но укрепление возможно и без утолщения листа, только за счёт усиления одной средней жилки (пример девиации), которое будет возникать на всё более ранней стадии её развития.

Иерархия таксономических категорий — это и иерархия адаптаций, т. е. приспособительных особенностей, построенная главным образом по наблюдениям за их эволюционным значением, по результатам эволюции. Для образования нового вида достаточно, чтобы группа особей (популяция) перестала скрещиваться с родственными и создала устойчивые механизмы самоподдержания. Вид или группа видов, чтобы обособиться в отдельный род, должна приобрести какие-то своеобразные признаки, выделяющие их среди других. По своей природе эти признаки есть проявление или непосредственное воплощение новых адаптации, не слишком значительных, но позволяющих освоить новый вариант среды или эффективнее использовать ту же среду. В зависимости от того, сколь перспективны новые адаптации (признаки), род может реализоваться как более или менее обширная группа видов; породить новый род или роды (по тем же причинам, по каким образовался сам) и даже стать родоначальником нового семейства и т. д.

Дать строгое определение, какие адаптации, в каком количестве и в каких комбинациях будут соответствовать категории рода, семейства, класса и т.д., невозможно. Их иерархия (очень грубо) сводится к тому, что роды и виды определяются малыми, часто единичными адаптациями, семейства — небольшой комбинацией простых приспособлений, отряды — набором адаптации, затрагивающих основные системы органов, но по большей части без их принципиальной перестройки, классы уже характеризуются различиями в системах органов, а типы — в общем плане строения и наборе систем органов. В целом чем выше ранг, тем более в его характеристике адаптации к конкретным условиям сменяются комплексами адаптаций широкого значения.

Такие особенности биологической эволюции, как её преимущественно дивергентный характер, неравномерность, кумулятивность, или канализованность (накопление и совершенствование некой общей направленности), позволяют выделить из множества мыслимых вариантов классификации сравнительно узкий круг тех, которые точнее и полнее отражают структуру биологического разнообразия. Разнообразие форм жизни — следствие дивергенции, т. е., казалось бы, вполне непрерывного процесса. Однако мы видим, что различные варианты устройства организмов не перетекают незаметно один в другой. Градации сходства видов по мере уменьшения родства убывают не равномерно, а достаточно прерывисто, ступенчато.

Разрывы в признаках видов или их групп — хиатусы — всегда отыскиваются, хотя мало кто сомневается в том, что переходные формы в момент становления новых групп существовали. Если бы эволюция была равномерной и пропорционально-дивер-

гентной (т. е. организмы изменялись бы с постоянной скоростью и каждый прогрессивный сдвиг означал бы отпочкование нового вида от старого), существенные хиатусы были бы только следствием вымирания промежуточных линий. (Заметим, идея эволюции, в которой каждый её шаг представляется как дивергенция, прочно сидит в массовом сознании биологов.) Однако вымирание только увеличивает отдельные хиатусы, которые возникают и без его участия.

Неравномерность в скорости и устойчивости направлений эволюции — её коренное свойство, оно вопиет о себе в каждой группе организмов, но особенно наглядно при больших масштабах. Только различиями в скорости можно объяснить, что от общего предка двуслойных животных (Diploblastica) недалеко ушли гидры и далеко — осьминоги; от общего предка кишечнополостных на разной дистанции находятся те же гидры, сцифомедузы и гребневики. Что касается направлений, то они обеспечиваются наиболее эффективными комбинациями признаков (адаптаций), которые, благоприятствуя одним направлениям, закрывают возможность возникновения других, так как приспособления не могут комбинироваться в любом сочетании. И вот отдельные пучки и ветви эволюции расходятся, не заполняя образовавшиеся пробелы, т. е. не создавая организмов с промежуточными несовместимыми признаками.

Неравномерность темпов эволюции подразумевает рывки и задержки. Рывки — это формирование новых адаптаций, большие рывки — каскад, цепь, сеть взаимосвязанных приспособлений. Чаще всего приобретение органом какой-либо новой жизненно важной функции (например, передними конечностями — лётной) открывает возможности для его значительного количественного роста, быстро ведущего к усилению этой функции. Далее изменение и усиление функции одного органа потребует её обеспечения со стороны более или менее широкого круга органов и систем всего организма.

Есть основания предполагать, что крупные морфофункциональные сдвиги приводят к формированию таксонов высокого ранга. Происходят они чаще всего быстро, носят скачкообразный характер и случаются, когда несколько прогрессивных адаптаций, соединяясь благодаря счастливому стечению обстоятельств, образуют качественно новое целое, так сказать, возникает критическая масса. Например, образование четырёхкамерного сердца у предков млекопитающих, улучшившее снабжение тканей кислородом, в сочетании с термоизолирующим волосяным покровом, определило теплокровность и общую активизацию функций организма, создало новый класс — млекопитающих. То же четырёхкамерное сердце, независимо возникшее у птиц, в сочетании с перьями (а не волосами) открыло возможность создания крыльев и другого класса — птиц. Крылья есть и у летучих мышей (млекопитающие), но поскольку они без перьев, столь же эффективный, как у птиц, летательный комплекс не образовался, и летучие мыши традиционно оцениваются как отряд.

Не только живьём, но и в ископаемом виде не сохранились переходные формы между крылатыми птицами и их нелетающими предками — ящерами-псевдозухиями, равно как между летучими мышами и их насекомоядными предшественниками. Отсутствие ископаемых переходных форм между таксонами высокого ранга, отражающих промежуточные фазы крупных прогрессивных сдвигов, говорит об их быстротечности и преимущественно филетическом характере, когда эволюционные превращения не сопровождаются расщеплением (дивергенцией) прогрессирующей линии, а образуется непрерывный ряд последовательных во времени групп, где каждая из них — потомок предшествующей и предок последующей. Таксономическая картина в молодых группах невысокого ранга, где вымиранием можно пренебречь, часто также говорит в пользу широкого распространения рывков филетического характера — в таких группах немало легко различимых родов, много монотипных родов (содержащих только по одному виду) из числе продвинутых. Пример — тушканчики, среди высших предста-

вителей которых емуранчик, тарбаганчик, мохноногий тушканчик относятся к монотипным родам.

В эволюции относительно близких ветвей на фоне нарастания различий происходит иногда и обратный процесс — частично повышается и восстанавливается сходство, что затрудняет естественную классификацию. К таким затрудняющим явлениям относятся конвергенции, параллелизмы и реверсии, входящие в буферный механизм эволюции, известный как гомологические ряды наследственной изменчивости Вавилова, рефрены Мейена и т.п. Чтобы представить, что такое гомологические ряды и параллелизмы, рассмотрим некоторые преобразования листа двудольных, Он может быть простым овальных очертаний с выпуклым краем (овальный, округлый, яйцевидный и т.д.), но бывает и пальчатолопастным — разрезанным на лопасти как у клена, платана и других видов растений разных семейств. В каждом из них он возник независимо от простого листе с выпуклым краем в результате параллельной эволюции Другой пример — перистосложный лист, состоящий из нескольких независимых листочков, имеющийся у рябины, ясеня, белой акации, американского клёна, грецкого орехе и т. д. Все это растения из разных семейств, у большинстве других представителей которых листья остаются простыми.

Причина параллелизма — единая (в главном) система роста и развития листа двудольных, которая определилась при его возникновении, модифицировалась при формировании двудольных и регулировалась некоторым комплексом факторов. Поскольку соотношения факторов могли меняться, это и дало разные конечные формы листа.

Повторяемость изменений развития листа весьма устойчива. Системы закономерных вариаций отдельных органов и структур в пределах вида, близких видов и более крупных групп называются гомологическими рядами Вавилова; более сложные системы, глубже затрагивающие структуру организма, именуют рефренами Мейена.

Механизм формирования параллелизмов на основе гомологических рядов открывает также и возможность реверсий — возврата к старой, однажды уже существовавшей форме признака. Например, если пальчатолопастный лист возникает из простого путем надставки (анаболии), то неполное развитие (аббревиация) может привести снова к простому листу.

И параллелизмы, и реверсии чаще всего не затрагивают глубинные структуры организма, носят "местный" характер. Если параллелизмы широко признаны эволюционистами и давно вошли в учебники, то реверсии как восстановление однажды утраченного признака, напротив, в учебниках либо вовсе отрицаются, либо толкуются как нечто очень редкое и несущественное для понимания путей эволюции.

Итак, традиционная филогенетическая систематика при выделении таксонов основывается на определённом сходстве, назначая ранги по его уровню (принцип сходства) при условии, что сходство унаследовано от основателя таксона (принцип монофилии). В идеале система выводится из филогении, но не изоморфна ей, т. е. не повторяет её полностью, поэтому из системы нельзя получить собственно филогению, а только некоторые границы её вариантов. В традиционной системе наиболее родственные таксоны одного ранга относятся либо как сестринские, либо как материнские и дочерние, однако система не позволяет различать эти отношения. Такова плата за более важное её свойство — объединять сходное.

Эволюционное учение на дарвиновском этапе выдвинуло филогенетический критерий естественности системы, породило взаимную заинтересованность филогенетиков и классификаторов-эволюционистов. Хотя первую схему, задолго до Дарвина нарисованную Ж.–Б. Ламарком (1809), можно назвать филогенетической, она не была тогда воспринята как что-то познавательно ценное, видимо, не считал её таковой и Ламарк. Настоящим основателем филогенетики стал последователь Дарвина Э. Геккель (1866),

именно он ввел термины "филогения" и "монофилия". Долгое время филогенетика носила весьма умозрительный и иллюстративный характер, касалась судеб только крупных группировок животного и растительного царства. Точки зрения разных исследователей на филогению одних и тех же групп организмов часто противоречили друг другу, а правила и принципы выяснения родства оставались вне внимания.

К XX в. у большинства биологов сложилось скептическое отношение к филогенетике, которая мало соприкасалась с практической эволюционной таксономией, совершенствовавшей классификацию. Но тем не менее филогенетические исследования не прекратились совсем, а даже распространились на группы невысокого ранга. Чтобы приблизить классификацию к естественной, не дожидаясь того отдалённого времени, когда для каждой группы будет построено филогенетическое древо, систематики выработали критерии естественного таксона с помощью политетического подхода. Такие критерии позволяют очищать реальные таксоны от чуждых элементов и приближать их к монофилетическим.

Достоинства и изъяны кладистики

В сущности, со времени создания Линнеем иерархической системы не было каких-либо принципиально иных жизнеспособных схем. Система совершенствовалась, принципы в чем-то изменялись, но без коренной ломки — в старые мехи вливалось новое вино. Иную, несовместимую с линнеевской систему классификации в 1950 г. предложил В. Генниг, его книга, через 16 лет переизданная на английском (Hennig, 1966), получила громкую известность и популярность. Эту систематику, названную первоначально филогенетической, сейчас чаще именуют кладистикой или кладизмом. Строго исходя из принципов Геннига, пользоваться старой классификацией нельзя, так как и таксоны, и их ранги он понимает совсем иначе. Только вид остаётся в качестве элементарной единицы систематики.

