# Систематика, филогения, кладистика

А. Ф. Емельянов, А. П. Расницын



*Александр Федорович Емельянов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Зоологического института АН СССР. Основные научные труды связаны с систематикой, филогенетикой, зоогеографией. Монография: Филогения и эволюция носаток подсемейства* Orgeriinae *(Homoptera, Dictyopharidae). Л., 1980.*



*Александр Павлович Расницын, доктор биологических наук, заведующий лабораторией членистоногих Палеонтологического института АН СССР. Область научных интересов — эволюция насекомых, исследования биоценозов и экосистем прошлого, методология филогенетического исследования. Автор новой системы насекомых, а также нескольких общебиологических концепций.*

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[1]. Это направление, названное кладистикой и претендующее на роль более совершенной систематики, чем традиционная, приобрело популярность на Западе, ее приверженцы множатся и у нас в стране. К систематике кладисты и традиционалисты подходят по-разному, поэтому полезно еще 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 ее правила, в действительности же классификация — всего лишь прием и орудие, живой язык систематики и косвенно выраженный ее итог.

Со времен К. Линнея индивидуальные единицы классификации — таксономические группы, или таксоны (тогда они так еще 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 нем 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,

[1] Hennig W. Grundzügeiner Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.

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 ее рабочим орудием.

Для эволюционистов классификация освящена филогенией, в идеале поверяется ею. На практике же построение системы идет впереди филогении, создает ей фундамент. Если обнаруживаются новые, прежде неизвестные объекты классификации, они должны быть тотчас же в нее включены. К филогении отношение совершенно другое — ее 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 учтенных признаков (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.

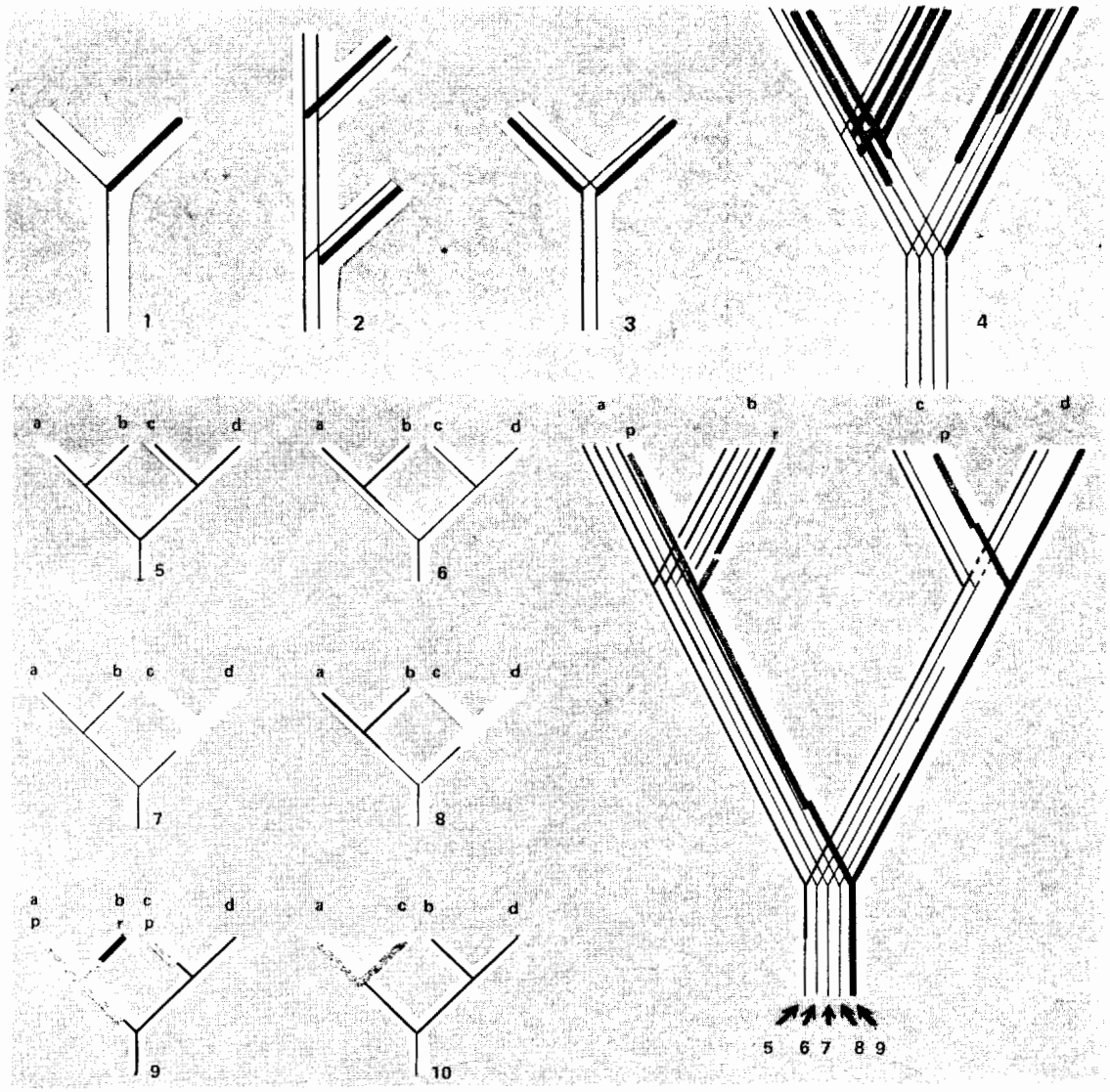
Сам по себе политетический подход к выделению таксонов не требует от его сторонников быть эволюционистами, но каждому эволюционисту ясно, что добросовестное его применение не может не привести к результатам, полезным для построения естественной системы, т. е. системы, в которой обоснована монофилетичность 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 учета 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, объемом 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 еще 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 ее результатов. Перечень признаков, по которым можно было бы определить ранг и объем таксонов, выработанный на какой-либо группе, практически не поддается сколько-нибудь значительной экстраполяции на соседние группы любого уровня и участка системы — меняются признаки, меняется и их значение. Таксономические операции еще далеки от объективности, отчасти поэтому систематики часто полагаются на целостное, образное постижение объекта.

