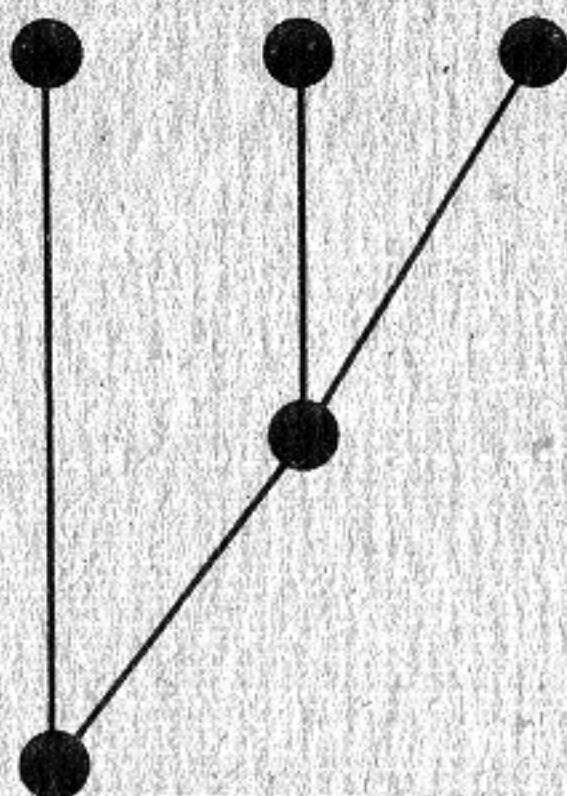


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

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

L. A. Nesson

Leningrad State University

In hierarchic nature of the system of organisms only one side or characteristic of phylogenesis may be strictly reflected (changing of resemblance, or antiquity of branch splitting, or anagenetic levels). Consequently there are three „pure“ approaches in systematics: temporarial approach (that reflects only similarity-difference of organisms), genealogical approach (reflecting a remoteness of branch splitting of phylogenetic lines) and gradistical one (that classifies organisms on the base of their level of organization or on the degree of biological advance). „Evolutionary“ systematics is mixed ones, a compromise between two or three „pure“ approaches. Cladism or „phylogenetic“ systematics is really not always a genealogical systematics, but sometimes is a peculiar approach that may alternate genealogical and gradistical approaches. All systematics must indicate the principles of constructing of their systems. In hierarchial arrangement of taxa it is useful to indicate not their ranks only but also its temporarial, genealogical, gradistical, mixed or alternate nature, for instance, Infraorder (grade) Palaenisci, Subclass (cladon) Testudines.

ЕСТЕСТВЕННАЯ СИСТЕМА,
ИСКУССТВЕННЫЕ СИСТЕМЫ
И НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ
И СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Я. И. Старобогатов

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

В работах по систематике, особенно в тех, которые в той или иной степени касаются теории систематики, довольно широко употребляется термин „естественная система“. При этом смысл, вкладываемый ныне в этот термин разными авторами, весьма различен. Одни подразумевают под этим идеальную конечную цель систематических исследований, другие — максимально полное отражение филогении, т. е. филогенетическую систему: в этом случае между ними или ставится знак равенства, или же термин „естественная система“ просто отвергается (Неппиг, 1950; Ах, 1984), третьи, как например, Г. Модель в трех работах (цитируем первую из них: Modell, 1942) — вполне конкретную предлагаемую им систему группы.

Типы систем

Попробуем все-таки разобраться, какие в систематической биологии (или, короче, в систематике) бывают системы, для чего они строятся и как их лучше называть.

Прежде всего следует подчеркнуть, что под словом „система“ в систематической биологии разумеется последовательно подчиненное иерархическое объединение живых организмов (точнее, их минимальных группировок — видов, подвидов) на основе тех или иных присущих им (или приданных им, но об этом пойдет речь далее) особенностей. Это весьма существенно отличается от смысла слова „система“, принимаемого в общей теории систем и в тех отраслях биологии (например, в экологии), где положения последней используются.

Прежде чем говорить об естественной системе, надо определить ее противоположность — искусственные системы. Примером последних обычно считают линнеевскую систему цветковых расте-

ний (Linnaeus, 1753), основанную на числе тычинок в цветке. Соответственно этому примеру искусственной системой считают ту, что построена по одному произвольно выбранному признаку, однако понятие „искусственная система“ гораздо шире, и, более того, системы этого типа строятся весьма часто в связи с конкретными практическими задачами.

Одним из наиболее обычных типов искусственных систем являются определительные таблицы. Действительно, если мы возьмем любую из дихотомических определительных таблиц (вне зависимости от того, располагаются ли там теза и антитеза рядом или они разобщены), то увидим, что все определяемое множество организмов разбивается в ней на 2 группы по какому-то признаку (или по группе согласующихся признаков), затем каждая из этих групп в свою очередь на 2 группы по другому признаку и т. д. вплоть до определяемых объектов. Тем самым тут мы видим четко организованную иерархическую систему, в которой каждый таксон (хотя он и не назван) разделяется на 2 подчиненных.

Одновходовые (т. е. начинающиеся с одного конкретного признака или группы согласующихся признаков) определительные таблицы недихотомического характера также вполне отвечают сказанному выше с той лишь разницей, что в старшей группе может быть более 2 младших. Наконец, многоходовые („политомические“ — этот термин не вполне корректен этимологически) таблицы также вполне соответствуют сказанному, но оставляют за исследователем, пользующимся ими, свободу выбора группировок (она определяется избранной им последовательностью изучения признаков).

Другим не менее ходовым типом искусственных систем являются классификации видов по типам ареалов, по их экологической приуроченности или классификации жизненных форм. Тут даже нет смысла приводить примеры — они хорошо известны каждому. Иерархичность соблюдается и тут. Так, палеарктические виды пресноводных моллюсков делятся на 4 группы: широкопалеарктические, европейско-центральноазатские, восточносибирские и охридские. Каждая из них делится, в свою очередь, на подчиненные группы; например, охридские подразделяются на общеохридских, охридских мелководных, охридских среднесублиторальных и т. д. (Старобогатов, 1980; Иззатулаев и Старобогатов, 1985).

Наконец, третьим распространенным типом искусственных систем будут алфавитные каталоги таксонов. Возьмем, например, 1-й том каталога названий родовой группы (Neave, 1939). Названия в нем подразделяются на группы, начинающиеся с *A*, *B* и *C*. Каждая из этих групп подразделяется в свою очередь. Например, группа *A* на группы следующего порядка *Aa*, *Ab*, *Ac* и т. д. Важно подчеркнуть, что основой классификации тут являются не свойства самих живых организмов, а свойства придаваемых им названий. В большинстве из приведенных примеров (а типов искусственных систем, разумеется, больше) выделенным группам не даются

какие-либо свои названия. Лишь тогда, когда эти названия могут в дальнейшем быть с успехом использованы, они вводятся, как, например, при классификации видов по типам ареалов или жизненных форм.

Как видно из приведенных выше примеров, искусственные системы могут строиться и на довольно большом числе признаков, однако они выполняют лишь одну из задач систематики — упорядочение информации о какой-то или каких-то особенностях организации, распространения, образа жизни и т. п., а также вытекающую из этого задачу — отыскание правильного названия организма (или таксона). Другая более важная задача — прогнозирование свойств — не выполняется или выполняется только по отношению к одному конкретному свойству. Так, классификации видов по типу ареала дают возможность прогнозировать, насколько вероятно нахождение вида в данном районе.

В итоге *искусственные системы — это системы, построенные по некоторому числу присущих или приданных организму свойств с целью упорядочения знаний о них или прогнозирования отдельных, использованных при построении системы свойств, а также с целью отыскания правильного названия вида или таксона более высокого ранга.*

Между тем основная задача систематики — максимально полное прогнозирование свойств данного организма. Об этой задаче, возможно, ввиду повседневности и обыденности ее постановки и получения частных решений, обычно забывают. Пожалуй, лишь А. Ремане (Remane, 1956) в последние полвека четко подчеркнул первостепенную значимость этой задачи. Между тем важность ее легко может быть проиллюстрирована простым примером из повседневной жизни. Как всем хорошо известно, испытание новых лекарственных препаратов сначала производится на белых мышах и крысах, морских свинках, собаках, обезьянах и только после этого препараты испытываются на людях. А почему бы не испытывать препараты на дождевых червях, легко культивируемых дрозофилах, аквариумных моллюсках или рыбах? Каждый ответит, что подобные испытания имеют мало смысла, поскольку лишь выяснив, что препарат эффективен и не токсичен для представителей разных групп млекопитающих, особенно для близких к человеку обезьян, мы можем с достаточной уверенностью прогнозировать, что он будет эффективен и не токсичен для человека, для лечения которого он и предназначен. И подобных примеров из повседневной жизни можно привести множество.

Если главная задача систематики — всестороннее и максимально полное прогнозирование свойств, то очевидно, что конечной целью систематики является построение системы с максимальными прогностическими свойствами. Разумеется, эта цель достижима лишь в идеале, и такая система может быть построена в неопределенно отдаленном будущем, но это означает, что конкретные усилия систематиков должны быть направлены на максимальное приближение к такой системе.

Термин „естественная система“ достался нам от натурфилософского периода развития биологии, когда под этим понималась система природы, основанная на подлинных „внутренних сущностях“ объектов. Сейчас такое понимание для нас неприемлемо, но поскольку и в те далекие времена, и ныне построение естественной системы принято за главную цель систематики, то *под естественной системой мы должны понимать систему с максимальными прогностическими свойствами, т. е. такую, используя которую мы можем по систематическому положению предсказать неизвестные нам свойства организма.* Поскольку мы должны при этом прогнозировать свойства фенотипов, естественная система должна строиться на основе сходств и различий именно фенотипов, но с учетом родственных отношений, так как полная идентичность свойств может быть только при унаследовании их от общего предка и не может быть достигнута при независимом их развитии.

Как же в этой связи оценивать те системы, которые повседневно строятся систематиками? Эти системы как-то не имеют собственного названия. Иногда их называют „текущими системами“ (current systems), „таксономическими системами“, но поскольку в этом названии есть известный элемент тавтологии, их лучше называть „конкретными системами“. Этот термин тем более удобен, что филогенетической основой такой системы является „конкретный филогенез“ в понимании А. А. Борисяка (1946). Построение конкретных систем всегда оправдывается стремлением к построению естественной системы; тем самым их можно считать в той или иной мере несовершенными эскизами естественной системы, построенными с целью наиболее полного прогнозирования свойств. Это принципиально отличает их от искусственных систем. Итак, *конкретная система — это система, построенная с целью максимального прогнозирования свойств, но в силу неполноты наших знаний не достигающая полностью этой цели.*

Этими тремя типами, строго говоря, исчерпываются все системы, рассматриваемые и создаваемые биологами. Что же такое в этой связи филогенетическая система? По В. Хеннигу (Hennig, 1950), П. Аксу (Ax, 1984) и другим, это система, наиболее полно отражающая филогенетические отношения организмов. Для перехода от результатов филогенетических исследований (которые нередко выражаются в виде филогенетического дерева) предложен алгоритм, взаимно-однозначно связывающий филогенетические систему и дерево. Он сводится к 4 пунктам:

1. Ветвление филогенетического дерева следует считать дихотомическим. В. Хенниг вполне резонно пишет, что если в какой-то точке сразу обособляются 3 ветви (или большее число), то мы вправе считать обособление ветвей не одномоментным актом и представить ветвление в виде 2 (или соответственно большего числа) дихотомических разветвлений.

