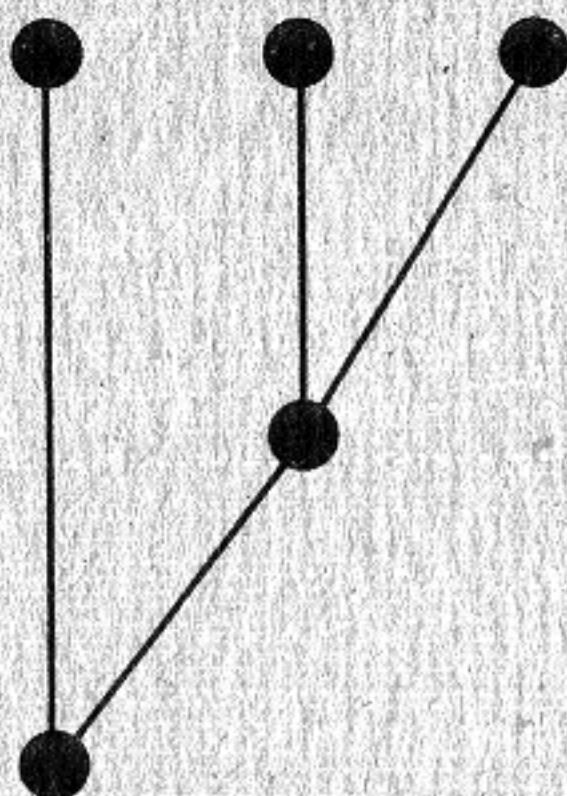


АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ  
ЗООЛОГИЧЕСКОЙ  
СИСТЕМАТИКИ



USSR ACADEMY OF SCIENCES  
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad  
Vol. 206

PRINCIPLES AND METHODS  
IN ZOOLOGICAL SYSTEMATICS

Edited by L. J. Borkin

Главный редактор  
директор Зоологического института АН СССР  
*О. А. Скарлато*

Редакционная коллегия:

*Я. И. Старобогатов* (редактор серии), *Ю. С. Балашов*, *Л. Я. Боркин*,  
*И. С. Даревский*, *И. М. Кержнер*, *М. Г. Петрушевская*, *В. А. Тряпцын*,  
*И. М. Фокин*, *С. Я. Цалолыхин*, *В. В. Хлебович*

Рецензенты:

*В. Г. Борхвардт*, *И. М. Кержнер*



что многие ботаники, а также зоологи сейчас стараются следовать принципам этой науки. Я рад отметить, что, изучая работу Н. С. Калугиной и В. Г. Ковалева (1985) по ископаемым двукрылым, увидел, что те же принципы сейчас используются этими советскими диптерологами. Я думаю, что советским авторам приходится играть особенно важную роль в изучении ископаемых насекомых, поскольку подобного рода исследования плохо поддерживаются в западных странах. Возрастание интереса к филогенетической систематике в Соединенных Штатах привело к расцвету исследований, в которых используется современная технология (компьютеры, электрофорез, хромосомные препараты и т. д.). Это происходит от обожания американцами высокой технологии. Однако соответствующего увеличения поддержки не наблюдается ни в области сравнительно-морфологических исследований, ни в изучении ископаемых организмов. В Канаде в настоящее время мы испытываем трудности при поисках поддержки каких-либо фундаментальных биологических исследований из-за правительственной финансовой политики, но я надеюсь, что ситуация скоро изменится. В будущем, я думаю, филогенетическая систематика будет обязательно привлекать к себе интерес и поддержку, поскольку она разрабатывает общую справочную систему, используемую другими отраслями биологии. Для того, чтобы сохранить уважение остальных биологов, мы должны ясно излагать наши принципы и последовательно соблюдать их. Мистицизму и авторитарности нет места ни в систематике, ни в любой другой науке.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Калугина Н. С., Ковалев В. Г. Двукрылые насекомые юры Сибири.— М.: Наука, 1985.— 199 с.
- Griffiths G. C. D. On the foundations of biological systematics // *Acta Biotheor.*, 1974.— Vol. 23.— P. 85—131.
- Hennig W. Grudzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— Berlin: Dtsch. Zentralverlag, 1950.— 370 S.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.— Urbana: Univ. Illinois Press, 1966.— 263 p.
- Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima.— Holmiae: Laurentii Salvii, 1758.— 824 p.
- McAlpine J. F. A detailed study of Ironomyiidae (Diptera: Phoroidea) // *Can. Entomol.*, 1967.— Vol. 99.— P. 225—236.
- McAlpine J. F. Morphology and terminology — adults // *Manual of Nearctic Diptera*, 1981.— Vol. 1.— P. 9—63.
- Popper K. R. The logic of scientific discovery. 2nd English edition.— L.: Hutchinson, 1968.— 480 p.
- Sokal R. R., Sneath R. H. A. The principles of numerical taxonomy.— San Francisco: Freeman, 1963.— 359 p.

#### ON THE FOUNDATIONS AND DEVELOPMENT OF PHYLOGENETIC SYSTEMATICS

G. C. D. Griffiths

Department of Entomology, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada

#### КРАТКИЙ ОЧЕРК ТЕОРИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ ВИЛЛИ ХЕННИГА

В. А. Тряпицын

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

#### Введение

С начала 60-х годов нашего столетия в зарубежной биологической литературе широко обсуждается „теория филогенетической систематики“ немецкого зоолога Вилли Хеннига (1913—1976). Основные положения этой теории ее создатель сформулировал в монографии, опубликованной на немецком языке (Hennig, 1950) и поэтому не получившей тогда значительного отклика в англоязычном научном мире.

Только через 15 лет Хенниг напечатал краткий очерк своей теории в известном ежегоднике „Annual Review of Entomology“, издаваемом в США (Hennig, 1965). Годом позднее в Чикаго вышел в свет английский перевод книги Хеннига, сделанный с рукописи, полностью переработанной автором (Hennig, 1966). Книга эта стала научной сенсацией. Она вызвала оживленную дискуссию среди ведущих теоретиков систематики (Майр, Дарлингтон и др.) и явилась побудительным толчком для развития нового направления в систематике — современного кладизма. Имеется ее второе английское издание (Hennig, 1979). Принципы своей теории Хенниг изложил также в двух кратких, но интересных очерках (Hennig, 1975; Hennig, Schlee, 1978). Первый из них был ответом на возражения Э. Майра, второй был опубликован уже после преждевременной смерти автора.

