УДК 575.86 + 57.06

© 1992 г. А.П. РАСНИЦЫН

ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНЕТИКИ И СИСТЕМАТИКИ

Рассмотрена методология филогенетики и систематики. Из четырех стандартных шагов каждого этапа филогенетического анализа (выявление сходств и различий; выдвижение гипотез о сходствах, отражающих родство; попытки фальсификации, т.е. опровержения этих гипотез; оценка результатов этих попыток) более детально рассмотрен последний и в частности система презумпций, позволяющая и в условиях неизбежной неполноты аргументации выявить более обоснованные гипотезы. Проанализированы три основных конкурирующих подхода в систематике: фенетика, кладизм и «традистика». Показано, что оптимальный результат дает традистика, как это и было уже давно интуитивно понято, но четко не сформулировано систематиками. При этом роль задающего механизма системы отводится идеальному сходству (полный баланс сходств и различий), а эвристическими методами построения системы выступают практически оцениваемое сходство, задающее черновой вариант системы, и родство как способ проверки таксонов на монофилетичность.

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 своем этапе может быть расчленен 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 ее 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 изощренным попыткам ее 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 учтенных нами

сил и факторов. Таким образом, ни одно утверждение не может быть окончательно доказанным, все решения принимаются при недостатке информации, и четвертый 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 серьезных 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 отдаленным 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 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 auxillary principle), но это в действительности центральное, а отнюдь не дополнительное положение филогенетики. В самом деле, как пишет Фаррис, «если гомоплазия (независимо приобретенное сходство) универсальна, признаки ничего не могут сказать о родстве» (Farris, 1983, с. 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 бо́льшим трудом, чем отношения семейств и подсемейств, хотя расхождение видов происходило относительно недавно и должно было оставить гораздо более четкие 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 путем вымирания промежуточных форм. Но как бы это 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 ее 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 счет идет на десятки тысяч, тысячи, а иногда и на сотни лет. Это многократно показано на четвертичных насекомых (Coope, Brophy, 1972; Coope, 1973; Киселев, 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 четкие следы процессов, протекавших в дочетвертичное время, если только речь идет о действительно непреодолимых барьерах. Отсутствие биогеографического анализа тафономии затрудняет проверку этого неутешительного заключения, а то немногое, что все-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 многочис-

ленные 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 упорядоченны: 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 серьезных 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 (Kukalova-Peck, 1978; Rasnitsyn, 1981).

Последний и на Западе наиболее популярный метод поляризации — внегрупповое сравнение. Он основан на том, что модальность, возникшая у более отдаленного 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 все еще 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 ее (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 удается предложить гипотезы, в рамках которой все сходства могли бы считаться унаследованными (если сходство китов с другими млекопитающими по гомотермии 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, с. 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, обобщенная 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 определенными 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 еще две не менее важные функции. Одна из них — свертывание информации (попытайтесь представить, какой объем 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 — синкрéтичная, эклектичная таксономия и т.д. (Farris, 1979), но это в действительности не названия, а слегка смягченные негативные эпитеты. Поэтому приходится предложить новое название — традистика.

Из трех 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 расчете степени сходства. Методы такого расчета 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 все 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, еще 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 скорелировано. Именно это обстоятельство и эксплуатируют кладизм и традистика.

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, с. 478). Наиболее широко признано первоначальное объяснение этого подхода, предложенное Геннигом (Hennig, 1950, 1966) и запечатленное 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 (interested) наборов синапоморфий», причем «наши знания эволюционной истории, как и наши классификации, выведены из этой предполагаемой упорядоченности» (Platnick, 1979, с. 538). Другими словами, первична упорядоченность, а филогенетическая ее 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 ее членов и только их. Однако это определение неточно, поскольку любая приобретенная модальность («приобретенный признак») может быть затем утрачена, тогда как для апоморфии это всеми признается невозможным (змеи утратили ноги, но не четырехногость как синапоморфию тетрапод). Апоморфия — не признак или его модальность, а факт приобретения определенной модальности в определенный момент истории группы («факт из ее биографии»).

Сказанного недостаточно для характеристики кладизма, поскольку существует еще 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 удается провести последовательно, так как в конце процедуры нередко остается 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 ведет 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, с. 66). В таком случае дивергенция становится единственным процессом, создающим таксоны, а апоморфии отводится роль маркера дивергенции и порожденного ей таксона, маркера единственного, но не безошибочного, поскольку теоретически не необходимо, чтобы каждый продукт дивергенции был маркирован таким образом. Это ограничивает разрешающую способностсть метода, но не препятствует его применению.