2. Адельфотаксонам — „сестринским группам“ (sister-groups, Schwestergruppen, adelphotaxa), т. е. группам, возникшим в ре-

зультате одного акта дихотомического ветвления, следует придавать равный таксономический ранг.

3. Для каждого из отрезков времени развития органического мира должна строиться своя система.

4. Вид, предковый по отношению к паре адельфотаксонов (сестринских групп), не может быть включен ни в одни из них, но входит в таксон более высокого ранга, объединяющий оба адельфотаксона.

Два последних положения призваны снять трудности, возникающие в связи с дополнительностью стационарного и эволюционного аспектов рассмотрения живого (Старобогатов, 1968, 1980; Скарлато и Старобогатов, 1974), но на деле они их не снимают, а приводят к вопросу о том, как велики (или как малы) эти отрезки времени, и если кто-либо возьмется определить их величину, то почему она такая, а не иная.

Эту трудность, по-видимому, прекрасно осознают (особенно в связи с вопросом о ранге, вытекающим из 2 пункта) и сторонники филогенетической системы в понимании В. Хеннига. Для размещения в системе вымерших групп последователи В. Хеннига предложили и приняли на вооружение концепцию плезионов (Patterson, Rosen, 1977; Eldredge, Cracraft, Wiley, 1981; Ax, 1984), не нуждающихся в установлении сестринских (по отношению к ним) таксонов и не получающих в связи с этим четко определенного ранга.

Таким образом, если мы имеем верные результаты филогенетических исследований, то никаких знаний, кроме знания алгоритма, не нужно для построения правильной филогенетической системы. Все же остальные положения филогенетической систематики В. Хеннига (Hennig, 1950; Wiley, 1981; Ax, 1984) относятся всецело к методологии филогенетических исследований и должны оцениваться только с этих позиций. Не останавливаясь на критике филогенетической систематики В. Хеннига с точки зрения принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов изучения живого, поскольку об этом писалось ранее (Скарлато и Старобогатов, 1974), отметим, что филогенетическая система — это система, построенная на основании только одного свойства: филогенетического родства. Соответственно, если это свойство (а оно во многих отношениях уникально) позволяет максимально прогнозировать все свойства организмов, то такая система, по определению, приведенному выше, может считаться естественной; если же нет, то она должна считаться искусственной, поскольку достижение максимальной прогностической силы не входит в число непосредственных задач тех, кто строит такую систему.

Для решения этого вопроса разберем один из наиболее часто упоминаемых в литературе примеров. Возьмем 4 группы — клювоголовых (Rhynchocephalia), чешуйчатых рептилий (Squamata), крокодилов (Crocodilia) и птиц (Aves). Считается, и примем это на веру, что крокодилы и птицы являются адельфотаксонами (се-

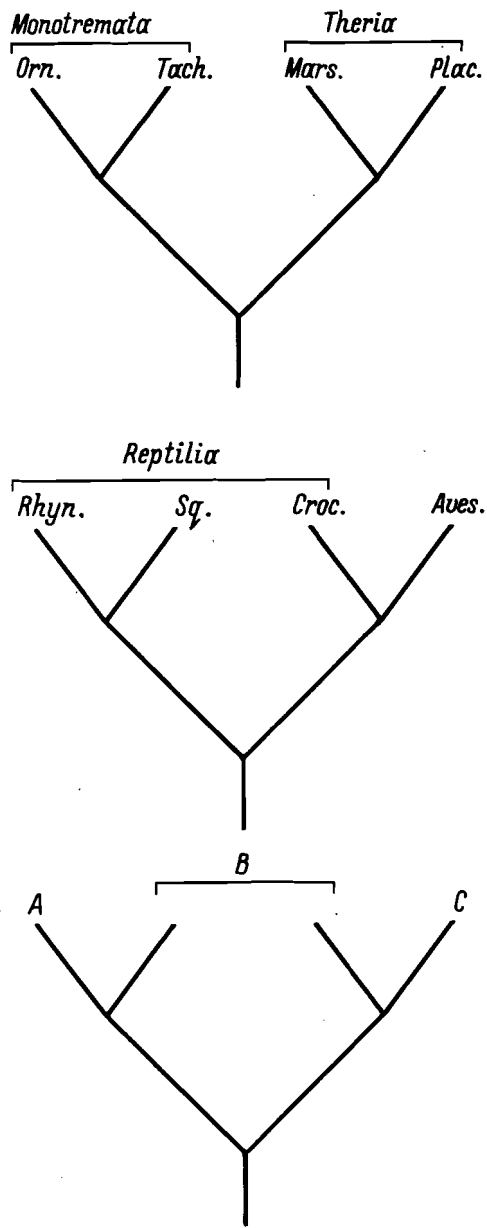


Рис. 1. Монофилия (в смысле Хеннига), иначе голофилия (верх), парафилия (в смысле Хеннига) (середина), ограниченная монофилия или „парафилия“ (в нехенниговом смысле) (низ)
 Croc. — Crocodylia, Mars. — Marsupialia, Orn. — Ornithorhynchidae, Plac. — Placentaria, Rhyn. — Rhynchocephalia, Sq. — Squamata, Tach. — Tachyglossidae

стринскими группами) (рис. 1, *середина*). Соответственно, им должен быть придан равный таксономический ранг, и они должны быть вместе с общим предком объединены в таксон более высокого ранга. Другая пара аделфотаксонов (клювоголовые и чешуйчатые) должны вместе образовать другой таксон такого же ранга, как объединение крокодилов с птицами. Но отличия особенностей птиц от таковых крокодилов гораздо больше, чем у последних от чешуйчатых и клювоголовых. Так, птицы — эндотермные животные, имеющие перьевой покров, сросшиеся кости черепа и т. д., чего нет у трех упомянутых групп рептилий. Именно поэтому, изучая крокодилов, мало что можно прогнозировать в отношении характерных особенностей птиц, и, следовательно, обсуждаемая система не обладает достаточными прогностическими свойствами. Значит, система, построенная только на филогенетическом родстве, не может считаться естественной системой в отмеченном выше смысле и является одной из многочисленных искусственных систем.

Как уже отмечалось выше, искусственные системы мы строим тогда (и только тогда), когда в них возникает надобность. Может быть, есть надобность и в филогенетической системе? Рассмотрим это подробнее. Поскольку филогенетическая система (в понимании В. Хеннига и его последователей) взаимно однозначно связана с филогенетическим древом посредством описанного выше алгоритма перехода, они должны нести одну и ту же информацию. Это означает то, что они или равноценны (и тогда что-то из них лишнее), или в какой-то из этих форм описания часть информации утрачивается, и тогда эта форма не только лишняя, но и лишняя научного значения.

Итак, сравним филогенетическое дерево (с надлежащими пояснениями к нему) и соответствующую ему филогенетическую систему (с подробными диагнозами всех ее таксонов). Тут сразу возникают два момента. Во-первых, не всякую филогенетическую ветвь можно охарактеризовать диагнозом, составленным из положительных признаков; гораздо чаще ее можно описать характеристикой начала и направления эволюционного развития (что обычно и делается в пояснениях к дереву). Хорошим примером этого может служить ветвь Euthyneura в классе Gastropoda. Те морфологические особенности, на основе которых исходно выделилась эта ветвь (мантийный цекум и связанная с ним асимметрия раковины, мусивоглоссная радула, характер ганглионизации центральной нервной системы — см. Миничев и Старобогатов, 1975), в ходе дальнейшей адаптивной радиации полностью утрачиваются или изменяются до неузнаваемости, и возникает отсутствовавшая у низших форм эвтиневрия, использованная для названия этой ветви. Во-вторых, число филогенетических ветвей в развитии органического мира (ныне предоставленного примерно 3 миллионами видов) крайне велико, порядка сотен тысяч. Даже имея в виду, что таксономических ранговых категорий для описания всей фило-

гении живых организмов будет значительно меньше, их все же потребуется достаточно много (порядка тысяч). Не спасает и введение более дробной иерархии дополнительных ранговых категорий с приставками (сверху вниз): giga-, mega-, hyper-, super-, далее основная категория (например, семейство — familia, или род — genus) и вновь: sub-, infra-, micro-, pico- (Farris, 1976). Значит, для филогенетической системы недостаточно ни существующего, ни упомянутого выше способом умноженного числа ранговых категорий, поскольку это много меньше числа разветвлений на одном уровне. Это означает, что какие-то ветви в системе, в отличие от древа, окажутся неохарактеризованными, что приведет к снижению вложенной в систему информации по сравнению с древом. Из этого следует четкий вывод: филогенетическая система (в понимании В. Хеннига и его последователей) не имеет научной значимости. Легко видеть, что это же всецело относится и к любой другой „вертикальной“ или кладистической системе, т. е. такой, в которой любые филогенетические ветви (клады) безоговорочно принимаются за таксоны.

Сказанное вовсе не означает, что я полностью отвергаю всю методологию В. Хеннига и его последователей. Несостоятельны тут лишь претензии на построение на основе этой методологии „единственно правильной и научной системы“, тогда как разрабатываемые кладистами методы филогенетических исследований вполне могут рассматриваться как одна из групп методов обширного методического арсенала филогенетики.

Несколько слов следует сказать еще об одной системе, о той, которая строится по результатам геносистематических исследований. Исследователи, занимающиеся геносистематикой, подчеркивают, что она более точна, чем систематика по фенотипам, поскольку вероятность конвергентного сходства геномов ничтожно мала. Не собираясь оспаривать это положение (которое, хотя и весьма правдоподобно, но нуждается все же в дополнительных доказательствах), могу тем не менее легко отметить, что это преимущество геносистематики только сильно облегчает установление филогенетического родства, что тем самым делает геносистематические методы весьма ценными для филогенетики. В то же время система, построенная на основе сходства генотипов, может обладать прогностическими свойствами только в отношении последних, тогда как ее способность прогнозировать особенности фенотипов будет далеко не максимальной. Это можно пояснить следующим примером. Различие генотипов бурых и зеленых лягушек рода *Rana* несравненно больше, чем таковые между человекообразными обезьянами и человеком (Медников и др. 1976; Goodman et al., 1983; Cronin, 1983; Сiochon, 1983). Между тем в физиологических и фармакологических экспериментах (а таковых ввиду их практической важности проводилось множество) лягушки, по крайней мере, не менее близки друг к другу, чем человекообразные обезьяны и человек (вспомним, что прогнозы результатов подобных

экспериментов — одно из самых частых практических применений прогностических свойств системы). Неизбежен вывод, что система, построенная на основании только методов геносистематики, будет, как и филогенетическая система, одной из искусственных систем.