Основной специальностью Хеннига была энтомология, а именно — систематика двукрылых. Он был одним из крупнейших диптерологов нашего времени, опубликовавшим более 150 работ, среди которых много больших монографических исследований. Хенниг изучал двукрылых в объеме всей их мировой фауны, много внимания уделяя личинкам, а также ископаемым формам. Кроме того, он был автором ряда герпетологических исследований, нескольких учебников по зоологии беспозвоночных и монографии, посвященной филогении хордовых (Hennig, 1989). Список публикаций и портрет В. Хеннига опубликованы в журнале „Beitrag zur Entomologie“ (Аноним, 1978).

В практике систематики таксонов надродового ранга Хенниг применил свои принципы по отношению ко всему классу насекомых (Hennig, 1969, 1981, 1982), а также к хордовым (Hennig, 1989). В настоящее время во многих странах увлечение теорией филогенетической систематики среди более молодого поколения систематиков и специалистов по теории филогении и классификации приняло характер повальной моды. В нашей стране, к сожалению, в ряде случаев это увлечение проявляется только в употреблении терминов „плезiomорфный“ и „апоморфный“ вместо „архаичный“ и „продвинутый“, хотя эти пары терминов по своему смыслу не идентичны. Такая поверхностность подхода к серьезной научной теории объясняется прежде всего тем обстоятельством, что многие систематики-практики в нашей стране знакомы не с авторским изложением теории филогенетической систематики, а с различными ее интерпретациями. В настоящее время теорию филогенетической систематики принято называть „кладизмом“, что не совсем верно, ибо смысл последнего термина „значительно“ более широк, и он лишь частично характеризует изначальные принципы Хеннига.

Интерес к теории филогенетической систематики во всем мире и в СССР неуклонно и стремительно возрастает, особенно в последнее время. В 1980 г. в США по инициативе зоологов ряда стран было основано международное научное общество В. Хеннига, которое объединяет последователей Хеннига среди биологов (зоологов и ботаников). С 1985 г. это общество издает в Англии журнал „Cladistics“. Принципы и методы построения филогенетических схем, предложенные Хеннигом и его последователями, оказались (в силу их формализованности) весьма удобными для компьютерной интерпретации, что, в соответствии с веяниями нашего времени, естественно, усилило представление о их ценности и во многих случаях привело к их абсолютизации. Иногда во имя идей Хеннига напрасно отбрасывают многое из богатого научного наследия филогенетики, ставя ему в заслугу принципы и положения, давно высказанные и применяемые в теории и практике систематики. Вместе с тем уже появилось значительное число монографических сводок, в которых детально анализируются идеи этого выдающегося теоретика. Эти идеи глубоко пронизали не только зоологию, но затронули и некоторые смежные области, например биохимию, точнее биохимическую систематику (Ferguson, 1980). Терминология, предложенная Хеннигом, оказала большое влияние на сам язык и стиль исследований по филогенетике и систематике. Систематики 30—40-х годов нашего века, впервые столкнувшись с современной терминологией, используемой в этих исследованиях, оказались бы в затруднительном положении даже при чтении самого их текста.

Итак, теория филогенетической систематики, переросшая в современный кладизм, явилась важным событием в развитии современной науки, требующим глубокого осмысления с позиций

философии и эволюционной биологии. Возможно, что эта теория окажет (или уже оказала) влияние на общую теорию классификации (объектов, процессов и идей); не исключено, например, ее влияние на общее и историческое языкознание. Изучение принципов и методов филогенетической систематики Хеннига необходимо нашим зоологам также и для того, чтобы избежать потери общего языка с мировым сообществом ученых. История нашей биологии знает, к несчастью, немало примеров, когда потеря такого общего языка приводила к самым печальным последствиям.

Какова же ситуация, сложившаяся в СССР с осведомленностью широкого круга биологов в отношении теории филогенетической систематики и современного кладизма? Следует признать, что она не соответствует тому значению, которое приобрело это научное направление за рубежом: у нас нет ни одного издания трудов Хеннига на русском языке; некоторые книги Хеннига отсутствуют в центральных биологических библиотеках СССР; число отечественных публикаций о теории филогенетической систематики и современном кладизме незначительно. В нашей литературе современный кладизм наиболее полно освещен в фундаментальной сводке А. И. Шаталкина „Биологическая систематика“ (1988), где дана также обширная библиография, в том числе и небольшая русская, например, публикации А. Г. Пономаренко и А. П. Расницына (1971), О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатова (1974), А. П. Расницына (1983) и Л. П. Татарина (1977, 1984).

В 1969—70 гг. автор настоящей статьи осуществил полный перевод на русский язык текста английского издания книги Хеннига „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1966). С этим переводом в течение многих лет имели возможность знакомиться все заинтересованные сотрудники Зоологического института АН СССР. В общем и целом осведомленность сотрудников института в отношении основных идей Хеннига довольно высока, а некоторые из них глубоко разрабатывают это направление. Тем не менее, учитывая широкое распространение идей Хеннига и их воздействие на теорию и практику систематики, представляется совершенно необходимым произвести всестороннее изучение и оценку теории филогенетической систематики и современного кладизма. Огромное количество зарубежных (часто мало доступных) публикаций по этим проблемам позволяют выполнить эту задачу только лишь постепенно, в несколько этапов. Такими этапами могут быть: 1) срочное опубликование обзоров основных теоретических трудов Хеннига; 2) перевод на русский язык и издание книг Хеннига, кроме чисто таксономических работ; 3) анализ современного кладизма и оценка перспектив его развития.

Настоящая статья имеет целью только обзор содержания книги Хеннига „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1966) с краткими комментариями. По существу она источниковедческая. Рассмотрение современного кладизма не входит в задачу автора, его обзоры читатель найдет в книгах Акса (Ах, 1984) и Вайли (Wiley, 1981).

## Основное содержание теории Хеннига

Монография Хеннига, в которой последовательно и детально изложены его идеи (Hennig, 1966), состоит из 4 глав: 1) положение систематики среди биологических наук; 2) задачи и методы таксономии; 3) проблемы, задачи и методы филогенетики; 4) заключительные замечания. Кроме того, она содержит обширную библиографию (303 названия).\*

Первая глава включает три раздела: 1) общее понятие о систематике; 2) специальные задачи биологической систематики; 3) филогенетическая система и ее положение среди возможных и необходимых систем в биологии.