Классификация позволяет максимально-




**Различные преобразования признаков в филогенезе: 1 — минимальные изменения при видообразовании (изменившийся признак — апоморфия — показан т о л с т о й л и н и е й); 2 — последовательное отделение дочерних видов от неизменного материнского (такой способ кладистикой не признается); 3 — минимальные изменения при видообразовании согласно кладистической догме (каждый вид получает не меньше одного нового признака); 4 — новообразования двух типов — в узлах (ч е р н а я ж и р н а я л и н и я) и между ними (ц в е т н а я л и н и я) — кладистика признает только первый тип; 5—9—варианты преобразования признаков при возникновения четырех таксонов (a, b, c, d) от единого предка: 5 — за счет синапоморфий abcd, 6 — ab, 7 — cd, 8 — двух синапоморфий ab и cd, 9 — эволюция с параллелизмами (p) и реверсией (r); 10 — обычная (неверная) интерпретация родства при распределении признаков без учета параллелизмов и реверсий; справа — суммарная картина эволюции признаков 5—9. Видно, что вариант 10 не согласуется с последовательным формированием признаков, отраженных на эволюционной картине, если не учитываются параллелизмы и реверсии.**

но 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 у́же 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 постепенн
потерю всеобъемлющег
бым (взятым за начал
предком. Утрата идет по
ство преобразующейся
сложность предка, эв
объекта, как правило, огр
ство долго преобладает н
чиями и начинает размы
чительно с периферии, с
тических цепей, в перву
новоприобретений — над

В индивидуальном
ма — онтогенезе — кажд
мируется постепенно в р
образований, т. е. мор
простого к сложному[2]. П
ные новшества образуют
развития в том же нап
стройка новых звеньев (а
клонение в развитии про
замена их на другие (дев
эволюция такого призна
ускорением его развития
лее ранним его началом
удлинением. Так, пласт
какой-либо эволюцион
может удлиняться и рас
менно утолщаясь, чтобы
Но укрепление возможн
листа, только за счет ус
ней жилки (пример
будет возникать на все б
ее развития.