Методы филогенетики

Теперь правомерно остановиться на тех основных принципах, которыми исследователь руководствуется при выяснении филогенетических связей для построения системы. Сразу же следует оговориться, что речь пойдет о таксонах выше вида (видовая систематика — это особая область: см. Старобогатов, 1968, 1977), да и установление филогенетических связей видов требует особых подходов, учитывающих не только их морфологию, но и экологию, и биогеографические особенности. Эти подходы в настоящее время только начинают разрабатываться, и можно указать лишь на первые успехи их приложения (Цветкова, 1975; Голиков, 1980).

В этой связи следует упомянуть и о „сетчатой эволюции“ (Grant, 1971). Мне представляется, что это понятие основано на путанице старых и новых представлений о виде, иными словами, на подмене современного тезиса „вид состоит из популяций или клональных популяций“ старым „вид состоит из особей“. В самом деле, возникшие в результате межвидовой гибридизации одна или несколько особей, коль скоро они не составляют популяции, не принадлежат ни к какому виду, и, следовательно, не могут быть изображены на филогенетическом древе ни точкой, ни линией, соответствующими популяциям, а лишь пунктиром, обозначающим связи особей. Далее, если в случае эволюционного успеха этих особей образуется популяция, а следовательно, и вид, он должен быть изображен точкой, а при продолжительном существовании вида — и линией, но не связанной сплошными линиями ни с какими ветвями древа. Для иллюстрации сказанного, мы воспроизводим рисунок (рис. 2) из книги М. А. Розановой (1946), взятый ею из работы Е. Андерсона и призванный пояснить филогенетические связи видов в случае явления аллополиплоидии. Преемственно связанные популяции на этом рисунке изображены жирными линиями, тогда как образование единичных потомков от гибридизации отдельной особи разных видов — пунктирными линиями. Как видим, никакой сетки тут не получается, и термин „сетчатая эволюция“ просто лишен смысла. Не получается „сетчатой эволюции“ и при симбиогенезе. Дело в том, что симбиотическое происхождение эукариот более чем спорно (см. Старобогатов, 1987), а симбиотическое происхождение лишайников вовсе исключает образование родов (ибо эволюция не может идти по свойствам, вредным для организма; соответственно, роды лишайников, отличающиеся по грибным спороношениям, не могли возникнуть один из другого), и тут можно говорить о коэволюции компонентов симбиотической системы — лишайногенных гриба и водоросли.

Кроме всего сказанного, следует добавить, что „сетчатая эволюция“ обсуждается обычно на уровне видов одного рода или близких родов, причем в результате получается вид одного из этих родов (симбиогенез, как уже сказано, мы просто исключаем из рассмотрения), так что при обсуждении филогении на уровне родов и выше, эти явления просто не следует принимать во внимание.

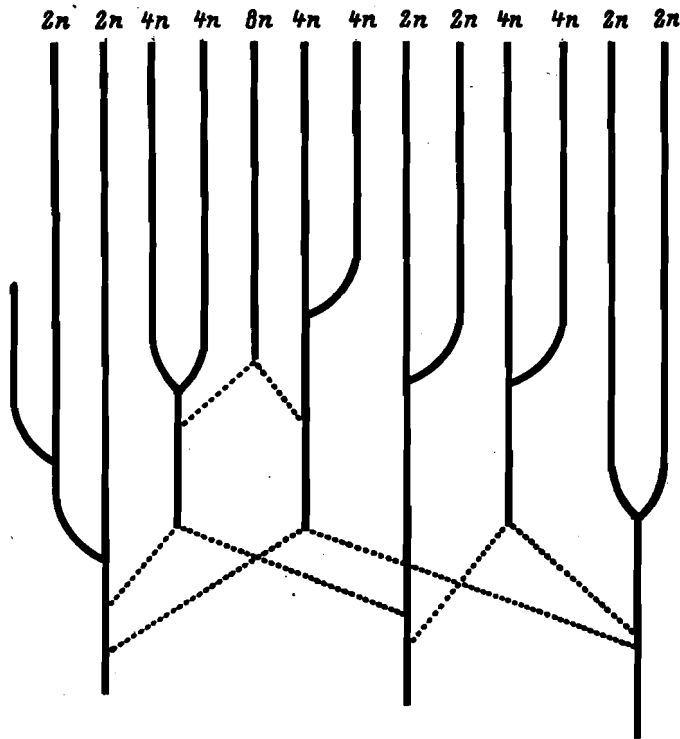


Рис. 2. Филогенетические связи видов в случае явления амфилоидии (по Розановой, 1946)
Сплошные линии — преемственность популяций, пунктир — связь особей

Очень существенно помнить одно важное обстоятельство. Филогенетические построения — это всегда гипотезы, причем такие, которые никогда не смогут быть строго доказанными и навсегда обречены остаться гипотезами. Это происходит потому, что принципиально невозможно во всех деталях восстановить весь сложный ход эволюционных событий прошлого, но раз так, то к ним и следует относиться как к гипотезам. Это означает прежде всего, что сколь бы много фактов ни подтверждало (верифицировало) гипотезу, ее правдоподобность определяется лишь числом фактов, ей противоречащих (фальсифицирующих): чем меньше последних,

тем гипотеза правдоподобнее. При использовании простых гипотез (например, нуль-гипотезы в статистике) достаточно одного противоречащего факта, чтобы отвергнуть гипотезу. Филогенетические гипотезы сложные, и их части не так уж жестко связаны друг с другом. Именно поэтому правдоподобность здесь определяется не отсутствием противоречащих фактов, а меньшим их числом. Как легко понять, для филогенетических построений можно использовать факты из разных отраслей биологии. Гипотеза, построенная на чисто морфологических фактах, может натолкнуться на противоречие фактов биохимических, именно поэтому в филогенетике весьма важен максимально широкий комплексный подход.

Второе обстоятельство, о котором не следует забывать, это то, что при изучении филогении мы обязаны ограничиться определенными таксономическими рамками „сверху“ и „снизу“. „Сверху“ потому, что мы, как правило, не можем изучать все группы организмов и исследуем какую-либо одну из них (например, тип моллюсков); „снизу“ потому, что мы какие-то группы должны принять за элементарные и филогению внутри них не рассматривать. Если же мы не сделаем этого, то по мере детализации исследования все сильнее будет сказываться действие принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов (Старобогатов, 1968, 1986; Скарлато и Старобогатов, 1974), что приведет наши рассуждения к абсурду.

Какие бы методы филогенетики не применяли, все они основаны на установлении филогенетических связей по сходству тех или иных (морфологических, биохимических, молекулярно-биологических или каких-либо иных) особенностей организмов. При этом приходится решать задачу, сколь вероятно то, что сходство в тех или иных особенностях унаследовано от общего предка (Скарлато и Старобогатов, 1974). Таким образом, главная задача здесь — отличить случаи унаследования от общего предка от случаев параллелизма и конвергенции. Конвергенция, пожалуй доставляет меньше забот, так как сходство, вызванное ей (в отличие от параллелизма), нигде не бывает абсолютно полным. При этом возникает и другая трудность: решить упомянутую выше задачу мы должны в отношении каждого признака так, чтобы получить результат, приложимый к организму в целом, поскольку признаки эволюционируют с неодинаковой скоростью (гетеробатмия — см. Тахтаджян, 1966). При этом под термином „признак“ мы понимаем любую особенность, позволяющую отличить один объект от другого, вне зависимости от эволюционной или таксономической значимости этой особенности.

Сначала рассмотрим методы выяснения филогенетических связей. Несмотря на то, что, как говорилось выше, лучшие результаты тут даст комплексный подход, учитывающий как морфологические, так и биохимические особенности, методы разных отраслей на деле пока используются по отдельности или, самое большее, в сравнении.

В качестве примера биохимических методов можно привести сравнение аминокислотных последовательностей в соответствующих друг другу белках, в частности, гемоглобинах позвоночных и цитохромах-С у представителей всех групп живых организмов (Dayhoff, 1969). Оценка филогенетических связей и степени близости осуществлялась на основе допущения о том, что преобразование аминокислотных последовательностей идет кратчайшим путем (допущение, скорее всего, произвольное и не всегда оправданное). Тем не менее полученные результаты во многом сходны с тем, что было достигнуто традиционными методами. Однако главное, что является препятствием для подобных исследований, это явление гетеробатмии. Дело в том, что разные белковые системы эволюционируют с разной скоростью, и данные, полученные на основе их изучения, будут резко расходиться. Пока идет сравнение групп очень высокого ранга и малого числа объектов, эти расхождения могут сказываться мало, но в дальнейшем они могут завести исследователей в тупик, тем более, что в качестве результатов филогенетических исследований требуется установление связей между организмами в целом. Построение филогении по отдельным разным признакам (биохимическим, физиологическим, морфологическим) можно аналогизировать с проекциями филогенетического древа на разные плоскости. При проекции на одну плоскость две разные ветви могут полностью сливаться, в то время как при проекции на другую они резко разделены.

Очень важны результаты, полученные методом геносистематики. Здесь выявляются не замеченные ранее случаи конвергенции (Sibley, Ahlquist, 1985; Сибли, Олквист, 1986). Более того при использовании этих методов не должна сказываться гетеробатмия, поскольку нуклеотидные последовательности изучаются не индивидуально, а оценивается лишь общее число соответствующих и несоответствующих последовательностей в молекулах ДНК. Следует лишь категорически возразить против гипотезы „молекулярных часов“, ибо приписывать эволюции неизменную скорость просто бессмысленно. В Байкале за 1 млн лет образовались десятки видов и несколько подвидов брюхоногих моллюсков, и более сотни видов и десяток родов бокоплавов, тогда как вне Байкала современные виды пресноводных моллюсков и бокоплавов известны с позднего плиоцена, т. е. более чем за 1 млн лет до наших дней. По-видимому, данные, на которых основаны „молекулярные часы“, отражают сильно усредненную скорость эволюции при горотелии (Симпсон, 1948) и не могут быть перенесены ни на брадителию, ни на тахителию.

Несмотря на известную „защищенность“ результатов, полученных этими методами, от конвергенции и гетеробатмии, выявление таким способом случаев параллелизма более затруднено, поскольку существуют гомологические мутации, закономерности фенотипического проявления которых выражает закон гомологических рядов (Вавилов, 1935).