Хенниг определяет науку как „систематическую ориентацию человека в окружающей его среде“. Систематику он относит к числу наук, а не отраслей знания, граничащих с искусством. Систематизирование включает, кроме процесса описания, также процессы объяснения и осмысливания явлений. Общая задача систематики (включая небиологическую систематику) — определение положения частного как элемента упорядоченного целого. Если обозначить главные направления разнообразия живых тел как измерения, то совокупность живых тел представляется „многомерным множеством“. В зависимости от измерений, отношения которых подвергаются исследованию, возможны различные системы. Конечным элементом биологической системы не является ни индивидуум, ни вид, а индивидуум в определенный момент времени. Этот элемент всей биологической систематики Хенниг называет семафоронтом — носителем признака. Время существования семафоронта зависит от скорости изменения признаков индивидуума. Совокупность всех характеристик семафоронта, которая может рассматриваться в качестве многомерной конструкции, Хенниг называет голоморфией; особенности, отличающие какой-либо семафоронт (или группу семафоронтов) от других семафоронтов, он называет признаками. По Хеннигу, используя понятие семафоронта в качестве элемента, идентичного в различных системах, можно сравнивать эти системы; однако необходимо сравнение различных систем (в том числе и неиерархических) с какой-то одной системой; создание такой системы и представляет задачу систематики. Именно такой системой является, по Хеннигу, филогенетическая, которая отражает не отношения сходства, а отношения родства, т. е. генеалогические отношения; адекватной формой представления филогенетических отношений является иерархическая система, отождествляемая с родословным деревом. Основное преимущество филогенетической системы перед другими заключается в том, что через нее могут быть представлены отношения с

\* В этом списке приводятся работы лишь немногих наших отечественных исследователей, а именно П. И. Бахметьева, А. В. Благовещенского, Н. И. Вавилова, С. Я. Парамонова, И. А. Рубцова, А. Н. Северцова и Е. С. Смирнова.

другими возможными системами, так как генеалогия отражается на всех отношениях между организмами. Элементами филогенетической системы являются, по Хеннигу, виды. Следует отметить, что в отношении критериев вида Хенниг полностью держится концепции Майра. Критерием истины в работе систематика служит для Хеннига следующее положение: укладываются ли полученные результаты в систему уже познанных закономерностей и могут ли они быть использованы для обнаружения новых закономерностей (критерий прогностичности).

Таковы в общих чертах гнесеологические основы теории филогенетической систематики.

Вторая глава включает два раздела: 1) задачи таксономии в сфере низших\* категорий, 2) задачи таксономии в сфере высших\*\* групповых категорий. Первый раздел состоит из следующих подразделов: сравнительная голоморфология как вспомогательная наука для таксономии; алломорфизм видов; хорологические отношения и их значение для таксономии низших групповых категорий; категория вида во временном измерении и концепция вида в палеонтологии; резюме. Второй раздел состоит из двух подразделов: способ образования высших таксонов и вопрос об их реальном существовании; таксономические методы изучения высших групповых категорий.

Высокая степень надежности при изучении низших систематических категорий обеспечивается, по Хеннигу, возможностью прямого наблюдения онтогенетических отношений и отношений воспроизводства, однако при изучении низших категорий таксономия часто пользуется и вспомогательными методами. Одним из таких методов является исследование сравнительной голоморфологии, т. е. совокупности морфологических, физиологических и психологических (а также этологических) признаков. Рассматривая ряд критериев, при помощи которых голоморфологические различия могут быть связаны с определенными категориями генетических отношений, Хенниг приходит к выводу, что абсолютной корреляции между сходством формы и природой генетических отношений нет, хотя такие корреляции могут быть установлены для отдельных конкретных групп организмов эмпирическим путем. В определенных пределах сравнительная голоморфология может быть использована для решения специальных проблем систематики низших категорий. Таким образом, отрицание морфологического определения вида\*\*\* не означает, что в практике систематики можно обойтись без морфологических методов идентификации видов.

\* Под низшими категориями Хенниг понимает категории группы вида.

\*\* Под высшими категориями Хенниг понимает категории группы рода и выше.

\*\*\* По Майру (Maug, 19686), вид — это группа действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп.

В определение вида Хенниг считает совершенно необходимым включить хорологические (пространственные) отношения; „пространство“ (в математическом смысле) он понимает как многомерную конструкцию, географическое пространство — как 2—3-мерную среду.

Рассматривая положение вида во временном измерении, Хенниг определяет его границы двумя процессами видообразования. В результате одного из них вид возникает как репродуктивное сообщество, в результате другого потомки начальной популяции прекращают существование в качестве гомогенного репродуктивного сообщества. Этими двумя процессами и определяется продолжительность существования вида.

Второй раздел данной главы монографии, посвященный таксономическим задачам и методам изучения высших групповых категорий, представляет собой квинтэссенцию воззрений Хеннига. Он постулирует, что филогенетическая система является иерархией деления, а время деления должно рассматриваться в качестве масштаба для соподчинения таксонов в системе этой иерархии. Группы филогенетической системы должны быть строго монофилетическими. Далее автор дает следующее определение филогенетического родства: таксон *B* ближе к таксону *C*, чем к таксону *A*, если (и только если) он имеет, по меньшей мере, один предковый вид, общий с *C*, который не является также предковым видом *A*. Между прочим, Хенниг считает, что отношения морфологического сходства также можно представить в виде иерархической системы, но эта иерархия не будет иерархией деления, а всего лишь методом отображения морфологических корреляций. Четкой связи между степенью морфологического сходства и их филогенетического родства, по Хеннигу, не существует, следовательно, эти понятия должны строго разграничиваться, и комбинирование систем, основанных на столь различных принципах, недопустимо.

От этих общих положений Хенниг переходит к детальному изложению методов изучения высших групповых таксонов. Указывая, что иерархическая система складывается из монофилетических групп, он постулирует, что эти группы соподчинены в соответствии со временем их происхождения, чем и определяется относительный ранг таксономических категорий. Своей задачей он ставит разработку методов определения относительного ранга групповых категорий и принципов установления их абсолютного ранга. Обсуждая методы разграничения высших групповых категорий и определения их относительного ранга, Хенниг признает, что центральное положение в филогенетической таксономии занимает сравнительно-голоморфологический метод. Основной проблемой здесь он справедливо считает определение отношения абсолютной степени сходства и степени филогенетического родства. Простейшую формулу „чем больше сходство, тем больше филогенетическое родство“ Хенниг совершенно справедливо считает неправомочной, поскольку не существует общепринятых, приводящих к истине

оценок сходства, несмотря на попытки точного количественного анализа (нумерическая таксономия).\* Ввиду того, что абсолютная величина различий формы не является надежной мерой филогенетического родства, для филогенетической систематики не имеет особого значения совершенствование методов измерения величин общего сходства.