Интереснее другой аспект решения Геннига: оно требует считать таксон исчезнувшим после каждой его дивергенции, даже если один из ее продуктов не испытал даже следа изменений. Это требование кажется странным, но оно, по крайней мере, последовательно. Оно дает концепции двойное преимущество монистичности (в противоположность традистике, 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 счете упорядоченным набором апоморфий, а дивергенцию рассматривая лишь как средство идентификации апоморфий 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 после-

довательность 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 еще и потому, что многие из них едва ли могут рассматриваться как возникающие в один прием (в ходе единичного видообразования). При этом разные апоморфии могут проходить этапы своего формирования параллельно, накладываясь друг на друга, что еще более ограничивает возможности установления их последовательности. По той же причине количественный подход здесь должен ориентироваться не на простой подсчет 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 преимущества. Однако этот вопрос лучше обсудить после краткой характеристики третьей альтернативы — традистики.

Традистика пытается соединить преимущества фенетики и кладизма путем прямого учета в структуре системы как родства, так и сходства. Для этого традистические таксоны должны быть, подобно фенетическим, максимально однородными и различающимися по своим свойствам, а сверх того, должны быть монофилетичными. Следует подчеркнуть, что речь здесь идет 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 разветвленной цепи подчиненных таксонов, любой из которых будет более сходен со своими непосредственными соседями, чем с членами любых других континуумов.

Приведенное 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 механизм 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 традистики: 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 традистической системы в самом общем виде выглядит следующим образом. Анализируемая совокупность таксонов низшего рассматриваемого ранга (фенетики называют ее 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 серьезных 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 удается согласовать. Такой итеративный метод построения системы тем более представляется работоспособным, что все наши аргументы, как филогенетические, так и фенетические, как мы видели, не являются жесткими и оставляют некоторую свободу интерпретации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 24—92.

Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 24. Вып. 1. 180 с.

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

Жерихин В.В. Особенности захоронения насекомых // Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР.1980. Т. 175. С. 7—18.

Киселев С.В. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири.М.: Наука, 1981. 116 с.

Курзанов С.М. Авимимиды и проблема происхождения птиц // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1987. Вып. 31. 92 с.

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

Назаров В.И. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеозоотомологическим данным (антропоген) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1984. Т. 205. 96 с.

Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 220. 208 с.

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

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

Расницын А.П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с.

Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с.

Расницын А.П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пущино, 1983. С. 41—47.

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

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

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

Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
Янин Б.Т. Основы тафономии, М.: Недра, 1983. 184 с.
Brothers D.J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. 1975. V. 50. № 11. P. 483—648.
Coope G.P. Tibetian species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England // Nature. 1973. V. 245. № 5424. P. 335—336.
Coope F.P., Brophy J.A. Late Glacial environmental changes indicated by a coleopteran succession from North Wales // Boreas. 1972. № 1. P. 97—142.
Eskov K. 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. 1987. B.175. H. 1. S. 81—106.
Farris J.S. The information content of the phylogenetic system // Syst. Zool. 1979. V. 28. P. 483—519.
Farris J.S. The logical basis of phylogenetic analysis // Advances of cladistics. V. 2. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1983. P. 7—36.
Hennig W. Grundzüge einer Theories der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsch. Zentralv., 1950. 276 S.
Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press, 1966. 263 p.
Kukalova-Peck J. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis as documented by the fossil record // J. Morphol. 1978. V. 156. P. 53—125.
Matthews J.V. Tertiary land bridges and their climate: backdrop for development of the present Canadian insect fauna // Canad. Entomol. 1980. V. 112. P. 1089—1103.
Mickevich M.F. Taxonomic Congruence // Syst. Zool. 1978. V. 27. P. 143—158.
Nelson G.J. «Monophyly again?» — a reply to P.D. Ashlock // Syst. Zool. 1973. V. 22. P. 310—312.
Platnick N.I. Phylosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool.1979. V. 28. P. 537—546.
Rasnitsyn A.P. A modified theory of insect with origin // J. Morphol. 1981. V. 168. P. 331—338.
Saether O.A. The myth of objectivity — post-Hennigian deviation // Cladistics. 1986. V. 2. P. 1—13.

Палеонтологический институт РАН,
Москва

Поступила в редакцию
13.XI.1991

PRINCIPLES OF PHYLOGENETICS AND TAXONOMY

A.P. RASNITSYN

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, ul. Profsoyuznaya 113, 117321 Moscow

Phylogeny reconstruction proceeds in four standard iterating steps, viz. search for similarities, elaboration of the hypothesis about kinship relation based on these similarities, falsification of the hypothesis, and evaluation of results of falsification. The latter step implies using a system of presumptions which are discussed here in more details. There are three main competing taxonomic approaches, phenetics, cladistics, and "tradistics". The latter is the most efficient in producing an optimal classification, a point understood intuitively, though not formulated explicity, by taxonomists long ago. It considers an ideal system as one isomorphic to completely balanced structure of similarity/dissimilarity relations of all taxa, analysis of accessible similarities and of kinship relations being used as an heuristic basis for constructing a concrete system.