Однако основная трудность при сопоставлении результатов примененных биохимических, молекулярно-биологических и морфологических методов заключается в оценке филогенетического родства. Дело в том, что мы не имеем пока точных количественных методов оценки и судим о близости и удаленности лишь приблизительно, в оценках типа баллов (очень близки, относительно близки, умеренно близки, умеренно удалены и т. д.). При этом оценки, сделанные по результатам применения разных методов, непосредственно несопоставимы друг с другом. Более того, есть основания сомневаться в том, что при применении методов геносистематики оцененная величина степени филогенетической близости уменьшается прямолинейно с ростом ранга сравниваемых таксонов, а также в том, что результаты сопоставления таксонов одного ранга в разных группах сравнимы друг с другом (сошлемся на приведенный выше пример с лягушками и гоминидами).

Теперь пройдем к анализу более привычных морфологических подходов к изучению филогении. Это тем более важно, что общая методология исследования, на наш взгляд, должна быть одинакова, как при использовании чисто морфологических особенностей, так и при использовании свойств, добытых иными отраслями биологии, и тем более при комплексном подходе, за который мы ратуем. Мы не будем останавливаться здесь на ряде важных проблем методологии филогенетических исследований, например, на проблеме гомологии, которая блестяще освещена в книге А. Ремане (Remane, 1956). Можно лишь отметить по этому поводу, что нам очень важны частные гомологии и совершенно не важны наиболее общие, например, гомология глаза другим эктодермальным образованиям. В этой связи наиболее общие эволюционно-морфологические принципы гораздо полезнее в своих обратных формулировках как принципы негомологичности (Старобогатов, 1988).

Все разнообразие методов филогенетики можно, несколько упростив ситуацию, свести к трем типам, что не исключает совместное их применение.

Первый тип — анализ морфологических рядов. Этот общий тип методов особенно широко применяется в палеонтологии (после блестящих классических работ В. О. Ковалевского, например, 1873), но он же используется и в тех группах организмов, которые не сохраняются в палеонтологической летописи, или, если и сохраняются, то в незначительном количестве, так что из их остатков нельзя получить даже необходимой (не говоря уже о достаточной) филогенетической информации.

Анализируя морфологию, мы подбираем группу типологически сходных образований, а потом по степени их близости и возможности эволюционных преобразований выстраиваем в морфологический ряд. Ряд этот, пока мы не проанализировали его на предмет того, что обусловлено унаследованием от общего предка, а что возникло параллельно на сходной основе, — это всего лишь

ряд логических возможностей преобразования, и от него надо перейти к ряду эволюционных преобразований. Для этого мы, используя морфофункциональный анализ и некоторые частные особенности самого ряда, исключаем случаи параллелизма и тем самым получаем эволюционно-морфологический ряд. В данном случае (если мы надежно исключили параллелизмы и тем более конвергенции) мы приблизились вплотную к пространству логических возможностей эволюционного преобразования. Иными словами, мы получили все варианты того, как могло быть, но нам нужно другое — как было в действительности, и решение этого последнего вопроса всецело зависит от того, с какой точки мы начнем считывание ряда и как мы его считаем.

Тут начинаются наибольшие трудности. Для того, чтобы правильно считать эволюционно-морфологический ряд, т. е. превратить его в филогенетический ряд, нам нужна некая дополнительная информация. В палеонтологии обычно существует догмат о том, что если группы, встреченные в последовательных горизонтах, образуют морфологический ряд, то группу, появившуюся раньше, надлежит считать предковой по отношению к группе, появившейся позже. Этот догмат просто игнорирует неполноту палеонтологической летописи. Даже если мы возьмем группы, представители которых имеют равные шансы сохраниться в ископаемом состоянии, то чем обильнее была представлена группа, тем больше мы находим ископаемых остатков. Пока речь идет о видах, да еще в замкнутых бассейнах типа Штейнхеймского озера, обсуждаемый догмат нам не мешает. Напротив, если мы возьмем группы более высокого ранга, то следовать обсуждаемому догмату мы просто не имеем права (и чем выше ранг, тем в большей мере).

Разберем абстрактный пример (рис. 3). Три группы, морфологически связанные друг с другом, образуют последовательный ряд во времени. Далее мы строим все пространства логических возможностей филогенетических связей между этими 3 группами. У нас уже получается 7 возможных вариантов связи. Но ведь эти группы мы воспринимаем как таксоны того или иного ранга (для простоты допустим, что равного). Если мы перейдем к таксонам (о путях такого перехода будет сказано далее), то мы получим 19 возможных случаев взаимоотношений между этими 3 таксонами. Как же быть в этой ситуации, какие методы могут дать нам возможность выбрать один из 7 вариантов филогенетических связей и один из 19 вариантов филогенетических отношений таксонов? Очевидно, что путь один — анализ возможностей преобразования, которые определяются, во-первых, общими морфологическими закономерностями эволюции, а во-вторых, результатами конкретного морфофункционального анализа.

В итоге, эта группа методов сводится к следующей последовательности процедур: 1) строим морфологический ряд (безразлично, на ископаемом или современном материале), 2) исключаем случаи параллелизма, превращая тем самым ряд в эволюцион-

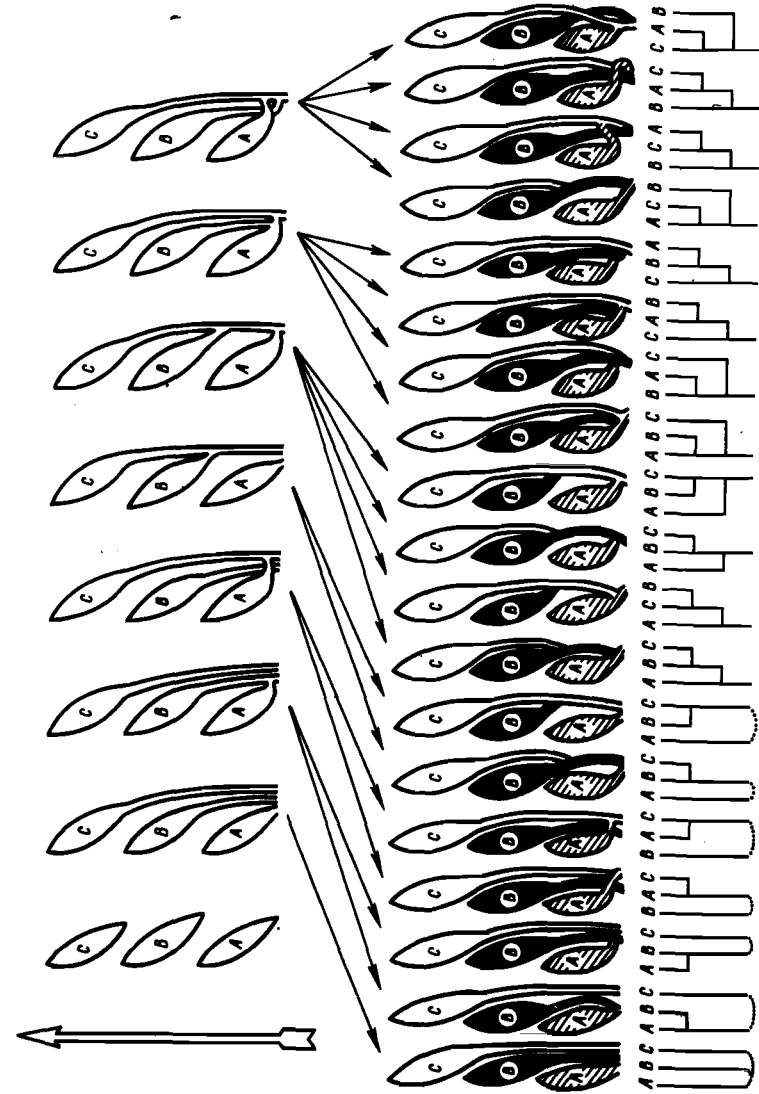


Рис. 3. Возможные филогенетические связи 3 родственных вымерших групп, найденных в последовательных слоях. Вверху слева — стрела времени и реально наблюдаемая картина, 7 колонок справа — ее филогенетическая интерпретация без разделения на таксоны; внизу — то же, но с разделением на таксоны (еще ниже — в виде упрощенных дендрограмм)

но-морфологический и 3) считываем полученный ряд, превращая его в филогенетический.

Второй тип методов можно назвать совокупным анализом признаков. К числу таких методов относятся и кладистические (т. е. методы „филогенетической систематики“ В. Хеннига). Эти методы в последние десятилетия пользуются огромной популярностью, широко обсуждаются и даже пропагандируются в литературе (Hennig, 1950; Eldredge, Cracraft, 1980; Lorenzen, 1981; Wiley, 1981; Ax, 1984) и широко применяются в практике филогенетических исследований (например Brundin, 1966; Platnick, Gertsch, 1976; Lorenzen, 1981; Ax, 1984 и др.). Более того, они нередко используются для историко-зоогеографических исследований в сочетании с концепцией глобальной тектоники плит (т. е. для так называемой викариантной биогеографии). Не останавливаясь на последних построениях, которые подвергались обстоятельной и убедительной критике в работе К. Ю. Еськова (1984), отметим, что кладизм как метод филогенетических исследований (т. е. освобожденный от алгоритма перехода от филогении к системе — от 3 последних из 4 перечисленных выше пунктов, 1 пункт не мешает) имеет полное право на существование, наряду с другими эффективными методами филогенетики. Основная суть кладистического метода многократно изложена в литературе, прежде всего в основополагающей книге В. Хеннига (Hennig, 1980), а, кроме того, еще в нескольких монографиях (Eldredge, Cracraft, 1980; Wiley, 1981; Ax, 1984) и в большом числе статей, именно поэтому можно обсуждать этот метод кратко.

Создается впечатление, что кладистический метод возник как отрицательная реакция на многие традиционные филогенетические методы, оперирующие понятием „предок“. В более поздних работах (например, Wiley, 1981) даже подчеркивается, что концепция предка ненаучна и „лежит вне сферы позитивной науки“. Кладистический метод предлагает заменить анализ предполагаемой связи предок—потомок анализом конкретных кладистических отношений (т. е. отношений сходств и различий в признаках) между изучаемыми родственными группами и группой, внешней по отношению к ним (outgroup), который и выявляет степень филогенетического родства и число актов дивергенции, приведших к обособленности изучаемых групп. При этом наиболее дальняя степень филогенетического родства задается объединением внешней группы с изучаемыми (Farris et al., 1970; Farris, 1982). На какой же основе строится анализ самих признаков?