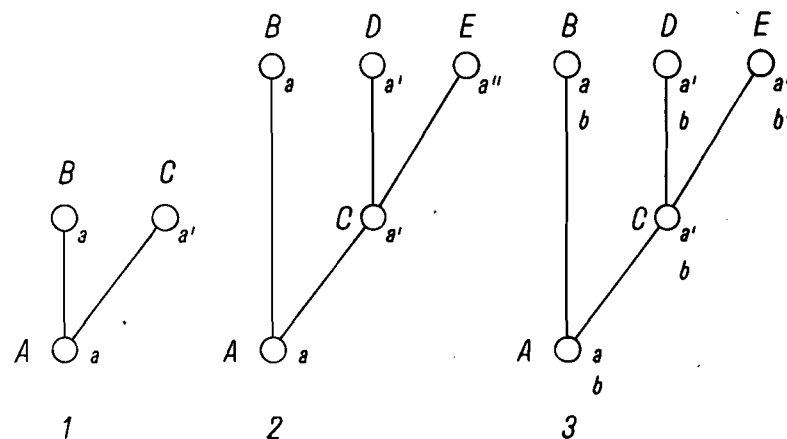


Рис. 1. Видообразование и трансформация признаков (по: Hennig, 1966)

Объяснения в тексте

В качестве альтернативы Хенниг предлагает следующие правила оценки морфологических признаков как индикаторов степени филогенетического родства, иллюстрируя их довольно простыми схемами (рис. 1). Если вид *A* расщепляется на два вида — *B* и *C* (рис. 1, 1), то всегда имеет место трансформация, по меньшей мере, одного признака предкового вида у одного из двух дочерних видов. В этом простейшем случае у родительского вида и у одного дочернего вида будет иметься один признак в состоянии *a*, который у другого вида будет присутствовать в преобразованном состоянии *a'*.

Для филогенетической систематики это положение становится важным, если дочерний вид *C*, носитель видоизмененного признака

\* Основные положения нумерической таксономии (Sokal, 1967, 1968; Sokal, Sneath, 1963; Sneath, Sokal, 1973) могут быть сформулированы следующим образом (по Вайнштейну, 1968):

Идеальна таксономия, содержащая наибольшую информацию и основанная на максимально достижимом для учета количестве признаков; 2) все признаки имеют равное значение в построении таксонов; 3) общее сходство (или близость) между любыми двумя единицами есть функция сходства между множеством признаков, по которым производится сравнение; 4) отдельные таксоны оцениваются на основе различий в корреляциях признаков исследуемых групп; 5) сходство оценивается независимо от филогенетических соображений; 6) таксономия понимается как строго эмпирическая наука; 7) нумерическая таксономия строит систему, основанную на числе сходных признаков у сравниваемых объектов.

$a'$ , снова расщепляется на два вида —  $D$  и  $E$ . В этом случае имеются две возможности:  $a'$  может быть далее преобразован в  $a''$  у одного из двух новых видов (рис. 1, 2, вид  $E$ );  $a'$  может оставаться неизменным у обоих новых видов ( $D$  и  $E$ ), тогда как у одного из них ( $E$  на рис. 1, 3) другой признак  $b$  преобразовался в состояние  $b'$ . Принимается, что в 3-м случае (см. рис. 1, 3) признак  $b$  уже имелся у предкового вида  $A$  и остался неизменным при его первом расщеплении на виды  $B$  и  $C$ . Следовательно, он будет присутствовать в состоянии  $b$  у рецентных видов  $B$  и  $D$ , но в преобразованном состоянии  $b'$  у вида  $E$ .

Эти „признаки“ ( $a, a', a''$ ) являются по существу только состояниями признака, которые дал процесс эволюции путем преобразования первоначального состояния.

Признаки или состояния признака, от которых началось преобразование ( $a, b$ ) в монофилетической группе, Хенниг называет плезиоморфными, а преобразованные состояния ( $a', a'', b', b''$ ) — апоморфными. Это относительные понятия: признаки  $a'$  и  $a''$  апоморфны по отношению к  $a$ , но  $a'$  плезиоморфен по отношению к  $a''$ .

Присутствие общих плезиоморфных признаков у различных видов называется симплезиоморфией, присутствие общих апоморфных признаков — синапоморфией при условии, что сравниваемые признаки принадлежат к одному и тому же трансформационному ряду.

На 3-й схеме (см. рис. 1, 3) виды  $B$  и  $D$  симплезиоморфны по признаку  $b$ , а виды  $D$  и  $E$  синапоморфны по признаку  $a'$  или (см. рис. 1, 2) к группе признаков  $a', a''$ .

Виды образуют монофилетическую группу только в том случае, если их соответствие основано на синапоморфии (безразлично, будет ли эта синапоморфия обусловлена присутствием  $a'$  или одновременно  $a'$  и  $a''$ ). Это правило базируется на допущении, что эти апоморфные признаки были получены от предкового вида, с которым только они их и делят и который обладал ими до первого расщепления.

Обладание плезиоморфными признаками (симплезиоморфия) не оправдывает вывода, что носители этих признаков образуют монофилетическую группу, так как они могли получить эти признаки от общего предкового вида (см. рис. 1, 3): виды  $B$  и  $D$  получили плезиоморфный признак  $b$  от предкового вида  $A$ . Однако этот предковый вид ( $A$ ) не обязательно является общим только для них — от него могли произойти и другие виды, являющиеся носителями апоморфных состояний того же самого трансформационного ряда:  $b, b', \dots$  (см. рис. 1, 3, вид  $E$ ).

Необходимость включения общей предковой формы в состав какой-либо филогенетически единой группы видов (условие для монофилетической группы) может быть доказана только наличием синапоморфных признаков). Апоморфные признаки, характерные для частной монофилетической группы (которыми обладает только

она), называются аутапоморфными\*; эти признаки можно игнорировать при обсуждении ее связей с другими группами. Чем больше может быть установлено аутапоморфных признаков, тем сильнее уверенность в том, что группа монофилетична.

Этот метод, основанный на установлении рядов трансформации признаков, в корне отличается от метода абсолютных измерений структурных различий. При разграничении различных состояний какого-либо признака как плезиоморфных и относительно апоморфных величина различий между этими состояниями во внимание не принимается. Однако при использовании этих, как будто простых, правил могут возникать трудности, которые сам Хенниг сгруппировал вокруг следующих вопросов:

1. Как определить, какие признаки различных видов должны рассматриваться в качестве состояний трансформации ( $a, a', a'' \dots$ ) одного и того же признака (гомология)?

2. Как определить начальное и конечное состояние трансформационного ряда ( $a, a', a''$ ) (филогения признака)?

3. Должна ли эволюция какого-либо признака всегда происходить в одном и том же направлении, или же признак может возвращаться к своему исходному состоянию ( $a, a', a'', a', a$ ) (обратимость)?

