

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н.СЕВЕРЦОВА
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
ПРОБЛЕМЫ
СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ПУЩИНО • 1983

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА

А.П.Расницын

Палеонтологический институт АН СССР

Вопрос о том, в какой мере система организмов должна отражать и учитывать их филогенез, не относится к числу решенных. 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, превышает 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 также 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 свертка информации. Указывая, что данный вид относится, скажем, к роду лошадей и соответственно, отряду непарнокопытных, классу млекопитающих, типу хордовых и т.д., мы сообщаем о нем такую массу сведений о признаках, характерных для всех этих таксонов, по сравнению с которым подлежащие уточнению признаки данного вида лошадей составляют ничтожное меньшинство.

Во-вторых, это прогноз распределения еще не изученных признаков и признаков еще не открытых объектов. Мы можем сказать, что какой-нибудь мало известный 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 главным мерилем качества системы. Если изучение новых признаков и описание новых таксонов лишь подтверждает и уточняет систему, значит, она хороша. Если же изучение каждого нового признака и описание нового вида заставляют перестраивать систему, значит, она никуда не годится.

Еще 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 четче эти таксоны разграничены.

Итак, цель систематики состоит в выделении групп - таксонов, максимально сходных внутри себя по всей совокупности признаков и максимально четко разграниченных по этим признакам. Эта цель предопределяет многие свойства системы, например, ее форму, которая могла бы быть не только иерархической, но и комбинативной либо параметрической.

Комбинативная система - это многомерная решетка, ячейки которой занимают таксоны, характеризующиеся определенным сочетанием признаков и свойств. Подобные таксоны, казалось бы, должны соответствовать сформулированным здесь требованиям, тем не менее комбинативная система на практике последовательно не применима. Ее использование оправдано лишь в том случае, когда признаки слабо скоррелированы и встречаются в самых различных сочетаниях, так что значительная часть ячеек многомерной решетки оказывается заполненной. Мы знаем, что это не так, что, например, шерстный покров исключает присутствие хлорофилла, цветка, конъюгации, 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 свертывание информации, не говоря уже о прогнозе, здесь весьма затруднительно.

Параметрическая система строится таким образом, что все свойства ее объектов определяются значением одного или немногих веду-

ших параметров. Хороший пример параметрической системы — таблица Менделеева. Она построена в виде решетки и кажется комбинативной, поскольку свойства элементов определяются их положением на пересечении данной строки и столбца таблицы. В действительности эти свойства определяются единственным параметром — зарядом ядра.

Параметрическая система такого рода очень экономична и прогностична, применение ее в систематике весьма заманчиво, но обычно утверждают, что подходы к ее реализации здесь совершенно не ясны. В действительности ситуация гораздо интереснее. Существующая система в немалой степени уже согласована с определенным 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 произвольно, в результате одного только изучения сходств и различий. Система любой группы первоначально строится фенетически, на основе сходств и различий ее членов, и лишь затем, часто после большого перерыва, следует изучение ее эволюции. Однако, выяснение филогенеза обычно ведет лишь к уточнению системы и редко заставляет ее 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 определенных признаков, в существовании тех многочисленных пустот в комбинативной системе, о которых 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 бактерий, например, будет очень далека от схемы филогенеза, восстанавливаемого по последовательности оснований ДНК. Ему виднее, и то, что будет сказано 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 определенной степени изоморфна филогенезу. Следует ли увеличивать эту степень? Как уже упоминалось, существуют

разные точки зрения на этот счет. 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 ее членов было поверхностным, что ее 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 кладистской системе, только в качестве аналога рождению и смене поколений 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

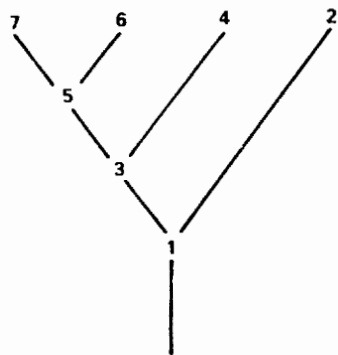


Рис.1

Геннигу, 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, 7 - птицы. Тогда по Геннигу птицы не могут быть не только самостоятельным классом, но и чем-то большим, чем еще один отряд динозавров. Аналогично, если многоклеточные произошли от жгутиковых, они будут только подчиненным таксоном этого класса. Но ведь предком всех или многих многоклеточных были не все жгутиковые, а какой-то определенный 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 один неприятный аспект кладизма. Если в генеалогии на той же схеме 6 и 7 - братья, то 4 - их дядя, а 2 - троюродный дед. У кладистов, если 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 Генниг 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). Причем нумерация меняется с изменением схемы филогенеза в любом месте.