Все признаки (авторы следуют практически тому определению понятия „признак“, которое приведено выше) делятся на плезиоморфные и апоморфные. Первые соответствуют архаичным, анцестральным, исходным в старом понимании, вторые — продвинутым, прогрессивным. В последнее время Вольфганг Хенниг в последнем переиздании книги своего отца (Hennig, 1979) предложил заменить эти названия соответственно на плезио- и апотипи-

ческие, имея в виду, что этим методом могут быть подвергнуты анализу не только морфологические, но и иные признаки. Далее анализируется распространение этих категорий признаков. Общность одного или нескольких плезиоморфных (плезиотипических) признаков мало что говорит о филогенетических связях групп — обладателей этих признаков. Просто они сохранили их от предков (вне зависимости от того, как они продвинулись эволюционно — гетеробатмия?). Таким образом, эта общность, симплезиоморфия (симплезиотипия) позволяет в какой-то мере судить о целостном филуме, но не дает оснований для анализа его ветвления. Другое дело — общность апоморфных (апотипических) признаков, т. е. синапоморфия (синапотипия). По мнению сторонников этого метода, такая ситуация указывает на то, что апоморфный (апотипический) признак унаследован группами, его имеющими, от общего предка и, следовательно, о непосредственном происхождении этих групп от единого предка. В некоторых случаях синапоморфный (синапотипический) признак у отдельных групп может быть вторично утрачен. Для случая, когда он есть у всех без исключения, С. Лоренцен (Lorenzen, 1981) ввел термин „голапоморфия“ (правомерен и его эквивалент „голапотипия“). У каких-то групп есть свои апоморфные (апотипические) признаки, не свойственные другим группам. Этот случай — аутапоморфия (аутапотипия) — свидетельствует о своеобразии направления эволюции группы. Дальнейший анализ базируется на синапоморфных (синапотипических) признаках. За основу берут ветвь, характеризующуюся наибольшим числом плезиоморфных (плезиотипических) признаков. Первая отделившаяся от нее ветвь — та, что содержит наиболее широко распространенный синапоморфный (синапотипический) признак (их может быть и несколько). Далее уже от этой ветви отделяется новая, объединяемая менее распространенным синапоморфным (синапотипическим) признаком и так далее, ветвь от ветви вплоть до последней, обособленной по аутапоморфному (аутапотипическому) признаку. Напротив, группы, не имеющие первого (самого широко распространенного) синапоморфного (синапотипического) признака, отделяются далее от первичной плезиоморфной (плезиотипической) ветви также на основе своих синапоморфий (синапотипий). Это краткое описание, разумеется, не исчерпывает всех тонкостей методики, в связи с чем отсылаем к соответствующим монографиям (Eldredge, Cracraft, 1980; Wiley, 1981; Ax, 1984), но дает общую характеристику метода, необходимую для оценки его значения для филогенетики.

Изложенный метод сам по себе не нов и применялся много ранее выхода основополагающей книги В. Хеннига, правда, без приведенной выше терминологии. Главная заслуга В. Хеннига в разработке метода заключается в четкой логической формализации (создающей впечатление полной объективности метода) и в связи с этим — в разработке четкой терминологии. В то же время основная слабость метода в том, что распространенность признака

не доказывает того, что он не появился в разных группах параллельно на гомологичной основе. Это в какой-то степени связано с масштабностью (в том числе и с биологической значимостью) признаков. Признаки малого масштаба (например, некоторые особенности хетотаксии у членистоногих) легко возникают параллельно и независимо, тогда как признаки крупного масштаба (например, щелевидное растягивание blastopora в ходе развития) имеют довольно мало шансов возникнуть параллельно. Таким образом, обсуждаемый метод нуждается в дополнительных методиках, позволяющих отличить параллельное формирование признака от унаследования его от общего предка. Лучший путь достижения этого — детальный морфофункциональный анализ.

Есть и другая более существенная трудность — возможность повторного возникновения ранее существовавшего признака. Эту возможность обычно отвергают, ссылаясь на закон Мейрика-Долло о необратимости эволюции. Между тем этот закон вовсе не говорит о невозможности повторного появления отдельных признаков (более подробно см. Скарлато и Старобогатов, 1974). С точки зрения некоторых закономерностей генетики (см. Лабас и Хлебович, 1976) такое появление вполне возможно. Это можно пояснить следующим примером. Для всех эвтиневралных групп гастропод характерна пликвативная жабра с определенной, свойственной ктенидию (соответственно, правому или левому) иннервацией. У низших легочных моллюсков (отряд *Subulitiformes* и семейства *Chiliniidae* и *Lymnaeidae* из отряда *Lymnaeiformes*) жабры нет, а ее гомолог — небольшой участок мантии с соответствующей иннервацией. Несомненно, такая же картина наблюдалась и у исходных легочных моллюсков, более связанных с атмосферным дыханием, чем амфибиотические и водные представители перечисленных выше групп. Напротив, у высших водных представителей *Lymnaeiformes* (особенно у *Ascoloxidae* и *Bulinidae*) есть классическая пликвативная жабра, иннервируемая именно так, как иннервируется правый ктенидий (Walter, 1968). Таким образом, тут мы наблюдаем восстановление органа из недифференцированного рудимента. С такой ситуацией также неизбежно приходится считаться при филогенетических построениях. Параллелизм, коли он выявлен, превращает синапоморфный признак в два или несколько аутапоморфных (аутопатипических). Повторное возникновение делит симплезиоморфный (симплезиотипический) признак на истинно симплезиоморфный (симплезиотипический) и аутапоморфный (аутопатипический), или синапоморфный (синапотипический), если его рассматривать в ином соотношении анализируемых групп.

Другая трудность, связанная с кладистическим методом — определение совокупности изучаемых групп как монофилетической. Откуда берется мнение, что изучаемые группы имеют более близкого общего предка, чем они вместе с использованной внешней группой? Если это берется из традиционных филогенетиче-

ских знаний, то мы опять возвращаемся к отвергаемым кладизмом традиционным методам филогенетики. Если же традиционные методы, действительно, отвергаются, то не означает ли это, что группы выбираются по сходству (которое вовсе не всегда отражает родство) или вовсе по интуиции. В книге П. Акса (Ax, 1984) приводится много примеров конкретных филогенетических построений, и если я не берусь оспаривать построения по филогении плоских червей (в отношении которых П. Акс — признанный специалист) или позвоночных (в отношении которых я просто не считаю себя компетентным), то многие другие построения (в особенности по членистоногим) более чем спорны. Еще более показательно посмертное издание краткого руководства В. Хеннига (Hennig, 1979) с обширным кладистическим приложением. Создается впечатление, что или филогенетические отношения типов беспозвоночных — истина в последней инстанции, поскольку она подтверждается кладистическими построениями, или (как считает большинство филогенетиков) эти отношения требуют дальнейшего изучения, и все обширное кладистическое приложение в этот вопрос не внесло ничего нового. Последнее предположение мне представляется более вероятным.

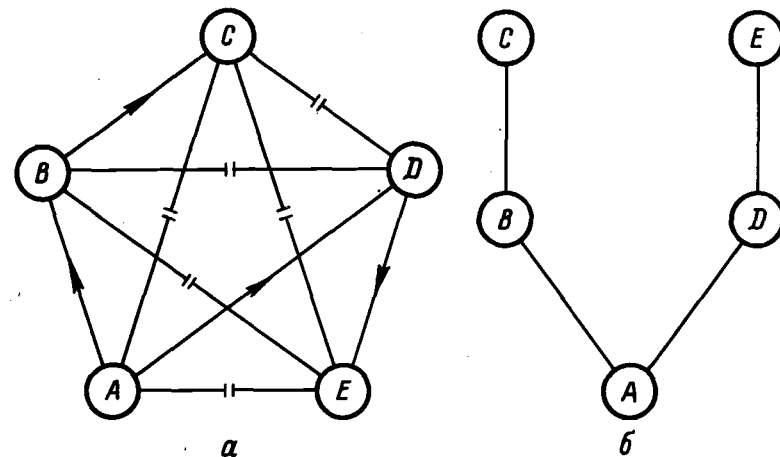


Рис. 4. Метод последовательного исключения связей между группами (на примере 5 групп):

а — вся совокупность возможных связей (исключаемые перечеркнуты, направление оставшихся показано стрелками), б — итоговая дендрограмма

возможен и совершенно иной метод совокупного анализа признаков. Он основан на следующем довольно простом соображении. Если какое-то эволюционное преобразование признака возможно, то это вовсе не значит, что оно было в действительности; напротив, если какое-то преобразование невозможно, то это определенно означает, что его не было. Следовательно, если мы нари-

соем все логически мыслимые связи между всеми анализируемыми нами группами, а затем исключим те из связей, которые невозможны, то тем самым получим максимальное (при данном уровне знаний) приближение к действительной филогенетической картине. Для примера разберем этот метод на 5 группах (рис. 4). Сначала вычерчиваем все мыслимые связи (рис. 4, а). Затем анализируем все доступные нам черты сходства и различия каждой пары групп. Тут опять же важен морфофункциональный анализ. Есть хотя бы одна особенность в этой паре противоречит прямой связи (эта особенность в одной из групп не могла преобразоваться в соответствующую ей в другой), то эту связь мы вычеркиваем. Если преобразование могло быть только в одном направлении, то на линии связи мы ставим соответствующую стрелку. Когда мы проделаем это со всеми парами групп (и их связями) то получим: 1) или готовое филогенетическое древо (рис. 4, б), 2) или картину, когда одна из групп связана с двумя или более сразу; это означает, что у нас не хватает признаков для анализа или что некоторые группы сборные, 3) или картину, когда одна или несколько групп не связаны ни с какими остальными — это значит, что в нашем анализе недостает элементарных групп. Этот метод, по-видимому, довольно легко преобразовать для исследования филогении с помощью диалога человек—ЭВМ. В память ЭВМ легко заложить довольно большое число элементарных групп; все возможные связи между ними построит сама машина, а задачей исследователя будет только последовательно исключить или ориентировать каждую из связей. При этом ЭВМ может выдавать на дисплее любые промежуточные ситуации или их фрагменты, что важно для скорейшего выявления недостатка информации.

Таким образом, методы совокупного анализа признаков предусматривают, насколько набор признаков (в своем комплексе) свидетельствует о филогенетическом родстве, что можно осуществить только через вероятность (или как антитезу — невероятность) соответствующих эволюционных преобразований.

Третий тип методов — восстановление организации прототипа (архетипа). В этом случае приходится обсуждать эволюцию не отдельных признаков, а планов строения организма. Понятие „план строения“ широко употребляется в сравнительно-анатомических работах, но как-то обычно ему не дается четкого определения. *Под планом строения мы понимаем совокупность общих особенностей строения и взаиморасположения основных систем органов (у многоклеточных) или органелл (у одноклеточных и многоядерных симпластических организмов), сформировавшуюся в ходе их взаимодействия, обеспечивающую нормальную жизнедеятельность организма как целого* (Старобогатов, 1987). Естественно, что план строения рассматривается как комплекс признаков, но эволюционируют они совместно так, чтобы не нарушалось их функциональное взаимодействие в целостном организме.