4. Могут ли некоторые трансформационные состояния одного признака достигаться путем трансформации другого признака ( $a, a', a''$  и  $b, b', b''$ ) (конвергенция)?

5. Должно ли какое-либо конкретное видоизмененное состояние всегда достигаться только один раз, или это же самое состояние может быть достигнуто несколько раз, исходя из одного и того же первоначального состояния  $a, a', a''$  (параллелизм)?

Хенниг детально обсуждает все эти трудности, являющиеся ограничениями метода; в частности, он подробно рассматривает вспомогательные критерии гомологии (по Ремане), косвенные правила определения направления трансформационного ряда (геологическое предшествование, хорологическая прогрессия, онтогенетическое предшествование, корреляция серий трансформаций, учет аллометрии, кардиосистематика, использование неморфологических признаков — методов трансплантации и гибридизации, химических и биохимических признаков, паразитологических методов, этологических признаков), закон Мейрика-Долло (необратимость эволюции), учет конвергенций и параллелизмов.

Имея в виду все эти трудности, Хенниг выдвигает требование, что трансформационные ряды каких-либо признаков нельзя рассматривать изолированно по отношению к рядам других признаков, но необходимо привести в соответствие взаимоотношения нескольких рядов признаков, пользуясь методом „проверки, исправления и перепроверки“.

\* Такое написание уже принято в русской литературе, хотя возможно и написание „аутапоморфный“. Последнее более соответствовало бы смыслу слова и правилам написания.

Таким образом, по Хеннигу, путь мышления и работа систематика в этой сфере распадается на следующие этапы: 1) выяснение, принадлежит ли признаки различных видов к одному и тому же ряду филогенетических трансформаций, и, если это так, то — 2) следует ли рассматривать эти признаки как плезиоморфные или апоморфные, и, если доказана вероятность апоморфии, то — 3) следует ли рассматривать эти признаки как синапоморфии, параллелизмы или конвергенции?

Простых и надежных критериев синапоморфии, полагает Хенниг, не существует; напротив, установление синапоморфии — это сложный путь умозаключений, причем в каждом отдельном случае необходимо доказать, что синапоморфия является наиболее вероятным допущением. Эти попытки реконструкции филогении, исходя из современного состояния признаков и их предполагаемого первоначального состояния, носят характер интеграции, сходной с методами интегрирования в математике. Критерием истины здесь, как и в других науках, является взаимосвязанность и плодотворность результатов, т. е. прогностичность теоретических построений.

Позднее (по: Hennig, 1981) Хенниг детально рассмотрел понятие конститутивного признака, пояснив его на примере сестринских групп чешуекрылых (*Lepidoptera*) и ручейников (*Trichoptera*). Присутствие чешуек на крыльях является одним из конститутивных признаков чешуекрылых. У ручейников крылья волосистые. Волоски на крыльях не являются, однако, одним из конститутивных признаков ручейников, потому что волоски — существенники чешуек, и общие предки чешуекрылых и ручейников также должны были иметь волосистые крылья. Тем не менее, крыловые волоски важны как диагностический признак современных ручейников, они используются, чтобы отличать ручейников от чешуекрылых. Однако дело обстоит сложнее с диагностикой ископаемых остатков: ископаемое, у которого признаки жилкования и волосистости крыльев совпадают с признаками современных ручейников, может равным образом (если неизвестны другие признаки) принадлежать как к *Trichoptera*, так и к предковой группе *Amphiesmenoptera* (*Trichoptera* + *Lepidoptera*).

Третья глава книги Хеннига делится на два раздела: общий и носящий название „Филогенез и пространство“. Общий раздел содержит следующие подразделы: понятия эволюции и филогенеза; монофилия и радиация; эксплозивная радиация, типогенез и сходные понятия.

Весьма показательным, как Хенниг характеризует „типологическую систематику“\* в сравнении с „филогенетической систематикой“.

Типологическая систематика. Признаки делятся на „существенные“ и на „несущественные“ или „менее существенные“. Однако масштаб оценки признаков весьма различен, и в

\* Эта трактовка расходится с пониманием Майра (Mayr, 1968b).

конце концов вопрос о том, что является „существенным результатом“ эволюции, не может быть решен объективно. Все попытки сделать „результаты“ эволюции основой классификации находятся в остром противоречии с филогенетической систематикой. Системы, основанные на морфологическом сходстве, могут оказаться либо монофилетическими (рис. 2, 1) (если сходство основано на синапоморфии), либо парафилетическими (рис. 2, 2) (если сходство основано на симплезиоморфии), либо полифилетическими (рис. 2, 3) (если сходство основано на конвергенции). Парафилетические (так же, как и полифилетические) группы отличаются от монофилетических групп по существу тем, что они не имеют независимой истории и не обладают ни реальностью, ни индивидуальностью. Они не имеют присущего только им общего предка и присущей только им точки происхождения во времени. При использовании системы, включающей как монофилетические, так и парафилетические группы, вряд ли можно избежать ошибочных заключений.\*

Филогенетическая систематика. Вопрос о том, является ли сходство и различие (как количественное, так и качественное) существенным выражением результатов эволюции, для филогенетической систематики безразличен. Определяющее значение имеет для нее только положение признаков в трансформационных рядах. Филогенетическая систематика, пользуясь различными косвенными методами, рассматривает вероятность, с которой носители признаков могут рассматриваться как члены монофилетической группы. Надежность результатов увеличивается при этом с увеличением числа признаков, включаемых в трансформационные ряды.

Особое значение в филогенетической систематике имеет понятие о „сестринских группах“. Этим термином обозначают группы видов, которые произошли от предкового вида монофилетической группы в ходе одного и того же процесса расщепления. Между сестринскими группами часто существуют отношения географического викаринирования. Задачи филогенетической систематики не исчерпываются построением системы, содержащей только монофилетические группы, но включают также поиски сестринской группы для каждой из известных групп. Эти сестринские группы должны иметь одинаковый абсолютный систематический ранг, который не определяется ни степенью морфологического сходства\*\*, ни морфологической дифференциацией, ни географическим распространением, ни положением в окружающей среде. В филогенетической системе, по Хеннигу, координация и соподчинение групп определяются относительным возрастом их возникновения, поэтому абсолютный ранг таксона должен зависеть от возраста группы.

\* Обзор проблемы моно- и полифилии дан Л. Я. Боркиным (1983).

\*\* В принципе Хенниг — не противник определения абсолютного ранга таксонов по степени морфологического сходства, но он выдвигает при этом жесткое требование, чтобы соответствующие заключения делались в соответствии с принципами филогенетической систематики.