Кладистика состоит из двух частей, ценность которых, на наш взгляд, совершенно различна. Приёмы выяснения филогенетических отношений и выработка соответствующей терминологии представляются весьма ценными, принципы же классификации, напротив, вызывают лишь недоумение. Но прежде чем говорить об этом подробнее, покажем, что же нового внесли кладисты в реконструкцию филогенеза. Сначала о терминологии. Геннигианцы здесь были весьма решительны, но не всегда корректны. Назвав свое направление "филогенетической систематикой", они намекнули тем самым, что только они должным образом используют филогенетическую информацию в систематике. Но атака оказалась неудачной — слишком явно неправомерными были претензии, и пришлось смириться с названием поскромнее — кладизм или кладистика.

Аналогична история с одним из центральных понятий традиционной систематики — монофилией. Монофилетическим обычно именуется таксон, возникший единым корнем от своего предка, т. е. такой, нижнюю границу которого пересекает единственная различимая линия предка. При этом вид, к которому сходятся все филогенетические линии в пределах монофилетического таксона, по своим признакам также является его членом. Геннигже сузил это понятие, связав его с определёнными особенностями не только происхождения таксона, но и с его дальнейшей судьбой: его монофилетический таксон также возникает единым корнем, но сверх того включает **всех** потомков предкового вида.

Группы, монофилетические в обычном смысле, но имеющие потомков, не включаемых в их состав, Геннигназвал парафилетическими и отказал им в статусе таксона. Например, пресмыкающиеся вместе с птицами и млекопитающими представляют собой монофилетическую группу, но и те и другие произошли от пресмыкающихся, следовательно, по Геннигу, класс пресмыкающихся — парафилетический и не может быть

таксоном в кладистической системе. Таксоном в ней может быть только группа без потомков: амниоты как целое, динозавры вместе с птицами, тероморфы с млекопитающими и т. д. Чтобы сохранить дотоле общепринятое исходное содержание термина "монофилия", сторонники традиционного направления генниговскую монофилию называют голофилией.

Теперь о методе синапоморфий, который служит для выяснения филогенетических отношений. Метод этот заключается в восстановлении филогении на уровне кладограммы (древовидной схемы) с помощью анализа судеб эволюционных новообразований — апоморфий (рис. 1). Если новообразование возникло перед каким-либо расщеплением эволюционной линии, но после предыдущего, в идеале его можно обнаружить у всех потомков того вида, у которого оно появилось. Его можно использовать как характеристику группы, объединяющей предка со всеми его потомками и отличающую этим от других групп. Такая характеристика квалифицируется кладистами как аутапоморфия. Если же некое свойство объединяет несколько групп, его и называют синапоморфией. Например, втяжные когти — синапоморфия представителей семейства кошачьих, одновременно это и его аутапоморфия, так как отличает семейство от других хищников.

Филогения по Геннигу описывается как судьба линий признаков: в определённый момент каждая линия переходит из исходного состояния — плезиоморфного — в производное, или апоморфное; скачок совершается в точке дивергенции — узле кладограммы, в следующем узле хотя бы одна линия должна претерпеть ещё одно такое же превращение. Между узлами ничего не происходит, лишь определяется интервал между событиями в узлах. Стягивание всех эволюционных событий в узел кладограммы Генниг допускает только как формальный приём анализа при её построении. Общие признаки, наблюдаемые у ряда представителей, по Геннигу, могут быть синапоморфиями, возникшими у их ближайшего общего предка, и тогда это монофилетическая группа. Если же признаки достались от более далёких предков — это симплезиоморфии, они не свидетельствуют о непосредственном родстве связанных ими групп. Действительно, наличие двух пар ног у разных ящериц не доказывает их филогенетического единства как особой группы, противопоставленной змеям. Такие признаки ничего кладистике не дают.

Генниг постулирует далее, что в каждой точке расщепления возникают две (разные!) апоморфии, т. е. обязательным считается наличие своей апоморфий (следа расщепления) в образовавшихся производных линиях. Таким образом, вид и любой другой таксон, разделяясь на два, прекращает своё существование, обе сестринские ветви от него должны отличаться, вид-предок не может сосуществовать с видом-потомком, и любые две разошедшиеся ветви маркированы апоморфиями с момента возникновения. С этим утверждением также нельзя согласиться, так как неизвестен ни один биологический механизм, который запрещал бы изменение только части популяций вида. Этот постулат нужен кладистам, чтобы допустить возможность однозначно определять все узлы кладограммы. Легко представить широко распространённый континентальный вид, который в разное время проник на некоторые острова и там обособился в ряд новых видов, но остался стабильным на континенте, т. е. сохранил свои признаки в плезиоморфном состоянии. Такой исход дивергенции скорее правило, чем исключение.

Построение кладограмм (сборка) идет сверху вниз — от вершин к корням: сначала минимальные группы (виды, роды) объединяются в сестринские пары по самым узким синапоморфиям, затем две пары или пара и одиночка — по более широким и т.д. до завершения операции. Сестринской парой считается та, в которой найдена хотя бы одна синапоморфия. Поскольку реконструкция порядка ветвления филогенетических линий производится по апоморфиям (производным состояниям отдельных меняющих-

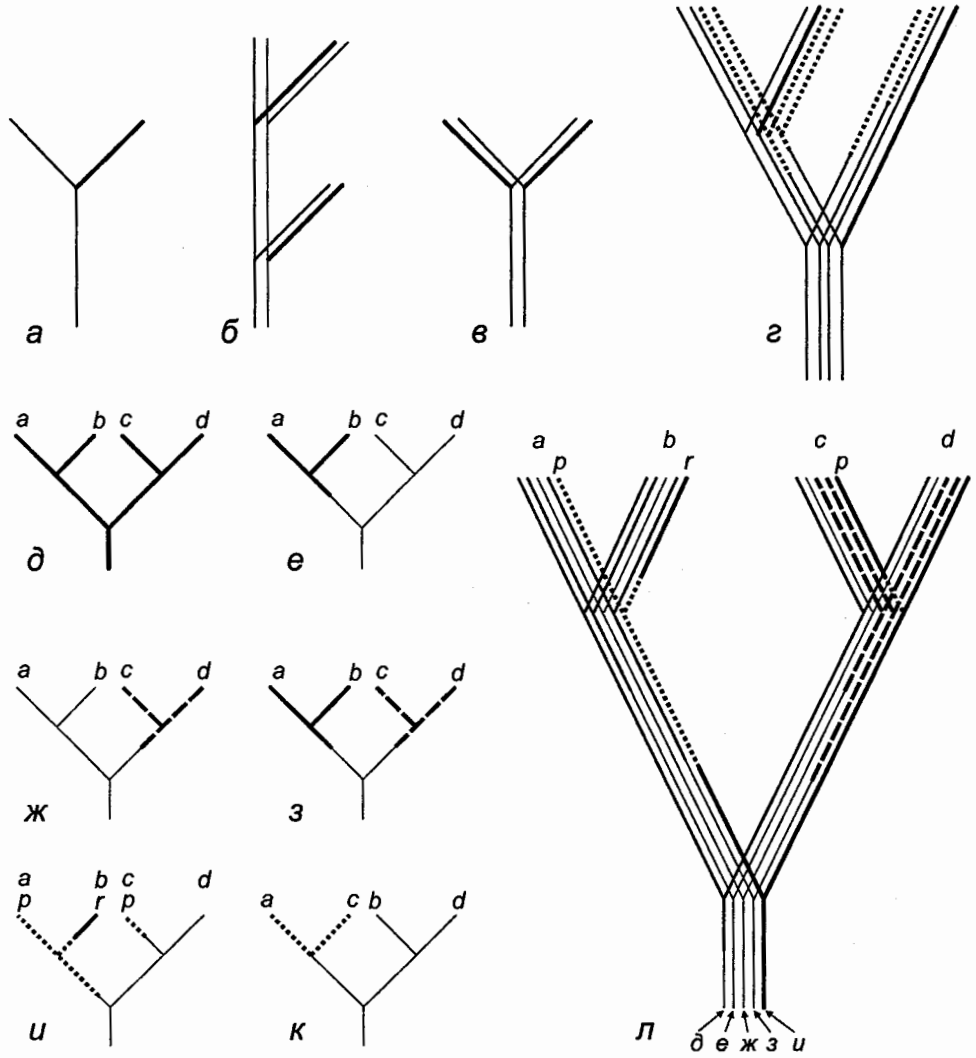


Рис. 1. Различные преобразования признаков в филогенезе: *а* — минимальные изменения при видообразовании (изменившийся признак — апоморфия — показан толстой линией); *б* — последовательное отделение дочерних видов от неизменного материнского (такой способ кладистикой не признается); *в* — минимальные изменения при видообразовании согласно кладистической догме (каждый вид получает не меньше одного нового признака); *г* — новообразования двух типов — в узлах (чёрная жирная линия) и между ним (пунктирная линия) — кладистика признает только первый тип; *д–к* — варианты преобразования признаков при возникновении четырех таксонов (a, b, c, d) от единого предка: *д* — за счет синапоморфий abcd, *е* — ab, *ж* — cd, *з* — двух синапоморфий ab и cd, *и* — эволюция с параллелизмами (p) и реверсией (r); *к* — обычная (неверная) интерпретация родства при распределении тех же признаков без учета параллелизмов и реверсий; *л* — суммарная картина эволюции признаков 5–9. Видно, что вариант *л* не согласуется с последовательным формированием признаков, отражённых на эволюционной картине, если не учитываются параллелизмы и реверсии.

ся признаков), определить, какое состояние признака было сначала и какое потом, становится важной проблемой, ибо признаки могут развиваться как в прямом, так и в обратном направлении. Если в группе признак выражен более чем в двух вариантах, их располагают в ряд так, чтобы образовался наиболее постепенный переход между крайностями. Эти ряды называют морфологическими, а также трансформационными сериями или морфоклинами. В многочисленных рядах, как матрёшки, одна в другой содержатся апоморфии, последовательно маркирующие узлы кладограммы всё более высокого порядка; чтобы выявить каждый отдельный узел, ряд последовательно делят на две части.

Направление эволюции в таких рядах, или полярность ряда, может определяться по-разному. Кладисты считают наиболее строгим метод внешней группы, под которой подразумевается ближайшая к изучаемой родственная группа, т. е. сестринская. Так как из двух состояний признака то, которое встречается в обеих группах (если внешняя определена правильно), должно было возникнуть у их общего предка, оно в изучаемой группе считается исходным, плезиоморфным, а то, которое обнаруживается только у части этой группы, возникло в её пределах, стало быть, позже, — апоморфным. Другие приёмы распознавания полярности трансформационных серий основываются на палеонтологических свидетельствах — более древние находки считаются носителями плезиоморфных признаков (геологическая последовательность); на выводах из биогенетического закона — плезиоморфные состояния раньше возникают в онтогенезе (онтогенетическая последовательность); на географическом распределении носителей признаков — плезиоморфны те их состояния, которые встречаются только в центре происхождения группы (хорологическая последовательность). Кроме того, если в некоторой группе полярность каких-то морфоклин считается хорошо обоснованной, в других рядах можно с известной осторожностью принять ту же полярность.