Иерархия таксон
рий — это и иерархия а
способительных особен
главным образом по наб
люционным значением,
люции. Для образовани
статочно, чтобы группа
перестала скрещиваться
создала устойчивые м
держания. Вид или гр
обособиться в отдельны
обрести какие-то свое
выделяющие их среди д
роде эти признаки есть
посредственное воплощ
ций, не слишком значите
щих освоить новый вар
фективнее использовать
симости от того, сколь
адаптации (признаки), р
ваться как более или ме
видов; породить новый р
же причинам, по каким

[2] Ш и ш к и н М. А. Законом
генеза // Современная пале

описать как постепенную и поэтапную потерю всеобъемлющего сходства с любым (взятым за начало отсчета) общим предком. Утрата идет 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 счет 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[2]. 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 счет усиления одной средней жилки (пример девиации), которое будет возникать на все более ранней стадии ее 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 адаптаций, 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 адаптаций, 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 ее 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-дивергентной (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 ее 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 — ее 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

[2] Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Т. 2. М., 1988.

предка двуслойных животных (Diploblactica) 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, 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 — летной) открывает возможности для его значительного количественного роста, быстро ведущего к усилению этой функции. Далее изменение и усиление функции одного органа потребует ее 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 четырехкамерного 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 четырехкамерное 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 живьем, 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 числа продвинутых. Пример — тушканчики, среди высших представителей которых емуранчик, гарбаганчик, 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 листа с выпуклым краем в результате параллельной эволюции. Другой пример — перистосложный лист, состоящий из нескольких независимых листочков, имеющийся у рябины, ясеня, белой акации, американского клена, грецкого ореха и т. д. Все это растения из разных семейств, у большинства 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 определенном 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 неизоморфна ей, т. е. не повторяет ее полностью, поэтому из системы нельзя получить собственно филогению, а только некоторые границы ее 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 ее 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 г.), можно назвать филогенетической, она не была тогда воспринята как что-то познавательно ценное, видимо, не считал ее таковой и Ламарк. Настоящим основателем филогенетики стал последователь Дарвина Э. Геккель (1866 г.), 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 отдаленного 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[1], 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 остается в качестве элементарной единицы систематики.

Кладистика состоит из двух частей, ценность которых, на наш взгляд, совершенно различна. Приемы 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 «фило-

[1] Hennig W. Phylogenetic Systematics. Urbana, 1966.

генетической 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. Геннинг же сузил это понятие, связав его с определенными 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, Геннинг назвал 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 генчиговскую 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. 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 определенный 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 еще одно такое же превращение. Между узлами ничего не происходит, лишь определяется интервал между событиями в узлах. Стягивание всех эволюционных событий в узел кладограммы Геннинг допускает только как формальный прием анализа при ее 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 далеких 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.

Геннинг постулирует далее, что в каждой точке расщепления возникают две (разные!) апоморфии, т. е. обязательным считается наличие своей апоморфии (следа расщепления) в образовавшихся производных линиях. Таким образом, вид и любой другой таксон, разделяясь на два, прекращает свое 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 распространенный 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 меняющихся 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 матрешки, одна в другой содержатся апоморфии, последовательно маркирующие узлы кладограммы все 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 ее пределах, стало быть, позже,— апоморфным. Другие приемы 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.

Надежность всех этих приемов 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 надежностью. 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 ее на обилие слабо обоснованных таксонов и, соответственно, на значительную нестабильность.

Таков упрощенный 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 жесткости, к переоценке надежности самой процедуры.