Основное возражение, выдвигаемое различными авторами против придания сестринским группам одинакового систематического ранга, исходит из факта существования неодинаковых темпов эволюции. Каким образом Хенниг преодолевает это противоречие?

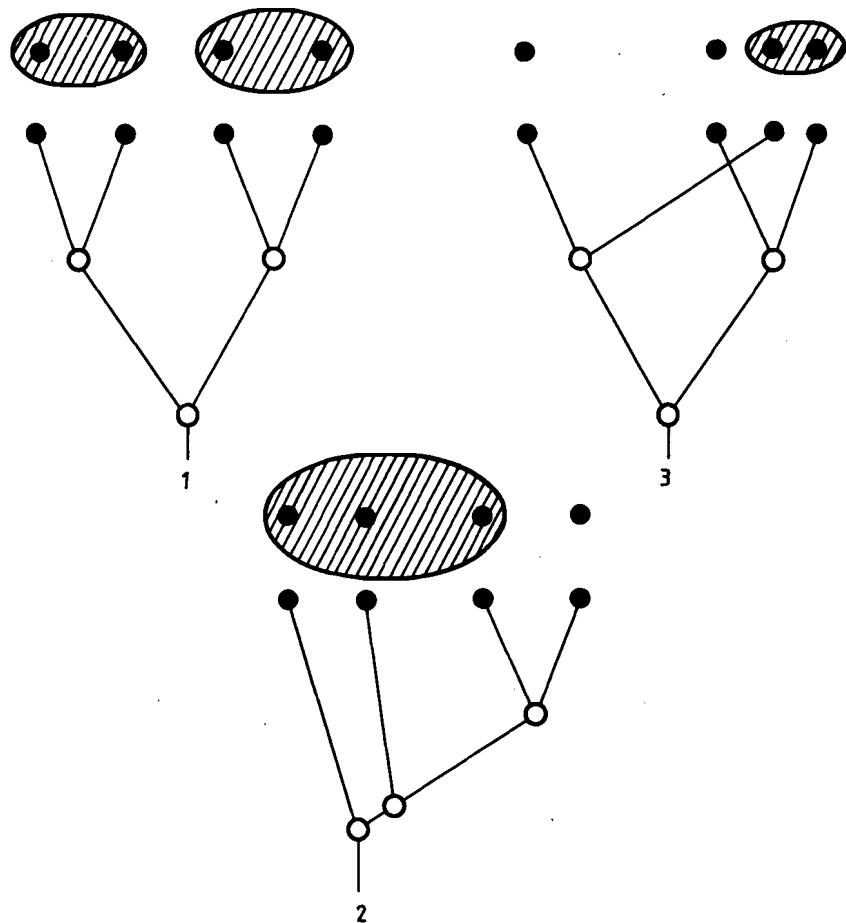


Рис. 2. Монофилия (1), парафилия (2) и полифилия (3) (по: Hennig, 1981)

По-видимому, вступая в противоречие с самим собой, т. е. позволяя (несмотря на свои принципы) рассматривать конкретную степень морфологической дивергенции как выражение определенной скорости эволюции и предлагая при этом следующий практический выход: если темп эволюции какой-либо группы значительно выше нормы, то следует установить для этой группы более низкий абсолютный систематический ранг.

По Хеннигу, для установления абсолютного систематического ранга таксонов в связи с их возрастом, история Земли может быть разделена на несколько периодов, границы которых не обязательно должны совпадать с границами геологических эпох и периодов. Эти „периоды Хеннига“ приняты им в связи с определенными периодами усиленного вымирания видов или усиленного видообразования. Так, Хенниг различает периоды образования классов, затем периоды образования отрядов и т. д., обосновывая этот подход тем обстоятельством, что для большинства групп животных определенные периоды эволюционной активности имеют тенденцию к совпадению. Например, его условный период, начинающийся с кембрия и кончающийся девонem (включительно), назван периодом становления классов или близких таксономических категорий; период с конца девона до конца перми — периодом становления отрядов; период с начала триаса до конца раннего мела — периодом становления семейств, а период возникновения триб — с начала позднего мела до конца олигоцена.

Эта позиция Хеннига находится в противоречии с традиционными представлениями систематиков. По Хеннигу, так называемые „отряды“ плацентарных млекопитающих, возникшие в позднем меле и, таким образом, сравнимые с семействами круглошовных мух (*Cycloghapha*), должны бы быть названы трибами; сумчатые и плацентарные млекопитающие — низведены до ранга семейств, а все млекопитающие должны были бы называться отрядом. Следуя своему жесткому принципу еще далее, Хенниг пишет, что было бы логичным считать „так называемые роды“ ракообразных *Ostracoda* (достоверно известные из ордовика) классами. Однако, как признает сам Хенниг, такие изменения ранга таксонов покажутся большинству зоологов делом неосуществимым и абсурдным, поскольку они находятся в плену типологического мышления. По его мнению, любой систематик, решивший держаться филогенетической системы, не должен отвергать принципы филогенетической систематики даже в отдельных случаях, иначе его действия будут непоследовательны. Тем не менее, уступая традиционным чувствам систематиков, которые никогда не соглашались на уменьшение ранга изучаемых ими групп животных, Хенниг допускает возможность предварительного компромисса с ними. Для этого он предлагает принять различные масштабы времени для разных групп животных. Так, например, период становления отрядов предлагается установить для млекопитающих с позднего мела до олигоцена, а для насекомых — с конца девона до конца перми. По мнению Хеннига, такой компромисс позволил бы сохранить существующую систему рангов большинства групп животных, а для сравнимости этих групп следовало бы ввести своего рода переводную таблицу рангов; этот компромисс имел бы недостатки любого компромисса, но тем не менее создавал бы основу для сравнения эквивалентных категорий в разных группах животных.

Итак, в том смысле и в той форме, как это было представлено



в рассматриваемой монографии (Hennig, 1966), принципы Хеннига сводятся в основном к следующему:

1. Классификация последовательно отождествляется с филогенией, точнее даже, с генеалогией.
2. Система представляется как иерархия дихотомического деления групп, которые должны быть строго монофилетическими.
3. Порядок соподчинения групп, т. е. их относительный ранг, определяется только временем их возникновения.
4. Абсолютные величины различий и сходства не имеют значения при построении филогенетической системы, однако морфологические и прочие признаки могут быть косвенными индикаторами филогенетического родства.
5. Каждая монофилетическая группа может иметь только одну сестринскую группу, возникшую одновременно с ней в процессе одного и того же деления.
6. Сестринские группы должны иметь одинаковый абсолютный систематический ранг, определяемый временем их возникновения.
7. Задача филогенетической систематики — не отображение результатов эволюции, а лишь представление филогенетических связей на основе последовательности возникновения сестринских групп.