Методы восстановления организации прототипа достаточно стары, почти столь же стары, как и сама филогенетика, и берут начало с работ Э. Геккеля (Haeckel, 1866). Особенно популярны они были вплоть до первой четверти нашего века (см., например, Naef, 1922), однако далее они были подвергнуты вполне справедливой критике и почти забыты. Критика основывалась на том, что в результате реконструкции получались схемы, далекие от реально способных жить организмов, и что в такие реконструкции привносится много субъективного.

Преодоление этого недостатка обсуждаемых методов может быть достигнуто на пути глубокого морфофункционального анализа и притом с учетом того, как складывается план строения. Дело в том, что приспособление вида по внешним по отношению к его популяции условиям (как абиотическим, так и к биотическим), но не ко внутривидовым (например, приспособление к переносу спермы), идет асимптотически. Это означает, что каждая мутация, повышающая приспособленность, уменьшает в той или иной мере вероятность следующей мутации, повышающей приспособленность. Таким образом, с некоторого момента вероятность усовершенствования данного приспособления будет столь мала, что оно практически не будет меняться. Чем важнее для жизни приспособление, тем скорее это достигается, поскольку такой эволюции соответствуют изменения в той части наследственной информации, которая кодирует это приспособление, с тем, чтобы оно не могло быть нарушено единичной мутацией или кроссинговером. Дальнейшие изменения такого сложившегося приспособительного аппарата возможны лишь ограниченным числом путей — его надстройкой, перестройкой на той стадии онтогенеза, когда он не действует, умножением аппаратов с последующей перестройкой лишь некоторых из них и т. д. Легко видеть, что все эти пути соответствуют мутациям морфологической эволюции: анаболия, филэмбриогенез, полимеризация с последующей олигомеризацией и т. д. В результате таких эволюционных процессов особенности, которые на одном этапе эволюции входят в характеристику плана строения низших таксонов (например, отряда), в дальнейшем свойственны таксонам более высокого ранга (классам, типам), что справедливо отмечал Ю. В. Мамкаев (1968), как критерий примитивности. Так, например, у низших филопод *Notostraca* число сегментов тела и сегментальный состав торакса и абдомена довольно непостоянны, у кладоцер уже число сегментов постоянно, равно как и состав торакса и абдомена; у *Malacostraca* строго постоянны состав торакса, но колеблется число сегментов абдомена, а у *Ostracoda* и *Cirripedia* число сегментов и состав всех тагм строго постоянны. Если мы пойдем дальше, то обнаружим, что и общее число сегментов, и состав каждой тагмы строго постоянны в огромном классе насекомых.

Учитывая особенности эволюции планов строения и тщательно анализируя данные с морфологофункциональной точки зрения,

можно реконструировать организацию прототипа так, чтобы она максимально соответствовала реально жизнеспособным организмам. В некоторых случаях это даже дает некоторые основания для поисков ископаемых остатков таких организмов. Ограничимся тут одним примером. Ю. С. Миничев и Я. И. Старобогатов (Старобогатов, 1974; Миничев и Старобогатов, 1975) пытались реконструировать общего предка скафопод (соленоконхий) и моноплакофор. В частности, раковина такого предка должна иметь вид прямой или слабо изогнутой экзогастрически конической трубки с коротким продольно-щелевидным отверстием (возможно, вторично закрытым) на заднем склоне у вершины. Изнутри вблизи устья должен быть отпечаток кольцевого мускула, не прикрепляющегося к раковине. Стенка раковины построена по классическому для *Sopchifera* типу из 3 слоев. Этой характеристике вполне соответствуют загадочные ископаемые раковины группы *Xenopochia* и рода *Dentoceras* (последний первоначально был отнесен к головоногим, несмотря на отсутствие фрагмакона). Более того, такая реконструкция организации позволила заключить, что по своему строению ксеноконхии (включая *Dentoceras*) ближе к скафоподам, чем к моноплакофорам, и должны включаться в первый из этих классов в ранге особого подкласса. В этом отношении логика систематических заключений при подобных реконструкциях диаметрально противоположна логике систематических заключений филогенетической систематики, в частности пункту 3 из перечисленных выше.

В целом методы реконструкции прототипа основываются на ретроспективном восстановлении хода эволюции плана строения. При этом следует учитывать как своеобразие эволюции плана строения, так и то, что он непрерывно связан с обеспечением жизненных функций организма. Учет последнего обстоятельства возможен лишь при глубоком морфофункциональном анализе.

Переход от филогении к систематике

Как говорилось в начале статьи, кладисты предлагают крайне простой переход от филогении к системе, которые, по их мнению, связаны взаимно однозначно, однако, если мы разрабатываем систему с максимальными прогностическими свойствами, дело обстоит гораздо сложнее, и ни о какой взаимно-однозначной связи тут говорить не приходится.

Собственно говоря, филогенетические данные нужны при построении системы для выполнения предписаний только одного из трех принципов построения естественной системы — принципа монофилии. Особенно важен этот принцип в связи со сказанным в начале статьи о том, что полная идентичность свойств может быть только при унаследовании их от общего предка.

Принцип монофилии, широко обсуждаемый в литературе (обзор см. Боркин, 1989), как уже отмечалось (Скарлато и Старобо-

готов, 1974), для систематики является априорным, не доказуемым в рамках стационарного аспекта, но вытекающим как логическое следствие из принципа необратимого уменьшения родства при отсутствии потока генов, доказуемого как стохастический принцип в рамках эволюционного аспекта. Как указывалось в той же работе, из этого же эволюционного принципа следуют принципы монотипии и монохронии, а также то, что приложимость всех этих принципов в систематике начинается от ранга видов. О последних двух принципах обычно не говорят; так будем делать и мы, принимая условно, что они автоматически входят в принцип монофилии.

Строго говоря было бы правильнее, на мой взгляд, заменить формулировку этого принципа на обратную, и тогда он превратится в *принцип исключения полифилии: таксон выше вида, возникший или от двух или более предковых видов, или в двух или большем числе разных мест, или в два или более отдельных отрезка времени, подлежит разделению на два или несколько непосредственно не связанных друг с другом таксонов*. Эта формулировка тем более важна, что монофилия может лишь предполагаться на основе синапоморфных признаков, но строго не доказуема, тогда как полифилия доказуема, и именно она заставляет нас разделять прежде единые таксоны.

В этой связи стоит сказать несколько слов о „парафилии“ и „ограниченной монофилии“. В. Хенниг под термином „монофилия“ понимает только те случаи монофилии (в обычном смысле), которые не противоречат принципу равенства ранга сестринских групп, или, иными словами, монофилетическим он считает такое объединение групп, которое основано хотя бы на одной синапоморфии (синапотипии). Все остальные случаи монофилии, когда таксоны объединены только симплезиоморфиями (симплезиотипиями), он называет парафилией. В этой связи следует приветствовать введение П. Эшлоком (Ashlock, 1971) термина „голофилия“ специально для обозначения монофилии в смысле В. Хеннига, что позволяет отличать эту ситуацию от других случаев монофилии. Различие между монофилией (= голофилией) и парафилией по В. Хеннигу ясно видно при сравнении верхнего и среднего рисунков (см. рис. 1): вверху *Monotremata* и *Theria* — группы монофилетические (= голофилетические); в середине *Reptilia* — группа парафилетическая.

В отечественной литературе термин „парафилия“ употребляется часто в ином смысле: это, скорее, „замаскированная“ полифилия (как видно из того же рис. 1, низ) — тот случай, когда таксоны-родоначальники крайне близки друг к другу. Есть тут различия и гносеологического характера. Парафилия (в смысле В. Хеннига) возникает из несоответствия конкретной системы некоторым априорным положениям. Напротив, та „парафилия“, которая является замаскированной полифилией, возникает из неполноты диагностических признаков, не позволяющей разграничить параллельно развившиеся группы.

Как уже говорилось при обсуждении методов филогенетики, из принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов (Старобогатов, 1968, 1980; Скарлато и Старобогатов, 1974) вытекает, что при движении назад по времени по мере приближения к точке ветвления границы таксонов как бы размываются. Это особенно наглядно показано Л. П. Татариновым (1976) при обсуждении становления класса млекопитающих. Процесс „маммализации“ захватывает несколько групп териодонтных рептилий, причем в отношении одних „маммальных“ признаков продвинутыми оказываются одни группы, а в отношении других — другие. Это создает впечатление, что млекопитающие возникли от нескольких близких предковых групп. Такая ситуация, когда таксон происходит от одного таксона того же ранга, но от нескольких входящих в него групп, названа „ограниченной монофилией“ (Simpson, 1961). Легко видеть, что „ограниченная монофилия“ — это замаскированная полифилия, а сами по себе факты, подобные приведенному выше, не опровергают принципа исключения полифилии прежде всего потому, что в рамках стационарного аспекта этот принцип не доказуем (а следовательно, и не опровергаем), а объединение в одном логическом рассуждении стационарного и эволюционного аспектов неизбежно ведет к логическим парадоксам.

Второй главный принцип построения естественной системы — это *принцип оптимальной диагностируемости*. Его можно сформулировать следующим образом: *объем таксона выше вида должен быть максимальным с тем, однако, условием, чтобы таксон мог быть снабжен четким диагнозом, включающим максимально возможное число положительных признаков, уникальных для данного таксона или образующих уникальное сочетание*. Хотя выше подчеркнуто, что имеются в виду только положительные признаки, можно использовать и некоторые отрицательные, в частности, такой отрицательный признак, который взаимно однозначно связан с положительным, но в то же время формулируется проще него. Разумеется, только что изложенный принцип определяет лишь основу диагноза. В качестве дополнительных в диагноз могут быть включены и отрицательные признаки, и признаки, отличающие диагностируемый таксон лишь от одного или немногих соседних. Может возникнуть вопрос, почему максимально возможное число признаков? Это опять же следствие приведенного выше определения естественной системы как системы с максимальной прогностической силой. Принцип оптимальной диагностируемости, хотя обычно и не формулируется, столь же стар, как и сама систематика. Он согласуется с требованием международных кодексов зоологической, ботанической и микробиологической номенклатуры, а за пределами сферы действия этих кодексов — номенклатурных традиций, что каждый вновь устанавливаемый таксон должен быть снабжен диагнозом или ссылкой на такой диагноз. Легко видеть, что для выполнения требований этого принципа уже недостаточно знания филогенетических связей. Тут нужен тщательный

анализ сходства и различий и только он позволяет объединить виды в таксоны более высокого ранга.