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

Учет 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 четкой формулировке.

Существуют 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 учета сходства, невозможность существования предковых таксонов), так что использовать его на практике невозможно.

Останутся широкая монофилия и узкая, традиционная. Узкая монофилия (Геннинг ее называет парафилией) часто определяется как происхождение всех членов таксона от общего предка, но это неверно, поскольку общий 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 монофилетичен, 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 надежно, чем их объем, это создает значительные неудобства при применении концепции широкой монофилии. Вообще же широкая монофилия — это просто стыдливая полифилия, и использовать ее едва ли имеет смысл.

Итак, мы остановились на узкой монофилии (далее будем говорить просто о монофилии) и получили строгое ее определение (ближайший общий предок есть член того же таксона). Попробуем теперь оценить уровень сходства, необходимый для объединения группы ви-

дов 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 расчета 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 ее членами. Тогда мы можем изобразить таксономическую структуру группы графически (рис. 2). Пример вымышленный, но достаточно реалистичный.

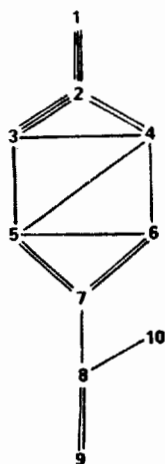


Рис. 2

Число линий между парами видов соответствует определенным уровням сходства (чем больше линий, тем выше сходство). Как разделить эту группу на подчиненные 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 жесткое требование, и в нашем примере, как и в очень многих реальных случаях, конгрегации выделить не удастся (точнее, здесь можно выделить конгрегацию 8+9, но это не облегчает разделения группы на таксоны). Более мягкие требования выдвигает определение таксона - континуума: члены такого таксона могут быть расположены в простую или разветвленную

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 четким, чтобы рекомендовать его к использованию. В сочетании с определением монофилии оно дает определение таксона как монофилетического континуума, т.е. таксона, образующего и исчерпывающего континуум с определенным нижним уровнем сходства и включающего в свой состав общего предка всех своих членов. При этом неважно, реконструирован ли этот предок или реально известен, 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 является необходимой для установления монофилии таксона.

Определение таксона как монофилетического континуума может служить основой для построения системы, лишенной недостатков фенетического и кладистического подхода. 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.

Понятие 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 еще 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 ее пробелов. Это часто повторяемое утверждение в принципе справедливо, но сильно преувеличивает реальные трудности. Эволюция хотя и непрерывна, но весьма неравномерна, и этапы ее ускорения вызывают закономерные пробелы в летописи, со временем сужающиеся, но редко обнаруживающие тенденцию к заполнению. На собственном опыте могу 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 гнаты 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 дает нам основания надеяться, что систематика, опирающаяся на концепцию таксона как монофилетического континуума, будет успешно справляться со стоящими перед ней задачами.

Литература

- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971, 454 с.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П. О фенетической и филогенетической системах. - Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 1, с. 5-14.
- Смирнов Е.С. Таксономический анализ. М.: Изд. МГУ, 1969, 188 с.
- Сокэл Р. Современные представления о теории систематики. - Ж. общ. биол., 1968, т. 28, № 6, с. 658-674.
- Hennig W. Die Stammesgeschichte der Insekten. Senckenberg - Büch., Bd. 49, 436 S (английский перевод: Insect Phylogeny, John Wiley and Sons, 1981, 519 p.).
- Hennig W. Phylogenetic systematics. - Ann. Rev. Entomol., 1969, vol. 10, p. 97-116.