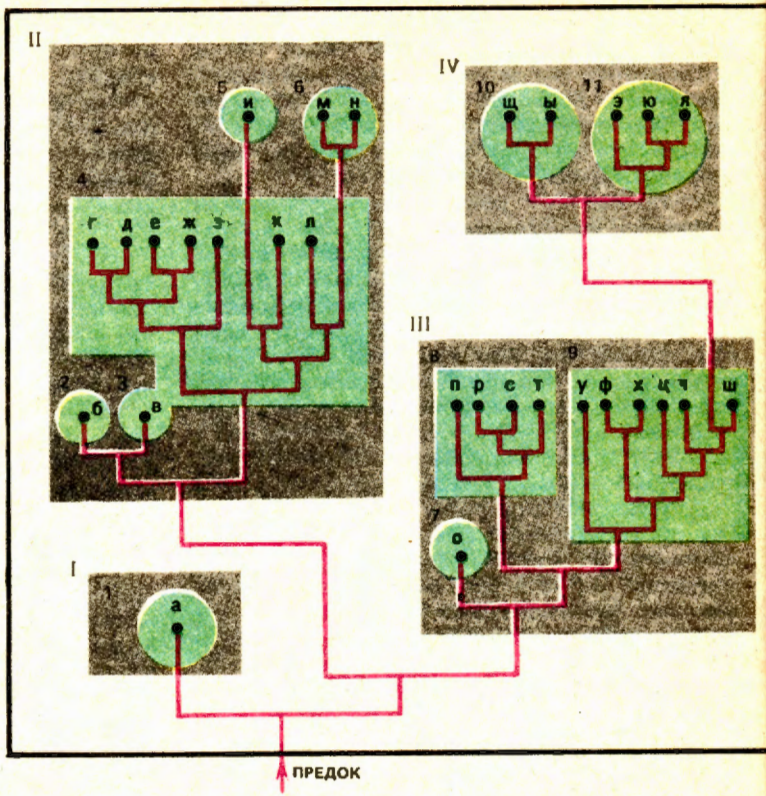
Теперь, опираясь на изложенное, попытаемся еще раз сравнить взгляды кладистов и их противников на систему и ее отношение к филогенезу, и в частности кладограмме.

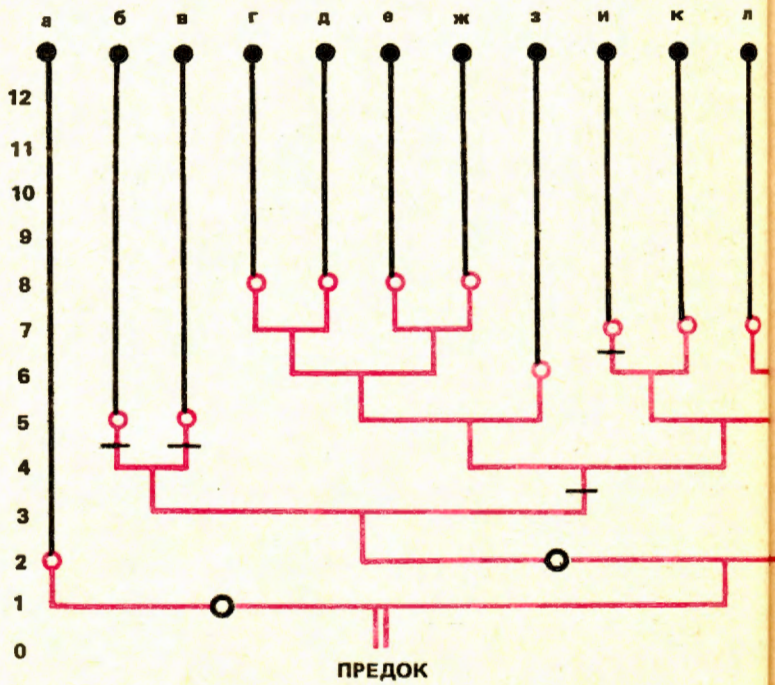
Для «традиционалистов» основа системы — отношения **сходства** между таксонами, филогения же используется для контроля за его надежностью. Если сходство очерчивает полифилетическую группу, скорее всего либо оно поверхностно, либо полифилия кажущаяся — в любом случае это сигнал о необходимости дополнительного анализа системы и филогенеза группы. В остальном филогения для обычных систематиков имеет самостоятельное значение, а кладограмма выступает как канва и иллюстративный 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 легкой руки кладистов уже привычно обозначается словом «сценарий».