В качестве четкого примера того, к чему приводит несоблюдение этого принципа можно взять класс многощетинковых червей (полихет). В томе 2 „Руководства по зоологии“ разделы, посвященные общей характеристике типа аннелиды и класса полихет, написаны Н. А. Ливановым (1940а, 1940б). Думаю, что никто не осмелится сомневаться в компетентности этого замечательного ученого в отношении строения этих животных. Тем не менее, если мы внимательно прочитаем и сопоставим общие характеристики (вторая из них более пространная), то придем к печальному выводу о том, что полихеты не могут быть охарактеризованы никакими положительными признаками, отличающими их от других групп, включавшихся в то время в тип аннелид; иными словами, полихеты — это любые аннелиды, кроме олигохет, пнявок и эхиурид (в Руководстве последние отнесены к этому типу). Совершенно очевидно, что невозможность дать четкий диагноз связана тут не с неполнотой знаний, а с тем, что традиционно в состав типа включают такие группы, которые не могут быть охарактеризованы общим диагнозом. Интересно в этой связи, что тип членистоногих, рассматриваемый ныне часто как сборный (например, Manton, 1977), может быть охарактеризован достаточно четким диагнозом, если мы исключим из него онихофор, тихоходок и пятиусток.

Третий главный принцип построения естественной системы — *принцип единства уровня различий и целостности таксонов одного ранга* (Майр, 1971; Скарлато и Старобогатов, 1974). Его можно сформулировать следующим образом: *таксонам выше вида, обособленным от соседних на одинаковом уровне различий и сходным по уровню разнообразия признаков, составляющих его подчиненных таксонов, следует придавать одинаковый таксономический ранг*.

Этот принцип также вытекает из определения естественной системы как системы с максимальной прогностической силой, поскольку принадлежность к таксонам равного ранга должна обеспечивать равные прогностические возможности.

Действие этого принципа можно проиллюстрировать двумя примерами. Семейства пресноводных легочных моллюсков *Lymnaeidae* и *Planorbidae* были в свое время по ограниченному набору признаков раковины разделены каждое на несколько родов. Более поздние анатомические исследования показали, что роды планорбид хорошо разделяются по анатомии, в частности по строению половой системы (Baker, 1945; Hubendick, 1955), тогда как все лимнеиды крайне однотипны по анатомии (Hubendick, 1951). Это привело Хубендика к справедливому выводу о том, что если планорбиды закономерно делятся на некоторое число родов, то лимнеид следует объединять в единый род *Lymnaea*. Последнее положение еще более подтвердилось находкой 3 видов лимнеид, резко отличающихся от остальных анатомии-

чески и заслуживающих потому выделения в самостоятельный род *Aenigmomphiscola* (Круглов и Старобогатов, 1981).

Старый единый род *Physa*, довольно однотипный по раковине (особенно если иметь в виду его североамериканских представителей), в последнее время на основе анатомии разделен на 3 группы: *Physa s. str.*, имеющие мешок пениса с железистыми стенками; *Physella*, у которых железистые стенки имеются только в проксимальной половине мешка, и *Costatella*, у которых стенки мешка не железистые. Американские авторы (например, Те, 1980) почему-то объединяют две последние группы в род *Physella*, противопоставляя его роду *Physa*. Между тем, из принципа единства уровня различий следует, что эти 3 группы равноценны в отношении ранга и их надлежит или считать 3 подродами единого рода *Physa*, или 3 самостоятельными родами. Впрочем, если мы сравним этот случай с тем, что наблюдается в другом подсемействе (Aplexinae) того же семейства Physidae, то вторая альтернатива окажется более соответствующей принципу единого уровня.

Несколько слов еще о двух моментах, касающихся построения системы. Очень часто наблюдается своеобразная „боязнь повышения таксономического ранга“. Автор описывает новый род, отмечает, что он принципиально отличается от всех других родов семейства, но не решается установить для него новое семейство. Еще резче проявляется эта „боязнь“ при работе с таксонами высших рангов. Так, общеизвестно, что мизостомиды имеют весьма мало общего с полихетами и вообще с аннелидами прежде всего потому, что их целое не метамерен, да и тело не имеет настоящей сегментации. Между тем, если их решаются иногда выделить в отдельный класс, то уж о выделении в самостоятельный тип (чего они в действительности заслуживают) никто не говорит.

Другой существующий предрассудок — связь ранга с объемом таксона. Маленький таксон, представленный немногими родами и видами, даже если он не может быть отнесен ни к одному из известных классов или типов, все же не решаются выделить в самостоятельный класс или, соответственно, тип и в лучшем случае ставят как „дополнение“ к одному из существующих типов или классов. Чтобы не быть голословным, сошлюсь на род *Protannelis*: он не может быть включен ни в один из существующих классов, но специальный класс для него никто не установил. Впрочем, последняя „боязнь“ встречается реже, чем первая, и потому ряд классов (тихоходки, приапулиды, лорициферы и др.) вряд ли заслуживает выделения в самостоятельные типы. В отношении последних двух классов более обоснованной представляется точка зрения В. В. Малахова (1986), объединяющего в единый тип приапулид, волосатиков, киноринхов и лорицифер: она в отношении объема типа отвечает принципу оптимальной диагносцируемости, а в отношении ранга — принципу единства уровня отличий.

Эти три принципа задают все характеристики любого таксона выше вида. Каждый такой таксон характеризуется происхожде-

нием (тут действует принцип исключения полифилии), объемом или границами с соседними таксонами (тут действует принцип оптимальной диагносцируемости) и рангом (тут действует принцип единства уровня различий и целостности). Общеизвестно, что первые две характеристики таксона объективны, а третья субъективна. Безграничный субъективизм может быть с успехом заменен конвенциональностью (или, проще, договоренностью, как оценивать ранг). Эту цель за отсутствием способов измерения высоты ранга и преследует третий принцип.

О возможностях проверки естественной конкретной системы

Систематиков, безусловно, интересует вопрос, как проверить, насколько построенные ими конкретные системы приближаются к естественной. Это прежде всего касается систем на уровне семейств и выше.

Одним из методов проверки может служить проверка соответствия числа таксонов тому, что предсказывается логарифмическим рядом, известным под разными названиями: закон Виллиса, закон Ципфа, распределение Фишера-Вильямса (Willis, 1922; Fisher et al., 1943).

Второй метод (по-видимому, в какой-то мере связанный с первым) предложен был А. Н. Голиковым (1976). Он установил чисто эмпирически, что если мы отложим на оси абсцисс на равном расстоянии деления, соответствующие классу, отряду, семейству, роду и виду (соответственно подкласс будет примерно на середине расстояния между классом и отрядом), а на оси ординат в логарифмическом масштабе — число таксонов данного ранга, то в хорошо разработанной системе число отрядов, семейств и родов будет лежать на прямой между точкой на оси абсцисс, соответствующей классу (для случая, когда класс один), и точкой, изображающей истинное (а не только известное науке) число видов (рис. 5). Последнее, правда, получить труднее всего, но, во-первых, логарифмический масштаб позволяет оценивать это число с точностью до порядка, и во-вторых, таким методом чаще всего анализируют число таксонов более высокого ранга (отрядов, подотрядов, семейств, родов). Эта зависимость оказывается справедливой и в том случае, если мы ограничимся таксонами, представленными ныне, и если мы возьмем всю группу в целом за весь срок ее существования. Эта закономерность найдена эмпирически и пока не имеет под собой теоретической базы, поэтому особенно увлекаться и придавать ей абсолютное значение вряд ли стоит, хотя использование ее, несомненно, очень полезно.

Не исключена вероятность, что теоретическая база всего этого возникнет, когда будет разработана теория ветвящихся множеств. В этой связи не совсем ясно, относятся ли эти методы к таксонам (т. е. к четко диагносцируемым монофилетическим объединениям), или к филумам (филогенетическим ветвям, не подлежащим диаг-

носцированию). В пользу второго из этих предположений говорят те случаи, когда первичные филумы диагностировать невозможно, но, тем не менее, точка на прямой отражает именно их число, а число диагностируемых таксонов примерно того же ранга оказывается смещенным по этой прямой вправо (т. е. в сторону меньшего ранга).

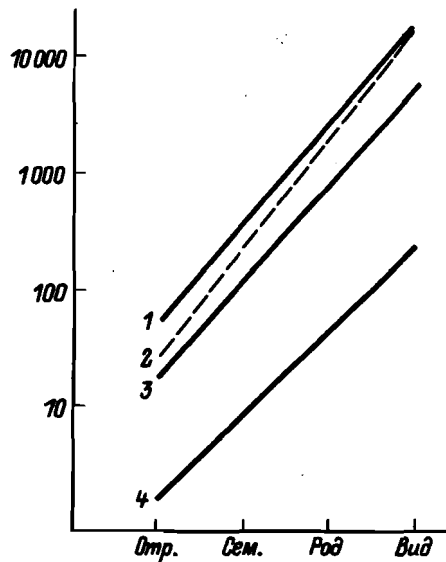


Рис. 5. Связь между числом таксонов разного ранга в пределах крупных групп животных (в мировой фауне) (по Голикову, 1976):

1 — Placera, 2 — Mammalia (современные и вымершие), 3 — Aves, 4 — Gastropoda Cyclobranchia. На оси абсцисс — ранги таксонов, на оси ординат — число таксонов данного ранга

Это обстоятельство также приходится учитывать при использовании этого метода. В целом подобные методы весьма перспективны, и их дальнейшая теоретическая и эмпирическая разработка просто необходимы.

Заключение

Как видно из этой статьи, я защищаю положение о том, что систематика и филогенетика имеют совершенно разные цели, хотя работают с одними и теми же объектами. Цель систематики — построение системы с максимальной прогностической силой (естественной системы) и ее эскизов — конкретных систем. Цель филогенетики — выявление конкретного хода эволюции живых организмов. Первая рассматривает живое в стационарном аспекте, вторая — в эволюционном.

Процесс построения конкретной системы складывается из трех процессов:

1. Выяснение родственных связей таксонов (это, собственно не систематическое, а филогенетическое исследование).

2. Выяснение объема полученного таксона и его подразделений на основании анализа признаков входящих в него организмов.

3. Выяснение ранга полученного таксона и его подразделений на основании анализа уровня отличий от соседних таксонов и уровня единства признаков входящих в него групп.

Два последних процесса обычно считают собственно систематическим исследованием.