Надёжность всех этих приёмов не бесспорна, а некоторые из них даже весьма шатки. Строящаяся с их помощью филогенетическая схема всегда предварительна и часто неполна, поскольку отношения не всех анализируемых групп выяснены с приемлемой надёжностью. Об этом нельзя забывать и тем более скрывать. Но у кладистов филогения — в основе системы, фактически сама система, а она должна быть максимально полной. Это понуждает их детализировать кладограмму даже там, где нет достаточных оснований, и порой удовлетворяться указанием единственной, пусть даже сомнительной синапоморфии на узел кладограммы, что означает столь же слабое обоснование таксона. Конечно, поспешностью в детализации кладограммы грешат отнюдь не только кладисты, но только у них это прямо сказывается на системе, обрекая её на обилие слабо обоснованных таксонов и, соответственно, на значительную нестабильность.

Таков упрощённый и вынужденно неполный обзор методов реконструкции филогенеза, рекомендуемых кладистами, но полезных и для тех, кто не разделяет их взгляды на систему. Однако при этом нельзя забывать, что кладистическая формализация хода филогенеза имеет тенденцию к излишней жёсткости, к переоценке надёжности самой процедуры.

Теперь, опираясь на изложенное, попытаемся ещё раз сравнить взгляды кладистов и их противников на систему и её отношение к филогенезу, и в частности кладограмме (рис. 2, 3).

Для "традиционалистов" основа системы — отношения **сходства** между таксонами, филогения же используется для контроля за его надёжностью. Если сходство очерчивает полифилетическую группу, скорее всего либо оно поверхностно, либо полифилия кажущаяся — в любом случае это сигнал о необходимости дополнительного анализа системы и филогенеза группы. В остальном филогения для обычных систематиков имеет самостоятельное значение, а кладограмма выступает как канва и иллюстра-

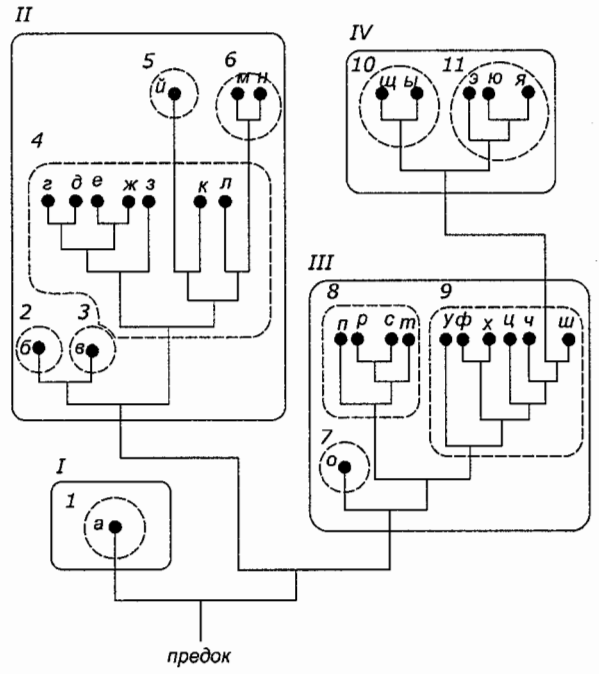
тивный материал, наглядное отображение процесса. Главную же познавательную ценность имеет словесное описание эволюционного процесса с анализом его времени, условий, обстоятельств, движущих сил, модифицирующих факторов, закономерностей, последовательности крупных и мелких событий — словом, всего того, что с лёгкой руки кладистов уже привычно обозначается словом "сценарий".

Недостатки традиционного подхода связаны с трудностью его формализации. Существуют методы количественной оценки сходства, которые разрабатывались нумерической, или числовой, таксономией (таксометрией), но выбор их произволен, а дальнейшее совершенствование и обоснование правил разумного выбора прервались под ударами кладистов из-за неумеренных претензий таксометрии на истину в последней инстанции. Поэтому в оценке сходства, как и родства, в традиционной систематике преобладает экспертный, во многом субъективный подход, негативно воспринимаемый многими исследователями, особенно на Западе. Формализация, однако, возможна и здесь с помощью метода презумпций (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988), пока ещё не распространившегося широко.

Кладистический подход к системе, в отличие от традиционного, предполагает, как уже говорилось, её вторичность по отношению к филогении и конкретно к кладограмме. Это значит, что только дивергенция, отмеченная синапоморфиями, служит законным основанием для выделения таксона. Такой таксон будет голофилетичным, т. е. будет иметь единственную линию предков, как в традиционной системе, но в отличие от её таксона кладистический не может иметь потомков — иначе он окажется парафилетическим, а этого кладисты не признают. Поэтому человека нельзя выделить из человекообразных обезьян в особое семейство, ибо тогда последние станут парафилетической группой. Точно так же птиц нельзя выделить из динозавров, млекопитающих — из тероморфных рептилий, амниот — из амфибий, амфибий — из рыб и т.д. Кладистическая система точно описывает родственные отношения, но не отражает баланс сходств и различий, вернее, делает это, исходя из равномерности эволюции, т. е. равномерного накопления различий.

Своеобразен и кладистический подход к установлению ранга таксонов. В традиционной системе ранг таксона (его соответствие уровню, скажем, вида, семейства или класса) определяется масштабом его отличий или, точнее, степенью обособленности как некой интегральной меры его сходства и родства с другими таксонами. Кладисты строят системы в конечном счёте только по дивергенциям, которые все оказываются равноценными, так что единственным собственным критерием ранжирования таксонов остаётся последовательность дивергенций. Но если каждая следующая дивергенция даёт таксон более низкого ранга, чем предыдущая, то число рангов будет огромным, система названий этих рангов (вид, род и т. д.) потеряет смысл и таксоны придется просто нумеровать, как это и делал сам Генниг. Вот как выглядит фрагмент его системы насекомых; 1. Entognatha... 2. Ectognatha... 2.2. Dicondilia... 2.2.2. Pterygota (крылатые насекомые)... 2.2.2.2. Neoptera (новокрылые)... 2.2.2.2..4. Holometabola (насекомые с полным превращением)... 2.2.2.2..4.6..2.2. Diptera (двукрылые). И это на уровне отряда! Как же будут выглядеть низшие таксоны, скажем, роды?! Непрактичность подобной системы рангов столь очевидна, что кладисты сами от неё отказались и используют всё ту же традиционную, совершенно не связанную с их принципами.

Добавим к сказанному то, что уже обсуждалось: кладисты строят систему, опираясь только на родственные отношения, которые всегда известны хуже, чем отношения по сходству. Действительно, в обоих случаях важно, как распределены признаки сходства и различия, но кладисты могут использовать только те признаки, о которых известно, исходные они или производные. Это сужает эмпирическую базу кладистической системы и, значит, её обоснованность. Кроме того, кладисты считают важной лишь



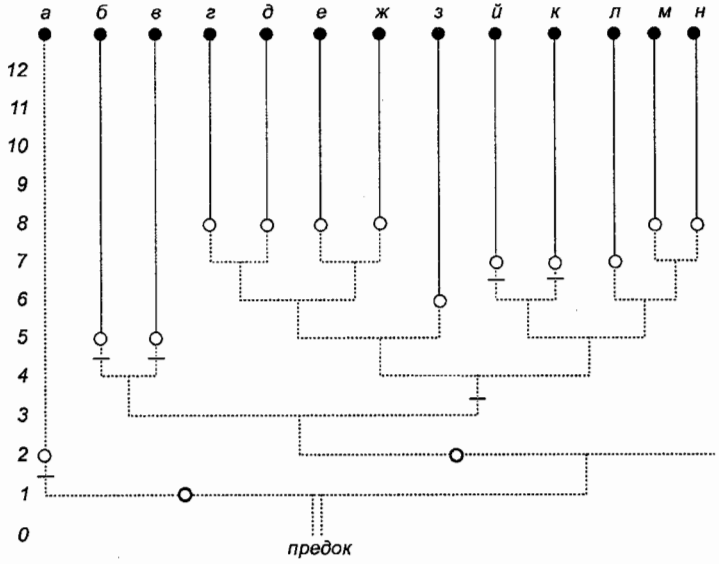
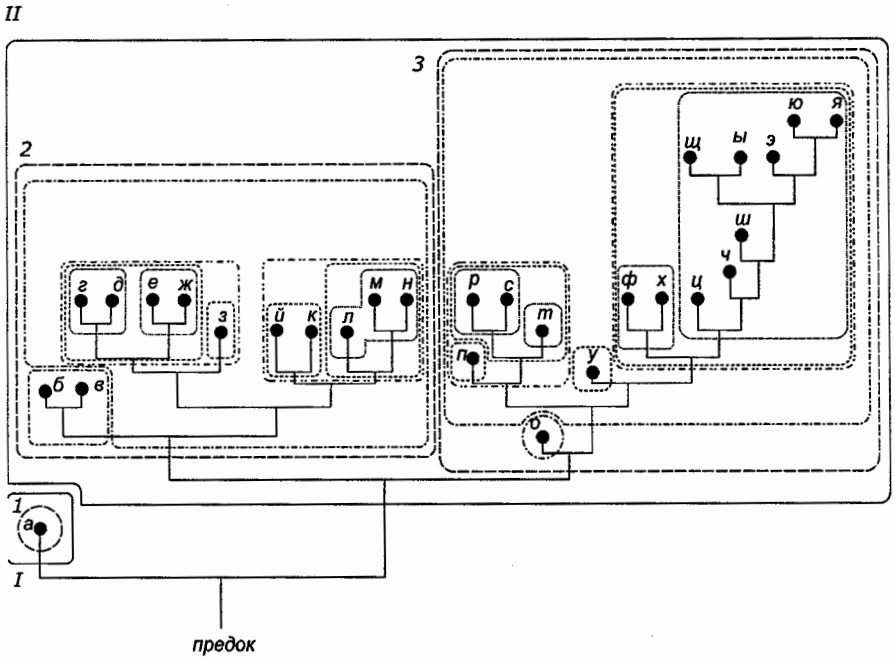
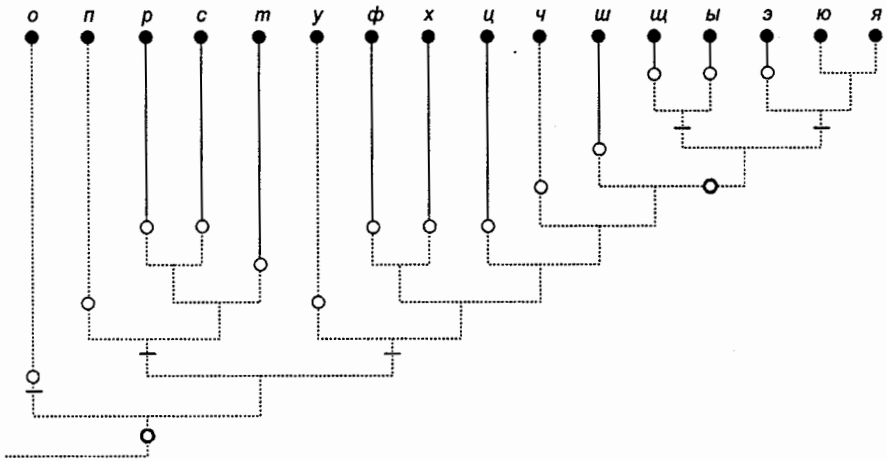


Рис. 2. Схемы, созданные по принципам традиционной классификации некоего подсемейства организмов(вверху слева) и по правилам кладистики (вверху справа). Различие схем очевидно: в традиционной подсемейство чётко делится на трибы (римские цифры), те — на роды (арабские цифры), а последние — на виды (буквы алфавита); в кладистической схеме любое ветвление (дивергенция) линии даёт две сестринские группы (таксоны) одного и того же ранга, например, дивергенция общего предка приводит к образованию таксонов I и II, причём последний охватывает всех потомков, т.е. организмы, в традиционной классификации распределённые по трибам II, III и IV. Следовательно, первый ранг кладистического таксона состоит из двух таксонов более высокого — второго — ранга, второй — из двух таксонов третьего и т.д. Чтобы облегчить восприятие кладистической схемы, каждая сестринская пара ограничена однотипной линией (только до таксона, включающего виды от "а" до "я", дальнейшее изображение сестринских групп ограничено полиграфическими возможностями).