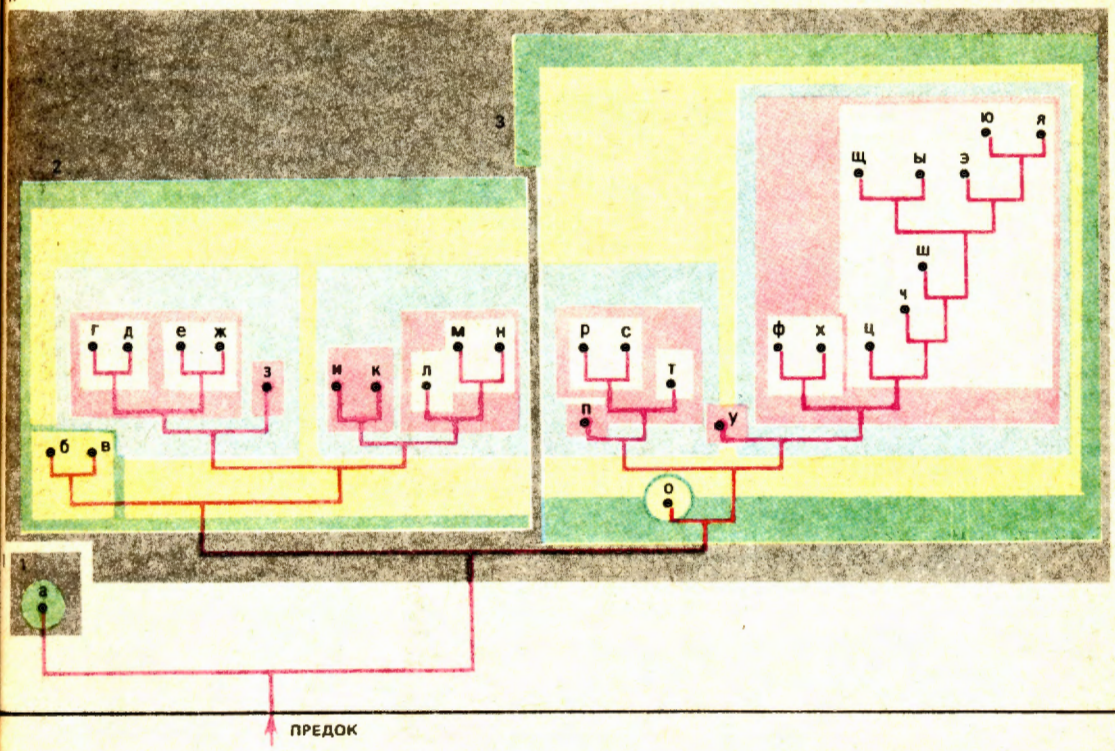
Недостатки традиционного подхода связаны с трудностью его формализации. Существуют методы количественной оценки

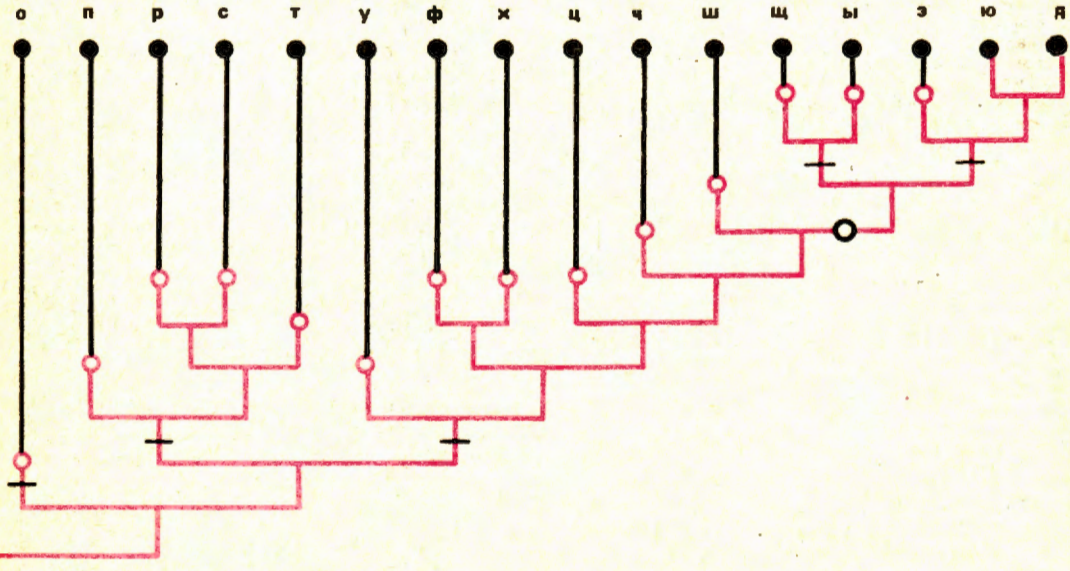
Схемы, созданные по принципам традиционной классификации некоего подсемейства организмов (вверху слева) и по правилам кладистики. Различие схем очевидно: в традиционной подсемейство четко делится на трибы (римские цифры), те — на роды (арабские цифры), а последние — на виды (буквы алфавита); в кладистической схеме любое ветвление (дивергенция) линии дает две сестринские группы (таксоны) одного и того же ранга, например, дивергенция общего предка приводит к образованию таксонов I и II, причем последний охватывает всех потомков, т. е. организмы, в традиционной классификации распределенные 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 изображена одним цветом (только до таксона, включающего виды от «ц» до «я», дальнейшее цветовое изображение сестринских групп ограничено полиграфическими возможностями).