Выяснение родственных связей таксонов (их филогении) производится несколькими группами методов: анализом филогенетических рядов, совокупным анализом признаков и восстановлением организации прототипа. Никакие из этих методов не абсолютны, и надежная гарантия их результативности — применение широкого комплекса признаков (морфологических, эмбриологических, биохимических и т. п.), причем существенную роль играет в таких исследованиях обоснованный морфофункциональный анализ.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А. Проблема филогенеза и палеонтологии // Изв. АН СССР, сер. биол., 1946. — № 6. — С. 595—614.
- Боркин Л. Я. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы). — Л.: Наука, 1983. — С. 405—421.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — М.: Сельхозгиз, 1935. — 56 С.
- Голиков А. Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1976. — С. 90—96.
- Голиков А. Н. Моллюски Вуссипіае Мирового океана // Фауна СССР, нов. сер. № 121, Моллюски, т. 5, вып. 2. — Л.: Наука, 1980. — 465 с.
- Еськов К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. — М.: Наука, 1984. — С. 24—92.
- Иззатулаев Э. И., Старобогатов Я. И. Зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Центральной Азии и вопрос о существовании Нагорно-азиатской подобласти Палеарктики // Зоол. журн., 1985. — Т. 64, вып. 4. — С. 505—517.
- (Ковалевский В. О.) Kowalevsky, W. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere // Paleontographica. N.F., 1873. — Bd. 2, H. 3—5. — S. 133—346.
- Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн., 1984. — Т. 60, вып. 7. — С. 965—977.
- Лабас Ю. А., Хлебович В. В. „Фенотипическое окно“ геиома и прогрессивная эволюция // Исслед. фауны морей, 1976. — Т. 17 (25). — С. 4—25.
- (Ливанов Н. А.) Тип кольчатых червей (Annelida). Общая характеристика типа // Руководство по зоологии, т. II, беспозвоночные. Кольчатые черви. Моллюски. — М.—Л.: изд. АН СССР, 1940а. — С. 9.
- Ливанов Н. А. Класс Полихет (Polychaeta) // Руководство по зоологии. Т. II, беспозвоночные. Кольчатые черви. Моллюски. — М.—Л.: изд. АН СССР, 1940. — С. 10—136.

- Майр Э. Принципы и методы зоологической систематики.— М.: Мир, 1971.— 454 С.
- Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения.— М.: Наука, 1986.— 215 С.
- Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол., 1968.— Т. 29, № 1.— С. 48—56.
- Медников Б. М., Шубин Е. А., Филиппович С. Ю. Дивергенция геномов амфибий и их систематический статус // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1976.— № 9.— С. 21—26.
- Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков // Состояние изученности групп органического мира. Двустворчатые моллюски.— М.: Палеонт. ин-т АН СССР, 1975.— С. 205—276.
- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений.— М.—Л.: изд. АН СССР, 1946.— 255 С.
- Сибли Ч. Дж., Олквист Дж. Э. Восстановление филогенеза птиц по результатам сопоставления ДНК // В мире науки (Scientific American), 1986.— № 4.— С. 48—59.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции.— М.: Иностранная литература, 1948.— 369 С.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974.— Т. 53.— С. 30—46.
- Старобогатов Я. И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн., 1968.— Т. 47, вып. 6.— С. 875—886.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара.— Л.: Наука, 1970.— 371 С.
- Старобогатов Я. И. Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков // Палеонтол. журн., 1974.— № 1.— С. 3—18.
- Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида // Журн. общ. биол., 1977.— Т. 38, № 2.— С. 157—165.
- Старобогатов Я. И. О соотношении стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого // Микро- и макроэволюция.— Тарту: АН ЭССР, 1986.— С. 42—45.
- Старобогатов Я. И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987 (1986).— Т. 144.— С. 4—25.
- (Старобогатов Я. И.) *Starobogatov Ja. I.* General principles of comparative morphology and criteria of non-homology // International symposium: Evolutionary biology, theory and practice.— Plzen: Faculty of medicine, 1988.— P. 50.
- Татаринов Л. П. Переходные между классами позвоночных группы и закономерности их эволюции // Журн. общ. биол., 1976.— Т. 37, № 1.— С. 30—40.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений.— М.: Наука, 1966.— 612 С.
- Цветкова Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Роды *Gammarus*, *Marionogammarus*, *Antisogammarus*, *Mesogammarus* (Amphipoda Gammaridae).— Л.: Наука, 1975.— 256 С.
- Ashlock P. Monophyly and associated terms // System. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 63—69.
- Ax P. Phylogenetische System.— Stuttgart, New York: G. Fischer Verl., 1984.— 349 S.
- Baker F. C. The molluscan family Planorbidae.— Urbana: Univ. Illinois Press, 1945.— 530 P.
- Brundin L. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the Austral Heptagiae // K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Ser. 4, 1966.— B. 11, N 1.— S. 1—472.
- Ciochon R. L. Hominoid cladistics and the ancestry of modern apes and humans // New interpretations of ape and human ancestry (eds.: Ciochon R. L. and Carruccini R. S.).— London, New York: Plenum Press, 1983.— P. 783—843.
- Cronin J. E. Apes, humans and molecular clocks // New interpretations of ape and human ancestry (eds.: Ciochon R. L. and Carruccini R. S.).— London, New York: Plenum Press, 1983.— P. 115—135.
- Dayhoff M. O. Computer analysis of protein evolution // Scientif. Amer., 1969.— Vol. 221, N 1.— P. 87—95.
- Eldredge N., Cracraft J. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Methodes and theory in comparative biology.— New York: Columbia Univ. Press, 1980.— 349 P.
- Farris J. S. Phylogenetic classification of fossils with recent species // System. Zool., 1976.— Vol. 25, N 2.— P. 271—282.
- Farris J. S. Outgroup and parsimony // System. Zool., 1982.— Vol. 31, N 3.— P. 328—334.
- Farris J. S., Kluge A. G., Eckardt M. J. A numerical approach to phylogenetic systematics // System. Zool., 1970.— Vol. 19, N 2.— P. 172—191.
- Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // J. Animal Ecol., 1943.— Vol. 12, N 1.— P. 42—58.
- Goodman M., Bada H. L., Darga L. L. The bearing of molecular data on the cladogenesis and times of divergence of hominoid lineage // New interpretations of ape and human ancestry (eds.: Ciochon R. L. and Carruccini R. S.).— London, New York: Plenum Press, 1983.— P. 67—86.
- Grant V. Plant speciation.— New York, London: Academic Press, 1971.— 12+435 P.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1, 2.— Berlin: G. Reimer, 1866.— XXXII+574 S., CLX+468 S.
- Hennig W. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— Berlin: Deutsche Zentralverl., 1950.— 370 S.
- Hennig W. Wirbellose I (Ausgenommen Gliedertiere). 4 Aufl. // Taschenbuch der Zoologie. Bd. 2.— Jena, G. Fischer Verl., 1979.— 392 S.
- Hubendick B. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., Ser. 4, 1951.— Bd. 3, N 1.— S. 1—223.
- Hubendick B. Phylogeny in the Planorbidae // Trans. Zool. Soc. London, 1955.— Vol. 28, pt. 6.— P. 453—542.
- Linnaeus C. Species plantarum. T. I, II.— Holmia (= Stockholm): L. Salvus, 1753.— 1—560, 561—1200 P.
- Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden.— Bremen: Verl. Fleuwer, 1981.— 472 S.
- Manton S. M. The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution.— Oxford: Clarendon Press, 1977.— 527 P.
- Modell H. Das natürliche System der Najaden. I // Arch. Molluskenk., 1942.— Bd. 74, N 5/6.— S. 161—191.
- Naef A. Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie.— Jena: G. Fischer Verl., 1922.— 322 S.
- Neave S. A. Nomenclator zoologicus. Vol. 1, A—C.— London: Zoolog. Soc., 1939.— 957 P.
- Patterson C., Rosen D. E. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils // Bull. Amer. Mus. Natur. ist., 1977.— Vol. 138.— P. 81—172.
- Platnick N. I., Gertsch W. J. The suborders of spiders. A cladistic analysis (Arachnida Araneae) // Amer. Mus. Novitates, 1976.— N 2607.— P. 1—15.
- Remane A. Die Grundlage der natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. 2 Aufl.— Leipzig: Akad. Verl.— Ges. Geest u. Portig, 1956.— 364 S.
- Sibley Ch. G., Ahlquist J. E. The phylogeny and classification of the passerine birds based on comparisons of the genetic material DNA // Acta XVIII Congr. Intern. Ornithol. Vol. 1.— Moscow, 1985.— P. 245—292.
- Simpson G. G. Principles of animal taxonomy.— New York: Columbia Univ. Press, 1961.— 247 P.
- Te G. A. New classification system for the family Physidae // Arch. Molluskenk., 1980.— Bd. 110, N 4/6.— S. 179—184.

- Walter H. J. Morphological features of Liberian *Bulinus* and *B. truncatus* of Egypt, a pictorial essay on snails of three subgenera (Planorbidae, Basommatophora) // *Malacol.*, rev., 1968.— Vol. 1, pt. 1.— P. 35—89.
- Wiley E. O. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.— New York, Chichester, Brisbane, Toronto: J. Wiley and sons, 1981.— 439 P.
- Willis J. C. Age and area.— Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1922.— 259 P.

NATURAL SYSTEM, ARTIFICIAL SYSTEMS AND CERTAIN PRINCIPLES OF PHYLOGENETIC AND TAXONOMIC RESEARCHES

Ya. I. Starobogatov

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

It is affirmed that the final purpose of the taxonomy is a construction of the system with the maximal prognostic powerty. Such system must be named according the tradition as „natural system“. The attempts to construct such system for certain groups of living beings lead for the reason that our knowledge is incomplete to construction of the current systems — the drafts of natural system. Numerous artificial systems (keys for identification, alphabet catalogues, classifications of species by the types of their areals et c.) are also important because they regulate our knowledge about one or a few features of organisms. The phylogenetic system sensu W. Hennig is artificial because its purpose is not to construct the system with maximal prognostic powerty, but sufficiently depreciated by copiing the phylogenetic tree, losing a part of its information. The methods of phylogenetics are discussed being conditionaly grouped in three types: analysis of the morphological series, combined analysis of features (to which the phylogenetic methods of cladistics is belonging) and reconstruction of the organization of the prototype (archetype). It is necessary to keep the three principles following from the definition of the natural system during the transition from phylogeny to system: 1) principle of exclusion of the polyphyly; 2) principle of optimal diagnosibility; 3) principle of uniformity of levels of differences and integrity of taxa of the same rank. The possibilities of verification of the naturality of current systems are discussed.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Боркин Л. Я.</i> Через кладизм к новой систематике? (вместо предисловия)	3
<i>Песенко Ю. А.</i> Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы	8
<i>Гриффиц Г. Ч. Д.</i> Об основных положениях и развитии филогенетической систематики	120
<i>Тряпичин В. А.</i> Краткий очерк теории филогенетической систематики Вилли Хеннинга	133
<i>Емельянов А. Ф.</i> Филогения, классификация и система	152
<i>Несов Л. А.</i> Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорарного, генеалогического и градиетского подходов в систематике	171
<i>Старобогатов Я. И.</i> Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований	191
Рефераты	227