Кладограмма, или филогенетическая дендрограмма (внизу), и у "традиционалистов", и у кладистов выглядит одинаково. Её узлы, в которых произошли крупные морфогенетические преобразования, приведшие к образованию триб, обозначены жирными чёрными кольцами, более мелкие изменения, вызвавшие возникновение родов, — поперечными чёрточками. Ранги кладистических таксонов пронумерованы арабскими цифрами. Видно, что при отсчёте снизу, от общего предка подсемейства, виды у кладистов имеют разные ранги — от пятого до двенадцатого.

последовательность дивергенций, всё остальное, весь сценарий, хотя и полезен для их построений, но необязателен. Напомним также, что кладистика, именуемая первоначально филогенетической систематикой, менее всего приспособлена для анализа самого важного филогенетического материала — палеонтологического, поскольку, во-первых, не признает предковых таксонов, во-вторых, из-за их меньшей, чем современные родичи, изученности редко может включить их в общую кладограмму на равных основаниях. Таким недостаточно изученным палеонтологическим группам кладисты придумали даже специальную категорию неполноценного (с их точки зрения) таксона — плезион.

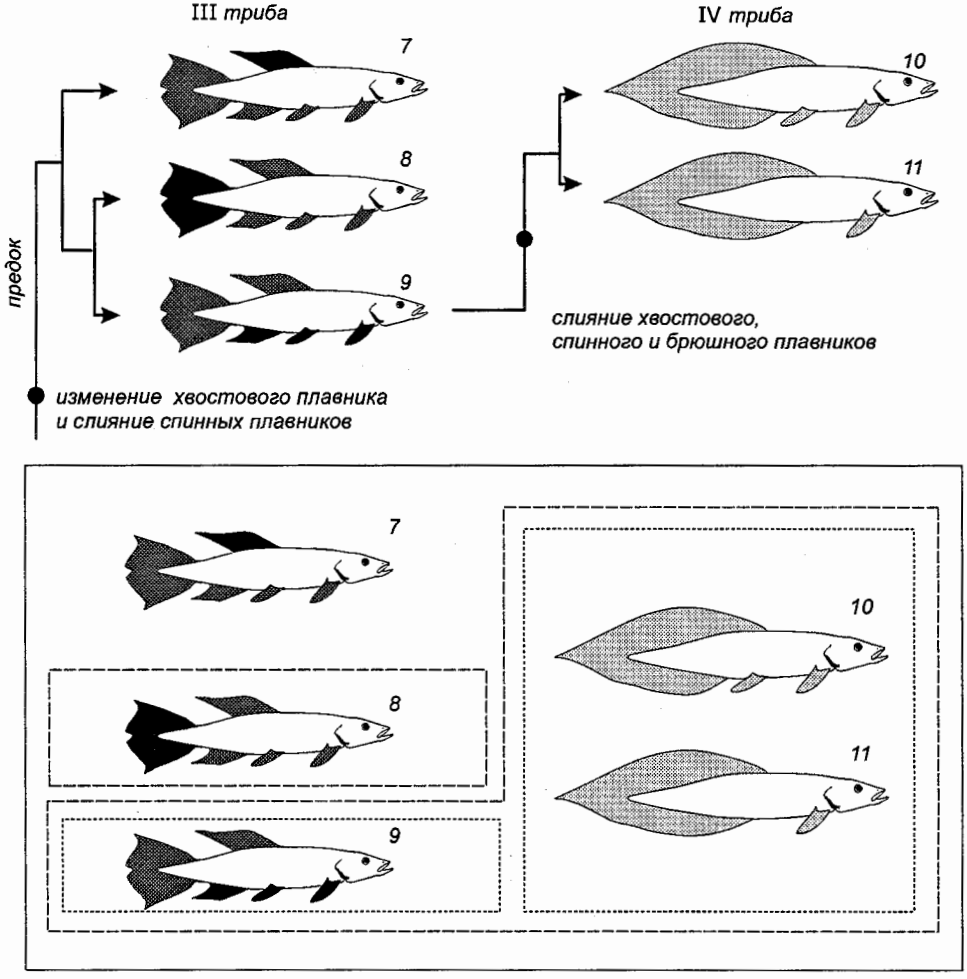


Рис. 3. Часть схем, изображённых на предыдущем рисунке, для наглядности представленная в виде классификации вымышленной группы рыб. Традиционная классификация (вверху) отражает сходство объектов и их родство при составлении таксонов (виды не показаны); кладистическая же классификация сходства в расчёт не принимает: трибы III и IV составляют один таксон, который далее делится на два, и в результате в одном из них оказываются мало похожие рыбы (*9*, *10* и *11*).

Почему же при всём этом кладистика пользуется столь широкой популярностью, что, завоевав Запад, начинает обосновываться и в отечественной систематике (Павлинов, 1990)? Нам кажется, что дело в её внешней привлекательности для научного сообщества. Возможность в явном виде, шаг за шагом описать в воспроизводимой форме процедуру построения кладограммы, а с ней и системы организмов оказывается столь привлекательной, что недостатки кладистического подхода не хочется замечать. Забывается, что важнейшая задача системы — упорядочения органического разнообразия в группы (таксоны), максимально однородные внутри себя и максимально различающиеся между собой. Зато возлагаются необоснованные надежды на то, что именно кладистика гарантирует наилучшее приближение к решению этой задачи. Предаётся забвению и полная произвольность (в рамках этого подхода) такой важной процедуры, как ранжирование таксонов, и многое другое.

Нам представляется, что несомненные достоинства кладистики всё же далеко не уравновешивают её не менее очевидные недостатки (Майр, 1971; Пономаренко, Расницын, 1971; Эйхлер, 1981). А поскольку эти достоинства не представляются недостижимыми и для традиционной систематики, то развитие и совершенствование последней мы считаем более продуктивной областью приложения сил, чем поспешный переход под знамёна кладизма. Это не освобождает, конечно, от необходимости освоить всё полезное в кладистике, прежде всего систему методов реконструкции филогенеза.

Литература

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. Пер. с англ. М.: Мир. 454 с.

Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: изд-во МГУ. 160 с.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Тахтаджян А. 1987. Система магнолиофитов. Л. С.11–27.

Шишкин М.А. 1988. Закономерности эволюции онтогенеза // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.2. М.: Недра. С.169–209.

Эйхлер В. 1981. Некоторые тенденции развития современной эволюционной систематики // Журн. общ. биол. Т.42. № 1. С.89–97

Hennig W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin. 276 S.

Hennig W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana. 263 p.

6.3. Меценатство в "чистой" науке

Общий кризис социализма (в его отечественном исполнении) в полной мере сказался и на науке. Сейчас самой острой оказалась проблема денег, особенно в Академии наук СССР после поспешного повышения зарплаты её сотрудникам. В институтах только и слышно: задерживают зарплату, в отдельных — персоналу уже предлагают длительный отпуск за свой счёт. Это пока, а вообще, без массовых сокращений, уверяют, не обойтись. А уж о командировках, экспедициях, покупке оборудования и даже оплате почтовых расходов за обмен литературой с зарубежными коллегами забудьте.

Рамки сравнительно честного получения денег на исследования сейчас дополнительно сузились из-за того, что ряд организаций и ведомств, до сих пор неплохо помогавших науке, сами оказались на мели. Некоторые пути, тем не менее, сохранились или появились новые (см., напр., Наука ..., 1990). Существует, однако, проблема, давно уже весьма болезненная во многих областях науки, но не затронутая в публикациях. Речь идёт о ситуации с простым или хотя бы суженным воспроизводством научных кадров, сложившейся в ряде областей, которые считаются второстепенными, из-за чего коллективы стареют на глазах и обречены на потерю потенциала и вымирание. Перспективность научного направления, определяющая его финансирование и выделение ставок, обычно оценивается с учётом показателей, лишь косвенно связанных с реальными достижениями конкретного коллектива. В тех случаях, когда престиж научного направления выше его оценки "научными властями", может оказаться полезен опыт лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР.

Эта лаборатория, созданная в 1936 г. знаменитым энтомологом А.В. Мартыновым и руководимая сорок лет (1938–1977 гг.) Б.Б. Родендорфом, — единственный в мире устойчивый коллектив палеоэнтомологов, в котором ископаемые насекомые изучаются комплексно — специалистами по отдельным группам насекомых (Расницын, 1990). В других странах подобную работу ведут немногочисленные универсалы-одиночки, что не может не сказаться на глубине и надёжности результатов. Не удивительно, что лаборатория — давний и признанный мировой лидер палеоэнтомологии. Несмотря на это и на несомненную перспективность исследований для теории и практики (теории эволюции, палеоэкологии и палеобиоценологии, стратиграфии, ландшафтно-климатических реконструкций и т. п.), её численность с 1967 г. неуклонно сокращалась. В такой ситуации будущему коллективу не позавидуешь — половина сотрудников достигнет пенсионного возраста через семь лет. Однако элементы рыночной экономики, проникшие в наше общество, открыли возможность преодолеть неблагоприятную тенденцию.

Речь идёт о спонсорстве или, скорее, о меценатстве, без которого, в будущем, похоже, "чистая" наука не проживёт. Отечественные условия особенно благоприятствуют меценатству в воспроизводстве научных кадров — уж слишком низка наша зарплата. Но благотворительное финансирование связано с риском в любой момент лишиться источника финансов (из-за банкротства мецената, вмешательства государства или по иным причинам). На Западе (мне известен лишь опыт США) предпочитают иной путь: меценат единовременно передаёт учреждению сумму, на проценты с которой и содержат работников. У нас этот путь пока не очень приемлем, так как наша экономика нестабильна: мало устойчиво богатых людей, готовых жертвовать на науку ради престижа, ненадежны банковские проценты и сами вклады, нет разработанной налоговой политики, стимулирующей благотворительность. И мы нашли свой вариант. Нам удалось убедить состоятельного американского бизнесмена в том, что направление исследований лаборатории членистоногих перспективно и важно, а сверх того, не лишено привлекательности и для неспециалистов, т. е. способно сработать и на рекламу. Насеко-

Расницын А.П. 1991. Меценатство в "чистой" науке // Природа. № 8. С.88–89.

мые в янтаре вызывают много ассоциаций, а отпечаток, сохранивший тончайшие детали строения хрупких существ, живших на Земле 200–300 млн. лет назад, способен вызвать религиозный восторг перед мудростью природы.