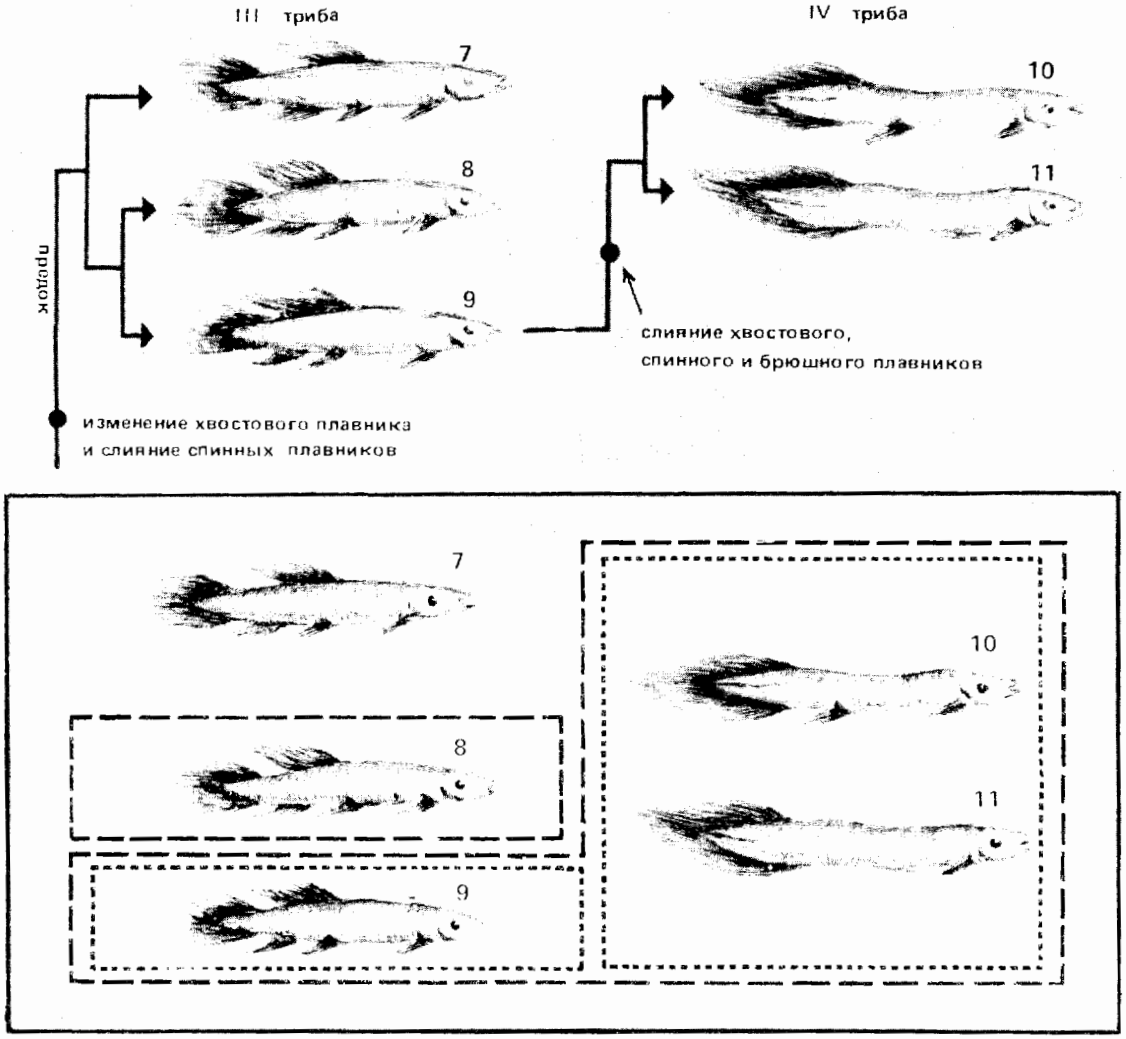
Кладограмма, или филогенетическая дендрограмма (внизу), и у «традиционалистов», и у кладистов выглядит одинаково. Ее узлы, в которых произошли крупные морфогенетические преобразования, приведшие к образованию триб, обозначены черными кольцами, более мелкие изменения, вызвавшие возникновение родов,— поперечными черточками. Ранги кладистических таксонов пронумерованы арабскими цифрами. Видно, что при отсчете снизу, от общего предка подсемейства, виды у кладистов имеют разные ранги — от пятого до двенадцатого.