#### Отзывы Майра и Дарлингтона о теории филогенетической систематики

Э. Майр, один из создателей современной теории эволюционной систематики, рассмотрел принципы Хеннига в нескольких важных работах (Maug, 1965, 1968a, 1974). Отмечая обострение дискуссии вокруг проблем биологической классификации, он перечисляет пять основных теорий биологической классификации: 1) эссенциализм (с типологизмом); 2) номинализм (с фенетизмом и нумерической систематикой); 3) эмпиризм; 4) кладизм и 5) эволюционную классификацию. Хеннига Майр называет одним из самых ярких представителей кладизма. По мнению Майра, Хенниг необоснованно приписал своему направлению право называться „филогенетической систематикой“, так как ветвление является только одним из процессов филогении; например, степень последующего расхождения ветвей столь же важна, как и ветвление. Майр критикует Хеннига за приравнивание степени генеалогического родства к степени генетического родства и отмечает абсурдность принципа установления абсолютного ранга таксонов по времени их возникновения. Вместе с тем Майр признает, что предлагаемые Хеннигом методы установления филогенетического родства имеют много достоинств.

Ответ Хеннига Майру (Hennig, 1975) отмечен чертами формальной логики и в значительной мере посвящен обсуждению терминов. Хенниг обвиняет Майра в логически нечетком формулировании постулатов и характеризует его систему взглядов как до-

дарвиновскую, даже аристотелевскую. Он критикует Майра за то, что им принимается во внимание при построении системы не только филогенетическая („кладистическая“) информация, но и информация о „результатах эволюции“ (адаптиогенетическая и экофункциональная). При этом Хенниг отмечает невозможность точной оценки „результатов эволюции“. По мнению Хеннига, некорректность Майра отчетливо проявляется в его желании строить „эволюционную систему“ методом „синтеза“ в соответствии с двумя различными точками зрения: филогенетической, с одной стороны, и адаптиогенетической (экофункциональной), с другой. Хенниг полагает, что, имея дело с системами, построенными в соответствии с принципами Майра, пользователи никогда не смогут установить, обоснована ли какая-либо группа (таксон) филогенетически или адаптиогенетически (экофункционально), поэтому подход Майра снижает информационное содержание системы.

Майр и Дарлингтон критиковали Хеннига также за абсолютизацию принципа дихотомии, отмечая, что в природе может иметь место множественное расщепление или радиация. Отвечая на эту критику, Хенниг указывает, что если строго дихотомическое ветвление филогенетического древа не может быть продемонстрировано, то при этом никогда нельзя доказать, что имело место множественное расщепление. Он подчеркивает, что принцип „только одной сестринской группы“, хотя и недоказуемый строго эмпирически, имеет большую эвристическую ценность, ибо заставляет исследователя тщательно изучать каждый случай, где дихотомия еще не установлена. В качестве примеров Хенниг приводит два принципа классификации пресмыкающихся и птиц (традиционный и поддерживаемый Хеннигом принцип таксономического сближения птиц с крокодилами), а также различные схемы классификации первичнобескрылых насекомых по отношению к крылатым.

П. Дарлингтон, крупный зоогеограф и эволюционист, откликнулся на книгу Хеннига обширной рецензией (Darlington, 1970). Он отметил, что концепция Хеннига — не филогенетическая систематика, а кладизм, и что центральный тезис кладизма заключается в понимании монофилии в особом, жестком смысле и в определении ранга таксонов только по времени их возникновения. Дарлингтон критикует Хеннига за слишком безоговорочное сведение систематики (таксономии) к филогении, даже более того, к генеалогии и отмечает чрезмерную схематизацию и примитивизацию Хеннигом многих процессов. По мнению Дарлингтона, Хенниг придает дихотомии слишком большое значение, что является слишком упрощенной идеализацией сложного эволюционного процесса видообразования. Кроме того, как указывает Дарлингтон, Хенниг различает „признаки“ и „носители признаков“, но при дальнейшем изложении часто забывает об этом, что приводит к ряду недоразумений. Особенно интересно следующее наблюдение Дарлингтона. Всех инакомыслящих Хенниг трактует как „типологистов“, не смотря на различия в их взглядах, причем „типологизм“ стал уже

как бы бранным словом. Это слово применялось первоначально по отношению к тем древнегреческим философам, которые старались рассматривать все разнообразие природы с точки зрения идеализированных „типов“. Так как кладисты стремятся представить реальные эволюционные процессы как чрезмерно упрощенные и идеализированные схемы, то именно кладисты и представляются Дарлингтону истинными „типологистами“. Но еще худшими „типологистами“ Дарлингтон называет тех специалистов, кто разрабатывает математические модели эволюционных процессов, а затем поступает так, как будто эти модели являются реальностью, и природа должна в них укладываться.\*

### Заключение

Итак, теория филогенетической систематики и современный кладизм явились выдающимся событием в истории биологии нашего столетия. Можно ожидать, что под знаменем кладизма будет происходить развитие систематики и в начале века грядущего, хотя не исключена и вероятность разочарования. Хенниг заставил систематиков вновь задуматься над некоторыми проблемами, которые казались им либо решенными, либо незначительными. Существование таких крайних точек зрения, как кладизм, с одной стороны, и нумерическая систематика, с другой стороны, несомненно, будет полезным для установления степени компромисса, который бы правильно отражал и генеалогию, и результаты эволюции. Кладизм и фенетика — направления полярные и пока преимущественно аналитические, но следующим этапом развития систематики неизбежно и закономерно будет этап синтеза. Каким выйдет этот синтез, покажет будущее. Хотелось бы надеяться, что это будет эволюционная систематика\*\* с учетом наиболее ценного и здравого, что дал или еще даст кладизм, а также некоторых достижений фенетики. Система взглядов Хеннига — это произведение сильного ума, оказавшее глубокое влияние на мышление биологов. Она — яркий результат воздействия логической (даже формально-логической) систематики на биологическую, и поскольку предмет биологической систематики гораздо шире только генеалогии, то нельзя, к сожалению, не высказать опасений, что кладизм Хеннига уже в своей сущности носит черты логического (рационалистического) редуccionизма\*\*\*. В то же время это направление с его методами стало одним из мощных инструментов познания в систематике и филогенетике и вошло в систему и стиль взглядов современной „эпохи информации“. Формализованный характер методологии филогенетической систематики и ее современной мо-

\* Математические модели являются важным инструментом, но лишь инструментом познания природы.

