

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. С. 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 признается более важной, чем простота и надежность диагнозов ее 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 четкого 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 удастся, 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 аутопоморфий и аутплезиоморфий¹ таксона

¹ Аутопоморфия — признак, возникший у первых представителей данного таксона, аутплезиоморфия — признак, возникший у более или менее отдаленного его предка, но

так часто не удается 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 надежную и одновременно детальную реконструкцию филогенетического древа далеко не всегда осуществимой (см., напр.: Заварзин, 1987; Невеская 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).

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 гиатусов 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, линеева 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

утраченный во всех последующих эволюционных линиях, кроме той, которая ведет к рассматриваемому таксону. Подробнее терминология филогенетики рассмотрена в других работах (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988).

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 приобретенное 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 жесткие надкрылья у скрытоживущих насекомых). Расхождение же спектров изменчивости постепенно ведет к дивергенции общей организации групп, отражаясь в той или иной форме и на видимом наборе признаков.

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

Еще 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 (гигантсусы) 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 ее 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 подчиненный 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 — все 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 счет не существует. Конечно, мы рассчитываем на сравнимость одноранговых таксонов в близких группах, а на сравнимость видов — и в весьма отдаленных, 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 зеленого 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 действительности этого механизма существуют весьма серьезные сомнения (Расницын, 1987). Опирайтесь на подобные гипотезы и предположения нужно с большой осторожностью, они сами скорее предмет исследования, чем его результат.

Обратимся теперь к нелинейной системе, полностью определяемой признаками. Наиболее яркий пример нелинейной системы, полностью определяемой признаками — 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. Сукачева (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 нелинейная система в отличие от линейной 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 нелинейной или сочетает в себе элементы линейной или нелинейной (строго говоря, такие элементы, видимо, сочетают, но в разных пропорциях, все наши системы, кроме откровенно искусственных). Речь идет 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 взяты за поиски внутренней, собственной структуры многообразия вендской биоты. Начальный этап этой работы отражает интереснейшая монография М.А. Федонкина (1987).

Сходный метод таксономических аналогий широко распространен в систематике (не только палеонтологической, но в палеонтологической особенно часто), и именно с его применением в наибольшей степени связано представление о признаках-маркерах определенного таксономического ранга. Как можно было убедиться, фиксация таксономической (ранговой) значимости признака — не более чем искусственный прием, упрощающий работу систематика в условиях недостатка данных о собственной структуре классифицируемой совокупности. Этот прием 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.

Abstract

An approach to the rank problem depends on what kind of taxon and taxonomy we use. The Linnean taxon is not determined by characters but itself determines them. The Linnean taxonomy is searching for the internal, objective structure of diversity of the living world. The rank reflects here the relative position of the taxon in that structure. No natural mechanisms known existing to make comparable the taxa of the same rank in different groups (except the species rank). Unlike this the non-Linnean taxonomy relies completely on the a priori selected features. It either ignores the internal structure of the studied group or appreciates that the structure is too obscure and difficult to elucidate, while the available system is artificial but useful nevertheless being a step toward the natural classification. Ranks are fully comparable in this system being based on the same a priori chosen set of the rank — indicating characters. The real systems commonly combine in various extent features of both Linnean and non-Linnean approaches.

ЛИТЕРАТУРА

Вялов О.С., Сукачева И.Д. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976. С. 169—230. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).

Заварзин Г.А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 114—158.

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

Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии, 1968. Т. 29, N 1. С. 48—56.

Невская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончаро-

ва И.А. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонол. журн., 1987, № 4. С. 5—15.

Расницын А.П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пушкино, 1983. С. 41—49.

Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценоотический кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46—64.

Расницын А.П. Филогенетика // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 480—497.

Расницын А.П., Длауский Г.М. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 5—15.

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

Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М.: Наука, 1987. 176 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 226).

УДК 57

Я.И. Старобогатов

ПРИНЦИПЫ ОЦЕНКИ РАНГА ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Таксоны выше вида (макротаксоны) выделяются всецело на типологической основе с учетом их монофилетического происхождения. Ранг их от природы не задан (в отличие от ранга вида у организмов с перекрестным оплодотворением) и является предметом субъективных оценок, хотя, чаще всего, различия в оценках ранга колеблются в пределах одной ранговой группы (например, группы рода, семейства или отряда). Поскольку субъективность оценки ранга принципиально неустранима, вопрос можно перевести на конвенциональную основу (в виде договоренности между специалистами). Надежной основой для конвенции служит принцип единства уровня различий таксонов одного ранга (Майр, 1971; Скарлато, Старобогатов, 1974). Его можно сформулировать следующим образом: таксонам выше вида, обособленным от соседних на одинаковом уровне различий, следует придавать одинаковый таксономический ранг. Все было бы хорошо, если бы мы умели измерять и выражать в цифрах этот уровень различий, тогда можно было бы избрать эталон и оценить ранги в сравнении с ним. Однако этого мы делать пока не умеем, что очень сильно затрудняет сравнение ранга таксонов, относящихся к разным классам и тем более типам.

В ту пору, когда типологический подход распространялся и на виды, во многих исследованиях высказывались соображения по аранжировке признаков: такие-то следует считать видовыми, такие-то — подро-довыми, а такие-то — родовыми. Ныне все эти соображения (разумеется, в той мере, в какой они соответствуют современной изученности группы) сохраняют силу с той лишь поправкой, что "видовые" (в смысле типологической концепции вида) надо понимать как надвидовые, ибо вид этой концепции — это надвид концепции биологической, хотя во многих случаях он может состоять всего из одного вида в понимании последней. Более трудно выявить такие критерии ранга для таксона выше семейства. Тут отдельные признаки уже, как правило, не работают. Одной из ярких попыток разработки таких критериев, которые основаны на

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Ответственный редактор
академик **В.В. МЕННЕР**



МОСКВА "НАУКА"

1990