II
3
2
1
а
б в
г д е ж з
и к л м н
о
п р с т у
ф х ц ч ш щ ы э ю я
ПРЕДОК


о п р с т у ф х ц ч ш щ ы э ю я




**Часть схем, изображенных на предыдущем рисунке, для наглядности представленная в виде классификации вымышленной группы рыб. Традиционная классификация (в в е р х у) отражает сходство объектов и их родство при составлении таксонов (виды не показаны); кладистическая же классификация сходства в расчет 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 (8, 10 и 11).**

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[4], пока еще не распространившегося широко.

Кладистический подход к системе, в отличие от традиционного, предполагает, как уже говорилось, ее 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,

[4] Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология. Т. 1. М., 1988. С. 480—497; Расницын А. П., Длусский Г. М. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М., 1988. С. 5—15.

как в традиционной системе, но в отличие от ее 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 счете только по дивергенциям, которые все оказываются равноценными, так что единственным собственным критерием ранжирования таксонов остается последовательность дивергенций. Но если каждая следующая дивергенция дает 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 Геннинг. 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 нее отказались и используют все 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, ее обоснованность. Кроме того, кладисты считают важной лишь последовательность дивергенций, все 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.

Почему же при всем этом кладистика пользуется столь широкой популярностью, что, завоевав Запад, начинает обосновываться и в отечественной систематике[5]? Нам кажется, что дело в ее внешней привлекательности для научного сообщества. Возможность в явном виде, шаг за шагом описать в воспроизводимой форме процедуру построения кладограммы, а с ней и системы группы организмов оказывается столь привлекательной, что недостатки кладистического подхода не хочется замечать. Забывается, что важнейшая задача системы — организация 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. Предается забвению и полная произвольность (в рамках этого подхода) такой важной процедуры, как ранжирование таксонов, и многое другое.

Нам представляется, что несомненные достоинства кладистики все же далеко не уравновешивают ее не менее очевидные недостатки[6]. 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 знамена кладизма. Это не освобождает, конечно, от необходимости освоить все полезное в кладистике, прежде всего систему методов реконструкции филогенеза.

---

[5] Павлинов И. Я. Кладистический анализ (методологические проблемы). М., 1990.

[6] См., например: Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971; Пономаренко А. Г., Расницын А. П. // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 1. С. 5—14; Эйхлер В. // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 17. № 1. С. 89—98; Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. С. 11—27.