Восприимчивым к красоте нашей науки оказался бывший соотечественник, а ныне президент небольшой, но процветающей компании "Капервуд энтерпрайзес" из г. Эвона (Массачусетс, США) Э. Каперман. Он сумел не только сам проникнуться нашими проблемами, но и убедить компаньонов, что выделение небольшой суммы из доходов (в рублях) может обернуться на пользу и компании: если нам суждено создать цивилизованный рынок, будут и налоговые льготы, стимулирующие благотворительность. Легко догадаться, что практическое осуществление операции не было простым. Прямое перечисление денег в бюджет института наши благодетели сочли нежелательным, так как высокие накладные и прочие побочные расходы оставили бы на зарплату треть, если не четверть выделяемой суммы. Поэтому был выбран косвенный путь. Мы воспользовались, по рекомендации заместителя председателя Октябрьского райсовета Москвы В.И. Жегалло, услугами фонда экологической и социальной гармонии "ЭКОСОГА" и его президента М. Кавицкой. Компания учредила две капервудовские стипендии по палеоэнтомологии (при Палеонтологическом институте АН СССР) Фонда "ЭКОСОГА", а также Совет, присуждающий эти стипендии, в который вошли представители лаборатории и фирмы. Совет утвердил Устав Капервудовской стипендии и утвердил двух первых стипендиатов. Размер стипендии 400 руб. (с последующей корректировкой с учётом инфляции). Предполагаемый срок выплаты стипендии пять лет, но в соответствии с основной целью фактически он будет определяться наличием вакансий в штате лаборатории. Дочерняя московская фирма "Капервуд инкорпорейтед" перечислила часть из ежегодных 12 тыс. руб. на счет "ЭКОСОГА", в чей штат и включили стипендиатов, прикомандированных к нашей лаборатории. Эксперимент начался к общему удовлетворению.

Литература

Наука и рыночная экономика. 1990. // Природа. № 12. С.3–14.
Расницын А.П. 1990. История палеоэнтомологии и история насекомых // Природа. № 6. С.66–80.

Post Scriptum 2005 г.

Эксперимент удался, но продолжения не получил. Оба Капервудовских стипендиата, Вадим Геннадиевич Грачёв и Елена Дмитриевна Лукашевич, в 1994 г. были приняты в штат Лаборатории и стали известными, продуктивными и интересно работающими палеоэнтомологами. Других стипендиатов не появилось, поскольку в сложных и нестабильных условиях тех лет даже эта небольшая нагрузка на бюджет компании оказалась слишком чувствительной.

А.П. РАСНИЦЫН

Список опубликованных трудов

1959

Расницын А.П. 1959. Зимовки наездников семейства Ichneumonidae (Hymenoptera) // Энтомол. обозр. Т.38. № 3. С.548–553.

1963

Расницын А.П. 1963. Позднеюрские перепончатокрылые Каратау // Палеонтол. журн. № 3. С.86–99.

Расницын А.П. 1963. Наблюдения над замораживанием насекомых // Зоол. журн. Т.42. № 7. С.1104–1105.

1964

Расницын А.П. 1964. О зимовках наездников семейства Ichneumonidae (Hymenoptera) // Энтомол. обозр. Т.43. № 1. С.46–51.

Расницын А.П. 1964. Новые триасовые перепончатокрылые Средней Азии // Палеонтол. журн. № 1. С.88–96.

1965

Расницын А.П. 1965. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых // Энтомол. обозр. Т.44. № 3. С.548–553.

Расницын А.П. 1965. К познанию биологии, системы и филогении пилильщиков подсем. Xyelinae (Hymenoptera, Xyelidae) // Polsk. Pismo Entomol. T.35. No.12. S.483–519.

1966

Расницын А.П. 1966. Новые Xyelidae (Hymenoptera) из мезозоя Азии // Палеонтол. журн. № 4. С.69–85.

Расницын А.П. 1966. Опыт определительной таблицы надсемейств и семейств перепончатокрылых (Hymenoptera) // Энтомол. обозр. Т.45. № 3. С.599–611.

Расницын А.П. 1966. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. № 3. С.149–150.

Расницын А.П. 1966. О несоблюдении закона Долло в эволюции перепончатокрылых насекомых подотряда Symphyta // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. геол. Т.39. № 6. С.139–140.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1966. Филогенетические и структурно-функциональные критерии сходства и различия в практике систематика // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. № 3. С.146.

1967

Расницын А.П. 1967. Попытка причинного анализа процесса олигомеризации гомологичных органов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.72. № 4. С.150.

Расницын А.П, Пономаренко А.Г. 1967. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого // Палеонтол. журн. № 3. С.98–105.

1968

Расницын А.П. 1968. Новые мезозойские пилильщики (Hymenoptera, Symphyta) // Б.Б. Родендорф (ред.). Юрские насекомые Каратау. М.: Наука. С.190–236.

Расницын А.П. 1968. К эволюции функции яйцеклада в связи с происхождением паразитизма у перепончатокрылых (Hymenoptera) // Энтомол. обозр. Т.47. № 1. С.61–70.

1969

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых / Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.123. М.: Наука. 196 с.

Киселева К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. 1969. Границы растительных сообществ и динамика растительности // Журн. общей биол. Т.30. № 2. С.123–131.

Киселева К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. 1969. О пространственно-временной организации биоценоза // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоология и ботаника. Кн.2. 1967. М. С.92.

Расницын А.П. 1969. О причинах некоторых типов ортогенезов // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоология и ботаника. Кн.2. 1967. М. С.90–91.

Расницын А.П. 1969. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. симп. 28–30 окт. 1969 г. Л. С.94–98.

1971

Расницын А.П. 1971. Эволюция перепончатокрылых насекомых семейства Xyelidae // Д.В. Обручев, В.Н. Шиманский (ред.). Современные проблемы палеонтологии. / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.130. М.: Наука. С.187–196.

Расницын А.П. 1971. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // Журн. общей биол. Т.32. № 5. С.549–556.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т.50. № 1. С.5–14.

Rasnitsyn A.P. 1971. On the origin of Hymenoptera // Труды XIII Междунар. энтомол. конгр. Т.1. Л.: Наука. С.289.

Расницын А.П. 1971. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции // Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпоз.). Ч.2. М.: Наука. С.171–178.

Расницын А.П. 1971. О некоторых таксометрических методах анализа системы организмов // Тез. докл. Всес. колл. по мат. методам в палеонтологии, Аэгвийду (Эстония), 12–18 мая 1971 г. Таллин. С.42–45.

Расницын А.П., Хованов Г.М. 1971. Уточненный метод оценки разнообразия локальных фаун // Тез. докл. Всес. колл. по мат. методам в палеонтологии, Аэгвийду (Эстония), 12–18 мая 1971 г. Таллин. С.45–48.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. Симпозиум по философским проблемам эволюционной теории // Палеонтол. журн. № 3. С.130–131.

Расницын А.П. 1971. О некоторых механизмах видообразования // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоология и ботаника. II полугодие 1968 и 1969 г. М. С.79–81.

1972

Расницын А.П. 1972. О таксономическом анализе и некоторых других таксометрических методах // Журн. общей биол. Т.33. № 1. С.60–76.

Расницын А. П. 1972. Палеонтологические находки на Таймыре // Природа. № 6. С.94.*

Zhelochovtzev A.N., Rasnitsyn A.P. 1972. On some Tertiary sawflies (Hymenoptera, Symphyta) from Colorado // Psyche. Vol.79. No.4. P.315–327.

Расницын А.П. 1972. Перепончатокрылые насекомые Praeaulacidae из поздней юры Каратау // Палеонтол. журн. № 1. С.70–87.

Расницын А.П., Хованов Г.М. 1972. Уточнённый метод оценки объема локальных фаун // Палеонтол. журн. № 3. С.162–167.

Расницын А.П. 1972. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // К.М. Завадский (ред.). Закономерности прогрессивной эволюции. Л. С.314–319.

1973

Расницын А.П. 1973. *Praeaulacinus parvus* A.Rasnitsyn, nom. nov. (Insecta, Hymenoptera) // Палеонтол. журн. № 1. С.122.

1974

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1974. Новые мезозойские и кайнозойские Protomecoptera // Палеонтол. журн. № 4. С.59–73.

* Настоящий автор заметки — В.В. Жерихин. *Прим. автора*

1975

Расницын А.П. 1975. К вопросу о виде и видообразовании // Н.Н. Воронцов (ред.). Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Т.4. С.221–230.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.147. М.: Наука. 134 с.

Расницын А.П. 1975. Ранняя эволюция высших перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera, Apocrita) // Зоол. журн. Т.54. № 6. С.848–860.

1976

Расницын А.П. 1976. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общей биол. Т.37. № 4. С.543–555.

Расницын А.П. 1976. Гриллоблаттиды — современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea) // Докл. АН СССР. Т.228. № 2. С.502–504.

1977

Расницын А.П. 1977. Новое подсемейство сколий (Hymenoptera, Scoliidae, Proscoliinae) // Зоол. журн. Т.56. № 4. С.522–529.

Расницын А.П. 1977. Новые палеозойские и мезозойские насекомые // Палеонтол. журн. № 1. С.64–77.

Расницын А.П. 1977. Новые перепончатокрылые из юры и мела Азии // Палеонтол. журн. № 3. С.98–108.

Расницын А.П. 1977. Новое семейство пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Electrotomidae) из балтийского янтаря // Зоол. журн. Т.56. № 9. С.1304–1308.

1978

Жерихин В.В., Расницын А.П. 1978. [Рец. на:] В.А. Красилов. Эволюция и биостратиграфия. М., Наука. 1977 // Журн. общей биол. Т.39. № 5. С.798–800.

Расницын А.П. 1978. Предисловие // Г.Х. Хайнрих. Восточнопалеарктические перепончатокрылые насекомые подсемейства Ichneumoninae. Л.: Наука. С.3–5.

1979

Козлов М.А., Расницын А.П. 1979. Об объёме семейства Serphitidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea) // Энтомол. обозр. Т.58. № 2. С.402–416.

Расницын А.П. 1979. Морфологические основания новой системы насекомых // В.Е. Соколов (ред.). Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука. С.382–383.

1980

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 1980. // Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын (ред.). Историческое развитие класса насекомых. / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.175. М.: Наука. С. 20–31, 36–44, 49–52, 72–76, 99–101, 122–127, 134–138, 148–160, 164–166.

Расницын А.П. 1980. К системе семейства Aulacidae (Hymenoptera) в связи с новой находкой в нижнем мелу Манлая // Н.С. Калугина (ред.). Раннемеловое озеро Манлай. Труды Совместн. Сов.-Монгол. Палеонтол. Экспед. Вып.13. М.: Наука. С.65–67.

Расницын А.П. 1980. [Рец. на:] Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. Вторая часть. Л., Наука, 1978 // Энтомол. обозр. Т.59. № 2. С.479–482.

Pulawski W.J., Rasnitsyn A.P. 1980. On the taxonomic position of *Hoplisus sepultus* Cockerell, 1906, from the Lower Oligocene of Colorado (Hymenoptera, Sphecidae) // Polsk. Pismo Entomol. T.50. S.393–396.

Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюционных процессов // К.Л. Паавер (ред.). Микро- и макроэволюция. Тарту. С.77–81.

1981

Алексеев В.Н., Расницын А.П. Позднемеловые Megaspilidae (Hymenoptera) из ископаемых смол Таймыра. // Палеонтол. журн. 1981. № 4. С.127–130.

Тихомирова А.Л., Расницын А.П. 1981. Рекапитуляции в онтогенезе *Dolichovespa saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) // Зоол. журн. Т.60. № 7. С.1010–1023.

Расницын А.П., Сийтан У.В. 1981. Подсем. Ichneumoninae // Д.Р. Каспарян (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т.3. Ч.3. Л.: Наука. С.506–636.

Расницын А.П. 1981. [Рец. на:] K.V. Krombein, P.D. Hurd, Jr., D.R. Smith, B.D. Burks. Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Smiths. Inst. Press, Washington, D.C. 1979, vol.1–2: 1–2209 // Энтомол. обозр. Т.60. № 1. С.231–233.

Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of the insect wing origin // J. Morphol. Vol.168. No.3. P.331–338.

Rasnitsyn A.P. 1981. Gravenhorst's and Berthoumieu's types of Ichneumoninae Stenopneusticae preserved in Wroclaw and Cracow, Poland (Hymenoptera, Ichneumonidae) // Polsk. Pismo Entomol. T.51. S.101–145.

1982

Rasnitsyn A.P. 1982. Proposal to regulate the names of taxa above the family group. Z.N.(S.) 2381. // Bull. Zool. Nom. Vol.39. Pt.3. P.200–207.

Расницын А.П. 1982. Триасовые и юрские насекомые рода *Shurabia* (Grylloblattida, Geinitziidae) / / Палеонтол. журн. № 3. С.78–87.

Красилов В.А., Расницын А.П. 1982. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Палеонтол. журн. № 4. С.83–96.

Расницын А.П. 1982. Новые названия ископаемых насекомых // Палеонтол. журн. № 3. С.83–96.

1983

Rasnitsyn A.P. 1983. Ichneumonoidea (Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Mongolia // Contrib. Amer. Entomol. Inst. Vol.20. P.259–265.

Расницын А.П. 1983. Ископаемые перепончатокрылые надсемейства Pamphilioidea // Палеонтол. журн. № 2. С.54–68.

Расницын А.П. 1983. Первая находка бабочки юрского возраста // Докл. АН СССР. Т.269. № 2. С.467–471.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // Л.Ю. Зыкова, Е.Н. Панов (ред.). Теоретические проблемы современной биологии. Пущино. С.41–49.

Расницын А.П. 1983. Перепончатокрылые насекомые в юре Восточной Сибири // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.58. № 5. С.85–94.

1984

Расницын А.П. 1984. Насекомые // Л.П.Татаринов, В.Н.Шиманский (ред.). Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука. С.81–84.

Расницын А.П. 1984. Живое существо как адаптивный компромисс // Макроэволюция (материалы I Всесоюз. конфер. по пробл. эволюции). М.: Наука. С.233.

Расницын А.П. 1984. Типовые экземпляры видов подсемейства Ichneumoninae (Hymenoptera, Ichneumonidae), хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР. I. Таксоны, описанные с территории СССР // Энтомол. обозр. Т.63. № 4. С.790–801.

Melnikov O.A., Rasnitsyn A.P. 1984. Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: Das Acron // Beitr. Entomol. Bd.34. H.1. S.3–90.

Расницын А. П., Калугина Н. С., Пономаренко А. Г. 1984. Насекомые в мезозойских биоценозах Сибири и Монголии // 9 Съезд Всес. энтомол. о-ва, Киев, окт., 1984. Тез. докл. Ч.2. Киев. С.121–122.

1985

Rasnitsyn A.P. 1985. *Eobraconus*, a substitute name for *Eobracon* A. Rasnitsyn (Hymenoptera, Braconidae) // Psyche. Vol.92. No.1. P.163.

1986

Расницын А.П. 1986. Типовые экземпляры видов подсемейства Ichneumoninae (Hymenoptera, Ichneumonidae), хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР. II. Виды, описанные Н.Р. Кокуевым из Китая // Энтомол. обозр. Т.65. № 1. С.142–152.

Расницын А.П. 1986. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. № 1. С.3–7.

Расницын А.П. 1986. Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. № 3. С.11–21.

Расницын А.П. 1986. Новые виды перепончатокрылых насекомых семейства Mesoserphidae из верхней юры Каратау // Вестник зоол. № 2. С.19–25.

Расницын А.П. 1986. Перепончатокрылые. Vespida (= Hymenoptera) // А.П. Расницын (ред.). Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. / Тр. Совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып.28. М.: Наука. С.154–164.

Rasnitsyn A.P. 1986. Review of fossil Tiphiidae, with description of a new species (Hymenoptera) // Psyche. Vol.93. No.1–2. P.91–101.

1987

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.

Menke A.S., Rasnitsyn A.P. 1987. Affininties of the fossil wasp, *Hoplisidea kohliana* Cockerell (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae) // Psyche. Vol.94. No.1–2. P.35–38.

Rasnitsyn A.P. 1987. The importance of [not] being a cladist. // Sphecos. No.14. P.23–25.

1988

Расницын А.П. 1988. Сепульки и происхождение стеблевых пилильщиков (Hymenoptera: Cephoidea: Sepulcidae) // В.И. Тобиас (ред.). Систематика насекомых и клещей / Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. Т.70. С.480–497.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика. // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.480–497.

Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.191–207.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.5–15.

Расницын А.П., Ковалев О.В. 1988. Древнейшие орехотворки из раннего мела Забайкалья (Hymenoptera, Cynipoidea, Archaeocynipidae fam.nov.) // Вестник зоол. № 1. С.18–21.

Расницын А.П. 1988. О Чёрной Королеве, поступательности размножения и половом отборе // В.А. Красилов (ред.). Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток. С.47–53.

Rasnitsyn A.P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida) // Oriental Insects. Vol.22. P.115–145.

Rasnitsyn A.P. 1988. Paleontological succession of hymenopterans // Proc. XVIII Int. Congr. Entomol. Vancouver. P.9.

Tichomirova A.L., Rasnitsyn A.P. 1988. Recapitulations in holometabolan morphogenesis. // Proc. XVIII Int. Congr. Entomol. Vancouver. P.73.

Rasnitsyn A.P., Sharkey M. 1988. New Eoichneumonidae from Early Cretaceous in Siberia and Mongolia // V.K.Gupta (ed.). Advances in parasitic Hymenoptera research. Leiden etc.: E.J. Brill. P.169–197.

Бабак Е.В., Гончарова И.А., Расницын А.П. 1988. Динамика видообразования и вымирания неогеновых двустворок Восточного Паратетиса // А.С. Северцов (ред.). Проблемы макроэволюции. М.: Наука. С.4–5.

Гончарова И.А., Расницын А.П. 1988. Эволюция двустворчатых моллюсков в миоцене Паратетиса по данным лайеллевых кривых // А.С. Северцов (ред.). Проблемы макроэволюции. М.: Наука. С.9.

1989

Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Б.С. Соколов (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука. С.35–40.

Расницын А.П. 1989. Кошмар Холдейна — фикция. Реплика Б.М. Медникову // Журн. общей биол. Т.50. № 1. С.136–137.

Расницын А.П. 1989. Реплика на реплику, или ещё раз о переходном грузе // Журн. общей биол. Т.50. № 5. С.719.

Расницын А.П. 1989. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста // Журн. общей биол. Т.50. № 5. С.581–583.

Расницын А.П., Матвеев Д.Г. 1989. Первый палеарктический представитель рода *Ampulicomorpha* Ashmead (Hymenoptera, Embolemidae) // Энтомол. обозр. Т.68. № 3. С.657–661.

Rasnitsyn A.P. 1989. Vespida vs. Hymenoptera // Sphecos. No.18. P.8.

1990

Расницын А.П. 1990. История палеоэнтомологии и история насекомых // Природа. № 6. С. 66–80.

Расницын А.П., Козлов М.В. 1990. Новая группа ископаемых насекомых: скорпионница с адаптациями цикад и бабочек // Доклады АН СССР. Т.310. С.973–976.

Rasnitsyn A.P. 1990. Table 1. Known Cretaceous Hymenoptera // D.Ch. Darling, M.J. Sharkey. Order Hymenoptera / D.A. Grimaldi (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brasil. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. No.195. P.124–129.

Расницын А.П. 1990. Отряд Vespida. Перепончатокрылые // А.П. Расницын (ред.). Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.239. М.: Наука. С.177–205.

Расницын А.П. 1990. Проблема ранга в таксономии // В.В. Меннер (ред.). Систематика и филогения беспозвоночных: критерии выделения высших таксонов. М.: Наука. С.5–10.

Расницын А.П. 1990. Новые перепончатокрылые семейства Praeaulacidae из раннего мела Бурятии и Монголии // Вестник зоол. № 6. С.27–31.

Carpenter J.M., Rasnitsyn A.P. 1990. Mesozoic Vespidae // Psyche. Vol.97. P.1–20.

Rasnitsyn A.P., Kulicka R. 1990. Hymenopteran insects in Baltic amber with respect to the overall history of the order // Prace Muzeum Ziemi. T.41. P.53–64.

Расницын А.П. 1990. Перепончатокрылые насекомые и стратиграфия мела // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. С.15–18.

1991

Расницын А.П. 1991. Новые перепончатокрылые рода *Baissa* (Gasteruptiidae s.l.) из раннего мела Бурятии и Монголии // Вестн. зоол. № 1. С.78–79.

Емельянов А.Ф., Расницын А.П. 1991. Систематика, филогения, кладистика // Природа. № 7. С.26–37.

Расницын А.П. 1991. Меценатство в "чистой" науке // Природа. № 8. С.88–89.

Расницын А.П. 1991. Раннемеловые представители эваниоморфных перепончатокрылых насекомых семейств Stigmaphronidae и Cretevaniidae и подсемейства Kotujellitinae (Gasteruptiidae) // Палеонтол. журн. № 4. С.128–132.

Rasnitsyn A.P., Michener C.D. 1991. Miocene fossil bumble bee from the Soviet Far East with comments on the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol.84. No.6. P.583–589.

Rasnitsyn A.P. 1991. Typified names of higher taxa once again. // Sphecos. No.22. P.5–7.

Rasnitsyn A.P. 1991. Nomenclature for the XXI century? // Sphecos No.22. P.7–8.

Сукачева И.Д., Расницын А.П. 1992. Первые представители семейства Boreidae (Insecta, Panorpida) из верхней юры Монголии и нижнего мела Забайкалья // Палеонтол журн. № 1. С.126–129.

1992

Расницын А.П. 1992. Принципы филогенетики и систематики // Журн. общ. биол. Т.53. № 2. С.172–185.

Расницын А.П. 1992. Принципы номенклатуры и природа таксона // Журн. общ. биол. Т.53. № 3. С.307–313.

Rasnitsyn A.P. 1992. Comments on the article Problems in the Nomenclature of Higher Taxonomic Categories by Ya.I. Starobogatov (see BZN 48: 6–18) // Bull. zool. nomencl. Vol.49. Pt.1. P.62.