\*\* В более широком смысле, чем только направление, развиваемое Э. Майром и его последователями (Майр, 1971).

\*\*\* Сведения сложных явлений к более простым.

дификации в виде кладизма оказался весьма приемлемым для компьютерной интерпретации. Однако, как и всякая односторонняя, хотя и логически четкая, система взглядов, эта теория вряд ли вполне адекватно отражает все сложные процессы эволюции организмов в реальной живой природе.

### ЛИТЕРАТУРА

- Боркин Л. Я. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы) Л., 1983.— С. 405—421.
- Вайнштейн Б. А. О числовой таксономии // Журн. общ. биол., 1968.— Т. 29, вып. 2.— С. 153—167.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, вып. 1.— С. 5—14.
- Расницын А. П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии.— Пушкино, 1983.— С. 41—49.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных.— Л., 1974.— С. 30—46. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 53).
- Татаринов Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биол., 1977.— Т. 38.— С. 676—689.
- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984.— № 3.— С. 3—16.
- Шаталкин А. И. Биологическая систематика.— М., 1988.— 184 с.
- Anonym. Willi Hennig (20.4.1913—5.11.1976) // Beitr. Entomol., 1978.— Bd 28, H. 1.— S. 169—177.
- Ax P. Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese.— Stuttgart, New York, 1984.— 349 S.
- Darlington P. J., Jr. A practical criticism of Hennig-Brundin „phylogenetic systematics“ and Antarctic biogeography // Syst. Zool., 1970.— Vol. 19, N 1.— P. 1—18.
- Ferguson A. Biochemical systematics and evolution.— Blackie, Glasgow, London, 1980.— 194 p.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetische Systematik.— Berlin, 1950.— 370 S.
- Hennig W. Phylogenetic systematics // Ann. Rev. Entomol., 1965.— Vol. 10.— P. 97—116.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.— Urbana, Chicago, London, 1966.— 263 p.
- Hennig W. Die Stammesgeschichte der Insekten.— Frankfurt am Main, 1969.— 436 S. (Senckenberg-Buch, Bd. 49).
- Hennig W. „Cladistic analysis or cladistic classification?“ A reply to Ernst Mayr // Syst. Zool., 1975.— Vol. 24, N 2.— P. 244—256.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.— Shampaign, 1979.— 280 p.
- Hennig W. Insect phylogeny.— Chichester, 1981.— 514 p.
- Hennig W. Phylogenetische Systematik.— Berlin, Hamburg, 1982.— 246 S. (Pareys Studentexte, Bd. 34).
- Hennig W. Stammesgeschichte der Chordaten.— Hamburg, Berlin, 1983.— 208 S. (Fortschritte zool. Systematik u. Evolutionsforsch., Beih. 2).
- Hennig W., Schlee D. Abriss der phylogenetischen Systematik // Stuttgarter Beitr. Naturkunde, Ser. A. (Biol.), 1978.— N 319.— С. 1—11.
- Mayr E. Classification and phylogeny // Amer. Zool., 1965.— Vol. 5, N 1.— P. 165—174.
- Mayr E. Theory of biological classification // Nature, 1968a.— Vol. 220, N 5167.— P. 545—548.
- (Mayr E.) Майр Э. Зоологический вид и эволюция.— М., 1968б.— 597 с.
- (Mayr E.) Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М., 1971.— 454 с.

- Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification? // Zeitschr. zool. Systematik u. Evolutionsforsch., 1974.— Bd. 12, H. 2.— S. 94—128.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.— San. Francisco, 1973.— XVI+573 p.
- (Sokal R. R.) Сокэл Р. Р. Современные представления о теории систематики // Журн. общ. биол., 1967.— Т. 28, № 6.— С. 658—674.
- (Sokal R. R.) Сокэл Р. Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общ. биол., 1968.— Т. 29, № 3.— С. 297—315.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy.— San Francisco, London, 1963.— 359 p.
- Wiley E. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.— New York, 1981.— 439 p.

V. A. Trjapitzin

**A SHORT REVIEW OF THE THEORY  
OF PHYLOGENETIC SYSTEMATICS OF WILLI HENNIG**

*Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)*

According to the sense and form as represented in monograph of Hennig „Phylogenetic systematics“ (1966) his principles may be expressed as follows.

1. Classification is consistently identified with phylogeny, more precisely even with genealogy.
2. A system is represented as hierarchy of dichotomic differentiation of groups which must be strictly monophyletic.
3. Order of subdivision of groups, i. e. their relative rank, is determined only by time of their origin.
4. Absolute values of difference and similarity have no importance for construction of a phylogenetic system, but morphological and other characters may be used as indirect indicators of phylogenetic relationship.
5. For each monophyletic group can exist only one sister group which had arisen simultaneously with it in the process of the same dichotomy.
6. Sister groups must have an equal systematic rank, determined by time of their origin.
7. The task of phylogenetic systematics is not a reflection of evolution but only a presentation of phylogenetic relationships on basis of succession of origin of sister groups.

Theory of phylogenetic systematics and modern cladism represent an outstanding event in the history of biology of our century. It is to be expected that development of systematics would proceed in beginning of the coming century under colours of cladism, although a possibility of disappointment is not excluded. Hennig stimulated taxonomists to become thoughtful again and again on some problems which seemed to be or already resolved or insignificant. Existence of such extreme points of view as cladism on the one hand and the numerical taxonomy on the other hand without any doubt will be useful for establishment of a certain degree of compromise, which would adequately and correctly represent both genealogy and results of evolution. Cladism and phenetics are polar trends; they are until now predominantly analytic, but the next stage of development of systematics will undoubtedly be a stage of synthesis. What will represent this synthesis, future will show. It would be desirable to hope that this stage will be an evolutionary systematics (in more wide sense than the trend developed by E. Mayr and his followers), with incorporation of all valuable and sound what cladism had given and will give, as well as some achievements of phenetics. System of Hennig's ideas represents a creation of strong intellect, exerting a deep influence upon thinking of biologists. It is a bright example of influence of logical systematics on biological systematics. And so far as the subject and range of biological systematics is much wider than that of bare genealogy, there exist, unfortunately, apprehensions that cladism of Hennig bears already in its essence features of logical

(rationalistic) reductionism (reduction of complex phenomena to more simple ones). At the same time this trend with its methods has become one of mighty instruments of knowledge in systematics and phylogenetics has entered in the system and style of ideas and looks of the modern „epoch of information. The formalized character of methodology of phylogenetic systematics and the modern cladism proved to be highly acceptable for computer interpretation. However as every one-sided, although logically more or less correct system of ideas, this theory hardly adequately reflects all complicated processes of evolution of the real Living Nature.