Каспарян Д.Р., Расницын А.П. 1992. О систематическом положении *Lithoserix williamsi* Brown (Hymenoptera: Ichneumonidae) из олигоцена Колорадо (США) // Палеонт. журн. № 3. С.113–114.

Мельников О.А. , Еськов К.Ю., Расницын А.П. 1992. К проморфологии хелицеровых // Изв. РАН, Сер. биол. № 3. С.405–415.

Расницын А.П., Синиченкова Н.Д. 1992. Насекомые в отложениях воркутской серии // Совещание "Палеонология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии". Авторефераты докладов. М.: Палеонтол. ин-т РАН. С.15–16.

Rasnitsyn A.P. 1992. *Strashila incredibilis*, a new enigmatic mecopteroid insect with possible siphonapteran affinities from the Upper Jurassic of Siberia // Psyche. Vol.99. P.319–333.

1993

Расницын А.П. 1993. Конкурс на получение стипендий Джорджа Сороса по биоразнообразию. Предварительные итоги // Журн. общ. биол. Т.54. № 3. С.382–383.

Расницын А.П. 1993. Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera) // В.В. Громов, В.Ю. Дмитриев и др. Меловые энтомофауны бассейна р. Улья (Западное Приохотье) / А.Г. Пономаренко (ред.). Мезозойские насекомые и остракоды / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 252. М.: Наука. С.50–57.

Расницын А.П. 1993. Новые таксоны сепулек (Vespida: Sepulcidae) // А.Г. Пономаренко (ред.). Мезозойские насекомые и остракоды / Труды Палеонтол. ин-та АН СССР Т. 252. М.: Наука. С.80–99.

Rasnitsyn A.P. 1993. Archaeoscoliinae, an extinct subfamily of scoliid wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Scoliidae) // J. Hymenopt. Res. Vol.2. P.85–96.

Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. 1993. Mesozoic Aculeate Hymenoptera from Orapa, Botsvana // Proc. 9th Entomol. Congr. Ent. Soc. S. Africa Johannesbourg 28 June – 1 July 1993. Pretoria, Ent. Soc. S.Afr. P.132.

1994

Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1994. Динамика таксономического разнообразия неморской биоты // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып.1. С.167–174.

Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1994. Разнообразие организмов геологического прошлого. Состояние проблемы // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. С.12–19.

Расницын А.П. 1994. Новые позднеюрские представители семейства Mesoserphidae // Палеонтол. журн. № 2. С.115–119.

1995

Rasnitsyn A.P. 1995. Tertiary sawflies of the tribe Xyelini (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Xyelidae) and their relationship to the Mesozoic and modern faunas // Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County. No.450. P.1–14.

Расницын А.П., Красилов В.А. 1995. Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых // Международный симпозиум "Эволюция экосистем". Москва, 26–30 сентября 1995 г. Москва, Палеонтологический институт РАН. С.101–102 (Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1995. First finding of pollen in intestines of Permian insects. In: Ecosystem evolution. Int. Symposium. Moscow, 26–30 Sept. 1995. Abstracts. Paleontological Inst. RAS. Moscow, 1995: 76).

Rasnitsyn A.P. 1995. Lower Cretaceous hymenopterans from the English Weald and Purbeck. International Society of hymenopterists. Third annual conference. Abstracts of papers and posters. August 12–17, 1995. University of California Davis, California. P.24.

Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1995. Динамика таксономического разнообразия пресноводных организмов // Палеонтол.журн. № 4. С.3–9.

1996

Rasnitsyn A.P. 1996.Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contributions to Zoology. Vol.66. No.1. P.3–41.

Rasnitsyn A.P. 1996. New Early Cretaceous Embolemidae (Vespida = Hymenopterea: Chrysidoidea) // B.B. Norden and A.S. Menke. Contributions on Hymenoptera and associated insects dedicated to Carl V. Krombein. / Memoirs of the Entomological Society of Washington. No.17. P.183–187.

Rasnitsyn A.P. 1996. Phylogenetic problems in the insecta // International symposium on the relationships of major arthropod groups. Programme and abstracts. 17th–19th April, 1996. The Natural History Museum, London. P.16.

Расницын А.П., Красилов В.А. 1996. Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых // Палеонт. журн. № 3. С.119–124.

Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1996. Pollen in the gut contents of fossil insects as evidence of coevolution. // Paleontol. J. Vol.30. No.6. P.716–722.

1997

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1997. Pollen in the guts of Permian insects: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance // Lethaia Vol.29. P.369–372.

Rasnitsyn A.P., Novokshonov V.G. 1997. On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanipterida) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // Entomologica Scandinavica Vol.28. P.27–38.

Rasnitsyn A.P. 1997. *Xyela (Pinicolites) lata* Smith (Vespida: Xyelidae), a living fossil sawfly from Western North America // Pan-Pacific Entomologist Vol.73. No.3. P.231–235.

Добрускина И.А., Пономаренко А. Г., Расницын А.П. 1997. Находки ископаемых насекомых в Израиле // Палеонтол. журн. № 5. С.91–95.

Красилов В.А., Жерихин В.В., Расницын А.П. 1997. Пыльца в желудке ископаемых насекомых как свидетельство коэволюции // Докл. РАН. Т.354. № 1. С.135–138.

Rasnitsyn A.P. 1997. Problem of the basal dichotomy of the winged insects // R.A.Fortey and R.H. Thomas (eds.) Arthropod relationships. / Systematic Association Special Volume Series 55. London etc., Chapman and Hall. P.237–248.

Krassilov V.A., Zherikhin V.V., Rasnitsyn A.P. 1997. *Classopollis* in the gut of Jurassic insects. // Palaeontology. Vol.40. Pt.4. P.1095–1101.

1998

Rasnitsyn, A.P., Jarzembowski, E.A., Ross, A.J. 1998. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and paleoenvironmental significance. // Cretaceous Research. Vol.19. № 3–4. P.329–391.

Rasnitsyn A.P. 1998. On the taxonomic position of the insect order Zorotypida = Zoraptera. // Zoologische Anzeiger. Vol.237. P.185–194.

Martínez-Delclòs X., Peñalver-Mollá E., Rasnitsyn A. 1998. Los Hymenoptera del ámbar del Cretácico inferior de Álava (País Vasco, España). // World Congress on amber inclusions 20th–23th October 1998 Vittoria-Gasteiz Alava-Araba Basque Country – Euskadi – País Vasco. P.119.

Martínez-Delclòs X., Peñalver-Mollá E., Rasnitsyn A. 1998. Serphitidae (Insecta: Hymenoptera) from the Lower Cretaceous amber of Álava (Spain) // World Congress on amber inclusions 20th–23th October 1998 Vittoria-Gasteiz Alava-Araba Basque Country – Euskadi – País Vasco. P.161.

1999

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P., Afonin S.A. 1999. Pollen morphotypes from the intestine of a Permian booklouse // Review of Palaeobotany and Palynology Vol.106. P.89–96.

Rasnitsyn, A.P., Pulawski, W.J., Martínez-Delclòs, X. 1999a. Cretaceous digger wasps of the new genus *Bestiola* (Vespida = Hymenoptera: Sphecidae, Angarosphecinae). // J. Hymenopteran Research. Vol.8. No.1. P.23–34.

Rasnitsyn A.P. 1999. Insect taxonomy // D.L. Grodnitsky. Form and function of insect wings. The evolution of biological structures. Baltimore and London: The John Hopkins University Press. P.1–11

Ronquist F., Rasnitsyn A.P., Roy A., Eriksson K., Lindgren M. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data // Zoologica Scripta. Vol.28. No.1–2. P.13–50.

Quicke D.L.J., Basibuyuk H.H., Fitton M.G., Rasnitsyn A.P. 1999. Morphological, palaeontological and molecular aspects of ichneumonoid phylogeny (Hymenoptera, Insecta) // Zoologica Scripta. Vol.28. No.1–2. P.175–202.

Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Achterberg K., von, Fitton M.G., Quicke D.L.J. 1999. A new, putatively primitive Cretaceous fossil braconid subfamily from New Jersey amber (Hymenoptera, Braconidae) // Zoologica Scripta. Vol.28. No.1–2. P.211–214.

Rasnitsyn, A.P., Martínez-Delclòs, X. 1999. New Cretaceous Scoliidae (Vespida = Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Spain and Brazil // Cretaceous Research. Vol.20. P.767–772.

Martínez-Delclòs X., Peñalver-Mollá E., Rasnitsyn A. 1999. Hymenopteran insects from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain) // Abstr. VII Intern. Symp. Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, 1999. Buenos Aires. P.42.

Длусский Г.М., Расницын А.П. 1999. Два новых вида жалоносных перепончатокрылых (Vespida = Hymenoptera, Aculeata) из среднего эоцена США // Палеонт. журн. № 5. С.72–75.

Rasnitsyn A.P. 1999. Taxonomy and morphology of *Dasyleptus* Brongniart, 1885, with description of a new species (Insecta: Machilida, Dasyleptidae) // Russian Entomol. J. Vol.8. No.3. P.145–154.

Rasnitsyn A.P., Zherikhin V.V. 1999. First fossil chewing louse from the Lower Cretaceous of Baissa, Transbaikalia (Insecta, Pediculida = Phthiriaptera, Saurodectidae fam. nov.) // Russian Entomol. J. Vol.8. No.4. P.253–255.

Rasnitsyn A.P. 1999. *Cratephialtites* gen. nov. (Vespida = Hymenoptera: Ephialtitidae), a new genus for *Karataus koiurus* Sharkey, 1990, from the Lower Cretaceous of Brazil // Russian Entomol. J. Vol.8. No.2. P.135–136.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: Evolutionary and Paleoecological inferences // Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow 1998. Bratislava, AMBA projects. P.65–72.

2000

Rasnitsyn A.P. 2000. An extremely primitive aculeate wasp in the Cretaceous amber from New Jersey (Vespida: ?Sierolomorphidae) // D.A. Grimaldi (ed.). Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publisher. P.327–332.

Расницын А.П., Красилов В.А. 2000. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Каратау (Казахстан) // Палеонтол. журн. № 3. С.73–81.

Pulawski W.J., Rasnitsyn A.P. Brothers D.J., Archibald S.B. 2000. New Genera of Angarosphecinae: *Cretosphecium* from Early Cretaceous of Mongolia and *Eosphecium* from Early Eocene of Canada (Hymenoptera: Sphecidae) // J. Hymenopteran Research. Vol.9. No.1. P.34–40.

Pulawski W.J., Rasnitsyn A.P. 2000. *Cretobestiola*, a replacement name for *Bestiola* Pulawski and Rasnitsyn, 1999 (Hymenoptera: Sphecidae) // J. Hymenopteran Research. Vol.9. No.1. P.209.

Rasnitsyn A.P., Ross A.J. 2000. A preliminary list of arthropod families present in the Burmese amber collection at The Natural History Museum, London // A.J. Ross (ed.). The history, geology, age and fauna (mainly insects) of Burmese amber, Myanmar / Bulletin of The Natural History Museum, Geology Series. Vol.56. No.1. P.21–24.

Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G., Quicke D.L.J. 2000. An archaic new genus of Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and implications for the biology of ancestral evanioids // A.J. Ross (ed.). The history, geology, age and fauna (mainly insects) of Burmese amber, Myanmar / Bulletin of The Natural History Museum, Geology Series. Vol.56. No.1. P.53–58.

Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. 2000. Evolution of the enigmatic Plumariidae (Insecta: Hymenoptera: Chrysidoidea) // Multidisciplinary Approaches to Systematics, Second Conference of the Southern African Society for Systematic Biology, Abstracts. P.24.

Basibuyuk H.H., Quicke D.L.J., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G. 2000. Morphology and sensilla of the orbicula, a sclerite between the tarsal claws, in the Hymenoptera // Ann. Entomol. Soc. America. Vol.93. No.3. P.625–636.

Novokshonov, V.G., and Rasnitsyn, A.P. 2000. New enigmatic group of insects (Insecta, Psocidea, Tshekarcephalidae) from Tshekarda (Lower Permian of the Middle Urals // Paleontol. J. Vol.34 (Suppl. 3). P.S284–S287.

Ansorge J., Rasnitsyn A.P. 2000. Identity of *Prosepididontus calopteryx* Handlirsch 1920 (Insecta: Grylloblattida: Geinitziidae) // Acta Geologica Hispanica. Vol.35. No.1–2. P.19–23.

Pulawski W.J., Rasnitsyn A.P. 2000. *Cretobestiola*, a replacement name for *Bestiola* Pulawski and Rasnitsyn, 1999 (Hymenoptera: Sphecidae) // Acta Geologica Hispanica. Vol.35. No.1–2. P.43.

Rasnitsyn A.P. 2000. New genus and two new species of the Lower Cretaceous digger wasps from Spain (Hymenoptera: Sphecidae: Angarosphecidae) // Acta Geologica Hispanica. Vol.35. No.1–2. P.45–48

Rasnitsyn A.P., Ansorge J. 2000. Two new Lower Cretaceous hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from Sierra del Montsec, Spain // Acta Geologica Hispanica. Vol.35. No.1–2. P.49–54.

Rasnitsyn A.P., Martínez-Delclòs X. 2000. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Early Cretaceous of Spain // Acta Geologica Hispanica. Vol.35. No.1–2. P.55–85.

Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contributions to Zoology. Vol.69. No.4. P.251–258.

Basibuyuk H., Fitton M.G., Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.. 2000. Two new genera of the Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) from the Late Cretaceous New Jersey amber // D.A. Grimaldi (ed.). Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publisher. P.313–325.

Basibuyuk H., Quicke D.L.J., Rasnitsyn A.P.. 2000. A new genus of the Orussidae (Insecta: Hymenoptera) from the Late Cretaceous New Jersey amber // D.A. Grimaldi (ed.). Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publisher. P.305–311.

Rasnitsyn A.P., Ansorge J. 2000. New Early Cretaceous hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from Sierra del Montsec (Spain) // Paläontologische Zeitschrift. Bd.74. P.335–341.

2001

Rasnitsyn A.P. 2001. Comments on Article 74.7.3 of the Code (requirement for an express statement of the taxonomic purpose of a lectotype designation), including a proposal that it should be revoked // Bull. Zool. Nomencl. Vol.58. P.136.

Rasnitsyn A.P. 2001. On the skimming hypothesis of insect wing origin // Krzeminska E., Krzeminski W. (eds.). Fossil insects. Second International Congress on Palaeoentomology, 5–9 September, 2001, Krakow, Poland. Abstracts volume. Institute for Systematics and evolution of Animals, Polish Academy of Science, Krakow. P.56–57.

Rasnitsyn A.P., Basibuyuk H.H., Quicke D.L.J. 2001. A putative extinct stem chalcidoid family from the lowermost Cretaceous or uppermost Jurassic in Mongolia (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Proc. of the 13th Entomological Congress of the Entomological Society of South Africa. Pietermaritzburg 2–5 July 2001. Hatfield, Ent. Soc. S.A. P.55.

Vršanský P., Quicke D., Rasnitsyn A.P. Basibuyuk H., Ross A., Fitton M., Vidlička L. 2001. The oldest insect sensillae // Amba/B/2L01.3/ABS/D. P.3–8.

Rasnitsyn A.P. 2001. Comments on the proposed revocation of Article 74.7.3 of the Code (1) //Bull. Zool. Nomencl. Vol.58. P.300.

2002

Новокшонов В.Г., Расницын А.П. 2002. Новый вид насекомых отряда Palaeomanteida=Miomoptera из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестник Пермского университета. Геология. Вып.6. С.41–47.

Расницын А.П. 2002. Принципы систематики — фенетика, кладизм и традиционная систематика // Международная научная конференция по систематике высших растений, посвященная 70-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН, профессора В.Н. Тихомирова. Тезисы докладов (Москва, 28–31 января 2001). Москва: Изд-во Центра охраны дикой природы: С.91–92.

Расницын А.П. 2002. Современное состояние и задачи палеоэнтомологии. // Вестник зоологии. Т.36, № 1. С.3–7.

Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). 2002. History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. 517 pp.

Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G., Quicke D.L.J. 2002. The limits of the family Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and a new genus from Lebanese amber // Insect Syst Evol. Vol.33. P.23–34.

Zhang Haichun, Rasnitsyn, A.P., Zhang Junfeng. 2002. The oldest known scoliid wasps (Insecta, Hymenoptera, Scoliidae) from the Jehol biota of western Liaoning, China // Cretaceous Research. Vol.23. P.77–86.

Zhang Haichun, Rasnitsyn, A.P., Zhang Junfeng. 2002. Pelecinid wasps (Insecta: Hymenoptera: Proctotrupoidea) from the Yixian Formation of western Liaoning, China// Cretaceous Research. Vol.23. P.87–98.

Жерихин В.В., Расницын А.П. 2002. II Международный палеоэнтомологический конгресс // Палеонтол. журн. № 4. С.112.

Zhang Haichun, Rasnitsyn, A. P., Zhang Junfeng. 2002. Two ephialtitid wasps (Insecta, Hymenoptera, Ephialtitidae) from the Yixian Formation of western Liaoning, China // Cretaceous Research. Vol.23. P.401–407.

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. Т.73. СПб. 107 с.

2003

Расницын А.П. 2003. Современное состояние и задачи палеоэнтомологии // Палеонтол. журн. №2. С.44–47.

Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. 2003. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Formation Green River and some other Middle Eocene deposits of North America // Russian Entomological Journal. Vol.11. P.411–436.

Rasnitsyn ÀĞ., Ansorge J., Zessin W. 2003: New hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from the Lower Toarcian (Lower Jurassic) of Germany // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen 227. S.321–342.

Krassilov V., Tekleva M., Meyer-Melikyan N., Rasnitsyn A. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology // Cretaceous Research. Vol.24. P.149–156.

Zhang Haichun, Rasnitsyn A.P. 2003. Some ichneumonids (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonoidea) from the Upper Mesozoic of China and Mongolia // Cretaceous Research. Vol.24. P.193–202.

Rasnitsyn A.P. 2003. Obituary — Viktor Grigorievich Novokshonov (1966–2003) // Acta zoologica cracoviensia. T.46. (suppl. — Fossil Insects). P.11–15.

Rasnitsyn A.P. 2003. On skimming hypothesis of the insect flight origin. Acta zoologica cracoviensia. T.46. (suppl. — Fossil Insects. P.85–88.

Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. 2003. Diversity of Hymenoptera and other insects in the Late Cretaceous (Turonian) deposits at Orapa, Botswana: a preliminary review // African Entomology. Vol.11. P.221–226.

2004

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Gorokhov A.V., Rowland J.M., Sinitshenkova N.D., Sukatsheva I.D. 2004. Important new fossil insects from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary // S.G. Lucas, K.E. Ziegler (eds.). Carboniferous-Permian transition. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin 25. P.215–246.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. 2004. Two new insects from the Upper Permian (Tatarian) of Belmont, New South Wales, Australia (Insecta: Hypoperlida: Anthracoptilidae = Permarrhaphidae; Grylloblattida: Sylvaphlebiidae) // Palaeontol. Journ. Vol.38. Suppl.2. P.S158–S163.

Сукачева И.Д., Расницын А.П. 2004. Юрские насекомые (Insecta) местонахождения Сай-Сагул (Киргизия, Южная Фергана). Палеонтол. ж. № 2. С.64–68.

Rasnitsyn A.P., Zhang Haichun. 2004. A new family, Daohugoidae fam. n., of siricomorph hymenopteran (Hymenoptera = Vespida) from the Middle Jurassic of Daohugou in Inner Mongolia (China) // Труды Русского энтомологического общества. Т.756. № 1. С.12–16.

Dlussky G.M., Brothers D., Rasnitsyn A.P. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae // Ins. Syst. Evol. Vol.35. P.1–13.

Rasnitsyn A.P., Basibuyuk H.H., Quicke D.L.J. 2004. A basal chalcidoid (Insecta: Hymenoptera) from the earliest Cretaceous or latest Jurassic of Mongolia // Insect Syst. Evol. Vol.35. P.123–135.

Rasnitsyn A.P., Golovatch S.I. 2004. The identity of *Phryssonotus burmiticus* (Cockerell, 1917) (Diplopoda, Polyxenida, Synxenidae) in Cretaceous amber in Myanmar // J. Syst. Palaeontol. Vol.2. P.153–157.

Zhang Junfeng, Rasnitsyn A.P. 2004. Minute members of Baissinae (Insecta: Hymenoptera: Gasteruptiidae) from the upper Mesozoic of China and limits of the genus *Manlaya* Rasnitsyn, 1980 // Cretaceous Research. Vol.25. P.797–805.

Rasnitsyn A.P., Zhang Haichun. 2004. Composition and age of the Daohugou hymenopteran (Insecta, Hymenoptera = Vespida) assemblage from Inner Mongolia, China // Palaeontology. Vol.47. P.1507–1517.

Zhang Haichun, Rasnitsyn A.P. 2004. Pelecinid wasps (Insecta, Hymenoptera, Proctotrupoidea) from the Cretaceous of Russia and Mongolia. Cretaceous Research. Vol.25. P.807–825.

Rasnitsyn A.P., Mostovski M.B. 2004. Viktor Grigorievich Novokshonov (26.02.1966–29.01.2003) // Paleontological Journal. Vol.38. (Suppl.2). P.75–79.

2005

Archibald S. B., Rasnitsyn A. P., Akhmetiev M. A. 2005. Ecology and distribution of Cenozoic Eomeropidae (Mecoptera), and a new species of *Eomerope* Cockerell from the Early Eocene McAbee locality, British Columbia, Canada // Ann. Entomol. Soc. Am. Vol.98. No.4. P.503–514.

Расницын А.П., Сукачева И.Д, Аристов. Д.С. 2005.Пермские насекомые воркутской серии Печерского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. №4. С.63–75.

Научное издание

РАСНИЦЫН Александр Павлович

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ
по эволюционной биологии

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005.
iv + 347 стр. с илл.

Для заявок:
123100 Москва а/я 16, изд-во КМК
kmk2000@online.ru
см. также
http://webcenter.ru/~kmk2000

Отпечатано в ППП "Типография "Наука"
121099 Москва, Шубинский пер., 6.
Подписано в печать 06.12.2005. Заказ № 2319
Формат 70x100/16. Объём 22 + 1 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 1000 экз.